

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Том 236
Основаны в 1932 году

С.Н.Гетманов

Триасовые амфибии Восточно- Европейской платформы

Семейство *Benthosuchidae* Efremov

Ответственный редактор
доктор биологических наук
М.А. ШИШКИН



МОСКВА
"НАУКА" 1989

Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы (сем. Benthosuchidae Efr.) — М.: Наука, 1989. — 102 с. — ISBN 5-02-004606-X

В книге приводится система раннетриасовых амфибий — лабиринтодонтов бентозухид. Описывается краниальная морфология и анализируются эволюционные тенденции группы. Разработано представление об "онтогенетическом архетипе" черепа лабиринтодонтов, отражающем типичную последовательность стадий формирования покровных структур.

Для палеонтологов и зоологов.

Табл. 16. Ил. 31. Библ. 93 назв.

Рецензенты:

В.Г. Очев, А.А. Шевырев

Редактор

В.С. Ванин

The labyrinthodont family Benthosuchidae comprising 15 species is described with the special reference to morphology of the most common genera. The problems of the skull growth and morphogenesis are considered. The relationships between the evolutionary trends and ontogeny are found to be reflected in the variation patterns.

ВВЕДЕНИЕ

Бентозухиды составляют группу лабиринтодонтов, наиболее часто и повсеместно встречающихся в нижнетриасовых отложениях Восточно-Европейской платформы. В более высоких горизонтах они неизвестны. В морфологическом плане они относятся к типу, стоящему близко к основанию радиации главной массы триасовых лабиринтодонтов. Все это определяет значение бентозухид как для целей региональной стратиграфии, так и для изучения типичных черт организации раннемезозойских темноспондильных амфибий.

Основные сведения о морфологии и ростовых изменениях у бентозухид известны по работам И.А. Ефремова, А.П. Быстрова на материале *Benthosuchus* и *Thoosuchus* (1935—1940). К ним следует добавить позднейшие исследования В.Г. Очева (1966, 1972, 1974), М.А. Шишкина (1968, 1973), а также М.Ф. Ивахненко (1971, 1972) и автора (Гетманов, 1979, 1980, 1981, 1982, 1986). Однако за последнее время появился обширный новый материал по этим амфибиям, позволяющий проследить их взаимоотношения и смену во времени, выявить неизвестные особенности строения и, наконец, предоставляющий уникальные возможности для изучения их изменчивости и роста, благодаря появлению массовых находок для отдельных видов. Последнее в особенности относится к остаткам *V. korbkovi* и *Th. jakovlevi* из местонахождения Тихвинское на Верхней Волге, которые послужили в данной работе главным материалом для изучения морфогенеза черепа и вариаций его структур. Этот анализ позволил пересмотреть выводы А.П. Быстрова (1935) о соотношениях процессов морфогенеза и роста покровных костей черепа у лабиринтодонтов и сформулировать для них некоторые общие закономерности. Задача изучения изменчивости как индикатора эволюционных тенденций у древних амфибий поставлена в данной работе впервые.

Применение химического препарирования позволило выявить много морфологических особенностей, которые ранее были слабо изученными у триасовых лабиринтодонтов, или же оставались неизвестными. Значительно расширен круг диагностических черт, которые могут быть использованы для разграничения отдельных таксонов (особенно на родовом уровне). Последнее важно, в частности, и потому, что находки бентозухид, будучи обычно связанными с аллювиальными фациями, в большинстве своем представлены лишь фрагментами, что может затруднять их определение.

Работа выполнена в Палеонтологическом институте АН СССР. Автор выражает глубокую признательность академику Л.П. Татаринovu и доктору биологических наук М.А. Шишкину за неоценимую помощь в работе, а также свою благодарность сотрудникам лаборатории низших тетрапод и лаборатории амфибий за ценные замечания и консультации. Рисунки к работе выполнены художником В.Л. Могилевским.

ГЛАВА I ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ БЕНТОЗУХИД

Первые остатки бентозухид стали известны благодаря сборам геологов Н.Н. Яковлева, Н.Г. Кассина, П.М. Замятина, В.А. Цареградского, А.М. Жирмунского, сделанным в первые полтора десятилетия нашего века в ходе начальной стадии изучения континентальных пермо-триасовых отложений Восточно-Европейской платформы. Первоначально эти остатки были отнесены к южноафриканскому роду *Rhinesuchus* и послужили основой для выделения нового вида *Rh. wolgo-dvinensis* (Яковлев, 1916). Впоследствии было установлено, что плохо диагностируемые фрагменты, на которых основывалось это описание, относятся к двум различным позднее установленным родам — *Benthosuchus* и капитозавриду *Wetlugasaurus* (Очев, 1966). Первый из них (первоначально описанный под преокупированным названием *Benthosaurus*) был установлен в 1929 г. с типовым видом *B. sushkini* по находке черепа из бассейна р. Юг (на р. Шарженге) и послужил основой для выделения нового семейства *Benthosuchidae* (Ефремов, 1929; Ефремов и Кузьмин, 1932; Ефремов, 1937). К этому же семейству (Ефремов, Кузьмин, 1932; Ефремов, 1940) позднее стали относить *Wetlugasaurus Riab.*, открытый на р. Ветлуге (Рябинин, 1930), а также *Thoosuchus Efr.*, установленный И.А. Ефремовым на основе образца из Верхнего Поволжья, ранее описанного как "*Trematosuchus*" *jakovlevi* (Рябинин, 1927). С *Thoosuchus* И.А. Ефремовым были отождествлены и другие раннетриасовые восточноевропейские формы, отнесенные другими авторами (Кузьмин, 1935; Гартманн-Вейнберг, Кузьмин, 1936) к трематозавридным родам *Trematosuchus* (*T. weidenbaumii*) и *Lygocephalus* (*L. acutirostris*). В 1940 г. выходит монографическое описание *Benthosuchus sushkini* (Быстров, Ефремов, 1940), остающееся и по сей день одной из наиболее детальных и содержательных работ по морфологии лабиринтодонтов вообще. Изучение этой формы составило также основу исследования А.П. Быстрова (1935) о закономерностях роста черепа и развития орнамента покрывных костей у лабиринтодонтов.

До конца 50-х годов новых оригинальных публикаций по бентозухидам не было, хотя объем этой группы и положение ее в системе лабиринтодонтов активно обсуждалось, как и в предыдущие годы, во многих сводках и частных работах (Case, 1946; Romer, 1947; Säve-Söderbergh, 1935, 1937; Lehman, 1955; Huene, 1956; и др.). В дальнейшем были описаны новые представители рода *Benthosuchus* из Приуралья — *B. ("Parabenthosuchus") uralensis* (Очев, 1958), *B. bashkiricus* (Очев, 1966) и из Верхнего Поволжья — *B. korobkovi* (Ивахненко, 1972). Отмечена первая и пока единственная находка типичных бентозухид за пределами Восточной Европы *Benthosphenus* (*B. lozovskii*) из нижнего триаса Дальнего Востока (Шишкин, Лозовский, 1979). Значительное число находок бентозухид из группы *Thoosuchus* встречено в пределах Волго-Уральской антеклизы (Общий Сырт). Среди них автором описан новый род *Trematotegmen* (Гетманов, 1982). Другая форма из этой группы была выделена без описания в 60-х годах М.А. Шишкиным как род *Prothoosuchus*, который в качестве *nomen nudum*

широко используется с тех пор в биостратиграфических сводках (см., например: Шишкин, Очев, 1967; Блом, 1968; и др.). К этому роду относится пока единственная для бентозухид находка, представленная достаточно полным фрагментом сочлененного скелета.

Наконец, в ряде поздних исследований рассматриваются те или иные аспекты морфологии черепа бентозухид, в частности, связанные с проблемой реконструкции его мягких структур (Shishkin, 1968; Шишкин, 1973; Очев, 1972; Гетманов, 1979).

По-прежнему в большом числе исследований так или иначе затрагивается проблема систематического положения и родственных связей бентозухид (Kuhn, 1960; Шишкин, 1964; Welles, Cosgriff, 1965; Lehman, 1960, 1966; Heuyer, 1969; и др.). Чаще всего их рассматривают в ранге отдельных семейств капитозавроидов. Наиболее полный обзор этих работ и ревизия положения группы на основе данных, известных в настоящее время, приведены в работе М.А. Шишкина (1980).

Следует также указать, что начиная с 30-х годов (Ефремов, 1937; Ефремов, Вьюшков, 1955) и в особенности в последние десятилетия (Шишкин, Очев, 1967; Очев, Шишкин, 1985; Блом и др., 1982) данные по бентозухидам широко используются для обоснования стратиграфии раннего триаса Восточно-Европейской платформы и Предуральского краевого прогиба.

ГЛАВА 2 СИСТЕМАТИКА

Общее положение бентозухид в системе детально проанализировано М.А. Шишкиным (1980), поэтому здесь рассматриваются только таксоны бентозухид. Диагнозы таксонов, по возможности, расширены. Кроме того, в них вводятся несколько удобных для измерения числовых индексов для ряда параметров, характеризующих форму черепа (io/Io; pp/b; otc/b; pn/n; otc/c — рис. 1).

СЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHIDAE EFREMOV, 1937

Benthosauridae: Ефремов, Кузьмин, 1932, с. 207.

Benthosuchidae: Ефремов, 1937, с. 131; Ефремов, Быстров, 1940, с. 102 (pars); Ефремов, 1940, с. 10 (pars); Romer, 1947, p. 216 (pars); Case, 1946, p. 110; Huene, 1956, p. 84 (pars); Kuhn, 1965, S. 57 (pars); Lehman, 1961, p. 17 (pars); 1966, p. 10 (pars); Очев, 1966, с. 184; 1972, с. 155; Шишкин, 1964, с. 90 (pars); 1979, с. 202; 1980, с. 115; Paton, 1974, p. 284 (pars).

Типовой род *Benthosuchus* Efremov, 1937.

Диагноз. Череп невысокий. Длина черепа больше его ширины. Челюстные мышелки лежат несколько позади затылочных или почти на одном с ними уровне. Орбиты относительно сближены и расположены в задней половине крыши черепа. Посторбитальная (предпинеальная) зона интенсивного роста относительно небольшая, но пинеальное отверстие находится в передней половине орбито-окципитального расстояния (разделяющего край затылка и уровень задних краев орбит). Задние выросты таблитчатых костей относительно вытянутые. Ушные вырезки суженные, незамкнутые. Заглазничная кость может образовывать переднебоковой выступ, но не достигает предлобной. Надглазничный желобок системы боковой линии обычно плавно переходит в подглазничный позади орбиты. Подглазничный желобок образует S-образный изгиб (флексуру) на слезной кости, скуловой — на скуловой кости в месте соединения с подглазничным желобком. Передний край восходящей пластины птеригоида образует глубокий плавный медиальный изгиб, формирующий предушный гребень, и не отделяет основание эпиптеригоида от базисфеноида. Парасфеноид лишь частично подстилает основания боковых затылочных костей и несет вентрально вдоль

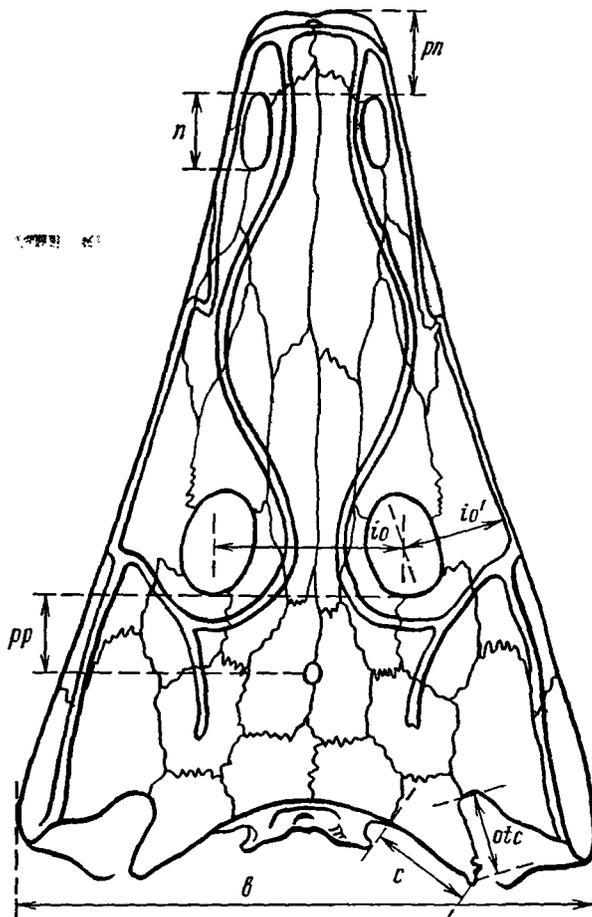


Рис. 1. Схема измерений систематически значимых параметров черепа для вычисления индексов отношений

заднего края мускульные гребни. Максимальная ширина парасфеноида превышает длину птериго-парасфеноидного контакта. Боковые затылочные кости, имеющие развитые нижеушные отростки, почти на всю свою длину выступают позади птериго-парасфеноидного контакта. Костное дно кранио-квадратного прохода имеет незначительную длину. Сошники образуют направленные вперед отростки, участвующие в разделении переднего небного отверстия. Контакт этих отростков с задними выступами ргаемахиллагия относительно слабый и неустойчивый. В зубной системе помимо парных сошниковых и палатинных клыков иногда имеются увеличенные зубы на эктоптеригоидах. Позади переднего небного отверстия имеется U-образной формы зубной ряд, иногда сильно редуцированный и состоящий из близко расположенных мелких зубов, сильно варьирующих по количеству и положению. Нижняя челюсть у отдельных форм с относительно крутым изгибом нижнего края в области *angulate*; заднее меккелево отверстие короткое или умеренно удлиненное.

Сравнение. М.А. Шишкин сближает бентозухид с *Trematosauroida* (1980). Таким образом, *Benthosuchidae* отличаются от *Trematosauridae* Watson относительно сближенностью орбит, меньшим орбито-пинеальным расстоянием, наличием переднебокового выступа заглазничной кости, плавного соединения надглазничного и подглазничного желобков боковой линии, относительно корот-

ким птериго-парасфеноидным швом, неполным налеганием парасфеноида на основания боковых затылочных костей, наличием мускульных гребней на парасфеноиде, широкого контакта эпиптеригоида и базисфеноида, развитием нижнеушных отростков боковых затылочных костей, предушию гребня восходящей пластины птеригоида, наличием зубного ряда позади переднего небного отверстия, иногда более выраженным ангулярным изгибом нижней челюсти и более коротким задним меккелевым отверстием.

От *Heylerosauridae* Shishkin, 1980 отличается отсутствием контакта заглазничной и предлобной костей, укороченностью парасфеноида, отсутствием шовного контакта боковых затылочных и крыловидных костей, а также резко укороченными квадратными ветвями птеригонидов, незамкнутыми ушными вырезками.

Состав. Два подсемейства: *Benthosuchinae* Efremov, 1937; *Thoosuchinae* Getmanov, 1982.

Замечания. Бентозухиды (в особенности бентозухины) объединяют наиболее примитивных трематозавроидов, сохранявших большое сходство с примитивными капитозавроидами (капитозавридами) группы *Wetlugasaurus*. Среди их общих признаков в первую очередь следует отметить относительную уплощенность и расширенность черепа, суженность и вытянутость ушных вырезов и задних отростков таблитчатых костей, сближенность орбит и положение пинеального отверстия недалеко от уровня их задних краев, наличие контакта перед и заднелобной костей, короткий, широкий парасфеноид, не закрывавший вентрально оснований боковых затылочных костей. У примитивных форм (*Wetlugasaurus samarensis* Sennikov, 1981, «*Benthosuchus*» *madagascarensis* Lehman, 1961) это сходство с бентозухидами дополняется широким развитием небной шагрени.

Основные отличия *Wetlugasaurus* и других капитозаврид от бентозухид — отсутствие посторбитальной (предпинеальной) и пренариальной "зон роста", прохождение надглазничного желобка боковой линии вне слезной кости; переднее небное отверстие у них без перегородки, образованной отростками сошников; постфенестральный зубной ряд имеет дугообразную форму.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт Восточно-Европейской платформы; нижнеоленёкский подъярус Дальнего Востока (Южное Приморье).

ПОДСЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHINAE EFREMOV, 1937
(NOM. TRANSL. OTSCHEV, 1958 EX BENTHOSUCHIDAE, EFREMOV, 1937)

Типовой род. *Benthosuchus* Efremov, 1937.

Диагноз. Длина черепа обычно до 25—30 см. Череп низкий в затылке, его боковые края почти прямые, как правило, несколько вогнутые в области ноздрей. Челюстные мышелки несколько позади затылочных. Глазницы сближены (индекс межглазничного расстояния 1—1,25). Межглазничная впадина глубокая. Ноздри удлинённые, их оси почти параллельны. Выросты таблитчатых костей относительно хорошо развиты. Ушные вырезки глубокие с параллельными боковыми краями и тупозакругленными вершинами. Наличие *septomaxillae* нехарактерно. Заднелобные, заглазничные, надвисочные кости укорочены. Заглазничная кость образует выступ латеральные глазницы. Слезная кость удалена от глазницы на расстояние более трети своей длины. Слезная и скуловая флексуры подглазничного желобка системы боковой линии выражены очень сильно. Височный желобок не протягивается назад дальше центра окостенения надвисочной кости. Затылочные фланги чешуйчатых и квадратно-скуловых костей обособлены от крыши черепа ее выступающим назад карнизом. Затылок почти вертикальный. Восходящая пластина крыловидной кости впереди полости среднего уха плавно изгибается медиально, формируя предуш-

ной отдел и практически не имеет переднего продолжения (*lamina interna*), отделяющего основание эпиптеригоида от базисфеноида. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида слабо выпукла. Тело парасфеноида поперечно вытянуто, боковые затылочные кости значительно выступают позади него. Мускульные гребни парасфеноида развиты сильно. Мечевидный отросток относительно широкий. Нёбные кости простираются назад почти до середины длины межптеригоидных отверстий и соединяются на вентральной стороне нёба с удлинненными нёбными ветвями птеригоидов. Перегородка в переднем нёбном отверстии часто неполная. В составе *palatoquadratum* обычно окостеневают *quadratum*, *epipterygoideum*; в составе мозговой коробки постоянно — *exoccipitalia*, обычно — *sphenethmoideum*, часто — *prooticum*, реже — *opisthoticum*, *basisphenoideum* и *basioccipitale*. Канал нёбного нерва в месте его выхода из мозговой коробки всегда проходит между парасфеноидом и базисфеноидом.

На наружных крыловидных костях обычно нет дифференцированных клыков, а лишь укрупненные зубы. Впереди них (позади палатинных клыков) более 10—15 мелких зубов. Постфенестральные зубные ряды хорошо развиты и образуют друг с другом острый угол.

Нижняя челюсть с крутым ангулярным изгибом, маленьким задним меккелевым отверстием и коротким засочленовным отростком. *Torus arcuatus* пологий в плане, его дорсальный гребень развит слабо. Симфиз нижней челюсти высокий.

Межключица с округлым задним краем, узким передним отростком. Скульптура наружной поверхности покровных костей состоит преимущественно из крупных, полигональных и округлых в плане ямок, разделенных высокими гребнями и вытянутых по периферии костей (у молодых особей) и главным образом в предглазничной, щёчной и иариальной областях черепа в узкие глубокие желобки.

Состав. *Benthosuchus Efremov, 1937*; нижний триас, ветлужский надгоризонт Восточно-Европейской платформы и его аналоги в Предуральском прогибе.

Benthosphenus Shishkin, 1979; нижний триас, нижнеоленёкский подъярус, зона *Anasibirites nevolini*, Южное Приморье.

Сравнение см. в описании подсемейства *Thoosuchinae*.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт Восточно-Европейской платформы.

Род *Benthosuchus Efremov, 1937*

Benthosaurus: Efremov, 1929, S. 757.

Rasaurus: Кузьмин, 1938, с. 15.

Benthosuchus: Ефремов, 1937, с. 131; Быстров, Ефремов, 1940, с. 1; Шишкин, 1964, с. 90; 1979, с. 202; Очев, 1966, с. 184; 1972, с. 155; Ивахненко, 1972, с. 93.

Parabenthosuchus: Очев, 1958, с. 486; Шишкин, 1964, с. 91.

Типовой вид. *Benthosaurus sushkini Efremov, 1929*, нижний триас, рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта Восточно-Европейской платформы; Никольский р-н Вологодской обл., с. Вахнево на р. Шарженге.

Диагноз. Череп со слегка удлинненной и резко притупленной преариальной областью. Его боковые края на уровне ноздрей вогнут. Скуловой желобок системы боковой линии располагается вдоль шва чешуйчатой и квадратноскуловой костей. На внешних краях птеригоидов латерально от шагреневых полей — покровная скульптура. Длина хоаны обычно вдвое и более превышает ширину; продольные оси хоан сходятся впереди под острым углом. Постфенестральный зубной ряд вклинивается между хоанами на незначительную глубину. На эктоптеригоидах нет развитых клыков. Ретроартикулярный отросток нижней челюсти очень короткий и массивный со скошенной назад и внутрь депрессорной площадкой.

Состав. 5 видов: *Benthosuchus sushkini* (Efremov, 1929); *Benthosuchus uralensis* (Otschev, 1958); *Benthosuchus korobkovi* Ivachnenko, 1972; *Benthosuchus (?) bashkiricus* Otschev, 1972; *Benthosuchus bystrowi* Getmanov, sp. nov.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт Восточно-Европейской платформы и его аналоги в Предуральском прогибе.

Benthosuchus sushkini (Efremov, 1929)

Benthosaurus sushkini: Efremov, 1929, с. 757.

Rasaurus sp.: Кузьмин, 1938, с. 15.

Benthosuchus sushkini: Ефремов, 1937, с. 131; Быстров, Ефремов, 1940, с. 1; Шишкин, 1964; с. 90; 1979, с. 202; Очев, 1966, с. 184; 1972, с. 155; Ивакиенко, 1972, с. 93.

Голотип. Экз. ПИН N 2243/1; череп; Никольский р-н Вологодской обл., с. Вахнево на р. Шарженге, нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт.

Диагноз (рис. 2). Длина черепа взрослых животных обычно около 300 мм, у старческих особей — до 700 мм. Череп относительно высокий в затылке: его высота составляет более четверти ширины между челюстными мышцами. Ноздри продольно вытянуты; их длина вдвое больше ширины. Пренарияльная область сильно удлинена, до 1,5 раз превышает длину ноздри. Индекс пренарияльного удлинения (pn) — 0,17; межорбитального расстояния (io) — 1,16; орбито-пинеального (pp) — 0,1. Выросты таблитчатых костей имеют широкие вершины, направленные постеро-латерально. Глубина ушной вырезки характеризуется индексом 0,16. Изгиб затылочного края крыши черепа относительно пологий. Депрессорная часть восходящей пластины крыловидной кости плавно выпукла кзади. На медиальной стороне птеригоида *recessus copoideus* отстоит от края межптеригоидного окна. Мускульные гребни на вентральной поверхности парасфеноида развиты относительно слабо, ориентированы поперечно и не соединяются у средней линии. Лежащая позади мускульных гребней продольно-складчатая часть тела парасфеноида узкая. Желобки для небных вен на парасфеноиде глубокие. Параптеригоидный и парокципитальный гребни дорсальной поверхности парасфеноида относительно массивны, поперечно ориентированы. Мечевидный отросток относительно узкий, вентрально на всем протяжении несет киль. Всегда окостеневает *exoccipitale*, *epipterygoideum* и *quadratum*, обычно — *sphenethmoideum* и *prooticum*, очень редко — *opisthoticum*, *basisphenoideum* и *basioccipitale*. Постфенестральные зубные ряды сходятся под очень острым углом.

Материал. Кол. ПИН N 2243, 2252, 2354, 2355 (сб. И.А. Ефремова и Ф.М. Кузьмина 1927—1929 гг.); р. Шарженга (бас. р. Юг), с. Вахнево (Вологодская обл.); нижний триас, рыбинский горизонт, шилихнинская (вахневская) свита. В том числе: экз. N 2243/1; 2252/2, 3, 5; 2354/1, 2, 3 — черепа (полный каталог коллекции см. Быстров, Ефремов, 1940, с. 7—11).

ПИН N 2424; р. Таволжанка (бассейн р. Самара), правый склон оврага Мечеть северо-восточнее с. Усманка Богатовского р-на Куйбышевской обл.; нижний триас, рыбинский горизонт, старицкая свита.

Образцы: 1,3 — черепа; 2,4,5 — неполные черепа.

ПИН N 3998; р. Елга (бассейн р. Выми — притока р. Вычегды), 6 км выше устья (Коми АССР); нижний триас, рыбинский горизонт, красноборская свита. Образец: 1 — череп.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт Восточно-Европейской платформы; Волго-Вятское междуречье, Общий Сырт, Коми АССР.

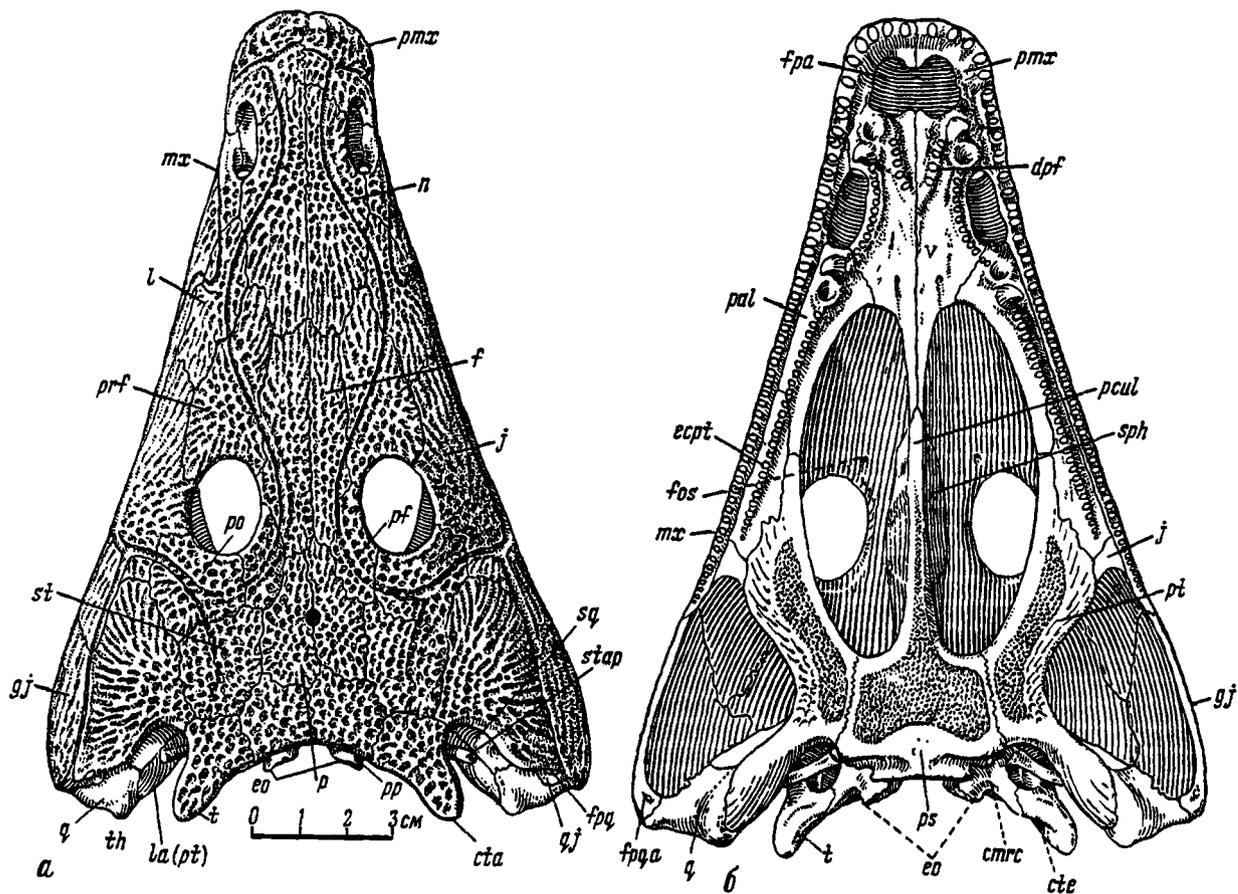


Рис. 2. *Benthosuchus sushkini* Efremov; череп, реконструкция по голотипу ПИН N 2243/1 и экземплярам ПИН N 2252/2, 3, 5; 2354/1, 2, 3 (а — сверху; б — небная сторона). Нижний триас, рыбинский горизонт Восточно-Европейской платформы

Benthosuchus uralensis (Otschev, 1958)

Parabenthosuchus uralensis: Очев, 1958, с. 486; Шишкин, 1964, с. 91.

Benthosuchus uralensis: Очев, 1966, с. 184; 1972, с. 158.

Голотип. Экз. ПИН N 4167/1; череп; Южное Приуралье, Буртинский р-н Оренбургской обл., овраг Блюменталь в 0,5 км восточнее пос. Блюменталь; нижний триас, копанская свита.

Диагноз (рис. 3). Череп относительно вытянутый, длиной более 270 мм, с значительно удлиненной и суженной пренариальной областью. Депрессорная часть восходящей пластины крыловидной кости относительно сильно выпуклая. *Recessus conoideus* птеригоида расположен вблизи самого края межптеригондного окна. Мускульные гребни парасфеноида развиты необычайно мощно, сильно отогнуты вентрально, открывая обширные карманы для прикрепления вентральных шейных мышц. В плане гребни сомкнуты и ориентированы косо по отношению к средней линии, образуя с последней острые углы, открытые вперед. Лежащая позади мускульных гребней продольно-складчатая часть тела парасфеноида узкая. Гребни дорсальной поверхности парасфеноида широко разомкнуты и образуют вместе с нижеушным отростком боковой заты-

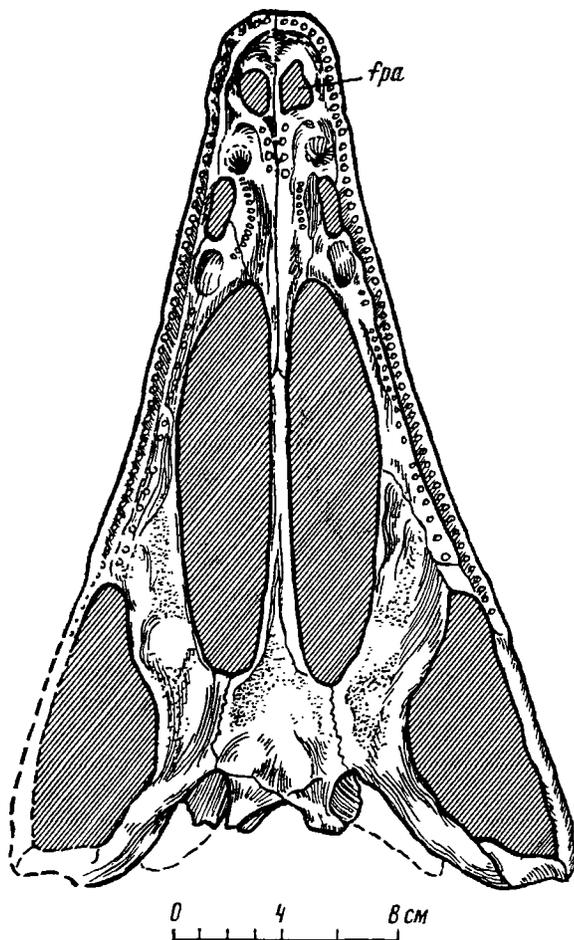


Рис. 3. *Benthosuchus uralensis* (Otschev), череп с небной стороны (по Очеву, 1958, рис. 1). Нижний триас, вохминский горизонт, копанская свита, Ю. Приуралье

лочной кости глубокую впадину. Мечевидный отросток узкий, несет киль. Окостеневают *exoccipitale*, *epipterygoideum*, *quadratum*, *sphenothoideum*, *prooticum*, *opisthoticum*, *basisphenoideum*, *basioccipitale*.

Сравнение. Отличается от *B. sushkini* несколько более суженной мордой, большей выпуклостью депрессорного отдела *lamina ascendens pterygoidei*, положением *recessus conoideus* вблизи самого края межптеригоидного окна, необычайно мощным развитием и ориентировкой мускульных гребней парасфеноида, более латеральным расположением ограничиваемых ими мускульных карманов, значительным развитием впадины между гребнями на дорсальной поверхности парасфеноида, исключительно полным окостенением первичного черепа, более продольной ориентировкой постфенестральных зубных рядов.

Материал. Помимо голотипа — экз. ПИН N 4167/2, левый птеригоид из того же местонахождения.

Распространение. Нижний триас; копанская свита, Оренбургское Приуралье.

Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, 1972

Benthosuchus korobkovi Iv.: Ивахненко, 1972, с. 93.

Голотип. Экз. ПИН N 3200/1; череп; Андроповский р-н Ярославской обл., правый берег р. Волги против деревень Тихвинское — Паршино; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт (паршинские слои).

Диагноз (рис. 4). Длина черепа взрослых животных обычно до 200 мм, у старческих особей — до 300—350 мм. Череп относительно уплощенный (высота затылка составляет менее четверти его ширины между челюстными мышцелками) с слабовыпуклыми боковыми краями (вогнутыми лишь на уровне ноздрей). Ноздри слабоудлиненные, широкоовальные. Пренарияльная область вытянута умеренно, обычно не превышает длины ноздри. Индекс $pn = 0,14$; $io = 1,13$; $pp = 0,073$. Выросты таблитчатых костей с узкими, направленными назад вершинами подчеркивают сильный прогиб затылочного края черепа. Индекс $ots = 0,17$. Обычно имеется маленькое *septomaxillare*. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида (ниже *crista obliqua*) относительно уплощена. Медиальный край небной ветви птеригоида часто формирует сзади выступ, обуславливающий резкое сужение окончания межптеригоидной ямы. Впереди подобный выступ иногда образован сошником. Желобки для небных вен на птериго-парасфеноидных швах неглубокие, имеют расплывчатые очертания. Задний край тела птеригоида в месте выхода евстахиевой трубы, как правило, резко вогнут; *recessus conoideus* значительно отстоит от края межптеригоидного окна. Мускульные гребни парасфеноида развиты относительно слабо, ориентированы поперечно и не соединяются у средней линии; вершины мускульных ям расположены медиальнее областей сочленения парасфеноида с боковыми затылочными костями. Лежащая позади мускульных гребней продольно-складчатая часть тела парасфеноида обычно достигает более трети его общей длины. Гребни дорсальной поверхности парасфеноида относительно мало массивны, отнесены назад, поперечно ориентированы и сближены. Разделяющее их углубление развито относительно слабо. Между укороченным нижнеушным отростком боковой затылочной кости и параптеригоидным гребнем парасфеноида остается обширная щель. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий, с плоско-выпуклой вентральной поверхностью, несет киль только в основании. Степень развития перегородки в переднем небном отверстии и участие в ней передних отростков сошников индивидуально варьирует. Желобки для небных вен на птериго-парасфеноидных швах неглубокие, имеют расплывчатые очертания. Окостенение первичного черепа сильно варьирует. Обычно окостеневают только боковые затылочные и квадратные кости. Постфенестральные зубные ряды составляют довольно широкий угол.

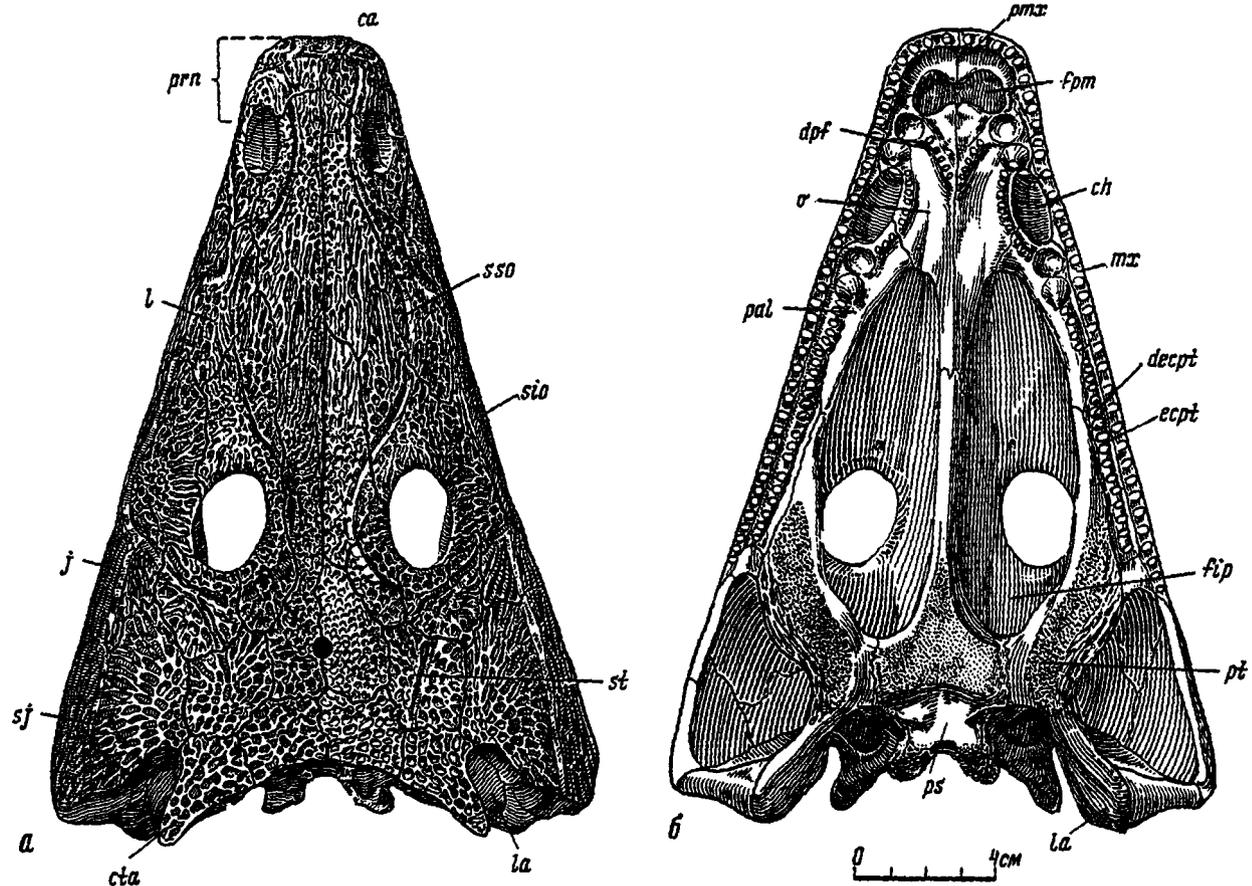


Рис. 4. *Venthosuchus korobkovi* Ivachnenko; череп, реконструкция по экз. ПИН N 3200/1, 32, 65, 66, 129 (а — сверху, б — небная сторона). Нижний триас, рыбный горизонт, рыбная свита; Ярославское Поволжье

Сравнение. Отличается от *V. sushkini* и *V. uralensis* относительно мелкими размерами, некоторым уплощением черепа и слабовыпуклыми его боковыми краями, овальной формой ноздрей и незначительным развитием пренариальной области, сближенными орбитами (индекс *io*), приближенностью пинеального отверстия к глазницам (индекс *pp*), длинными, направленными назад *supra tabularia*, очевидно, наличием в норме *septomaxillare*, относительной уплощенностью депрессорной части восходящей пластины птеригоида, развитием костных выступов, суживающих окончания межптеригоидных окон, как правило, наличием вогнутости заднего края тела птеригоида, значительным развитием продольно-складчатой части тела парасфеноида, слабым развитием и поперечной ориентировкой мускульных гребней парасфеноида, некоторым расширением мечевидного отростка, как правило, недоразвитием передних сошниковых отростков, расплывчатостью границ желобков для небных вен, расставленностью постфенестральных зубных рядов. Кроме того, от *V. sushkini* отличается обширностью мускульных ям позади мускульных гребней парасфеноида; от *V. uralensis* — удаленностью *recessus conoideus* от края межптеригоидного окна, слабым развитием и поперечной ориентировкой мускульных гребней парасфеноида, более медиальным расположением вершин мускульных ям.

Материал. Кол. ПИН N 3200; правый берег Волги у с. Тихвинское, ниже г. Рыбинска (Ярославской обл.); нижний триас, рыбинский горизонт (паршинские слои).

Образцы: 1, 63, 65, 69, 70, 74, 129, 130, 168, 169, 178, 183, 184, 188 — почти полные черепа; 2, 3, 30, 31, 48, 67, 71, 134, 170, 177, 185 — неполные черепа (как правило, без предглазничной области); 15, 66, 68, 73, 77, 131, 179, 181, 207 — крупные фрагменты черепов; 32, 135, 176, 193 — фрагменты и отпечатки на породе крыши черепа; 10, 12, 171, 172, 175, 180, 205 — ядра черепа.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, Ярославское Поволжье.

Venthosuchus bystrowi Getmanov, sp. nov.

Название вида в честь профессора А.П. Быстрова, из коллекций которого взят описываемый череп.

Голотип. Экз. ПИН N 3783/1; череп, предположительно Нейский р-н Костромской обл. у г. Макарьева, сборы Унженской экспедиции 1935 г., точное место находки неизвестно.

Диагноз (рис. 5). Череп высокий с прямыми боковыми краями и вытянутой пренариальной областью. Затылочный край резко вогнут вблизи средней линии. Ноздри удлинненно-округлые. Индекс *pn* — 0,17; *io* — 1,25; *pp* — 0,11. Выросты таблитчатых костей необыкновенно широкие и массивные, направлены постеро-латерально. Индекс *ots* — 0,17. Карниз, отделяющий *lamina parapterygoidea* чешуйчатой кости от крыши черепа, относительно высокий. Восходящая пластина птеригоида отделена от его основания мощным гребнем, протягивающимся вдоль вентральной поверхности кости. Задний край птеригоида без резкой вогнутости в месте выхода свстахиевой трубы; нижнешушные отростки боковых затылочных костей едва не вступают в контакт с птеригоидами. Мускульные гребни парасфеноида хорошо развиты, поперечно ориентированы; вершины мускульных ям лежат латерально — над областью контакта парасфеноида с боковыми затылочными костями. Продольно-складчатая часть тела парасфеноида узкая. Мечевидный отросток узкий. Желобки для небных вен на птериго-парасфеноидных швах глубокие. Переднее небное отверстие разделено узкой перегородкой. Окостенение первичного черепа включает, помимо *quadratum* и *exoccipitale*, также *eipterygoideum* и *prooticum*.

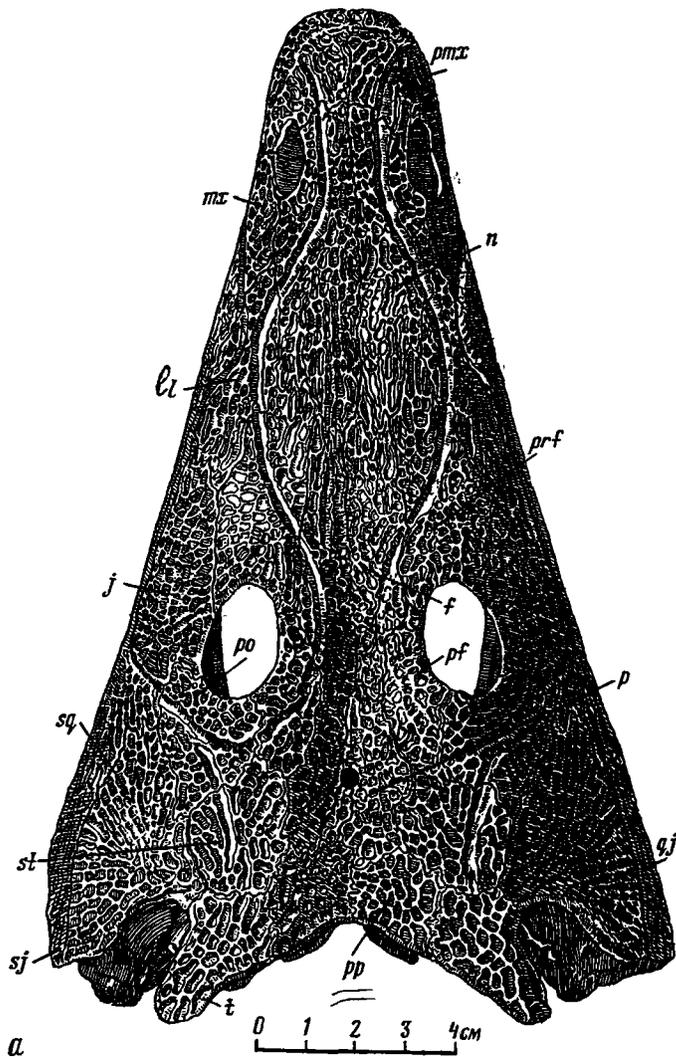


Рис. 5. *Benthosuchus bystrowi* Getmanov, sp. nov.; череп по голотипу ПИН N 3783/1 (а — сверху; б — затылок; в — небная сторона). Нижний триас, рыбинский (?) горизонт, бассейн р. Унжи (?)

Постфенестральные зубные ряды внедряются между хоанами на расстояние до середины их длины. Скульптура наружной поверхности покровных костей очень крупная и грубая.

Сравнение. Отличается от *B. sushkini*, *B. uralensis* и *B. korobkovi* резкой вогнутостью затылочного края вблизи средней линии, расставленными глазницами, необыкновенно широкими и массивными выростами таблитчатых костей, высоким карнизом, отделяющим lamina parapterygoidea squamosi от крыши черепа, по-видимому, развитием мощного гребня, отделяющего восходящую пластину птеригоида от его основания, необычайно грубой и крупной скульптурой покровных костей. Кроме того, отличается от *B. sushkini* более латеральным расположением вершин мускульных ям на заднем крае парасфеноида, а от *B. uralensis* — более поперечной ориентированностью мускульных гребней этой кости. Отличается от *B. korobkovi* более прямыми бо-

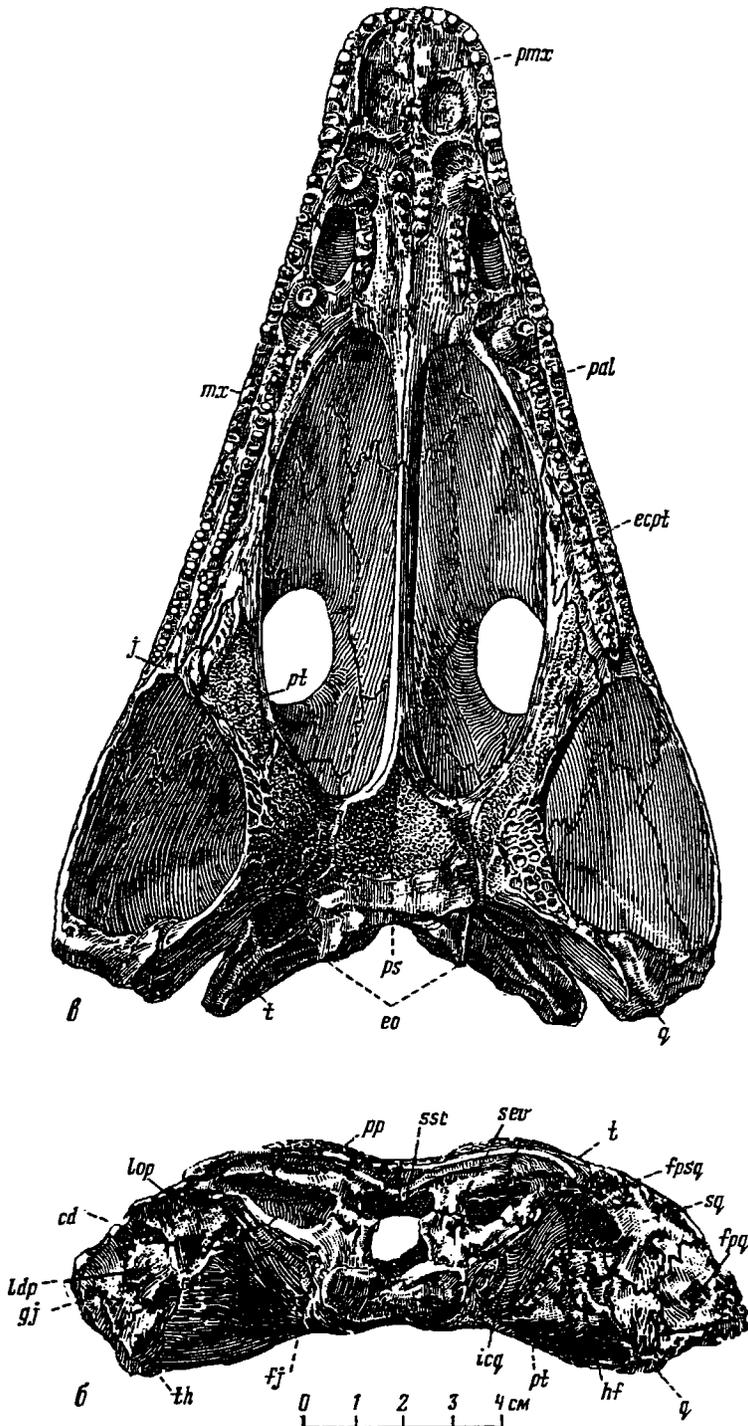


Рис. 5. (окончание)

ковыми краями черепа, удлинением ноздрей, большим удлинением пренариальной области, отодвинутостью пинеального отверстия от орбит, отсутствием глубокой вырезки на заднем крае птеригоида, более латеральным расположением вершин мускульных ям на парасфеноиде, невыраженностью продольно-складчатой части тела парасфеноида, узостью мечевидного отростка, выраженностью желобков для нёбных вен, значительным развитием передних сошниковых отростков, очевидно, более полным оостенением первичного черепа, значительной протяженностью и сближенностью постфенестральных зубных рядов.

Материал. Помимо голотипа — экз. ПИН N 3783/2.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский (?) горизонт, Костромское Поволжье.

Benthosuchus (?) *bashkircicus* Otschev, 1972

Benthosuchus bashkircicus: Очев, 1972, с. 172.

Голотип. Экз. ПИН N 4168/1; правая половина основания черепа; Башкирское Приуралье, Кюргазинский р-н Башкирской АССР; овраг, впадающий справа в р. Казлаир — приток Большого Юшатыря против д. Мураптаво; нижний триас, старицкая или кзылсайская (?) свита.

Диагноз. Длина черепа около 250 мм. Нёбо сильно прогнутое — нёбные ветви крыловидных костей вблизи их основания стоят почти под углом 45° к горизонтальной плоскости и плавно переходят в вертикальную *lamina ascendens*. Вследствие этого костное дно полости среднего уха почти вертикально, *recessus conoideus* несколько отстоит от переднего края птеригопарасфеноидного шва. Мускульные гребни парасфеноида ориентированы поперечно. Шагрень развита очень слабо: на парасфеноиде имеется лишь небольшое поле в основании мечевидного отростка, на крыловидной кости шагрень узкой полосой протягивается вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна, едва достигая области птеригоидных флангов, будучи латерально замечена покровной скульптурой. Желобки для нёбных вен не выражены.

Сравнение. Отличается от видов рода *Benthosuchus* сильно прогнутым нёбом и наклоненным костным дном полости среднего уха; на вентральной поверхности нёба — исключительно слабым развитием шагрени и невыраженностью желобков для нёбных вен. От *B. uralensis* отличается, кроме того, поперечной ориентированностью мускульных гребней парасфеноида и отодвинутостью *recessus conoideus* от края межптеригоидного окна. От *B. kogobkovi* отличается мощным развитием параптеригоидного гребня и его более продольной ориентированностью. От *B. bystrovi* отличается плавным переходом *lamina ascendens* в горизонтально лежащие тело и нёбную ветвь птеригоида.

Материал. Помимо голотипа — экз. ПИН N 4168/2; правый птеригоид из того же местонахождения.

Распространение. Нижний триас; старицкая или кзылсайская (?) свита, Башкирское Приуралье.

Benthosphenus Shishkin, 1979

Benthosphenus: Шихкин, Лозовский, 1979, с. 201.

Типовой вид. *Benthosphenus lozovskii* Shishkin, 1979, нижний триас, нижеоленёкский подъярус; Южное Приморье, о-в Русский.

Диагноз. Череп с умеренно удлинённой и нерасширенной пренариальной областью и прямыми боковыми краями. Хоаны короткие, их продольные оси параллельны. Постфенестральный зубной ряд глубоко вклинивается между хоанами — на расстоянии более половины их длины. На эктоптеригоидах развиты небольшие клыки.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Отличается от *Venthosuchus* относительно слабым развитием пренариальной области; короткими, продольно ориентированными хоанами; глубоким внедрением постфенестрального зубного ряда между хоанами; отчетливой дифференцировкой зубов на эктоптеригоидах.

Замечания. Род *Venthosphenus* известен по единственному фрагментарному образцу.

Benthosphenus lozovskii Shishkin, 1979

Benthosphenus lozovskii: Шишкин, Лозовский, 1979, с. 201.

Голотип. Экз. ПИН N 3785/1, отпечаток передней части небной поверхности черепа, Южное Приморье, о-в Русский; нижнеоленёкский подъярус зона *Anasibirites nevolini*.

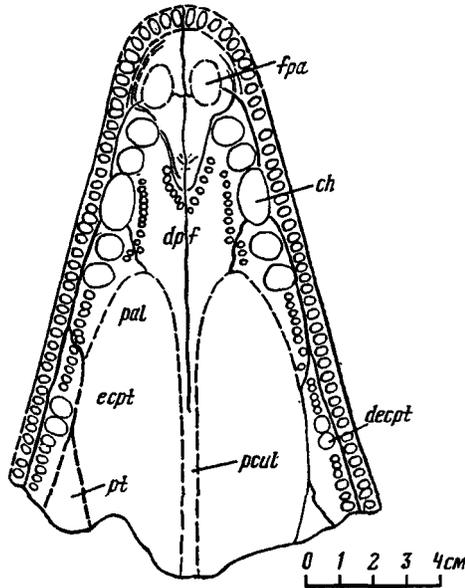


Рис. 6. *Benthosphenus lozovskii* Shishkin; отпечаток передней части небной поверхности черепа по голотипу ПИН N 3785/1 (см. Шишкин, 1979, рис. 1а) Нижний триас, нижнеоленекский подъярус, о-в Русский

Диагноз (рис. 6). Максиллярные зубные ряды на уровне задней части хоаны отогнуты медиально. Треугольная площадка между гребнями, окаймляющими медиально постфенестральные зубные ряды, резко углублена.

Материал. Экз. ПИН N 3785/1, голотип.

Распространение. Нижнеоленёкский подъярус, Южное Приморье.

ПОДСЕМЕЙСТВО THOOSUCHINAE GETMANOV, 1982

Thoosuchinae: Гетманов, 1982, с. 98.

Типовой род. *Thoosuchus* Efremov, 1940.

Диагноз. Некрупные формы: длина черепа у большинства родов менее 200 мм. Череп относительно высокий, его боковые края вогнутые. Челюстные мышечники расположены немного позади затылочных или почти на одном с ними уровне. Глазницы значительно расставлены (индекс межглазничного расстояния 2—2,7). Межглазничная впадина неглубокая. Ноздри широкоовальные, их оси обычно не вполне параллельны. Выросты таблитчатых костей, как правило, короткие. Ушные вырезки неглубокие, открытые. Всегда имеется крупное сертомаксиллярное. Заднелобные, заглазничные, надвисочные кости обычно сужены и удлинены. Заглазничная кость, как правило, не образует выраженного бокового выступа латеральнее глазницы. Слезная кость, обычно, удалена от глаз-

цы на расстояние менее трети своей длины. Слезная и скуловая флексы подглазничного желобка системы боковой линии выражены слабо. Височный желобок протягивается назад дальше центра окостенения надвисочной кости. тыльные фланги чешуйчатой и квадратноскуловой костей нерезко обособлены от крыши черепа. Затылок обычно немного наклонен вперед. Восходящая пластина птеригоида характеризуется слабым предушным изгибом и личием переднего продолжения (впереди полости среднего уха) — *lamina tegna*, образующего верхнюю стенку *recessus conoideus*. Депрессорная часть сползающей пластины снаружи сильно выпуклая, на ее заднелатеральном крае сположена обширная, глубокая ложбина для квадрато-стапедияльного хряща. лопарасфеноида продольно вытянуто, расширено в задней трети; птериго-расфеноидные швы удлинены. Часть парасфеноида, лежащая позади этих зов, удлинненная, продольно-складчатая; она на значительном протяжении подстиет основания боковых затылочных костей. Мускульные гребни развиты еренно. Мечевидный отросток узкий, лезвиевидный. Эктоптеригоиды удлинны за счет небных костей и небных ветвей птеригоидов и, как пра-ло, полностью их разделяют. Переднее небное отверстие всегда разделе-перегородкой. *Epipterygoideum* обычно не окостеневае. В составе собственно зговой коробки окостеневают лишь боковые затылочные кости. Канал я небного нерва в месте выхода его из черепа обычно на небольшом про-жении полностью погружен в парасфеноид. На эктоптеригоидах имеются рошо дифференцированные клыки. Между эктоптеригоидными и палатинными ыками не более 10—12 мелких зубов. Постфенестральные зубные ряды льно редуцированы.

Нижняя челюсть с пологим ангулярным изгибом, удлинненным задним мек-пелевым отверстием и длинным засочленовным отростком. *Torus arcuatus* сет острый, сильно выпуклый в плане гребень. Симфиз нижней челюсти лощен дорсовентрально. Межключица удлинненная, крестообразной формы. Скульптура покровных костей характеризуется преобладанием вытянутых ебней и желобков; гребни часто распадаются на многочисленные отдель-ые бугорки.

Сравнение. Отличается от *Benthosuchinae* Efremov, 1937 мелкими разме-ми, высоким черепом, равномерной вогнутостью его боковых краев, как авило, приближенностью челюстных мышцеков к уровню затылочных, рас-авленностью глазниц, слабо вогнутым межорбитальным промежутком, округ-й формой ноздрей, короткими выростами таблитчатых костей, мелкими, крытьми ушными вырезками, наличием крупной *septomaxillare*, удлинненностью суженностью заднелобной, заглазничной и надвисочной костей, отсутствием, к правило, бокового выступа заглазничной кости, приближенностью слезной сти к глазнице, слабой выраженностью слезной и скуловой флексур под-азничного желобка и удлинением височного желобка системы боковой линии, сутствием высокого карниза, отделяющего от черепной крыши затылочные анги чешуйчатой и квадратноскуловой костей, наклоном затылка, слабым едушным изгибом *lamina ascendens*, наличием зачатка *lamina interna*, силь-й выпуклостью депрессорной части восходящей пластины, наличием депрессии я квадрато-стапедияльного хряща, слабым окостенением *palatoquadratum* мозговой коробки, прохождением канала небного нерва в парасфеноиде, пее удлинненной формой тела парасфеноида и его узким мечевидным отрост-м, умеренным развитием мускульных гребней, удлиннением эктоптеригоидов счет небных костей и птеригоидов, полной разделенностью переднего бного отверстия, наличием хорошо дифференцированных клыков на экто-тригоидах, редуцией постфенестральных зубных рядов, более пологим ангу-рным изгибом нижней челюсти, удлиннением заднего меккелева отверстия и роартикулярного отростка, сильной выпуклостью в плане *torus arcuatus*,

несущего острый гребень, уплощенностью симфиза нижней челюсти, удлинением и крестообразной формой межключицы, преобладанием гребнисто-бугорчатой покровной скульптуры.

Состав. *Thoosuchus* Efremov, 1940; *Prothoosuchus* Getmanov gen. nov.; *Angusaurus* Getmanov gen. nov., *Trematotegmen* Getmanov gen. nov.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт (рыбинский и слудкинский горизонты).

Род *Thoosuchus* Efremov, 1940

Trematosuchus: Рябинин, 1927, с. 519; Кузьмин, 1935, с. 39.

Lyrocephalus (pars): Гартман-Вейнберг и Кузьмин, 1936, с. 63.

Thoosuchus: Ефремов, 1940, с. 13; Шишкин, 1964, с. 91; 1979, с. 202; Каландадзе и др. 1968, с. 85; Ивахненко, 1971, с. 45.

Volgasaurus: Romer, 1947, p. 211; Huene, 1956, S. 84.

Типовой вид. *Lyrocephalus acutirostris* Hartmann—Weinberg et Kuzmin 1936; нижний триас; рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта, Верхний Поволжье.

Диагноз. Относительно крупные формы: длина черепа до 150 мм, его боковые края незначительно вогнутые, почти прямые и предглазничная область умеренно суженная (по сравнению с бентозухинами). Контур черепной крыши в сагиттальном плане образует перегиб впереди глазниц, так как носовая часть черепа значительно больше посторбитальной. Щека переходит в крышу черепа плавным изгибом. Глазницы овальной формы, относительно сближенные (индекс $io = 2-2,2$); их продольные оси сходятся впереди ноздрей; индекс $pp = 0,12-0,13$; $pn = 0,15$. Межорбитальный прогиб пологий. Табличатые кости удлиненные; индекс $s = 1-0,7$, $ots = 0,13-0,14$. *Cornu tabularia* направлены постеро-латерально. Ушные вырезки расширяются кзади плавно и незначительно. Длина заднетеменной кости примерно равна ее ширине. Контакт передне- и заднелобной костей очень узкий. Слезная кость отстоит от орбиты на расстоянии менее половины длины последней. Желобки системы боковой линии неглубокие. Обе флексуры подглазничного желобка (*flexura jugalis* и *flexura lacrimalis*) у взрослых особей относительно хорошо выражены. Скуловой желобок в своей задней части дугообразно изгибается вверх, переходя на чешуйчатую кость. Затылочные фланги заднетеменных и табличатых костей тонкие, ажурные. *Squamosum* имеет относительно хорошо развитую *crista falciformis*, широкую *lamina parapterygoidea*. Депрессорная (латеральная) часть восходящей пластины птеригоида отчетливо разделяется на две отдела: нижний, являющийся непосредственным продолжением тела птеригоида и вертикальный верхний — выпуклый, формирующий стенки обширной впадины. *Crista obliqua pterygoidei* низко расположена. Кпереди от него верхний край *lamina ascendens pterygoidei* дугообразно повышается кверху, формирует пологую вырезку с приподнятым передним краем. *Lamina interna* зачаточна. Тело парасфеноида существенно длиннее его контакта с птеригоидом. Мечевидный отросток лезвиевидный, желобки для прикрепления глазных мышц в его основании относительно неширокие. Шагреневое поле заходит на основание мечевидного отростка не больше чем на длину тела парасфеноида. На птеригоиде шагрень распространена главным образом на небной ветви вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна; вдоль края субтемпорального окна она замещена покровной скульптурой. Небные кости и птеригоиды не контактируют на вентральной поверхности неба. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками до 10 мелких зубов. Постфенеральные зубные ряды параллельны или образуют острый угол; число зубов в них сильно варьирует. Рисунок скульптуры покровных костей сильно меняется от бугорчато-ячеистого типа до преобладающе гребнисто-желобкового.

Состав. 3 вида: *Thoosuchus jakovlevi* (Riabinin, 1927) — нижний триас, рыбинский или слудкинский горизонт; Верхняя Волга, Волго-Вятское междуречье, бассейн р. Мезени, Общий Сырт; *Th. tardus* Getmanov, sp. nov. — нижний триас, рыбинский—слудкинский горизонты; Общий Сырт; *Th. tuberculatus* Getmanov, sp. nov. — нижний триас, рыбинский—слудкинский горизонты; Общий Сырт.

Замечания. И.А. Ефремов (1940) установил род *Thoosuchus*, основываясь на форме, описанной А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым (1936) как *Lygocephalus acutirostris* и обоснованно ассоциировал с последней ряд других фрагментарных находок из Верхнего Поволжья: *Trematosuchus jakovlevi* Riabinin, 1927, *Trematosuchus weidenbaumi* Kuzmin, 1935, а также черепной фрагмент из местонахождения Вахнево на Шарженге. Впоследствии типовой образец *Thoosuchus* ("*Lygocephalus*") *acutirostris* был утерян, однако собранные в Ярославском Поволжье за последние годы новые материалы подтверждают точку зрения о синонимичности этой формы с описанным ранее А.Н. Рябиным (1927) *Trematosuchus jakovlevi* (Каландадзе и др., 1968; Ивахненко, 1971).

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский — слудкинский горизонты Восточно-Европейской платформы.

Thoosuchus jakovlevi (Riabinin, 1927)

Trematosuchus jakovlevi: Рябинин, 1927, с. 519, табл. 6, фиг. 1—3; Кузьмин, 1935, с. 39; Гартман-Вейнберг и Кузьмин 1936, с. 63, Ефремов, 1940, с. 18, рис. 5.

Lygocephalus acutirostris: Гартман-Вейнберг и Кузьмин, 1936, с. 63.

Thoosuchus acutirostris: Ефремов, 1940, с. 9, рис. 1, 2; Шишкин, 1964, с. 93, рис. 52.

Thoosuchus jakovlevi: Каландадзе и др., 1968, с. 77 (pars); Ивахненко, 1971, с. 45 (pars); 1972, с. 98 (pars).

Голотип. Экз. ЦНИГР N 2169/1; фрагмент преорбитальной части черепа; южная окраина г. Рыбинска Ярославской обл., р. Кормица; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт.

Диагноз (рис. 7). Длина черепа до 150 мм. Челюстные мышелки расположены близко к уровню затылочных. Затылочный край черепа вогнут у средней линии. Индекс io — 2,2, индекс pp — 0,13; pn — 0,15; ots — 0,14. Имеется маленькое *foramen interpraemaxillare*. Дистальные части *supra tabularia* резко сужены по сравнению с основанием и слегка отклоняются в каудальном направлении. Заглазничная кость не образует бокового выступа, ее длина существенно больше ширины. Система боковой линии хорошо развита. Скуловой желобок в своей задней части смещается на чешуйчатую кость. Затылочные фланги таблитчатых и заднетеменных костей в плоскости затылка резко выступают назад; затылочные отростки заднетеменных костей, как правило, очень узкие. Депрессорная часть восходящей пластины крыловидной кости высокая, относительно слабо выпуклая назад; ее верхний отдел несколько уплощен в вертикальной плоскости, и вдавление для гио-квадрата-стапедальной связи имеет в плане трапециевидную форму. Боковые затылочные кости ажурные. Вершины межптеригонидных окон округлые в плане. Мечевидный отросток парасфеноида резко суживается уже в основании. Желобки для прикрепления глазных мышц в его основании глубокие и протягиваются до швов с птеригондами. Продольно-складчатая "окципитальная" часть тела парасфеноида составляет менее трети его общей длины. Эктоптеригониды относительно широкие; нёбные ветви птеригонидов неширокие, с полого изогнутым наружным краем. Шагрень сильно развита на нёбных ветвях птеригондов, шагреневое поле парасфеноида заходит на основание мечевидного отростка не более, чем на половину длины тела парасфеноида. Число зубов между палатинными и эктоптеригонидными клыками (включая зубные лунки) колеблется от 6 до 10 у взрослых особей. Скульптура покровных костей

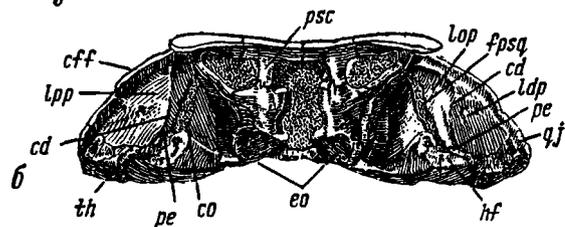
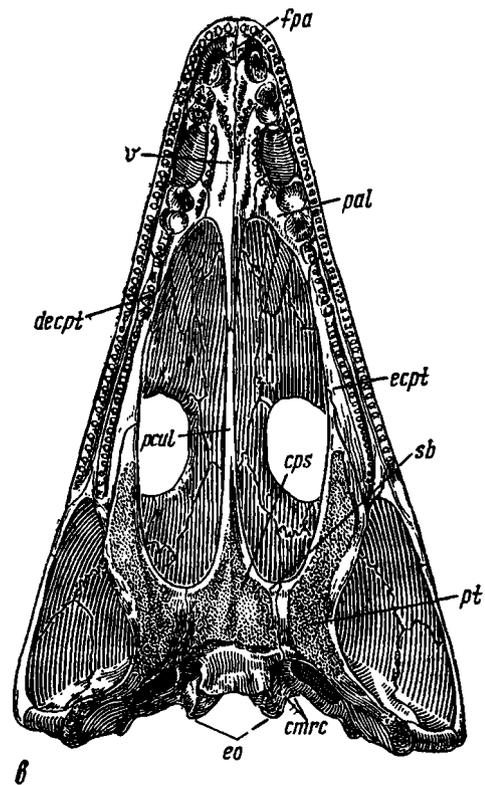
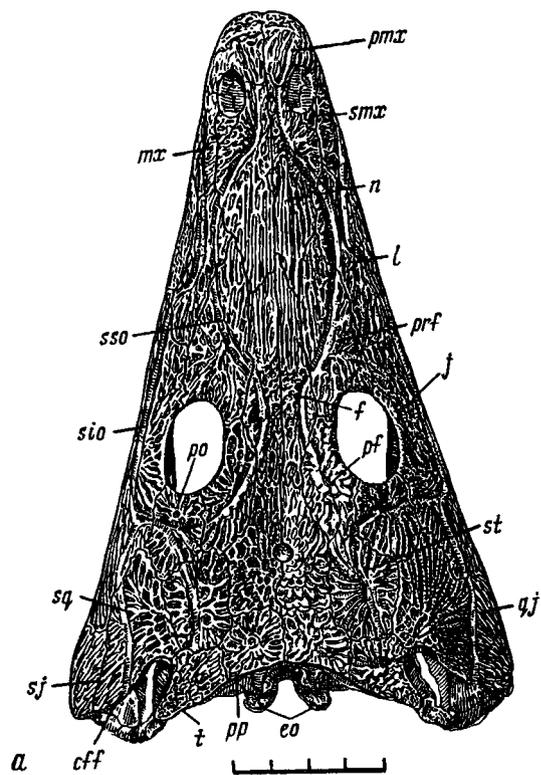


Рис. 7. *Thoosuchus jakovlevi* (Riabinin); череп, реконструкция по экз. ПИН N 3200/6, 36, 43, 81—82, 92—93, 127, 132, 153—160, 165, 187, 190—192, 209 (а — сверху; б — затылок; в — небная сторона). Нижний триас, рыбинский горизонт; рыбинская свита; Ярославское Поволжье

состоят из типичных ячеек и желобков, разделенных высокими острыми гребнями.

Материал. Кол. ПИН 3200; правый берег Волги у с. Тихвинское, ниже г. Рыбинска (Ярославской обл.); нижний триас, рыбинский—слудкинский горизонты.

Образцы: 6, 36, 43, 81, 82, 92, 93, 114, 127, 132, 153, 154, 157, 158, 160, 165, 187, 190, 191, 192, 209 — почти полные черепа; 37, 38, 39, 40, 41, 42, 44, 45, 46, 83, 84, 88, 96, 98, 103, 107, 113, 116, 128, 139, 140, 141, 145, 146, 148, 151, 156, 200, 201, 204, 210, 211, 212, 213, 216, 220, 225 — неполные черепа; 18, 33, 86, 91, 116, 142, 147, 164, 208 — ядра черепа; 112, 113, 199 — обломки передней части черепа; 8, 138, 199 — фрагменты черепа; 95 — крыша черепа.

Кол. ПИН N 2429; Общий Сырт, долина р. Съезжей (бассейн р. Самара, у с. Алексеевка Куйбышевской обл.); нижний триас, рыбинский — слудкинский горизонты.

Образцы: 1 — отпечаток и фрагменты костей черепа; 2 — преорбитальная область черепа.

Кол. ПИН N 3999/1 р. Ветлуга у с. Шилиха (Горьковская обл.), нижний триас, рыбинский горизонт, фрагмент черепа.

Кол. ПИН N 2243/4, р. Шарженга, с. Вахнево, нижний триас, рыбинский горизонт, фрагмент преорбитальной области черепа.

Распространение. Нижний триас, рыбинский—слудкинский (?) горизонты ветлужского надгоризонта; Верхняя Волга, Волго-Вятское междуречье, бассейн р. Мезени, Общий Сырт.

Thoosuchus tardus Getmanov, sp. nov.

Название вида от *tardus* (лат.) — поздний.

Голотип. Кол. ПИН N 4000/1; затылочная часть черепа; Алексеевский р-н Куйбышевской обл., левый берег р. Чапаевки против д. Горениновки; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский (?) — слудкинский горизонты (старичья или кзылсайская свита).

Диагноз (рис. 8). Челюстные мышечки приближены к уровню затылочных. Затылочный край черепа вогнут у средней линии. Скуловой желобок системы боковой линии располагается вдоль шва чешуйчатой и квадратно-скуловой костей. Депрессорная часть восходящей пластины крыловидной кости сильно выпуклая. Тело крыловидной кости очень широкое; ее небная ветвь очень узкая, с сильно выступающим наружным флангом. Желобки для глазных мышц в основании мечевидного отростка слабо выражены и не достигают птериго-парасфеноидного шва. Шагреневое поле парасфеноида заходит на основании мечевидного отростка на расстояние более половины длины его тела.

Сравнение. Очень близок к *Thoosuchus jakovlevi*, от которого отличается расположением скулового желобка вдоль шва *squamosum* — *quadratojugale*, большей выпуклостью депрессорной части восходящей пластины птеригоида, расширенностью тела птеригоида, узкой его небной ветвью с сильно выступающим наружным флангом, слабой выраженностью желобков для глазных мышц в основании мечевидного отростка и распространением шагрени вдоль него.

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН N 4000/2 — фрагмент затылочной части крыши черепа из того же местонахождения, что и голотип.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский—слудкинский горизонты¹; Общий Сырт.

¹Яренский горизонт по В.П. Твердохлебову (устное сообщение).

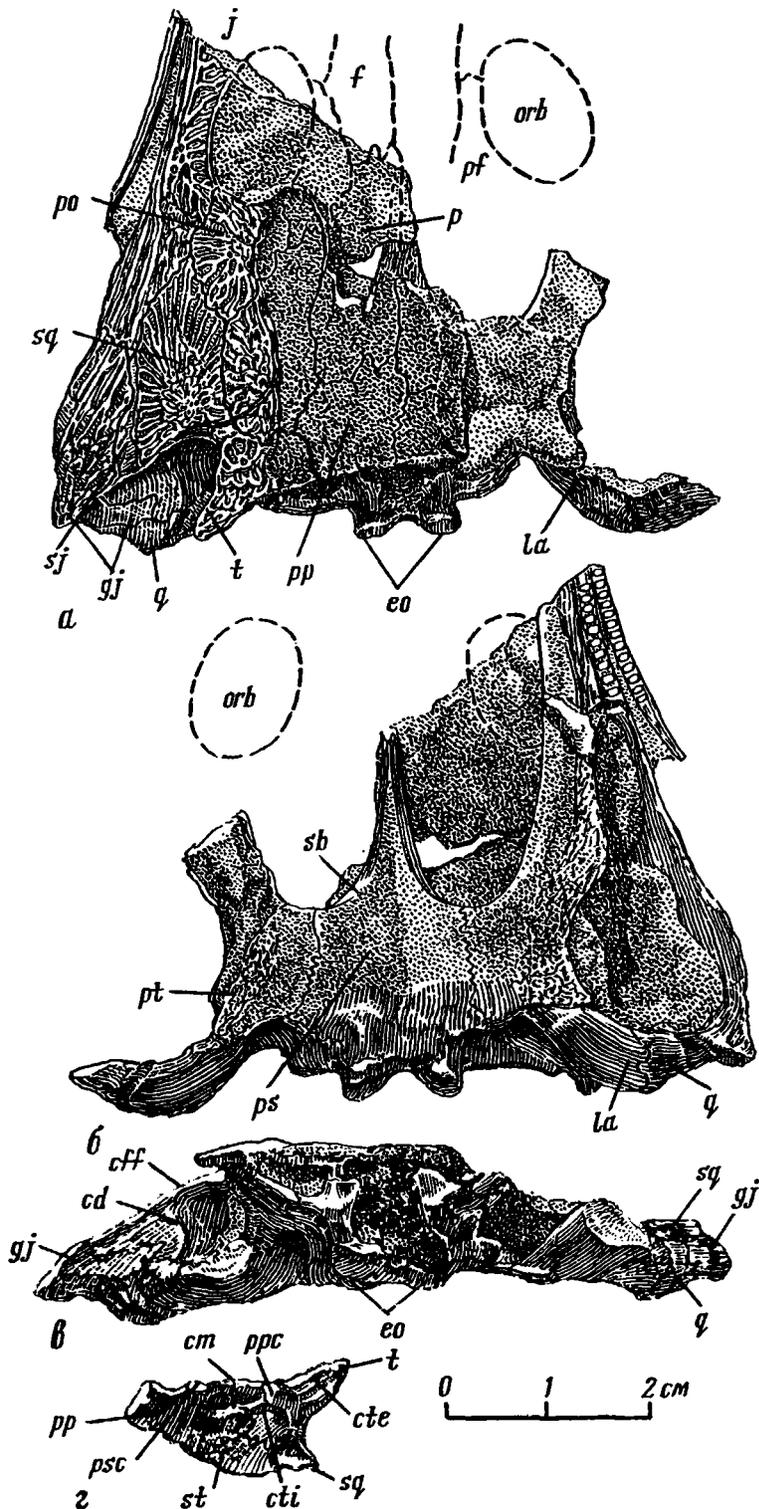


Рис. 8. *Thoosuchus tardus* Getmanov, sp. nov.; череп [а — сверху; б — лобная сторона; в — затылок — по голотипу ПИН N 4000/1; г — фрагмент крыши черепа с ventральной стороны (экз. ПИН N 4000/2)]. Нижний триас, рыбинский или слудкинский горизонт; Общий Сырт

Thoosuchus tuberculatus Getmanov, sp. nov.

Название вида от *tuberculatus* (лат.) — бугорчатый.

Голотип. Экз. ПИН N 4197/1; череп; Бузулукский р-н Оренбургской обл., овраг Каменный Яр (бассейн р. Сорочки, левого притока р. Самары) против с. Троицкого, 4, 6 км севернее совхоза им. Войкова; нижний триас, рыбинский—слудкинский горизонты, старицкая—кзылсайская свиты.

Диагноз (рис. 9). Мелкие формы: длина черепа — около 100 мм. Челюстные мышелки отстоят от уровня затылочных. Затылочный край черепа дугообразный. Глазницы относительно сближенные (индекс io — 2,0); индекс pp — 0,12; ots — 0,12—0,13. *Cognata tabularia* короткие, с широкими, плавно изогнутыми вершинами. Длина заглазничной кости больше ее ширины. Желобки системы боковой линии мелкие и очень узкие. Скуловой желобок лишь в своей задней части слегка отклоняется на чешуйчатую кость. Затылочные фланги заднетеменных и таблитчатых костей не выдаются назад за край черепной крыши. Затылочные отростки заднетеменных костей сильно расширены. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида сильно выпуклая; вдавление для гио-квадрато-стапедальной связи на ее дистальном крае имеет в плане овальную форму. Боковые затылочные кости широкие, массивные. Вершины межптеригоидных окон приострены в плане; основание мечевидного отростка парасфеноида расширено. Сильно развитое на парасфеноиде шагреневое поле распространяется вдоль основания *processus cultriformis* на расстояни, почти равное длине тела парасфеноида. Желобки для прикрепления

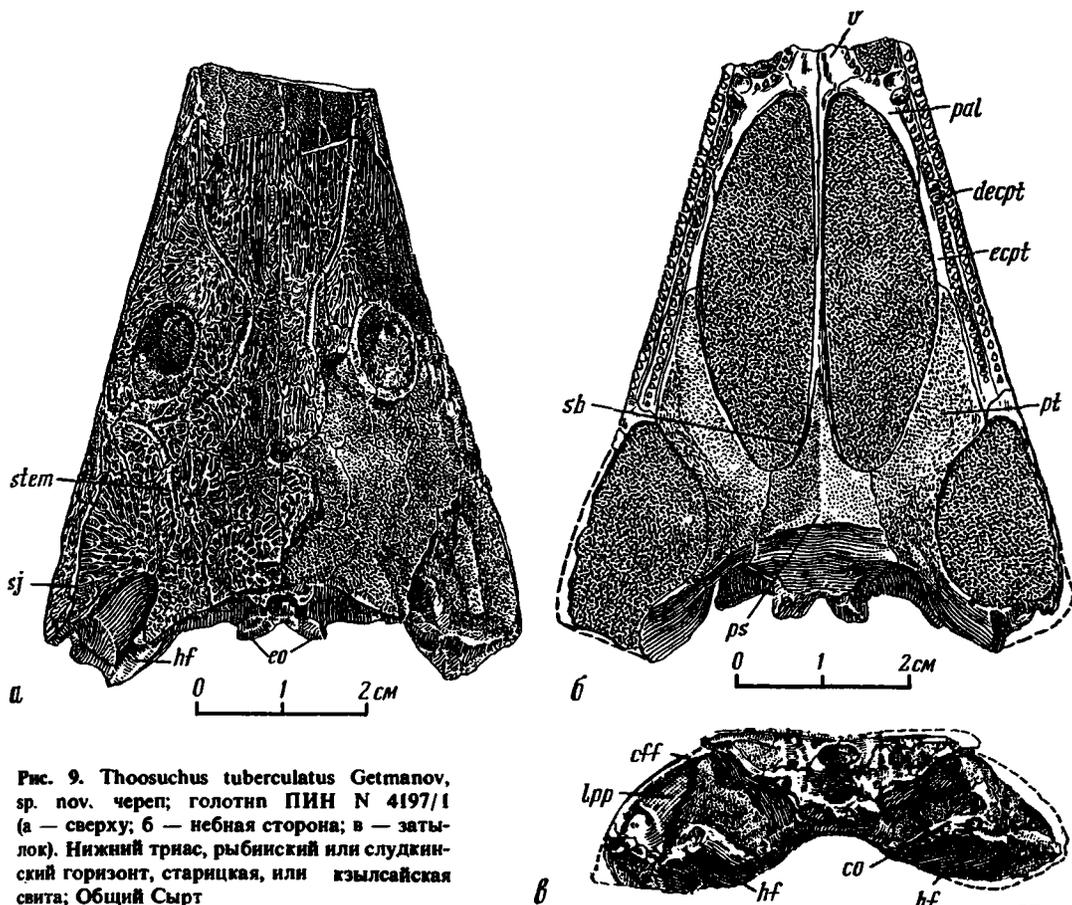


Рис. 9. *Thoosuchus tuberculatus* Getmanov, sp. nov. череп; голотип ПИН N 4197/1 (а — сверху; б — небная сторона; в — затылок). Нижний триас, рыбинский или слудкинский горизонт, старицкая, или кзылсайская свита; Общий Сырт

глазных мышц в основании мечевидного отростка очень узкие. Складчатая "окципитальная" часть тела парасфеноида составляет более трети его общей длины. Эктоптеригоиды очень узкие; небные ветви птеригоидов — широкие, почти прямые. Шагрень на птеригоидах развита очень сильно. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками многочисленные мелкие зубы (10—12). Ячейки и желобки скульптуры наружной поверхности покровных костей очень маленькие и узкие; разделяющие их гребни состоят из сливающихся бугорков.

Сравнение. Отличается от *Th. jakovlevi* и *Th. tardus* более мелкими размерами; плавной, дугообразной формой затылочного края крыши черепа; большим удалением челюстных мышцелков от уровня затылочных; сближенными глазницами; несколько меньшей глубиной ушных вырезок; широкими, плавно изогнутыми вершинами таблитчатых костей; слабым развитием системы боковой линии; расширением затылочных отростков заднетеменных костей; сильной выпуклостью и наклоном депрессорной части восходящей пластины птеригоида; овальной в плане формой вдавления на дистальном крае *lamina ascendens*; массивностью боковых затылочных костей; расширенностью основания мечевидного отростка парасфеноида и распространением на нем шагреня; удлинненностью складчатой части тела парасфеноида, узкими эктоптеригоидами; расширенными и прямыми небными ветвями птеригоидов; сильным развитием шагреня; многочисленностью зубов между небными клыками, бугорчатой модификацией ямчато-желобчатого покровного орнамента.

Материал. Голотип.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский—слудкинский горизонты; Общий Сырт.

Род *Prothoosuchus* Getmanov, gen. nov.

Типовой вид. *Prothoosuchus blomii* Getmanov, sp. nov., нижний триас; слудкинский горизонт ветлужского надгоризонта, Общий Сырт.

Диагноз. Мелкие формы; длина черепа до 70 мм. Череп несколько уплощенный. Форма предглазничной области плохо известна. Контур крыши черепа в сагитальном плане, по-видимому, образует перегиб впереди глазниц. Щечная поверхность плоская и резко отогнута по отношению к крыше. Глазницы округлые, широко расставленные (индекс io — 2,5—2,7). Межорбитальный прогиб пологий. Теменное отверстие приближено к орбитам (индекс pp — 0,06). Таблитчатые кости удлинненные (индекс s — 1). *Cognata tabularia* имеют отогнутые назад вершины. Контур затылочного края черепа без прогиба у средней линии. Ушные вырезки широко открытые, индекс ots — 0,15. Контакт пред- и заднелобной костей широкий. Длина заднетеменной кости примерно равна ее ширине. Слезная кость отстоит от орбит примерно на половину длины последней. Желобки органов боковой линии узкие, глубокие. *Flexura jugalis* отчетливая, *flexura lacrimalis* выражена слабо. Скуловой желобок в своей задней части изгибается медиально, но не переходит на чешуйчатую кость. *Crista falciformis squamosi* развитая. Затылочные фланги заднетеменных костей сильно расширены поперечно. Депрессорная часть *lamina ascendens* сильно утолщена и потому выпуклая. Вдавление на e дистальном крае необычайно крупное. *Crista obliqua pterygoidei* низко расположена. Кпереди от него верхний край *lamina ascendens* повышается вверх формируя пологую вырезку. Зачаток *lamina interna* хорошо выражен. Тел парасфеноида длиннее его контакта с птеригоидом, мечевидный отросток относительно широкий, желобки для прикрепления глазных мышц в его основании слабо выражены. Шагрень покрывает весь парасфеноид до середины длины межптеригоидных окон. Вся вентральная поверхность птеригоидов впереди оснований их квадратных ветвей также несет шагрень. Небные кос

и птеригоиды образуют очень узкий контакт на вентральной поверхности нёба (причем птеригоиды простираются до передней половины длины межптеригоидных окон). Покровная скульптура очень мелкая; гребни, разделяющие ячейки и желобки, состоят из мелких, сливающихся бугорков. Между эктоптеригоидными и палатиными клыками имеется около 10 зубов. Плевроцентры окостеневают.

Сравнение. Отличается от *Thoosuchus* мелкими размерами; несколько большим уплощением черепа; отсутствием плавного перехода между крышей черепа и щекой; широко расставленными, округлыми глазницами; очевидно, большей приближенностью пинеального отверстия к глазницам; отогнутыми назад согнутой *tabularia*; пологим затылочным врезом; широко открытыми ушными вырезками; широким смыканием пред- и заднелобных костей у медиального края орбиты; узкими, глубокими желобками органов боковой линии; вероятно, плавностью *flexura lacrimalis*; положением задней части скулового желобка ниже чешуйчатой кости; сильным расширением боковых затылочных костей и затылочных флангов заднелобных костей; узкой *lamina parapterugoidea squamosi*; сильной выпуклостью депрессорной части *lamina ascendens* и развитием вдавления на ее дистальном крае; по-видимому, более сильным развитием *lamina interna*; расширенностью мечевидного отростка парасфеноида и слабой выраженностью желобков для прикрепления глазных мышц в его основании; необычайно сильным развитием шагрени на парасфеноиде и птеригоиде; наличием контакта нёбных и крыловидных костей на вентральной стороне нёба; как правило, мелкобугорчатым характером скульптуры и наличием плевроцентров в туловищном отделе.

Состав рода. Кроме типового вида, *Prothoosuchus samariensis*; нижний триас; слудкинский горизонт ветлужского надгоризонта; Общий Сырт.

Замечания. Название *Prothoosuchus* было впервые предложено М.А. Шишкиным и В.Г. Очевым (1967) для образца, указанного ниже как голотип *P. blomi*, однако без его описания. Ряд отличий *Prothoosuchus* и в первую очередь его мелкие размеры на первый взгляд указывают на ювенильность описываемых животных, что может ставить под сомнение таксономическую значимость его перечисленных выше отличий от *Thoosuchus*. Здесь можно перечислить признаки, обычно характерные для ювенильных лабиринтодонт (округлые орбиты, пологий контур затылочного края крыши черепа, открытые ушные вырезки, слабая выраженность *flexura lacrimalis*, характер покровной скульптуры) и среди них некоторые черты, рассматриваемые как рекапитуляции примитивного состояния (приближенность пинеального отверстия к глазницам, отсутствие плавного перехода между крышей черепа и щекой, значительная степень развития шагрени на нёбе, вероятно, положение скулового желобка вдоль шва *squamosum—quadratojugale*). Однако сопоставление *Prothoosuchus* и ювенильных особей *Thoosuchus* показывает, что перечисленные отличия сохраняются при этом сравнении и потому их следует в этом случае считать таксономически значимыми. Это тем более вероятно в силу того, что степень сходства у ювенильных особей родственных форм обычно бывает больше, чем у взрослых. Архаичные особенности *Prothoosuchus* специфичны для него. Некоторые признаки, являющиеся важными индикаторами индивидуального возраста у поздних лабиринтодонт, не согласуются с предположением о ювенильности *Prothoosuchus*. Отметим удлинение выростов табличчатых костей и особенно степень уплощения черепа и окостенения затылка; в посткраниальном скелете — наличие костных плевроцентров. Поэтому морфологические различия между *Thoosuchus* и *Prothoosuchus* можно, по-видимому, отнести за счет систематической самостоятельности последнего.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт Восточно-Европейской платформы, рыбинский — слудкинский горизонты; Общий Сырт.

Prothoosuchus blomi Getmanov, sp. nov.

Голотип. Кол. ПИН N 2423/1; часть скелета с черепом в естественном сочленении; Алексеевский р-н Куйбышевской обл., верховья оврага Мечеть, правого притока р. Таволжанки, в 5 км к СВ от д. Ново-Таволжанка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слуджинский горизонт (кзылсайская свита).

Диагноз (рис. 10). Длина черепа около 65 мм. Челюстные мышелки лежат на одном уровне с затылочными. Индекс $io = 2,5$; $pp = 0,06$; $ots = 0,15$. Скуловой желобок системы боковой линии располагается вдоль шва *squamosum — quadratojugale*. Затылочная комиссура соединяется с *tabularae* темпоральным желобком. Затылочные фланги таблитчатой и заднетеменной костей развиты относительно слабо. Выражены ламеллярные отростки боковых затылочных костей. *Lamina pararterygoidea* чешуйчатой кости широкая. Бороздки для небных вен на вентральной поверхности основания черепа узкие, глубокие; мускульные гребни парасфеноида разведены. Шагрень, покрывающая тело парасфеноида и птеригоида, не переходит на квадратную ветвь птеригоида. Покровная скульптура преимущественно ямчато-бороздчатая с бугорками в местах соприкосновения гребней.

Материал. Кол. ПИН N 2423; бассейн р. Самары, правый склон

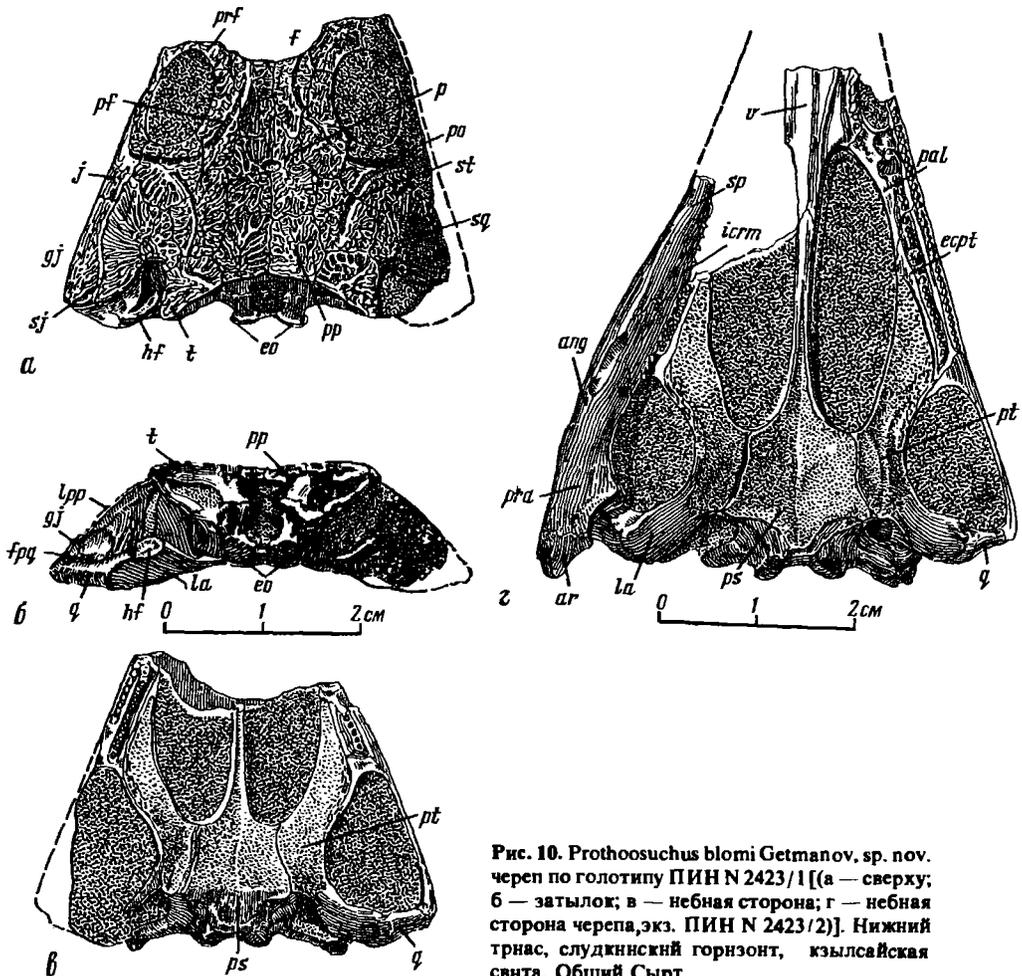
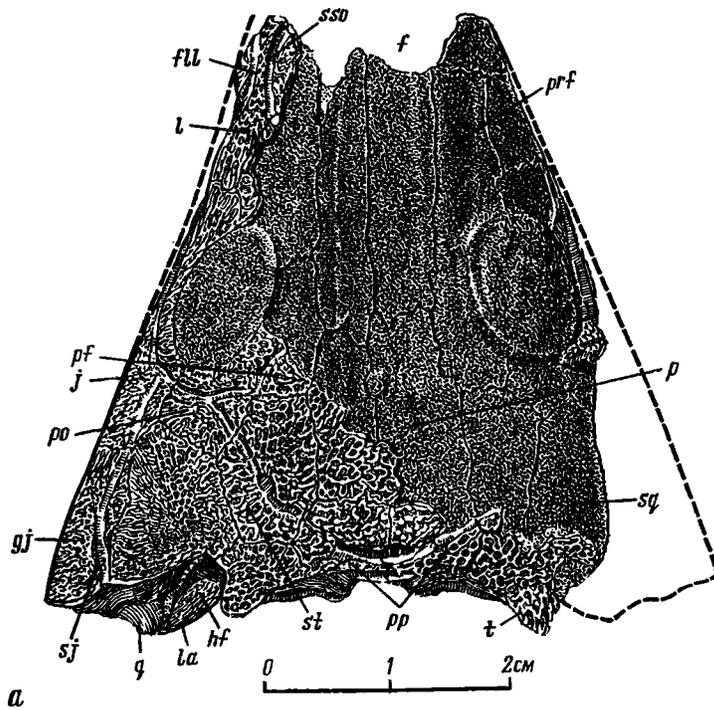
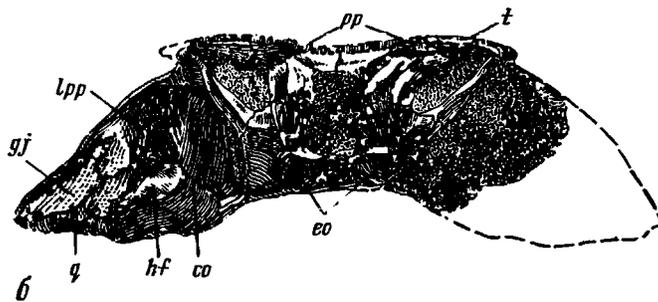


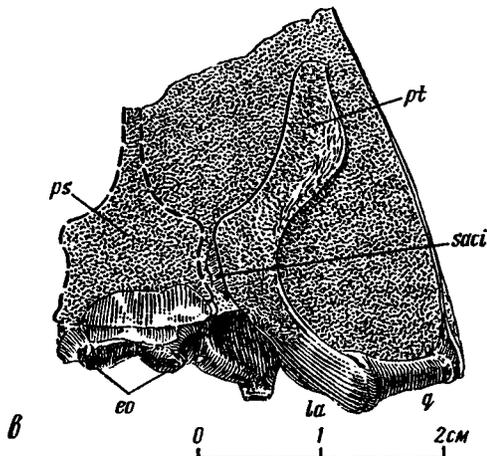
Рис. 10. *Prothoosuchus blomi* Getmanov, sp. nov. череп по голотипу ПИН N 2423/1 [(a — сверху; б — затылок; в — небная сторона; г — небная сторона черепа, экз. ПИН N 2423/2)]. Нижний триас, слуджинский горизонт, кзылсайская свита, Общий Сырт



a



b



b

Рис. 11. *Prothoosuchus samariensis* Getmanov, sp. nov.; череп, голотип ПИН N 3997/1 (а — сверху; б — затылок; в — левая сторона). Нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита

оврага Мечеть у д. Новая Таволжанка Куйбышевской обл.; нижний триас, кзылсайская свита Общего Сырта.

Образцы: 1 — скелет в естественном сочленении; 2 — череп с правой ветвью нижней челюсти; 2а — левая ветвь нижней челюсти; 3 — плечевой пояс и часть позвоночного столба в естественном сочленении с ребрами.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт; Общий Сырт.

Prothoosuchus samariensis Getmanov, sp. nov.

Видовое название от р. Самара — по месту находки образца.

Голотип. Экз. ПИН N 3997/1; череп; Алексеевский р-н Куйбышевской обл., низовья оврага Глубокого, впадающего в р. Калманку (бассейн р. Съезжей, притока р. Самары) в 0,6 км северо-восточнее д. Корнеевки; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, кзылсайская свита Общего Сырта.

Диагноз (рис. 11). Относительно крупные формы: длина черепа более 70 мм. Челюстные мышечки лежат позади затылочных. Индекс io — 2,65; pp — 0,06; ots — 0,15. Скуловой желобок системы боковой линии располагается значительно ниже шва *squamosum* — *quadratojugale* и достигает его только в своей задней части, не переходя на *squamosum*. Затылочная комиссура отсутствует. Затылочные фланги заднетеменной и таблитчатой костей очень широкие; супраокципитальное окно сужено. Ламеллярные отростки боковых затылочных костей не выражены, *Lamina parapterygoidea squamosi* очень узкая. Бороздки для нёбных вен вдоль птериго-парасфеноидного шва очень широкие. Мускульные гребни парасфеноида соединены в одну поперечную линию. Шагрень распространяется на квадратную ветвь крыловидной кости и образует на ней четко ограниченную выступающую площадку. Покровная скульптура преимущественно из тесно сближенных бугорков, вытянутых в валики по периферии костей.

Сравнение. Отличается от *Prothoosuchus blomi* sp. nov. вероятно, несколькими большими размерами; положением челюстных мышечков позади затылочных; вероятно, несколько большим межглазничным расстоянием; положением скулового желобка боковой линии в его передней части значительно ниже шва *squamosum* — *quadratojugale*; отсутствием желобка затылочной комиссуры системы боковой линии; расширением затылочных флангов заднетеменной и таблитчатых костей; невыраженностью ламеллярных отростков; узкой *lamina parapterygoidea squamosi*; широкими бороздками для нёбных вен; соединением мускульных гребней парасфеноида; наличием покрытой шагренью площадки на квадратной ветви птеригоида; характером покровной скульптуры костей крыши черепа.

Материал. Голотип.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский (?) горизонт, кзылсайская (?) свита; Общий Сырт.

Род *Angusaurus* Getmanov, gen. nov.

Название рода от *angustus* (лат.) — узкий, *saurus* (греч.) — ящерица.

Типовой вид. *Angusaurus dentatus* Getmanov, sp. nov.; нижний триас; слудкинский горизонт ветлужского надгоризонта, Общий Сырт.

Диагноз. Длина черепа около 200 мм. Боковые края черепа резко вогнутые, в связи с чем предглазничная область суженная, сводчатая. Сагитальный контур крыши черепа близкий к прямому, лишь с небольшим перегибом впереди глазниц. Щека плавно переходит в крышу черепа. Глазницы овальной формы, их продольные оси сходятся у средней линии позади центров окостенения носовых костей. Индекс io — 1,9—2,1. Межорбитальный прогиб 30

не выражен. Пинеальное отверстие находится вблизи середины орбито-окципитального расстояния в задней половине длины теменных костей (индекс $pp = 0,21$); последние едва достигают уровня задних границ орбит. *Cognia tabularia* укорочены; индекс $s = 0,6$; $ots = 0,12$. Контакт передне- и заднелобных костей широкий. Ширина заднетеменной кости немного превышает ее длину. Передний край орбиты близ уровня заднего края слезной кости. *Lamina parapterygoidea squamosi* сильно расширена; *crista falciformis* слабо выражена. Боковые затылочные кости расширены; яремное отверстие расположено на их задней поверхности. Депрессорная часть восходящей пластины крыловидной кости, по-видимому, сильно выпуклая, с обширной вдавленностью на заднем крае. *Crista obliqua pterygoidei* низко расположена. Кпереди от него верхний край *lamina ascendens* повышается кверху, формируя пологую вырезку. Тело парасфеноида незначительно длиннее птериго-парасфеноидного контакта; мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный, с узким основанием. Желобки для прикрепления глазных мышц глубокие и широкие. Шагреня на парасфеноиде не распространяется вперед дальше основания мечевидного отростка; на птеригоиде она частично замещена покровной скульптурой и не переходит на его квадратную ветвь. Крыловидные и небные кости, очевидно, не контактируют на вентральной поверхности неба. Между укрупненными зубами эктоптеригоида, приближенными к переднему концу кости, и палатинными клыками не более 5—6 меньших зубов; передние из них могут быть увеличены до размера клыков. На месте постфенестральных зубных рядов несколько сближенных зубов, располагающихся на возвышении вдоль межшпикового шва; вероятно, они могут и совсем отсутствовать. Покровная скульптура обычного типа: состоит из маленьких ячеек и узких желобков, разделенных высокими острыми гребнями.

Сравнение. Отличается от *Thoosuchus* и *Prothoosuchus* более крупными размерами; суженной предглазничной областью; сильно сходящимися осями орбит; невыраженностью межорбитального прогиба; исключительным развитием посторбитальной (предпинеальной) зоны роста (высокий индекс "pp"); сильно укороченными выростами таблитчатых костей и ушными вырезками; некоторым укорочением заднетеменных костей; относительно хорошо и полно развитой системой боковой линии; удлинением птериго-парасфеноидного контакта; узким основанием мечевидного отростка; широкими желобками для глазных мышц; сближенностью эктоптеригоидных и палатинных клыков; преобразованием передних заклыковых палатинных зубов в клыки; редукцией постфенестральных зубов. Кроме того, отличается от *Thoosuchus* широким контактом передне- и заднелобных костей; расширением затылочной поверхности *exoccipitalia*; по-видимому, большей выпуклостью депрессорной части восходящей пластины птеригоида. Отличается от *Prothoosuchus* плавностью перехода крыши черепа в щеку; овальной формой и сближенностью орбит; лезвиевидным мечевидным отростком парасфеноида; слабым развитием шагрени; видимо, отсутствием контакта крыловидной и небной костей на вентральной поверхности неба; отсутствием выраженной бугорчатости покровной скульптуры.

Состав рода. Кроме типового вида, *Angusaurus succedaneus* Getmanov, sp. nov.; нижний триас, слудкинский горизонт ветлужского надгоризонта; Общий Сырт; *Angusaurus weidenbaumi* (Kuzmin, 1935); нижний триас, слудкинский горизонт ветлужского надгоризонта; Верхнее Поволжье.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский — слудкинский горизонты Общего Сырта и Верхней Волги.

Angusaurus dentatus Getmanov, sp. nov.

Название вида от *dentatus* (лат.) — зубастый.

Голотип. Экз. ПИН N 4196/1; череп; Бузулукский р-н Оренбургской обл., овраг Долгий Яр (бассейн р. Большая Погромка, левого притока р. Самары) у с. Логачевка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт.

Диагноз (рис. 12). Боковые края черепа сильно вогнутые; вогнутость равномерно распределена по длине. Челюстные мышелки позади затылочных.

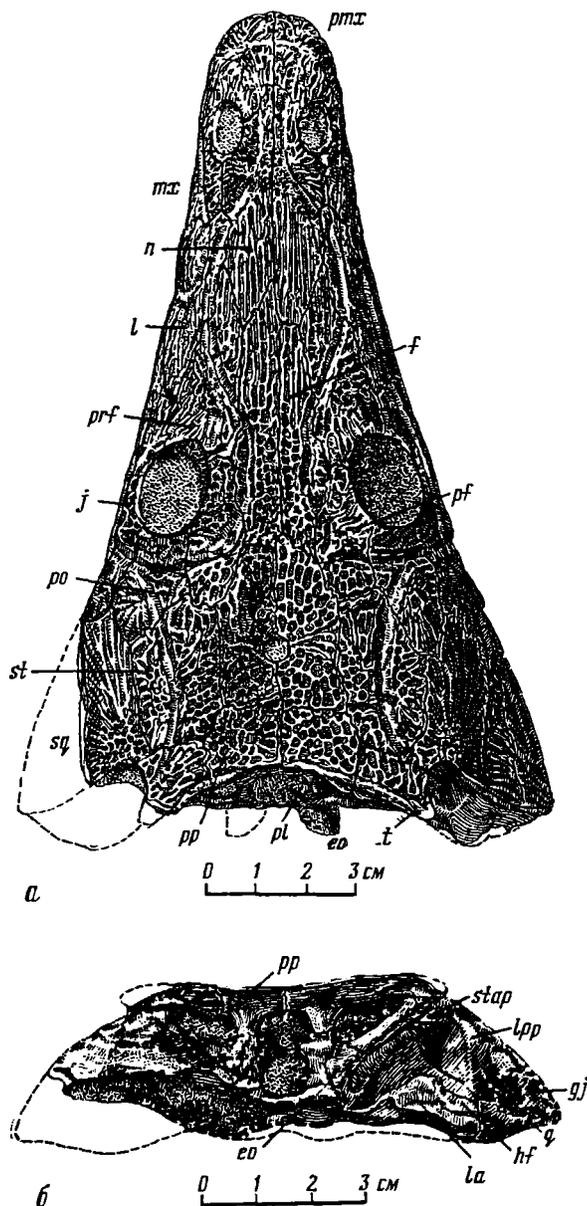


Рис. 12. *Angusaurus dentatus* Getmanov, gen. et sp. nov, череп, голотип ПИН N 4196/1 (а — сверху; б — затылок; в — небная сторона). Нижний триас, слудкинский горизонт, хзылсайская свита. Общий Сырт

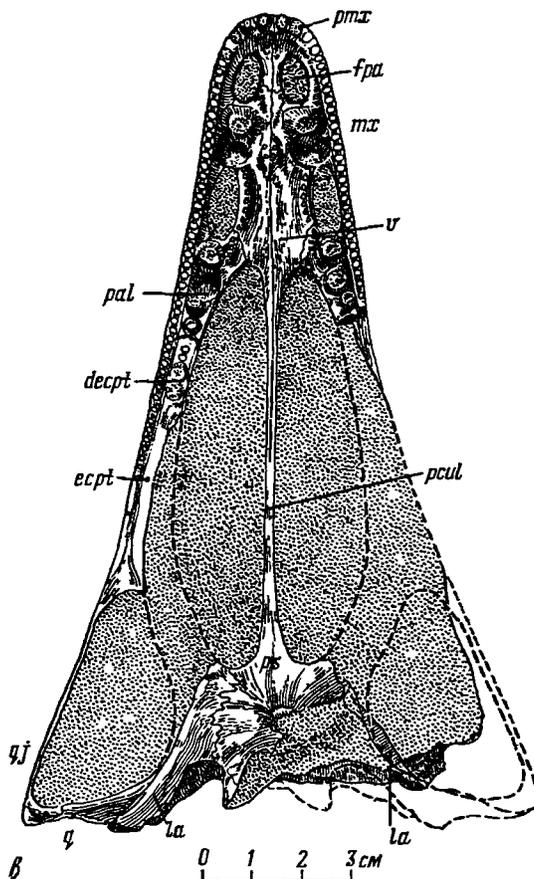


Рис. 12 (окончание)

Вытянутая предноздревая зона почти вдвое превышает длину маленьких овальных ноздрей. Индекс io — 2,1; pp — 0,21; pn — 0,16; ots — 0,12. Инфраорбитальный желобок боковой линии образует отчетливую flexura lacrimalis. Перегородка между передним нёбным отверстием узкая (меньше ширины отверстия). Очертания боковых краев парасфеноида почти прямолинейные. Мечевидный отросток лезвиевидный почти на всем протяжении; он слабо расширен в основании. Положение желобков для глазных мышц неустановимо по характеру сохранности. Клыки на сошниках, нёбных и наружных крыловидных костях очень крупные. Позади второго палатинного клыка сильно укрупненные зубы. Зубы на premaxillare спереди увеличены почти до размера клыков.

Материал. Голотип.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт; Общий Сырт.

Angusaurus succedaneus Getmanov, sp. nov.

Название вида от succedaneus (лат.) — следующий.

Голотип. Экз. ПИН N 2428/1; неполный череп; Алексеевский р-н Куйбышевской обл., долина р. Чапаевки в 0,5 км северо-восточнее западного конца д. Борщевки; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, Общий Сырт.

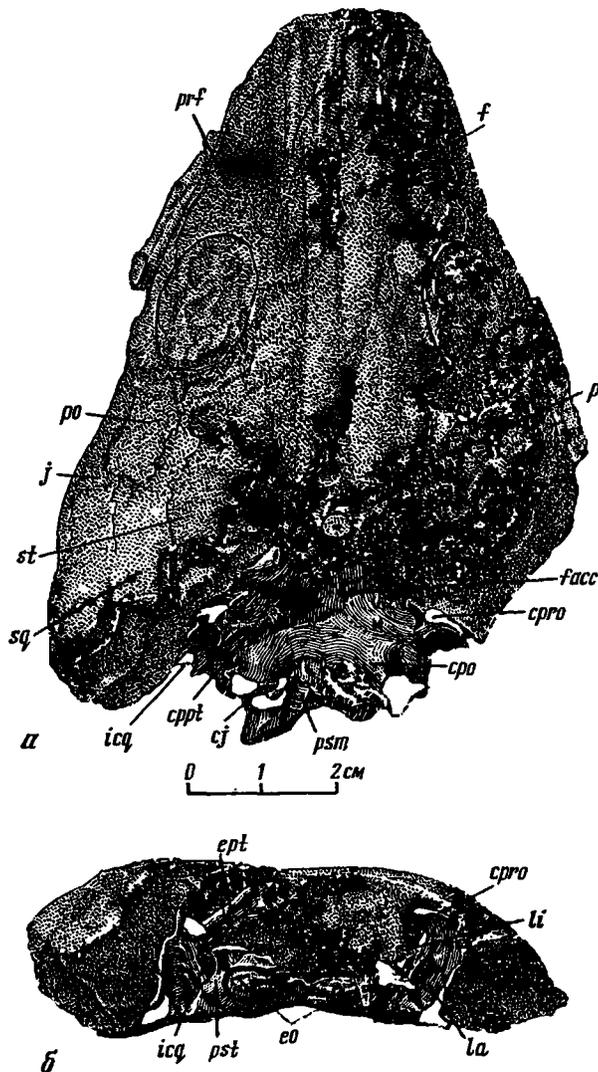


Рис. 13. *Angusaurus succedaneus* Getmanov, sp. nov.; череп, голотип ПИН N 2428/1; (а — сверху; б — затылок; в — нёбная сторона). Нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита, Общий Сырт

Диагноз (рис. 13). Боковые края черепа вогнуты на уровне хоан. Челюстные мышечки почти на одном уровне с затылочными. Индекс io — 2,0; pn — 0,2. Перегородка, разделяющая передние нёбные отверстия, узкая, не больше ширины отверстия. Расширенное основание мечевидного отростка парасфеноида уплощено и составляет более трети длины его тела; желобки для глазных мышц хорошо развиты. Боковые края тела парасфеноида резко вогнуты на середине длины. Сошниковые, палатинные и эктоптеригонидные клыки не крупные. Зубы на *praemaxillare* также невелики. Между палатинными и эктоптеригонидными клыками несколько мелких зубов.

Сравнение. Отличаются от *Angusaurus dentatus* Getmanov вогнутостью боковых краев черепа против хоан; вероятно, положением челюстных мышечков близко к одному уровню с затылочными; большим расширением основания мечевидного отростка; вогнутостью боковых краев тела парасфеноида; менее выраженной дифференцировкой зубной системы.

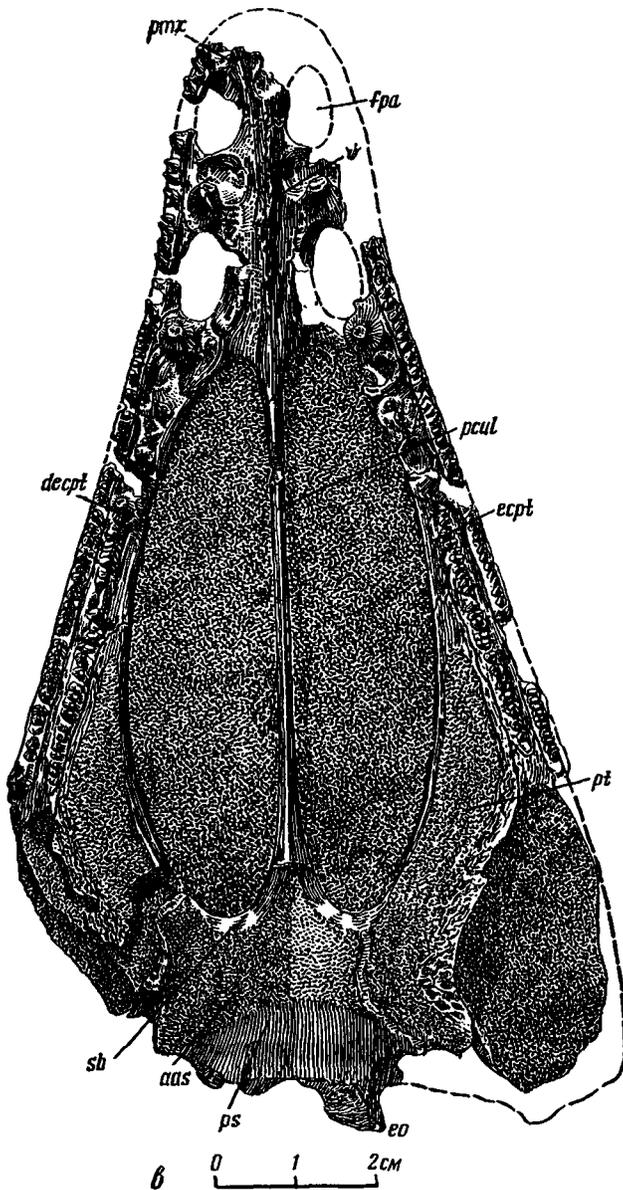


Рис. 13 (окончание)

Материал. Кроме голотипа, экз. ПИН N 2428/2, фрагмент нижней челюсти из того же местонахождения.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, кзылсайская свита; Общий Сырт.

Angusaurus weidenbaumi (Kuzmin, 1935)

Trematosuchus weidenbaumi: Кузьмин, 1935, с. 39; 1937, с. 63; 1938, с. 23; Ефремов, 1940, с. 16.

Thoosuchus weidenbaumi: Каландадзе и др., 1968, с. 77.

Голотип. Экз. ПИН N 155/10; фрагмент передней части черепа; Фурмановский р-н Ивановской обл., правый берег Волги у г. Плёт; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт.

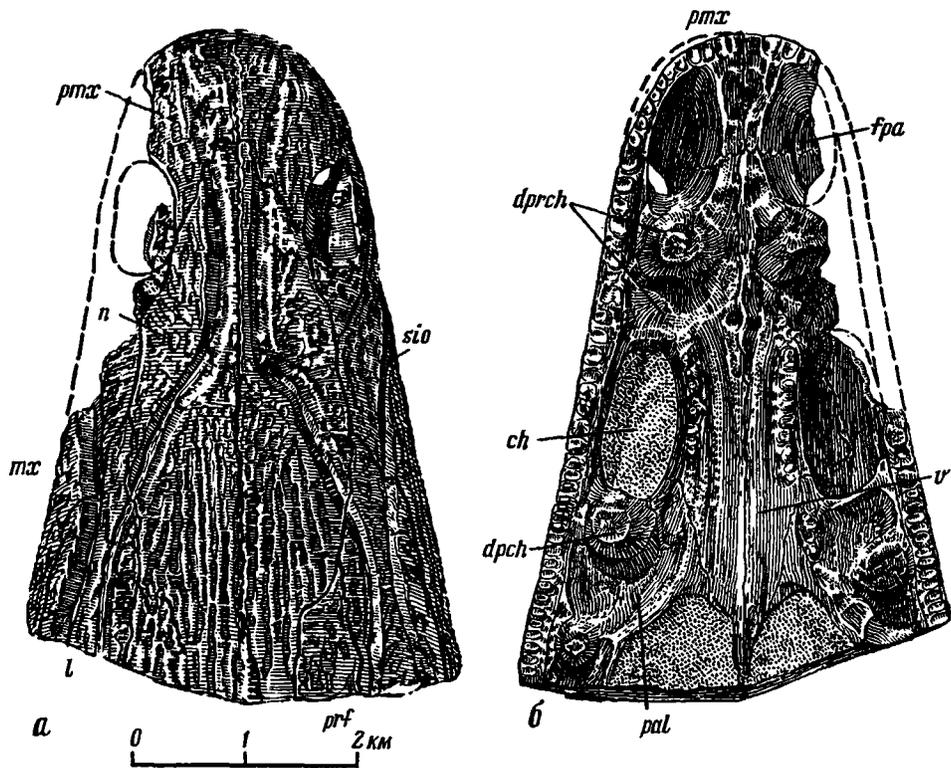


Рис. 14. *Angusauros weidenbaumi* (Kuzmin), преорбитальная область черепа, голотип ПИН N 155/10 (а — сверху; б — небная сторона). Нижний триас, слудкинский горизонт, юрьевецкая свита, г. Плес (Верхняя Волга)

Диагноз (рис. 14). Боковые края черепа в нариальной области прямые. Нарральная область сужена; предхоанные клыки обеих сторон сближены (приближены к оси). Предноздревой район короткий (не длиннее ноздри), сильно уплощен. Носовое отверстие сужается кпереди. Flexura lacrimalis подглазничного желобка не выражена. Перегородка между передними нёбными отверстиями шире отверстия; отверстия маленькие. Клыки на сошниках и нёбных костях крупные. Позади второго постхоанального клыка дополнительные увеличенные зубы.

Сравнение. Отличается от *Angusauros dentatus* Getm. плоской, укороченной предноздревой областью; формой носового отверстия; невыраженностью flexura lacrimalis; широкой перегородкой между передними нёбными отверстиями (уменьшенными размерами отверстий); возможно, постоянным наличием клыков позади второго палатинного.

Отличается от *A. succedaneus* Getm. прямыми боковыми краями черепа в нариальной области и ее большей суженностью; сильно расширенной перегородкой между передними нёбными отверстиями; большей дифференцированностью зубной системы и наличием клыков позади второго палатинного.

Материал. Голотип.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, юрьевецкая свита, Верхнее Поволжье.

Trematotegmen: Гетманов, 1982, с. 104.

Родовое название от *trema* (греч.) — дыра, *tegmen* (греч.) — крыша.

Типовой вид. *Trematotegmen otschevi* Getmanov, 1982; нижний триас; вероятно, рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта, старицкая свита; Бузулукский р-н Оренбургской обл.

Диагноз. Длина черепа у взрослых особей, возможно, превышает 200 мм. Боковые края черепа вогнутые; предглазничная область суженная. Щека плавно переходит в крышу черепа. Дорсальный контур черепа в сагиттальном плане почти прямой, без перегиба впереди глазниц. Глазницы маленькие, овальные, широко расставленные (индекс io — 2,5). Межорбитальный прогиб, видимо, отсутствовал. Посторбитальная (предпинеальная) зона сильно развита; индекс pp — 0,21. *Cornua tabularia* резко укорочены, плавно изогнуты; индекс c — 0,5; ots — 0,07. Длина заднетеменных костей меньше ширины; заднелобные и заглазничные кости удлинены. Контакт пред- и заднелобных костей широкий. Передний край орбиты расположен почти на одном уровне с задним краем слёзной кости. Система боковой линии, по-видимому, развита полно; желобки очень глубокие и широкие. Скуловая и слёзная флексуры подглазничного желобка едва намечены. Затылочные фланги заднетеменных и таблитчатых костей не расширены. Затылочные фланги чешуйчатых и квадратно-скуловых костей нерезко отделены от крыши черепа; в особенности *crista falciformis squamosi* очень слабо выражена. Верхняя часть депрессорного отдела восходящей пластины птеригоида уплощена, т.е. сжата в сечении. *Crista obliqua*, очевидно, в связи с сокращением размеров ушной вырезки высокая, слабо обособлена на восходящей пластине. Верхний край восходящей пластины между *st. obliqua* и *st. praetotica* несет пологую, горизонтально ориентированную вырезку. *Lamina interna* хорошо развита, но не отделяет основания эпиптеригоида от базиптеригоидного отростка мозговой коробки. Птериго-парасфеноидный контакт удлинённый; мечевидный отросток лезвиевидный, желобки для прикрепления глазных мышц в его несколько расширенном основании широкие. Шагрень развита умеренно. Эктоптеригоиды значительно длиннее небных костей и полностью отделяют их от птеригоидов. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками несколько (порядка пяти) мелких зубов. Покровная скульптура состоит из типичных ячеек и желобков, разделённых острыми гребнями.

Сравнение. Сходен с *Angusaugus*, от которого отличается (по признакам, доступным для сравнения): 1) более прямым сагиттальным профилем крыши черепа; 2) более расставленными глазницами; 3) резким укорочением *cornua tabularia* и костей постпариетального ряда; 4) сближенностью орбит со слёзной костью; 5) слабой обособленностью затылочных флангов *squamosum* и *quadratojugale*; 6) меньшим развитием *crista obliqua* на восходящей пластине птеригоида; 7) очевидно, уплощением депрессорной части восходящей пластины птеригоида; 8) возможно, отсутствием дополнительных клыков между эктоптеригоидными и палатинными клыками.

Отличается от *Thoosuchus* всеми перечисленными особенностями (исключая признак 7) и, кроме того: 9) очевидно, более крупными размерами; 10) сужением предглазничной области черепа; 11) существенно меньшей величиной орбит; 12) широким контактом пред- и заднелобных костей (вследствие расставленности глазниц и их уменьшения); 13) значительно выдвинутыми вперед орбитами в связи с развитием предпинеальной зоны роста и вследствие этого совмещением их с задним краем слёзных костей; 14) плавным изгибом *cornua tabularia*; 15) значительным развитием системы боковой линии; 16) слабой выраженностью флексур подглазничного желобка; 17) высоко распо-

ложенной *crista obliqua*; 18) наличием горизонтально ориентированной вырезки верхнего края *lamina ascendens*; 19) значительным развитием *lamina interna*; 20) удлинением птериго-парасфеноидного контакта; 21) выраженностью желобков для прикрепления глазных мышц.

Отличается от *Prothoosuchus* всеми перечисленными признаками, исключая 2, 3, 16, 19, и, кроме того, вероятно, овальной формой орбит; невыраженностью скуловой флексуры подглазничного желобка системы боковой линии; незначительным развитием затылочных флангов заднетеменной и таблитчатой костей; суженным мечевидным отростком парасфеноида; умеренным развитием шагрени; строением покровной скульптуры из простых ячеек и желобков.

Видовой состав. Типовой вид.

Распространение. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, старицкая свита Общего Сырта.

Trematotegmen otschevi Getmanov, 1982

Trematotegmen otschevi: Гетманов, 1982, с. 104.

Вид назван в честь профессора В.Г. Очева.

Голотип. Экз. ПИН N 4200/1; крыша и основание черепа, фрагмент нёба; Бузулукский р-н Оренбургской обл., ручей Паник (впадающих справа в р. Бузулук) выше с. Прокаевка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, старицкая свита.

Диагноз (рис. 15). Выросты таблитчатых костей очень короткие; по характеру покровной скульптуры центр окостенения *tabulae* находится у вершины *cornu tabulae*. У переднего края ушной вырезки в качестве ее продолжения на крыше черепа имеется длинная, глубокая впадина треугольных

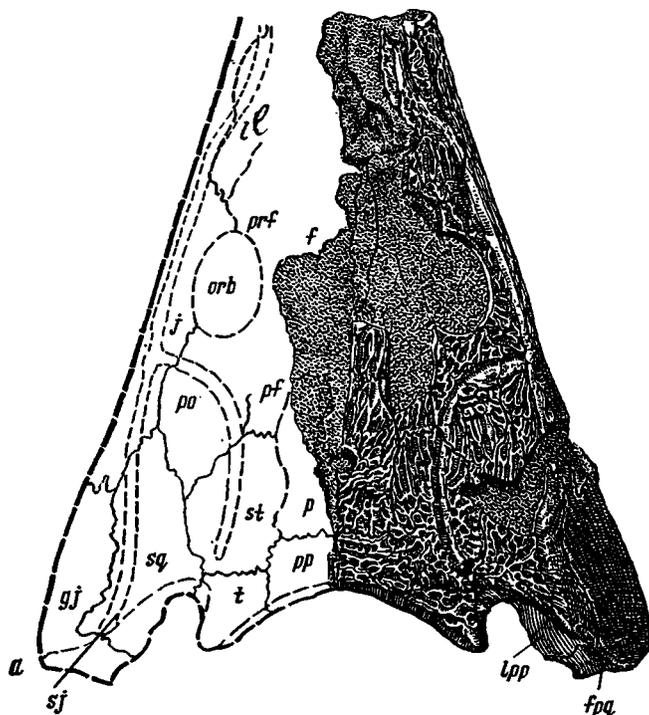


Рис. 15. *Trematotegmen otschevi* Getmanov, 1982, фрагмент черепа по голотипу ПИН N 4200/1; (а — черепная крыша сверху; б — со стороны затылка; в — фрагмент неба; г, д — основание черепа сверху и снизу). Нижний триас, рыбинский горизонт, старицкая свита, Общий Сырт

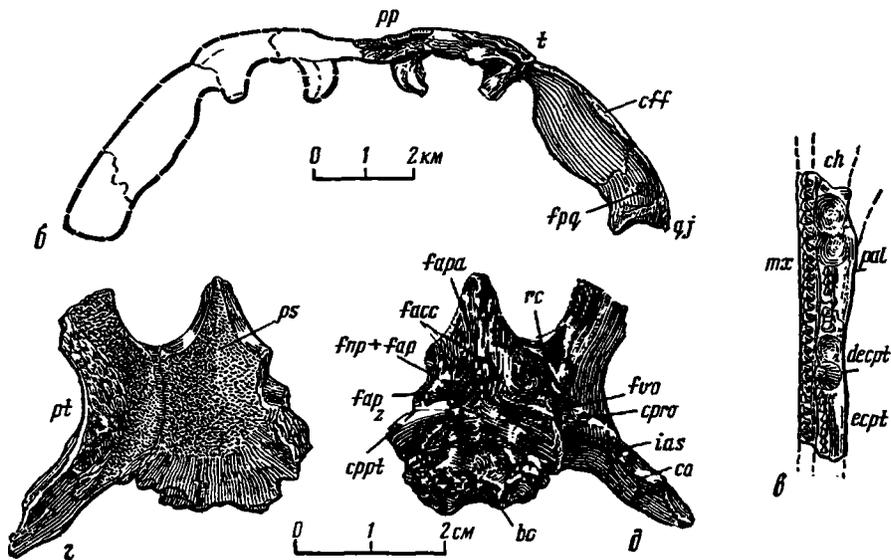


Рис. 15 (окончание)

очертаний, по дну которой проходит шов *tabulare-squamosum*. Скуловой желобок системы боковой линии в своей задней части переходит на чешуйчатую кость и имеет здесь вид дуги, круто выпуклой по направлению к ее центру окостенения. Височный желобок немного не достигает таблитчатой кости. Задняя, лишенная шагрени часть тела парасфеноида образует в своих заднебоковых углах "карманы" для *musculi recti carpitis*. Парасфеноид только частично закрывает вентрально основания боковых затылочных костей. Квадратная ветвь крыловидной кости на продолжении птериго-парасфеноидного контакта образует резкий перегиб.

Материал. Голотип.

Замечания. Судя по характеру сохранности и особенностям мацерации черепной крыши и основания черепа, речь идет об остатках молодых особей. Поэтому допустимо ожидать усиления перечисленных диагностических особенностей у более крупных индивидуумов.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, старичья свита Общего Сырта.

ГЛАВА 3 МОРФОЛОГИЯ

Морфологическая изученность бентозухид неравномерна. *Benthosuchus* принадлежит к числу наиболее изученных лабиринтодонтов (Быстров, Ефремов, 1940; Ефремов, 1940; Очев, 1972; Шишкин, 1973), тогда как относительно морфологии тоозухин в литературе имеются лишь отрывочные сравнительные данные, касающиеся, по существу, только родов *Thoosuchus* и *Trematotegmen* (Быстров, Ефремов, 1940; Ефремов, 1940; Shishkin 1968; Гетманов, 1982). Между тем морфология тоозухин представляет специальный интерес, так как ее изучение позволяет представить общие тенденции развития бентозухид в направлении типично трематозавровой организации. Приводимое описание основывается преимущественно на новых обширных материалах по *Thoosuchus*

и, насколько позволяет сравнение, по другим аборрантным тоозухинам. Основное внимание уделено краниальной морфологии, так как находки сочлененных посткраниальных костей крайне редки и не всегда могут быть надежно соотнесены с черепными остатками. Отметим, что новые материалы по *Benthosuchus*, а также новые способы их препарирования и обработки выявили ранее неизвестные морфологические детали.

ЧЕРЕП

Черепная крыша

Наружная поверхность черепной крыши и покровная скульптура (рис. 2—15)

Покровная скульптура состоит из многочисленных разной величины и формы ячеек, вытянутых в желобки по периферии костей. Ячейки и желобки разделены высокими острыми гребнями и бугорками. Строение скульптуры в общем сходно у различных видов, особенно у *Benthosuchus*. У тоозухин в ряду *Prothoosuchus* — *Trematotegmen* наблюдается эволюция от мелкой бугорчатой скульптуры, относительно равномерно расчлененной на всей поверхности у *Prothoosuchus* (рис. 10—11), до преимущественно гребенчатой у *Trematotegmen* (рис. 15). При этом у *Prothoosuchus* бугорки возникают как бы в результате распада гребней; крупные бугорки часто появляются в местах соприкосновения нескольких гребней. Указанные различия типов скульптуры проявляются также на уровне индивидуальных вариаций, особенно значительно выраженных у *Thoosuchus* (например, *Th. jakovlevi*), где они имеют место на фоне гребнисто-ячеистого типа строения. У многих особей *Thoosuchus* скульптура из желобков и гребней преобладает над ячеистой. У отдельных, преимущественно старых особей *Benthosuchus* скульптура становится крупной, грубой, особенно вблизи боковых краев черепа и в пренариальном районе.

Система боковой линии у всех бентозухид развита полно, что указывает на их тесную связь с водной средой обитания. Наиболее характерные особенности системы боковой линии у бентозухид — расположение супраорбитального желобка на слезной кости, постепенное в ряде форм сглаживание флексур подглазничного желобка на слезной и скуловой костях. Скуловой желобок у *Benthosuchus* в норме проходит вдоль шва *squamosum* — *quadratojugale*, хотя у отдельных особей может перемещаться на *squamosum*. У тоозухин желобок в своей задней части постепенно смещается на *squamosum*. У *Prothoosuchus* он еще лежит на *quadratojugale*, у *Thoosuchus* — вблизи шва *squamosum-quadratojugale*, у *Angusaurus* и *Trematotegmen* — высоко на *squamosum*.

Набор костей крыши черепа и их взаимное расположение типичны для раннетриасовых лабиринтодонтов. Предлобные и заднелобные кости оттесняют от орбит лобные, заглазничные не достигают предлобных, надвисочная не участвует в ушной вырезке, слезная отделена от орбиты и ноздри. Характерный боковой выступ заглазничной кости позади орбиты, очевидно, унаследованный от капитозаврид, сохраняется только у *Benthosuchus*. У тоозухин имеется *septomaxillare*. У *Benthosuchus* оно встречается спорадически — примерно в 50% случаев у *B. korobkovi* и в качестве более редкой вариации у *B. sushkini*. У *B. korobkovi* *septomaxillare* может присутствовать только на правой или левой стороне черепа, варьируя по форме и величине. В составе костей крыши черепа у *B. korobkovi* часто появляется дополнительное окостенение — *internasofrontale*, занимающее положение одноименной постоянной кости у *Eryops*.

На внутренней поверхности крыши черепа у бентозухид прослеживаются отпечатки эндокrania, palatoquadratum, следы прикрепления мышц, углубления для желез. Вентральная поверхность черепной крыши в целом гладкая; радиальная струйчатость хорошо маркирует центры окостенения отдельных элементов.

Отпечаток palatoquadratum располагается вдоль заднеventрального края щеки на затылочном фланге чешуйчатой кости (lamina parapterygoidea) и представляет собой след дорсальной части его широкой восходящей пластины, т.е. ушного отдела (processus oticus palatoquadrati). Отпечаток заключен между вентральным краем фланга и лежащим на ее передней стороне параквадратным гребнем. Переднедиагональное окончание l. parapterygoidea (Säve-Söderbergh, 1936, Nilsson, 1946), обозначенное Быстровым и Ефремовым (1940) у Benthosuchus как linea terminalis, в действительности не огибает спереди ушной вырезки и не соединяется с crista tympanica tabularis, а направляется почти медиально к передней части контакта squamosum и supratemporale в области, примерно соответствующей переднебоковому углу ушной капсулы. Положение гребня показывает, что между восходящей пластиной palatoquadratum и боковой стенкой эндокrania в районе шва squamosum — tabulare оставалось свободное пространство, которое несомненно принадлежало передней части барабанной полости (ср.: Шишкин, 1973, с. 185, рис. 75). Именно здесь находится пологое возвышение вентральной поверхности — eminentia supratympanica (Быстров, Ефремов, 1940). Постеро-латерально от области описанного отпечатка ушного отдела palatoquadratum находится торцовая поверхность окостеневшей части quadratum. Край lamina parapterygoidea ниже crista paraquadrata на всем протяжении контакта с верхней частью ушного отдела palatoquadratum несет характерную поперечную исчерченность. В месте примыкания ушного отдела к ушной капсуле в области соединения squamosum, supratemporale и tabulare его отпечаток особенно резко выделяется в виде широкой треугольной площадки, покрытой грубой радиальной морщинистостью.

Отпечаток мозговой коробки на вентральной поверхности черепной крыши хорошо прослеживается в ушном и хуже — орбито-темпоральном районах.

Заднебоковому углу ушной капсулы соответствует выемка в основании парокципитального отростка tabulare. Дно выемки шероховатое благодаря наличию здесь губчатой костной ткани — следов частичного окостенения парокципитального хряща капсулы. Задний край капсулярной крыши маркируется гребнем (crista tabularis interna), серповидно изгибающимися от основания парокципитального отростка таблитчатой кости в направлении супракципитального отростка заднетемной. От основания последнего отходит аналогичный, но слабее выраженный гребень, несомненно являющийся гомологом crista tectalis Dvinosaurus (Шишкин, 1973). Позади cr. tabularis interna между черепной крышей и ушной капсулой находилась полость fossa Bridgei, открывавшаяся на затылок через задневисочное отверстие. Боковая стенка ушной капсулы хорошо отпечатывается медиальнее шва squamosum-tabulare, где ее ограничивает eminentia supratympanica. Впереди отпечаток ушной капсулы неясный, реконструируемый в целом по многим образцам. У Thoosuchus (Th. jakovlevi, экз. ПИН. N 3200/40, 216, 220, 225) различимы очертания processus postorbitalis (ср. Dvinosaurus: Шишкин, 1973, рис. 6, 16) — длинного, слепо заканчивающегося выроста крыши ушной области, располагающегося между заднебоковым краем parietale и центром окостенения supratemporale. Медиально от него — чуть впереди шва parietale — postparietale в виде слабой поперечной вдавленности иногда прослеживается передняя граница ушного района (экз. ПИН N 3200/220).

Контуры орбито-темпорального отдела в его задней части обычно очер-

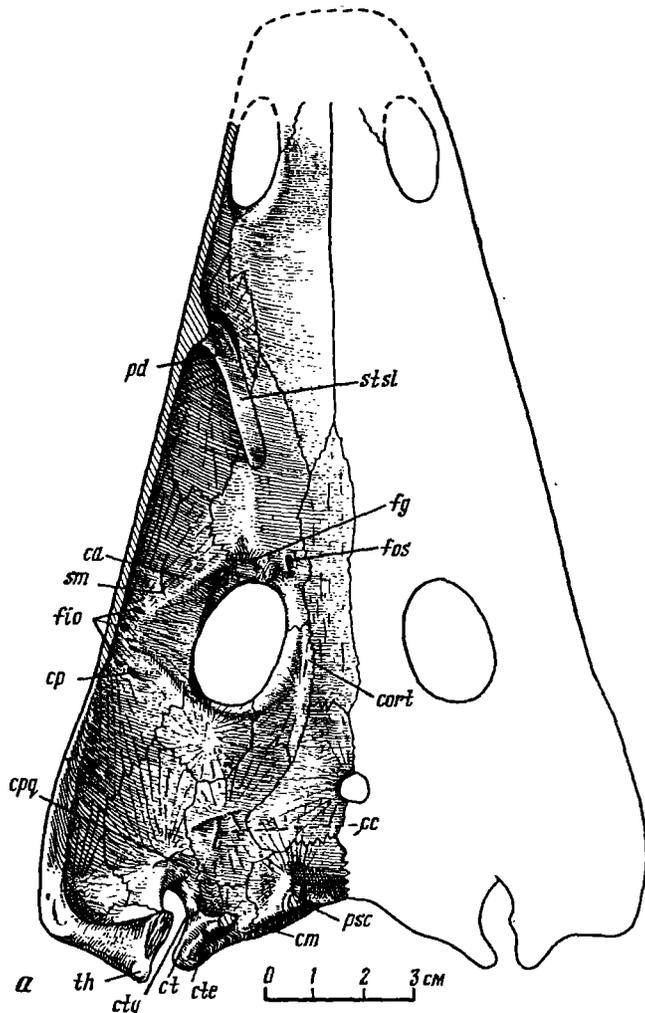


Рис. 16. Вентральная поверхность крыши черепа бентозухид (а — *Benthosuchus korobkovi* Ivachn., обобщено по экз. ПИН N 3200/167, 189, 69, 214; б — *Thoosuchus jakovlevi* Riab., по экз. ПИН N 3200/107). Нижний триас, рыбный горизонт, рыбная свита, Ярославское Поволжье

чены двумя продольными гребнями (*cristae orbito-temporales*), проходящими по теменной и лобной костям. Гребни выражены у *Thoosuchus* и несколько сглажены у *Benthosuchus*. У *Thoosuchus* отпечаток орбито-темпорального отдела прослеживается узкой полосой, слабо расширяющейся в предглазничной области вплоть до носовых костей, тогда как у *Benthosuchus* он становится расплывчатым уже в межглазничном промежутке. Внутри отпечатка в преорбитальной области — на *frontale* — видны два продольных гребня. Можно думать, что последние отвечают дорсальным проекциям боковых стенок сфензтмоида, а участки, заключенные между каждым из этих гребней и отпечатком с *crista orbito-temporalis*, представляют собой следы горизонтальных пластинчатых выступов крыши эндокrania (*laminae supraorbitalis*). У *Benthosuchus* крыша орбито-темпорального отдела значительно расширяется в межглазничном промежутке. Это подтверждается находкой хорошо окостеневшего сфензтмоида (*B. sushkini* — экз. ПИН N 2424/1). В отличие от *Thoosuchus* края *lamina supraorbitalis* впереди глазниц, по-видимому, достигают *torus sublacrimalis* — выступа вентральной поверхности крыши, протягиваю-

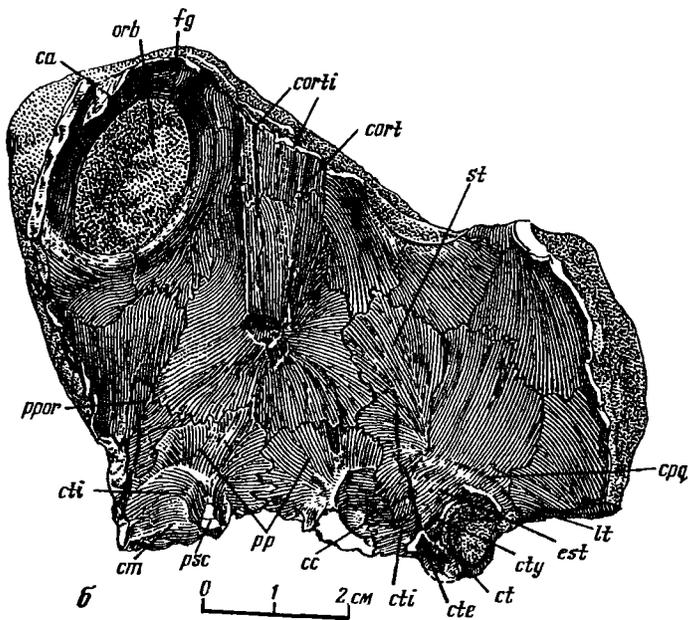


Рис. 16 (окончание)

щегося от *maxillare* через центр окостенения *lacrimalе* в направлении центра окостенения *praefrontale*.

В заглазничном и межглазничном районах, ограниченных орбито-темпоральными гребнями, эндокраниальный отпечаток представляет собой вытянутую горизонтальную площадку, опущенную значительно ниже окружающих ее с боков сводов полостей для псевдовисочных мышц. На наружной стороне крыши черепа этой площадке соответствует продольная вдавленность с пологими стенками.

В этmoidной области на дне черепной крыши нет ясных отпечатков. Можно отметить лишь, что, судя по рельефу поверхности, край хрящевого *tectum nasi* значительно отступал медиально и особенно сзади от внутреннего края наружного носового отверстия.

На вентральной поверхности крыши черепа имеются следы других мягких структур, большинство из которых обнаруживается также у различных небентозухидных триасовых лабиринтодонт — капитозавроидов. Поэтому их можно отнести к достаточно общим морфологическим особенностям. По бокам от описанных отпечатков орбитотемпорального отдела эндокrania в заглазничном, а у тоозухин также межглазничном районах находятся обширные углубления для аддукторных мышц. Они охватывают главным образом *squamosum*, *supratemporale* и *parietale*. Обширные вдавления для височных мышц (*mm. pseudotemporalis et pseudotemporalis profundus*), аналогичные описанным Сэве-Сёдербергом (1936, 1945) для трематозаврид, располагаются непосредственно вдоль орбито-темпоральных гребней. Позади пинального отверстия по обеим его сторонам орбито-темпоральные гребни превращаются в удлиненные морщинистые бугры — места прикрепления мышечных апоневрозов. Латеральные отпечатки височных мышц неразличимо сливаются с отпечатками наружных и задних челюстных аддукторов. У тоозухин (*Thoosuchus*, *Prothoosuchus*, *Angusaurus*) мышечные вдавления отличаются большой глубиной, протяженностью и проникают по *frontale* и *praefrontale* в межглазничный промежуток. У *Benthosuchus* височные отпечатки более пологие и почти не заходят в пространство между глазницами. Задние и наружные челюстные

аддукторы прикреплялись к внутренней поверхности squamosum и quadratojugale. На прилежащей поверхности окостеневшей части quadratum видны продолжения отпечатков тех же групп мышц.

Широкая треугольная глазничная впадина расположена между латеральным краем орбиты и двумя пологими гребнями, расходящимися в сторону глазницы от основания нёбного выступа скуловой кости (processus alaris). Задний гребень лежит непосредственно впереди аддукторной ямы у заднего края орбиты. Передний гребень несколько отклоняется кпереди от глазницы на praefrontale. Глазничная полость особенно хорошо сформирована у Benthosuchus. Между передним краем глазницы и заднемедиальным окончанием продольного гребня на внешней половине praefrontale (torus sublacrimalis) лежит глубокая вмятина, по-видимому, отпечаток гардеровой железы. Отсюда начинается длинная борозда слёзно-носового протока, протягивающаяся вдоль резко выступающего латерального края t. sublacrimalis к боковому краю носовой капсулы. Борозда слёзно-носового протока пересекает наискось предлобную, слёзную и челюстную кости и заканчивается отверстием в дорсальном отростке palatinum (spina sublacrimalis).

В ряде мест на вентральной поверхности крыши черепа видны отпечатки крупных нервных и сосудистых стволов. На передне-боковой, внутренней поверхности затылочного отростка postparietale имеется желобок, направляющийся от медиального края задневисочного отверстия по заднему краю ушной капсулы медиально в область tectum synoticum. Иногда этот желобок превращается в канал, непосредственно пронизывающий затылочный отросток (B. sushkini — экз. ПИН N 3783/2). Заднее отверстие такого же канала описывалось у Chigutisaurus (Rusconi 1951, f. 6), М.А. Шишкиным (1973, с. 139—140, 1987, рис. 86) у Plagiosuchus, Tupilakosaurus, Batrachosuchoides и в качестве вариации также у Benthosuchus. М.А. Шишкин интерпретировал это отверстие как входное для окципитальной артерии. Судя по положению и размерам желобка, обнаруженного нами также у Wetlugasaurus и Mastodonsaurus, наиболее вероятным кажется наличие здесь выроста эндолимфатического мешка или крупной вены. Размеры желобка могут сильно варьировать вплоть до отсутствия на некоторых образцах (Benthosuchus sushkini — экз. ПИН N 3200/185). Не исключено присутствие здесь вены, выносившей кровь из области продолговатого мозга и дублировавшей заднюю мозговую вену. Последняя была слабым сосудом, так как ярёмное отверстие, через которое она выходит, хотя и варьирует по величине, обычно очень узкое. С нашей интерпретацией согласуется то, что у Wetlugasaurus angustifrons (экз. ПИН N 524/48) и Parotosuchus panteleevi (кол. ПИН N 4173) вдоль хода описанного желобка на вентральной поверхности postparietale имеется расширенное вдавление — по-видимому, отпечаток венозного синуса, или экстракапсулярного расширения эндолимфатического мешка.

Затылочный фланг quadratojugale ниже области прикрепления заднего челюстного аддуктора пронизан крупными параквадратными отверстиями — основным и дополнительным. По нашему мнению, большие размеры основного параквадратного отверстия могут объясняться тем, что, кроме квадратномандибулярной артерии (Vustrow, 1939; Быстров, Ефремов, 1940; Шишкин, 1973), отверстие проводило лицевую вену (vena facialis), дренировавшую, как у Kana (Gaupp, 1896), верхнюю челюсть, глазницу и барабанную полость.

На черепе крупной особи B. korobkovi (экз. ПИН N 3200/169) впереди области прикрепления прос. oticus palatoquadrati поверхность надвисочной кости пересекает выпуклая, кпереди дугообразная борозда, возможно, отпечаток vena carpitae dorsalis.

Основание processus alaris скуловой кости пронизано серией крупных отверстий для щёчных ветвей верхнечелюстного нерва и артерии. Внутри скуловой кости

их каналы сильно ветвятся. Насколько можно проследить, они открываются на вентральной стороне нёба, между зубными рядами и на наружную поверхность черепной крыши в районе скулового изгиба подглазничного сенсорного канала. "Предглазничный" гребень jugale обычно пересекает короткая продольная бороздка, по-видимому, отпечаток максиллярной артерии (ср.: Шишкин, 1968, 1973, рис. 60а). Она направлена от заднелатерального края орбиты к основанию дорсального отростка нёбной кости. Желобок хорошо заметен на черепах *Benthosuchus*. Он дает ответвления, идущие к описанным выше каналам в скуловой кости (*Benthosuchus kotobkovi* — экз. ПИН N 3200/169).

У края эндокраниального отпечатка, впереди глазницы (*Benthosuchus*) или несколько в стороне от него, вблизи центра окостенения *praefrontale* (*Thoosuchus*) крыша черепа перфорирована отверстиями (*foramina supraorbitalia*) для сенсорных ответвлений лицевого нерва аналогично тому, как у *Dviposaurus* (Шишкин, 1973, рис. 6, 16).

На вентральной поверхности дорсальной пластины *praemaxillare* впереди ноздри часто можно видеть парные глубокие бороздки — ответвления глубокого глазничного нерва — медиального носового нерва, пронизывающего кость под передней комиссурой системы боковой линии.

Затылок (рис. 2, 4, 7, 8—15а, 19)

Затылок невысокий, слабосводчатый. Челюстные мышечки лежат близко к уровню затылочных, немного ниже их. В составе затылка выделяются затылочные флаги крыши черепа, затылочная область мозговой коробки, восходящие пластины крыловидных костей и *quadragi*. Описание наиболее общих особенностей строения содержится в работе Быстрова и Ефремова (1940), поэтому на большинстве их мы специально не останавливаемся. *Fissura pterugo-squamosa* (щель между *squamosum* и восходящей пластиной птеригоида) протягивается латерально до дистального конца *crista obliqua*. Задневисочные окна у тоозухин (за исключением *Prothoosuchus*) широко открытые; у *Benthosuchus* и особенно *Prothoosuchus* они сужены благодаря разрастанию затылочных флангов крыши черепа.

Супраокципитальные отростки заднетеменных костей в сечении имеют округленно-треугольную форму и обращены килеватой поверхностью внутрь. У *Benthosuchus*, *Prothoosuchus* и *Thoosuchus tuberculatus* они значительно расширены в затылочном плане. Латерально к основанию отростка примыкает мощный мускульный гребень (*crista muscularis*), переходящий на таблитчатую кость и служивший для прикрепления затылочной мускулатуры (рис. 16). Гребень несколько лучше развит у тоозухин, причем у *Thoosuchus* он сильно выступает назад. Парокципитальный отросток таблитчатой кости узкий, тонкий у тоозухин, широкий, массивный у *Benthosuchus*. На вентральной поверхности *cornu tabulare* имеется два продольных гребня, переходящих на парокципитальный отросток (рис. 16). Задний из них — *crista tabularis externa* (Быстров, Ефремов, 1940) — сильно расширен в основании парокципитального отростка и, обрываясь назад резким уступом, достигает вершины *tabulare* сильно сглаженным выступом. *Crista tabularis externa* вместе с лежащим впереди него *crista terminalis* замыкает серповидную впадину, протягивающуюся от вершины *cornu tabulare* до парокципитального отростка боковой затылочной кости вдоль границы полости среднего уха. По мнению А. Хови (Howie, 1970), здесь прикреплялась часть мускулатуры плечевого пояса (*musculus cleidomastoideus*), принимавшей участие наряду с окципито-verteбральной мускулатурой в поднимании головы. У *Benthosuchus* роль *m. cleidomastoideus*, по-видимому, была значительнее, чем у *Thoosuchus*.

Lamina parapterygoidea чешуйчатой кости состоит из двух отделов — ушного и депрессорного. Ушной отдел формирует боковую стенку полости среднего

уха и отделен нисходящим гребнем (*crista descendens*) от более короткого депрессорного отдела. Последний объединяется с задней поверхностью *quadratum*, образуя вместе с ним, а также флангом *quadratum* депрессорную полость. Последняя ограничена дорсолатерально пластинчатым выступом чешуйчатой кости — *crista falciformis* (Быстров, Ефремов, 1940). У тоозухин *сг. falciformis* развита относительно слабо по сравнению с *Benthosuchus*.

Позади квадратно-челюстного сочленения на задней поверхности *quadratum* выступает характерный крупный бугор — *tuberculum hyoideum* (*tuberculum supratrochleare* в работе Быстров, Ефремов, 1940) — видимо, место приращения *ceratohyale*. Непосредственно ниже бугорка проходит желобок для *truncus hyomandibularis VII* (ср.: Шишкин, 1973, рис. 15). Не изученной до сих пор особенностью сочленения *quadratum* и *squamosum*, выраженной у всех *Benthosuchidae*, является наличие у *quadratum* экстракраниального отростка, распространяющегося дорсомедиально позади *lamina parapterygoidea* (см. рис. 7). Снаружи этот отросток ограничен специальным гребнем затылочного фланга *squamosum*, а медиально примыкает к дорсальному краю *lamina ascendens* и подходит, таким образом, к стенке барабанной полости. У тоозухин описываемый отросток выражен лучше, чем у *Benthosuchus*. Отросток, очевидно, был соединен хрящевым продолжением со *stapes* и, вероятно, служил основанием *annulus tympanicus*.

Затылочная часть крыловидной кости представлена ее восходящей пластиной. Последняя состоит из ушного и депрессорного отделов, границей которых является *crista obliqua*. Видимый в затылочном плане короткий горизонтальный участок "тела" птеригоида образует дно барабанной полости и соединяет *lamina ascendens* с основанием мозговой коробки. Ушной отдел восходящей пластины подразделяется на поперечную *lamina praecotica*, замыкающую тимпанальную полость спереди и более косо направленную задне-латеральную часть (*lamina lateralis*), замыкающую с *crista obliqua* (см. рис. 7). *Crista obliqua* представляют собой продольный выступ затылочной поверхности *lamina ascendens* и ограничивает желобок, служивший вероятно для гио-стапедиальной связи. У *Benthosuchus сг. obliqua* образует выекий пластинчатый гребень на заднем окончании *lamina ascendens*, тогда как у тоозухин (в особенности, *Prothosuchus*) она имеет форму массивного округлого валика (см. рис. 58 и 7, 9—11).

Непосредственно ниже *сг. obliqua* на дистальной депрессорной части *lamina ascendens* располагается обширная полукруглой формы фасетка с шероховатой морщинистой поверхностью. Фасетка непосредственно граничит с экстракраниальным отростком *quadratum* (см. например, *Thoosuchus jakovlevi* — экз. ПИН N 3200/220); она необычайно сильно развита у *Prothosuchus* и других тоозухин, что является их яркой диагностической особенностью. Положение ее, а также близость к *tuberculum hyoideum* позволяют думать, что она вмещала верхнее разрастание гиоида и служила для его опоры на черепе.

Высота *lamina ascendens* увеличивается неравномерно. Кпереди от *crista obliqua* ее край образует вырезку с крутым подъемом в передней части ушной пластины. У тоозухина *Trematotegmen* в отличие от остальных форм в связи, по-видимому, с изменением формы полости среднего уха вырезка очень глубокая и лежит в горизонтальной плоскости — ее передний и задний края находятся примерно на одной высоте, т.е. *lamina ascendens*, по существу, не возрастает кпереди от *crista obliqua*.

Срединную часть затылка образует затылочная дуга эндокrania, описываемая ниже (см. разд. "Эндокраниальные окостенения"). Здесь укажем лишь, что затылочный мышцелок двураздельный, уплощенный, составлен боковыми затылочными костями, как правило, без участия *basioccipitale*. Окостенение *basioccipitale* встречается редко и выражено слабо (*Trematotegmen*, *Benthosuchus korobkovi*).

Вентральная поверхность нёбного комплекса у типичных родов — *Benthosuchus*, *Thoosuchus*, *Trematotegmen* — в общих чертах описана Быстровым, Ефремовым (1940); Ефремовым (1940); Очевым (1972); Шишкиным (1973); Гетмановым (1982). Наиболее характерные для бентозухид признаки, соответствующие промежуточному положению между капитозавридами и трематозавридами: несколько удлиненные птериго-парасфеноидные швы, развитие передних и задних сошниковых отростков, участвующих соответственно в разделении передних нёбных и межптеригоидных окон; относительно узкий мечевидный отросток парасфеноида; тенденция к увеличению в числе палатинных, а также формированию эктоптеригоидных клыков; редукция постфенестрального зубного ряда; постоянное наличие шагрени на крыловидных костях и парасфеноиде. Удлинение птериго-парасфеноидных швов у *Bentosuchus* осуществляется главным образом за счет участка впереди *lamina ascendens*, тогда как у тоозухин — в дне полости среднего уха. Тоозухины обнаруживают в сравнении с *Benthosuchus* следующие тенденции: существенно более выраженное удлинение птериго-парасфеноидных швов; полное разделение передних нёбных отверстий; сужение мечевидного отростка парасфеноида; разделение нёбных и крыловидных костей выростами наружных крыловидных; сокращение числа палатинных зубов и преобразование передних из них в клыки; развитие эктоптеригоидных клыков; редукция постфенестральных зубных рядов. Все перечисленные тенденции сближают тоозухин с трематозавридами. Особо надо отметить тенденцию укорочения продольно-складчатой части тела парасфеноида, лежащей позади мускульных гребней, параллельно осуществляющуюся у бентозухин и тоозухин.

Дорсальная поверхность нёбного комплекса сложно устроена и несет многочисленные опорные структуры для элементов мозговой коробки и *palatoquadratum* (рис. 17). На крыловидной кости выделяются *lamina ascendens*, основание кости, лежащее против ее контакта с парасфеноидом, и уплощенный передний отдел (нёбный отросток). В дорсальном плане *lamina ascendens* сильно изгибается медиально и впереди. Изгиб *lamina ascendens* резко выражен у *Benthosuchus*, слабее — у *Thoosuchus* и практически отсутствует у прогрессивного тоозухина *Trematotegmen*. Медиальный край *crista praeotica* снизу образует вырезку кранио-квадратного прохода, пропускавшую боковую вену головы и *truncus hyomandibularis VII*. Наиболее высокая часть *lamina ascendens* находится под областью контакта *squamosum — supratemporale* впереди *crista paraquadrate* и её передний край прилегает к заднебоковому углу ушной капсулы. В месте этого соединения выше кранио-квадратного прохода торцовый край *crista praeotica* несет расширенную фасетку для *prooticum*. Впереди вырезки квадрато-краниального прохода предущный гребень образует направленный вперед острый, пластинчатый выступ *lamina interna*. *L. interna* зачаточна у форм с выраженным предущным изгибом *lamina ascendens* (*Benthosuchus*, в меньшей мере *Thoosuchus*) и хорошо развита у близкого к *Trematosaurus* тоозухина *Trematotegmen*, у которого дорсальный контур *lamina ascendens* более прямолинейный. На медиальной стороне *crista praeotica* позади *lamina interna* лежит крупная ямка (*fovea ovalis*), дно которой пронизано отверстием питающих сосудов и нервов, разветвляющихся в крыловидной кости.

Вся гладкая передняя поверхность *lamina ascendens* была покрыта ушной пластиной *palatoquadratum*. Квадратно-ушная связь осуществлялась за счет дорсомедиальной части этой пластины в области, прилежащей к уже описанной фасетке на торцовом крае *crista praeotica*. На внутренней (передней) поверхности *lamina ascendens* вдоль края аддукторной ямы проходит гребень, маркирующий наружную границу *palatoquadratum* (*torus marginalis*). Вдоль края нёбного окна до передней границы крыловидной кости прослеживается допол-

нительный валик — медиальный отпечаток нёбного отростка *palatoquadratum*. Далее вперед нёбный отросток *palatoquadratum* продолжается по наружной крыловидной и нёбной костям в этмоидный район, однако его отпечаток здесь различим хуже. У тоозухин нёбный отросток обычно лежал в небольшом продольном углублении вдоль границы *maxillare*; у *Benthosuchus* этого не наблюдается. Общая конфигурация отпечатка *palatoquadratum* показывает, что он менял ориентировку с вертикальной на горизонтальную и значительно сужался кпереди. Упомянутый выше латеральный ограничительный валик (*togus marginalis*) против птеригоидных флангов резко расширяется и исчезает. Вероятно, это означает, что нёбно-квадратный хрящ достигал медиального края аддукторной ямы в ее суженном переднем дивертикуле. Отпечаток наружного края нёбного отростка *palatoquadratum* на *jugale* представляет собой две сходящиеся под тупым углом глубокие борозды, показывающие, что отросток образовывал здесь боковой выступ.

Processus dorsalis palatini (рис. 16—17) отделяет нёбно-квадратный хрящ от хоаны и заднебокового выступа носовой капсулы. Основание дорсального отростка пронизано группой параллельных каналов для ответвлений верхнечелюстного нерва и артерии, а также крупным сквозным отверстием слёзно-носового протока, переходящим в бороздку на вентральной поверхности крыши черепа вдоль *spina sublacrimalis*. Хрящевая квадратно-этноидная связь была слабой. Её узкая медиальная комиссура отделялась от носовой капсулы этмоидным гребнем, протягивающимся медиально от основания дорсального отростка нёбной кости. При этом небольшой передний участок *palatinum* медиальнее хоаны входит уже в состав покровных элементов этмоидной области. Форма и ориентация этмоидного гребня сильно варьируют. Часто он ориентирован поперечно и полностью перегораживает внизу район квадратно-этноидной связи. Обычно гребень довольно низкий и нередко представляет собой всего лишь утолщение поверхности *palatinum*.

Наиболее передняя часть сошникового отростка *palatinum*, несущая *crista ethmoidalis* и окаймляющая медиально хоану, несет вдоль своего хоанального края изогнутый желобок для нёбного нерва и артерии, переходящие на сошник. Контакт *palatinum* и *pterygoideum* всегда более широкий на дорсальной стороне нёба, где он имеется также у тоозухин, у которых его нет на вентральной поверхности нёба (*Thoosuchus*, *Angusaurus*).

Срединный отдел (основание) крыловидной кости, объединяющий *lamina ascendens* с нёбной ветвью, кроме костного дна полости среднего уха, включает область *recessus conoideus* — ямки, вмещавшей хрящевой базитрабекулярный отросток. Ориентация ямки показывает, что базитрабекулярный отросток был направлен постеро-латерально. Верхний край ямки, прикрывавшийся эпиптеригоидной частью *palatoquadratum*, образует глубокую полукруглую вырезку. Для тоозухин характерно наличие впереди *recessus conoideus* пластинчатого выступа (*lamina interna*), образующего переднедорсальную стенку ямки.

В осевой части нёбного комплекса главная роль принадлежит парасфеноиду. Тело парасфеноида на дорсальной поверхности подразделяется на три отдела — затылочный, ушной и базитрабекулярный. Затылочный отдел несет сочленовные фасетки для боковых затылочных костей (на *crista paroccipitalis*) и *basioccipitale (fossa basioccipitalis)*; между *crista paroccipitalis* и *crista parapterygoidea* помещались ушные структуры; в широких понижениях впереди *crista parapterygoidea* помещались основания базитрабекулярных отростков.

Fossa basioccipitalis, имеющая треугольную форму, расположена между задним краем парасфеноида и сходящимися впереди парокципитальными гребнями. Дно ямки пологое, покрытое низкими продольными гребешками, иногда разделено медиальным гребнем на два углубления. Парокципитальный гребень и расположенная на его заднем крае фасетка для основания боковой

затылочной кости у специализированных тоозухин (*Trematotegmen*) сильно разрастается вперед, что приводит к редукции углубления (*sulcus intercristatus*) между параптеригонидным и парокципитальным гребнями. Ближе к средней линии, где основания названных гребней сближаются, *sulcus intercristatus* имеет форму плоского желоба, а к периферии превращается в глубокую ямку, замыкаемую сзади и сбоку нижнеушным отростком боковой затылочной кости (рис. 17). Последний не достигает параптеригонидного гребня. Этот гребень — высокий, заостренный, с широким основанием; его ориентация по отношению к продольной оси более поперечная в сравнении с парокципитальным гребнем. У тоозухина *Trematotegmen* параптеригонидный гребень заметно наклонен вперед — черта, сближающая его с трематозавридами. Между верхним краем *crista parapterigoidea* и основанием предыдущего гребня восходящей пластины птеригоида расположена отчетливая вырезка, переходящая в желобок на переднебоковой поверхности параптеригонидного гребня. Это, очевидно, следы гиомандибулярного ствола лицевого нерва, покидавшего здесь нейрокраний, а также боковой вены головы.

В базитрабекулярном отделе выделяется плоский горизонтальный участок, подстилающий базисфеноид и боковые, полого вогнутые края, понижаящиеся в сторону *recessus conoideus*, и подстилавшая основания базитрабекулярных отростков пластина. В дне базисфеноида, как обычно, открываются широкие выходные каналы церебральных ветвей сонной артерии (рис. 17, 18). Канал артерии начинается в торце параптеригонидного гребня близ шва с птеригонидом и по ходу вперед и медиально сразу впереди параптеригонидного гребня расщепляется в парасфеноиде на медиальную (церебральную) и латеральную (нёбную) ветви (Быстров, Ефремов, 1940). Нёбная ветвь сразу же делится на 2—3 боковых ответвления, открывающихся латерально в основании бокового края срединного горизонтального участка поверхности парасфеноида, отделенного от понижающихся боковых краев пластинчатым, карнизообразным уступом (рис. 17 а, в). Уступ служит медиальной границей продольного желобка видиевого канала, пропускавшего *nervus palatinus VII* и протягивающегося от крутой передней стенки параптеригонидного гребня (*Benthosuchus*) до нёбного окна у основания мечевидного отростка. У тоозухин желобок видиевого канала существует короче, чем у *Benthosuchus*, так как спереди он может частично вращаться в парасфеноид вблизи места выхода канала в нёбное окно (ср.: Shishkin, 1968). Передняя ветвь нёбной артерии, судя по положению ее выходного отверстия, проходит в видиевом канале вместе с нёбным нервом. Задние ответвления нёбной артерии ориентированы поперечно — по ходу базитрабекулярных отростков (ср.: Shishkin, 1968). У *Prothoosuchus samariensis* наблюдается уникальная особенность — канал главного ствола внутренней сонной артерии не был замкнут вентрально и проходил желобком на нёбной поверхности, как у пермокарбоновых форм (рис. 11, в).

Дорсальный рельеф центральной части парасфеноида и основания мечевидного отростка выровненный, уплощенный. Мечевидный отросток относительно широкий, уплощенный у *Benthosuchus* и резко суженный, лезвиевидный у тоозухин (кроме *Prothoosuchus*) подстилается впереди задними отростками сошников и достигает уровня передних краев хоан. У *Benthosuchus* и *Prothoosuchus* передний конец мечевидного отростка расширен и уплощен, плотно прилегает к поверхности сошников вдоль длинной сочленовной фасетки (рис. 17). У *Thoosuchus*, *Angusaurus* передний конец мечевидного отростка располагается в специальном жёлобе на сошниках. Вдоль мечевидного отростка по всей его длине до сошника дорсально протягивается глубокий желоб, служивший основанием орбито-темпорального отдела эндокrania (рис. 17). У *Benthosuchus* желоб начинается впереди отверстий церебральных ветвей внутренней сонной артерии, у тоозухин — значительно впереди этого уровня.

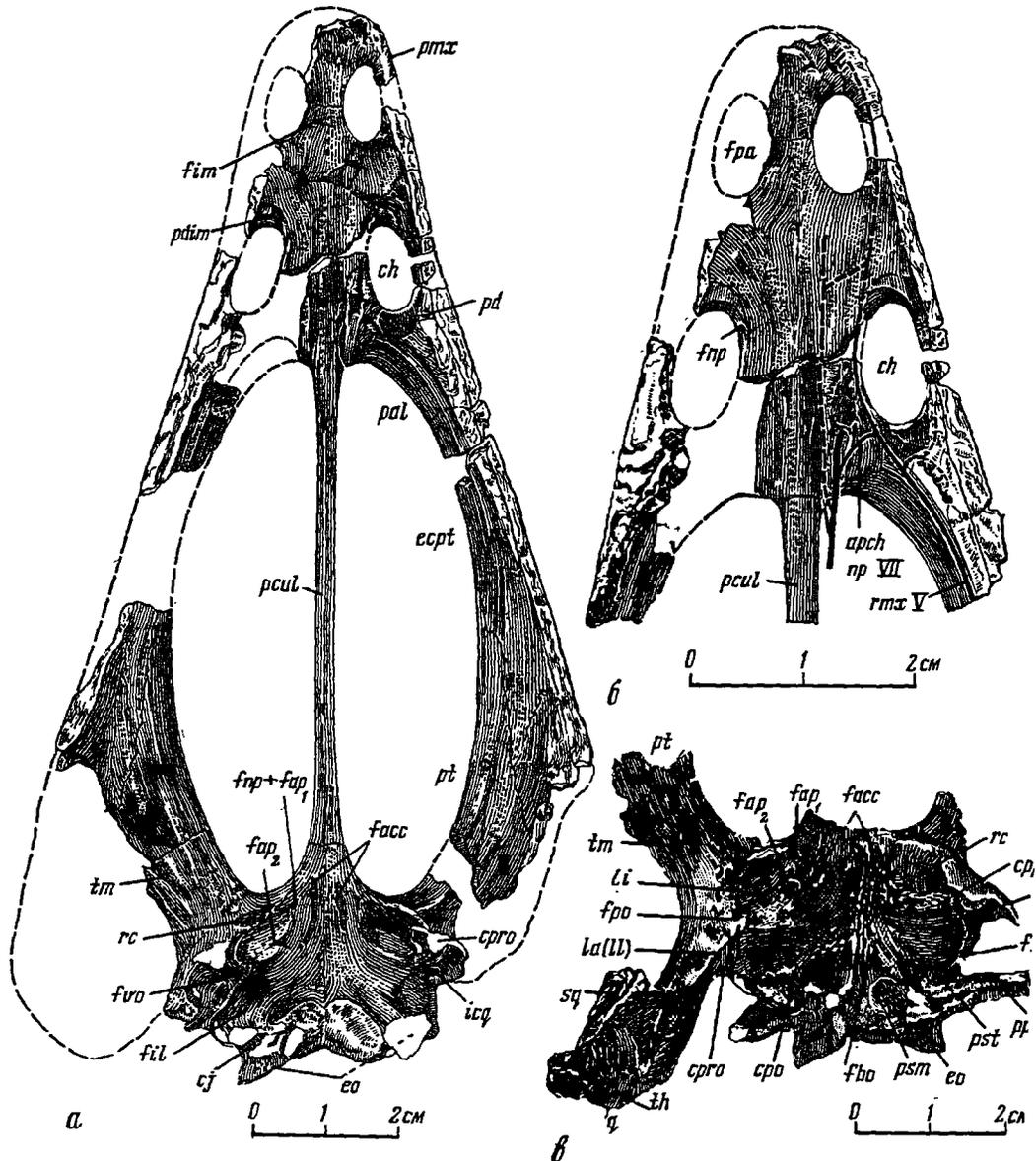


Рис. 17. Дорсальная поверхность нёбного комплекса бентозухид: (а—б *Angusaureus succedaneus* Getm. по экз. ПИН N 2428/1. Нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита Общего Сырта; в — *Thoosuchus jakovlevi* Riab. по экз. ПИН 3200/107). Нижний триас, рыбнический горизонт, рыбническая свита Ярославского Поволжья

Отпечаток этмоидных структур на дорсальной поверхности нёба плохо выражен. Задняя граница носовых капсул хорошо маркируется позади хоаны описанным выше этмоидным гребнем и дорсальным отростком нёбной кости. Этот район детально описан Г. Сэве-Сёдербергом (1936) и М.А. Шишкиным (1960, 1973) для целого ряда лабиринтодонтов, в том числе *Benthosuchus sushkini* (Шишкин, 1973, рис. 60). Положение дорсального отростка palatinum по отношению к заднелатеральной стенке носовой капсулы у ряда изученных форм (*Lyrocephalus*, *Inflectosaurus*, *Dvinosaurus*, *Benthosuchus*) несколько различно. На медиальном крае дорсального отростка иногда видны следы вырезки

(*Benthosuchus korobkovi* — экз. ПИН N 3200/169), отмечающей положение окна в задней стенке этмоидного района, служившего, вероятно, местом выхода наружной носовой вены. Непосредственно ниже вырезки (в случае ее наличия) протягивается широкий желобок, огибающий основание дорсального отростка антеромедиально по направлению к отверстию у переднемедиальной стенки хоаны. Здесь, вероятно, располагался постхоанальный анастомоз нёбного и верхнечелюстного нервов и артерий (рис. 17,б). Основание дорсального отростка пронизано также дополнительным крупным каналом, возможно, для инфраорбитальной ветви верхнечелюстной артерии. Пластинчатое основание дорсального отростка вдоль латеральной стенки хоаны пронизано целой серией крупных отверстий. Передняя граница носовых капсул, видимо, соответствует приподнятым краям сошников у заднего окончания переднего нёбного отверстия. Сошники подстилают большую часть этмоидного отдела. На их дорсальной поверхности выделяется срединная приподнятая область и боковые, примыкающие к хоанам углубления. Углубления узкой полосой огибают хоаны медиально и дают резкие боковые расширения впереди них, где, очевидно, помещались обонятельные мешки. Медиальные края хоан сильно утолщены. Внутри утолщений проходят каналы нёбного нерва и артерии, начинающиеся от основания дорсального отростка описанными выше желобками. У медиального края хоаны желобки ведут к крупному отверстию, от которого вперед направляется канал (см. рис. 17). У тоозухин крупные ответвления основного ствола нёбного нерва и артерии проникают в сошники через большие специальные отверстия вдоль мечевидного отростка (изредка встречающиеся, по-видимому, также у старых особей *Benthosuchus* — *B. korobkovi* — экз. ПИН N 3200/169). Основной канал нёбного нерва и артерии, огибая медиально хоану, проходит вперед близко к вентральной поверхности сошников и, отклоняясь впереди хоаны латерально, отдает небольшие боковые ответвления к зубным рядам и слизистой нёба. В лунке первого предхоанного клыка канал часто открывается наружу. Отсюда он направляется вперед вдоль поверхности контакта *praemaxillare—squamosum* и обильно ветвится на переднем конце морды.

На переднем крае дорсальной поверхности сошника имеется продольная медиальная вдавленность для межчелюстной железы. У *Benthosuchus*, у которого передние сошниковые отростки часто не развиты, на дне впадины вдоль медиального шва прослеживается желобок выводного протока, открывающегося на вентральную поверхность в стенке костного уступа у заднего края переднего нёбного отверстия. У *Thoosuchus* вдавленность для межчелюстной железы продолжается вперед в виде желобка на перегородке переднего нёбного отверстия. *Septomaxillare*, развитая постоянно у тоозухин и спорадически у *Benthosuchus*, отдает *processus dermintermedius*, предохраняющий Якобсонов орган (рис. 17а). Пластинчатый, поперечно вытянутый, треугольный в плане отросток оставляет иногда соответствующий отпечаток на дорсальной поверхности сошника непосредственно впереди хоаны (*Thoosuchus jakovlevi* — экз. ПИН N 3200/116, *Angusaurus succedaneus* — экз. ПИН N 2428/1, рис. 17). Иногда *processus dermintermedius* располагается выше поверхности сошника и не образует вдавленности (*Thoosuchus jakovlevi* — экз. ПИН N 3200/212). Между расширенным основанием отростка и дорсальной поверхностью сошника проходит узкий канал слёзно-носового протока.

Эндокраниальные окостенения (рис. 16, 18)

Среди эндокраниальных окостенений следует выделить относящиеся собственно к мозговой коробке (*exoccipitale*, *basioccipitale*, *basisphenoideum*, *sphenethmoideum*, *opisthoticum*, *prooticum*) и элементы висцерального происхождения: производные палатоквадрата (*quadratum*, *epipterygoideum*) и гиоидной дуги (*stapes*).

В мозговой коробке постоянно окостеневают *exoccipitale*, нередко — *sph-*

nethmoideum и prooticum, редко — opisthoticum, basisphenoideum и basioccipitale. В составе palatoquadratum постоянно окостеневаает quadratum, часто (в различной степени) — epipterygoideum. Наличие тех или иных элементов и их выраженность зависит от общей степени окостенения эндокrania, часто отражающей индивидуальные различия в не меньшей мере, чем таксономические. В целом, однако, у *Benthosuchus* окостенение эндокrania лучше выражено, чем у тоозухин, у которых лишь изредка среди спорадически встречающихся элементов можно видеть фрагменты эпиптеригоида, переднеушной кости и основной затылочной. Поэтому описание эндокраниальных структур дается главным образом на основании данных по *Benthosuchus*, вероятно, малоспецифичных ввиду консервативности эндокrania. Наиболее информативными вследствие полноты окостенения являются черепа: *Benthosuchus sushkini* (экз. ПИН N 2424/1); *Benthosuchus uralensis*, (экз. ПИН N 4167/1) и особенно *Benthosuchus korobkovi* (экз. ПИН, 3200/185). Окостенения первичной челюсти описываются отдельно от элементов мозговой коробки; stapes описывается вместе с мозговой коробкой из-за его тесной связи с ушными окостенениями.

В небно-квадратном комплексе главная роль принадлежит quadratum. Quadratum скрепляет quadratojugale и квадратную ветвь pterygoideum. Его затылочная поверхность образует описанный выше гиондный бугор (см. рис. 5,7,16) и экстракраниальный отросток (рис. 7), а на внутренней поверхности обычно видны следы переходящих на внутреннюю сторону quadratojugale отпечатков прикрепления задних челюстных аддукторов. Антеродорсомедиальная торцовая поверхность quadratum имела хрящевое продолжение — высокий, пластинчатый ушной отросток, плотно прилежавший в своей задней части к lamina ascendens pterygoidei и распространявшийся антеродорсально по затылочному флангу чешуйчатой кости ниже crista paraquadrata.

Эпиптеригоид имеет восходящий и слабо окостеневающий ушной отростки; базальный отросток выражен плохо (рис. 18). Главная часть эпиптеригоида — procs. ascendens — формирует наружную стенку cavum epiptericum и примыкает верхним концом к стенке эндокrania впереди отверстия тройничного нерва, вблизи границы parietale-postparietale. Основание эпиптеригоида сильно расширено вдоль переднего края lamina ascendens против вырезки recessus conoideus. У *Benthosuchus* основание эпиптеригоида значительно выступает вперед, и его часто подстилает пластинчатый вырост медиального края небной ветви птеригоида. Участие основания эпиптеригоида в формировании переднебоковой стенки recessus conoideus зависит от развития lamina interna. У тоозухин, как отмечалось, разрастание верхнего края вырезки recessus conoideus суживает поверхность контакта. Внутренняя поверхность восходящего отростка эпиптеригоида содержит ряд выемок (рис. 18,д). Ниже tuberositas transversa (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 15,д) лежит продольная выемка, очевидно, для ганглия V нерва (ср.: Watson, 1919, 1962). На черепе *Benthosuchus korobkovi* (экз. ПИН N 3200/185) на внутренней поверхности восходящего отростка выше tuberositas transversa имеется продольная вырезка глубокой глазничной ветви тройничного нерва и сопутствующих сосудов. Задняя часть epipterygoideum очень редко окостеневаает в виде processus oticus, который представляет собой, по сути, переднюю часть одноименного отростка palatoquadratum. Ушной отросток поднимается от основания эпиптеригоида вдоль переднего края crista praeotica крыловидной кости, неразличимо сливаясь с переднебоковым выступом prooticum. В области этого контакта несет сверху вырезку для vena capitis dorsalis.

Среди тоозухин только у *Angusaurus succedaneus* (экз. ПИН N 2428/1, рис. 13,б) обнаружен хорошо окостеневший (без ушного отростка) эпиптеригоид, отличающийся некоторой суженностью processus ascendens. На отдельных черепках *Thoosuchus jakovlevi* (экз. ПИН N 3200/127,б) можно видеть

расширенное основание эпиптеригоида и самое начало узкого палочковидного восходящего отростка.

Мозговая коробка частично окостеневаает в затылочно-ушном и орбито-темпоральном отделах. Постоянно окостеневающий элемент затылочной дуги — *exoccipitale* — несет ряд отростков, описанных в общих чертах Быстровым и Ефремовым (1940). *Processus lamellosus* в действительности представляет собой шипообразный выступ перистеальной поверхности *exoccipitale* в месте отхождения от него массивного дорсомедиального отростка, являющегося основанием хрящевого затылочного свода (*tectum posterius* — рис. 18). Отросток имеет округлое сечение. *Tectum posterius*, как таковой, остается хрящевым и тогда, когда окостенение распространяется на *tectum synoticum* (*Benthosuchus korobkovi* — экз. ПИН. N 3200/185, рис. 18а,б).

Выше был упомянут характер сочленения боковой затылочной кости и парасфеноида. Начиная от *Benthosuchus* и вплоть до продвинутых (трематозавроподобных) тоозухин типа *Trematotegmen* наблюдаются постепенная редукция нижнеушного отростка боковой затылочной кости и разрастание вперед ее основания, сопровождаемые разрастанием костного дна полости среднего уха и сокращением ушной вырезки.

Передняя поверхность парокципитального отростка боковой затылочной кости несет отчетливый продольный желобок для одноименного выступа ушной капсулы, а на ее заднелатеральную поверхность переходит с таблитчатой кости окончание описанного выше *crista tabularis externa*. Ярёмный канал, открывающийся на затылочную поверхность в основании парокципитального отростка *exoccipitale*, начинается желобком на медуллярной стороне кости впереди *processus submedullaris* или пронизывает его основание несколько каудальнее. Спереди начальная часть ярёмного канала обычно ограничивалась задней поверхностью хрящевого *opisthoticum*. У *Angusaurus succedaneus* выше ярёмного канала, видимо, проходил специальный канал для *nervus glossopharyngeus* (возможно, индивидуальная вариация для экз. ПИН N 2428/1). Чуть ниже и позади входного отверстия ярёмного канала верхняя сторона субмедуллярного отростка пронизана двумя-тремя небольшими отверстиями для корешков подъязычного — XII нерва. Ярёмное отверстие часто соединено широким желобком с вырезкой на боковом крае кости — отпечатком крупного сосуда, очевидно, задней мозговой вены, сопутствуемой X нервом. У латерального края *exoccipitale* задняя мозговая вена очевидно объединялась с боковой головной. Подобный желобок отчетливо виден на фотографиях затылка *Lygoscephalus* по материалам Мазена и Жанвьё (*Mazin, Janvier, 1983, pl. 1, fig. 6*).

Basioccipitale окостеневаает редко. Оно обнаружено у отдельных особей *Benthosuchus* (*B. korobkovi* — экз. ПИН N 3200/189) и у *Trematotegmen otschevi* (экз. ПИН N 4200/2). *Basioccipitale* занимает описанную выше ямку — *fossa basioccipitalis* — между парокципитальными гребнями дорсальной поверхности парасфеноида. У *Trematotegmen* (экз. ПИН N 4200/2) *basioccipitale* несет сверху продольную выемку — отпечаток хорды (рис. 15,д).

В ушной области у *Benthosuchus* чаще всего окостеневаает *prooticum*, изредка (как проявление изменчивости) находимый также у тоозухин (*Thoosuchus jakovlevi* — экз. ПИН N 3200/213). На полно окостеневших черепках (*Benthosuchus korobkovi* — экз. ПИН N 3200/185, рис. 18) *prooticum* неразличимо сливается с *opisthoticum*, хотя в промежуточных случаях заметно наличие двух независимых центров ossификации (*Benthosuchus sushkini* — экз. ПИН N 2424/1). Окостеневают обычно переднебоковые участки капсулярной крыши. В случаях максимального окостенения (экз. ПИН. N 3200/185) вся дорсальная часть ушного отдела представляет собой единое целое, за исключением ее наиболее латеральных участков (см. ниже). В ней различаются следующие составные части: межкапсулярная крыша *tectum*

synoticum, объединенное с нею венстромедиальное окостенение и отдельно — дорсолатеральное окостенение ушной капсулы.

Tectum synoticum — мощное, плоское окостенение рыхлой структуры, простирающееся от передних краев затылочных флангов заднечелюстных костей до уровня *crista praetotica pterygoidei* (рис. 18). Латерально, утончающимися боковыми выростами она переходит в неокостеневающую крышу надкапсулярной полости — *fossa Bridgei*, а вниз — в медиальную стенку ушной капсулы. Дорсальная поверхность *tectum synoticum* прилегалла к внутренней стороне крыши черепа; она несет отпечатки густой сети сосудов, расходящихся от центра окостенения *postparietale* и богато разветвляющихся в промежутке между капсулярной крышей и покровными костями (экз. ПИН N 3200/185). Вентральная поверхность *tectum synoticum* несет два широких, расходящихся желобка, огибающих ушную капсулу в направлении тригеминальных отверстий — по-видимому, отпечатки крупных венозных синусов или эндолимфатических выростов, которые могли соединиться с внутрикапсулярным пространством через неокостеневавшую медиальную часть внутренней капсулярной стенки (экз. ПИН N 3200/185).

К венстромедиальному капсулярному окостенению относятся слившиеся части *prooticum* и *opisthoticum*, лежащие медиальнее наружной стенки *fossa Bridgei*. Это окостенение может распространяться вниз до овального окна и образует также внутреннюю стенку ушной капсулы. Оно может быть подразделено на следующие части: передняя стенка слуховой капсулы и дно *fossa Bridgei*, медиальная стенка капсулы и ее дорсальное продолжение — край крыши *fossa Bridgei*. Переднеушная область данного капсулярного окостенения прикрепляется к верхнемедиальному краю *lamina ascendens (crista praetotica)*, имеющей здесь специальное расширение и сочленовную фасетку. Заднеушная часть укреплена в продольном желобе на передней (внутренней) поверхности парокципитального отростка *exoccipitale*. Выемка дна *fossa Bridgei* начинается от нижнего края задневисочного отверстия и имеет характер широкого плоского желоба. Спереди она сообщается с предкапсулярным пространством через вырезку в *prooticum* — для дорсальной головной вены (Watson, 1919; Sâve-Söderbergh, 1936) и окципитальной артерии (Шишкин, 1973). Вырезку окаймляет гребень, отделяющий от полости *fossa Bridgei* находящуюся впереди глубокую ямку, у дна которой желобок, идущий от проотикальной вырезки, расщепляется на два ответвления: боковое, проходящее между капсулой и *lamina praetotica pterygoidei*, и переднее, идущее через дорсолатеральную часть верхнего края *prooticum*. Передний желобок открывается наружу через выступающую впереди *lamina praetotica pterygoidei* часть ушной капсулы, его выходы расположены против щели между восходящим отростком эпиптеригоида и мозговой коробкой. Можно предположить, что боковой желобок заключал *vena carpitus dorsalis*, а передний — окципитальную артерию.

В переднеушной области чаще всего окостеневают район *incisura prootica*, квадратно-ушная связь, а также антеролатеральная и массивная передняя стенки *fossa Bridgei*. От наружной стенки капсулы здесь отходит длинный "посторбитальный" отросток (ср. *Dvinosaurus* — Шишкин, 1973, рис. 6, 16), отпечаток которого, ориентированный вперед и наружу, иногда прослеживается на внутренней поверхности крыши черепа вдоль задней границы контакта *parietale-supratemporale* (см., например, экз. ПИН N 3200). Постеромедиально *processus postorbitalis* переходит в *tectum synoticum*.

Медиальная стенка ушной капсулы лучше окостеневаеет в своей дорсальной половине, сливающейся с *tectum synoticum*. Сбоку от *tectum synoticum* она переходит в тонкую пластину, нависающую над антеромедиальной частью *fossa Bridgei* в качестве краевой части *tectum laterale* (в остальном остававшегося хрящевым). Соответственно этому медиальная стенка *fossa Bridgei* образует карманообразное углубление, подразделяющееся на несколько более мелких. Венстромедиальная поверхность ушного окостенения может распространяться вниз до овального

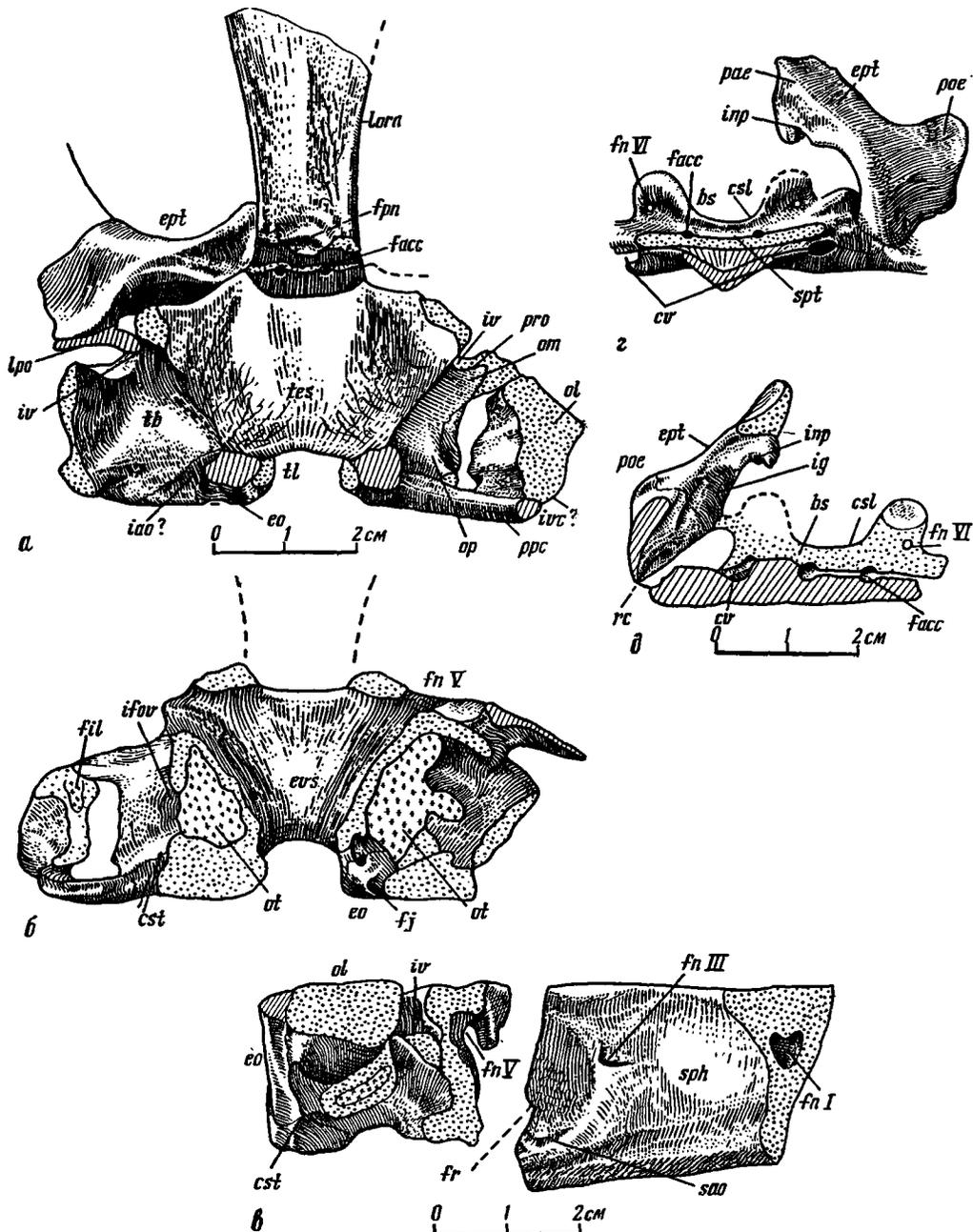


Рис. 18. Мозговая коробка *Benthosuchus korohkovi* Ivachn. по экз. ПИН N 3200/185 (а — сверху; б — снизу; в — сбоку; г — базиптеригонное сочленение спереди; д — базиптеригонное сочленение сзади). Нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита, Ярославское Поволжье

окна (экз. ПИН N 3200/185, рис. 18). Это окно крупное, его верхний край лежит на уровне нижнего края задневисочного окна.

Снаружи от описанного ушного окостенения на экз. ПИН N 3200/185 имеется еще одно — дорсолатеральное окостенение. Оно примыкает спереди к парокципитальному отростку таблитчатой кости и сильно выступает латерально в сторону полости среднего уха. Своей дорсомедиальной стороной это окостене-

ние формирует боковую стенку fossa Bridgei и отделено от медиального капсулярного окостенения отчетливым швом или неокостеневающей зоной. Дорсолатеральное ушное окостенение — массивный, широкий элемент, заключающий полости полукружных каналов. Элемент слегка уплощен, вытянут спереди назад. Между ним и передней поверхностью парокципитального отростка находится большое, поперечно вытянутое отверстие, достигающее внизу края медиального ушного окостенения. На наружной поверхности дорсолатерального окостенения расположен поднимающийся вверх массивный гребень, служивший, очевидно, местом прикрепления stapes.

Строение слуховой косточки, как показывают имеющиеся данные по *Bethosuchus sushkini*, *B. korobkovi*, *Thoosuchus jakovlevi*, *Prothoosuchus blomi*, по-видимому, существенно отличает тоозухин от *Benthosuchus*. Различие между видами *Benthosuchus* по строению слуховой косточки незначительное (ср.: Быстров, Ефремов, 1940, рис. 15): у *B. korobkovi* по сравнению с *B. sushkini* относительно слабее выражена *crista obliqua columellae*. У *Thoosuchus* и *Prothoosuchus* слуховая косточка построена почти идентично (рис. 19) и по сравнению с *Benthosuchus* имеет более массивное основание за счет укорочения *crista obliqua* на стороне, обращенной каудально. Вершина этого гребня несет глубокую выемку, от которой вдоль столбика тянется вверх желобок. По мнению Паррингтона (Partridge, 1949, 1959), аналогичная выемка у *Lydekkerina* служила для прикрепления инфрастапедальной связки. По мнению М.А. Шишкина (1973), местом прикрепления связки служил скорее не желобок, а выступ — край углубления у основания желобка. Близкие к описанному структуры — выступ, углубление и желобок — известны у шпигбергеновского трематозаврида *Lygocephalus* (Mazin, Janvier, 1983, fig. 6, pl. 2, fig. 21 b, c). Ниже желобка и углубления находится очень небольшое отверстие, проводившее стапедальную артерию. Массивное основание слуховой косточки образует два отростка. Передний — узкий, пластинчатый отросток (*processus ventralis* — Шишкин, 1973) срастается с параптеригонидным гребнем парасфеноида позади *crista praetotica* входящей пластины птеригонда. Лежащий против овального окна медиальнее и несколько позади *processus vestibularis* очень массивен, имеет округлое сечение. Описанное строение проксимального, несущего отростки отдела ушной косточки аналогично таковому у очень многих форм, в частности *Buettneria*, *Aphaneramma*, *Eryops*, *Trimerorhachis* (Case, 1931, fig. 4, 5; 1935 fig. 2, 3, 8, 9; Säve-Söderbergh, 1936, text-fig. 47, pl. 21; Sawin, 1941, pl. 6.; Watson, 1956, text-fig. 22).

Впереди ушных капсул в основании эндокrania у *Benthosuchus* изредка можно видеть следы окостенения базисфеноида. Однако лишь на образце 3200/185 (*B. korobkovi* — рис. 18) базисфеноид представлен с достаточной для описания полнотой. Здесь он вытянут поперек основания мечевидного отростка парасфеноида и образует сзади возвышающуюся *crista sellaris*, а по бокам — расширенные основания базитрабекулярных отростков, контактирующие с основаниями эпиптеригонидов у передней стенки *recessus conoideus*. Плоская подошва базисфеноида впереди *crista sellaris* несет широкий поперечный желобок для питуитарной вены, непосредственно впереди которого открываются парные выводные отверстия каналов церебральных артерий — ответвлений внутренних сонных артерий. Заднюю стенку желобка для питуитарной вены составляет наклоненная вперед *crista sellaris*. Сбоку, выше оснований базитрабекулярных отростков *crista sellaris* содержит глубокие ямки ретракторных миодомов. Расширенные основания базитрабекулярных отростков охватывают вместе с подстилающим парасфеноидом видевы каналы, пропускавшие небный нерв и небную артерию. Сочленовные части базитрабекулярных отростков, вмещавшиеся в *recessus conoideus*, никогда не окостеневают.

Сфенэтмоид, имеющийся только у *Benthosuchus*, отделен от базисфеноида неокостеневающим участком, простирающимся до отверстия зрительного нерва.

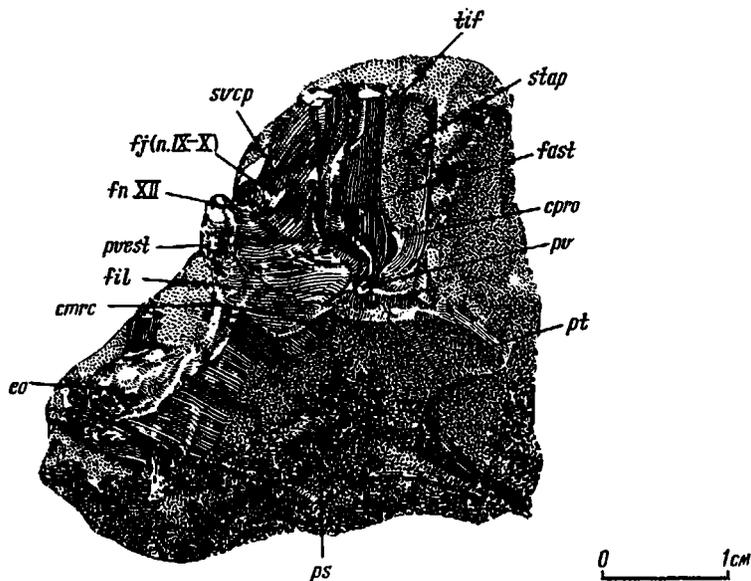


Рис. 19. Слуховая косточка и ее положение на примере *Thoosuchus jakovlevi* Riab. по экз. ПИН N 3200/107. Нижний триас, рыбнический горизонт, рыбническая свита, Ярославское Поволжье

Окостенение передней части сфенэтмоида значительно варьирует, но в целом никогда не достигает этмоидной области. В общем, сфенэтмоид представляет собой удлиненный, клиновидной формы блок, лежащий в желобке на дорсальной поверхности мечевидного отростка парасфеноида и достигающий своей расширенной верхней частью вентральной поверхности черепной крыши. В плане сфенэтмоид имеет трапециевидную или, в случае более протяженного окостенения, ромбовидную форму (хорошо окостеневший сфенэтмоид у *Benthosuchus sushkini* — экз. ПИН N 2424/1). Верхняя часть его крыши и боковых стенок с выступами *laminae supra-orbitales* окостеневают хуже основания. На заднем крае окостеневшей части крыши сфенэтмоида у *B. kogobkovi* (экз. ПИН N 3200/185, рис. 18) сохраняется передняя часть ямки пинеального органа.

Форма мозговой полости в сфенэтмоиде показывает, что обонятельные тракты разделялись против передней стенки орбиты. На заднебоковой поверхности сфенэтмоида ниже отверстия глазного нерва лежат глубокие продольные ямки ретракторного миодома. Позади отверстия глазного нерва находится место контакта восходящего отростка эпиптеригоида и мозговой коробки. На экземпляре *B. kogobkovi* (экз. N 3200/185) у нижнего края ямки ретракторного миодома видны разветвляющиеся желобки — место деления *arteria carotis cerebialis* на собственно церебральную ветвь, направляющуюся вверх и медиально, и глазную артерию (*arteria optica*), выходящую наружу вверх. Описание очень сходных желобков приводится Сэве-Сёдербергом для шпицбергенских трематозаврид (*Säve-Söderbergh*, 1944). На черепе *Benthosuchus sushkini* 2424/1 на нижнебоковой поверхности сфенэтмоида примерно на уровне орбит или даже чуть впереди них лежат очень крупные овальные впадины, вероятнее всего, для прикрепления глубинных порций псевдовисочного мускула.

Среднее ухо (рис. 17, 19)

Важные морфологические различия связаны у бентозухид со строением полости среднего уха. Последняя примыкает к наружной стенке слуховой капсулы и частично боковой поверхности *exoccipitale* (*processus subtympanicus*), распространяясь вверх до *crista terminalis tabularis*. Переднебоковую стенку полости среднего

уха от *crista praetotica* до *crista obliqua* составляет *lamina ascendens*, а сверху — передняя часть *lamina parapterygoidea squamosi* и ее переднее продолжение на вентральной поверхности *squamosum* — *linea terminalis*. Ушная часть *lamina parapterygoidea squamosi* отделена от депрессорной специальным гребнем (*crista descendens*), протягивающимся от верхнего края *crista obliqua* до заднелатерального края ушной вырезки. Дно полости среднего уха образовано разросшейся вдоль птериго-парасфеноидного контакта крыловидной костью. Ушная вырезка, содержащая, по-видимому, хрящевой *annulus tympanicus*, открывается в заднюю часть барабанной полости. У тоозухии в сравнении с *Benthosuchus* сильно изменено соотношение объемов верхней и нижней части полости среднего уха в сторону относительного увеличения последней. Это проявляется в уменьшении (сужении и укорочении) ушной вырезки и укорочении *cornua tabularia*, укорочении ушной части *lamina parapterygoidea squamosi* и развитии *crista descendens*, резко отделяющей депрессорную часть *lamina parapterygoidea*. С другой стороны, разрастание назад птериго-парасфеноидного контакта значительно увеличивает глубину нижней части полости среднего уха у тоозухии. Это явление отчетливо наблюдается уже у *Prothoosuchus* и сильно прогрессирует в линии *Thoosuchus*—*Angusaurus* — *Trematotegmen*. У последнего, как отмечалось, размеры ушной вырезки и *cornua tabularia* (Гетманов, 1982) значительно сокращены.

Нижняя челюсть (рис. 20)

Нижняя челюсть бентозухид в последнее время подробно изучена (см.: Очев, 1974; Гетманов, 1979). Необходимо лишь подчеркнуть типичные отличия тоозухии, характеризующие их трематозавридную специализацию. Нижняя челюсть у них невысокая и удлиненная. Ангулярный изгиб пологий и плавный. Симфизный отдел уплощен дорсовентрально. Ретроартикулярный отросток удлиненный, с широкой горизонтальной площадкой для прикрепления депрессора. Супраангулярный гребень, ограничивающий латерально депрессорную площадку, низкий и широкий в основании. Дорсальный гребень переднего отдела *supraangulare* (*torus arcuatus*) заострен, сильно возвышается над краем аддукторной впадины и лишь слегка отклоняется от него латерально. Внутренний (или медиальный, выступающий спереди *articulare*) отросток надугловой кости состоит из двух лепестков, в глубокой выемке между которыми расположена соединяющая их треугольная пластинка. Заднее меккелево отверстие сильно удлинено и сужено.

В системе боковой линии выше *sulcus dentalis* имеется дополнительный желобок (*sulcus accessorius*), однако его развитие подвержено большим вариациям.

О посткраниальном скелете (рис. 21)

Посткраниальный скелет достаточно подробно описан лишь для *Benthosuchus sushkini* (Быстров, Ефремов, 1940). Материал по нему, известный для других бентозухид, обычно разрознен и малочислен. Исключение составляет пока лишь единственная более или менее полная находка скелета *Prothoosuchus* (рис. 21), позволяющая представить себе общий облик животного. Ниже дается ее краткое описание.

Позвоночный столб и общие пропорции тела. Тело животного было, вероятно, в 2,5—3 раза длиннее головы. Общее число позвонков превышало 30, из них туловищных было примерно 20. Точное число хвостовых позвонков установить невозможно. Гипоцентры длинные, их длина почти не уступает ширине. Первые четыре гипоцентра парные. Хвостовые позвонки (после 25-го), по-видимому, не имели окостеневающих тел (т.е. окостеневали только невральные и гемальные дуги). Плевроцентры имеют вид маленьких овальных пластинок, вклинивающихся с обеих сторон между гипоцентрами. Невральные дуги с очень длинными поперечными и очень низкими остистыми отростками. Последние почти не возвышались над зигапофизами, что, очевидно, характеризует значительную уплощенность

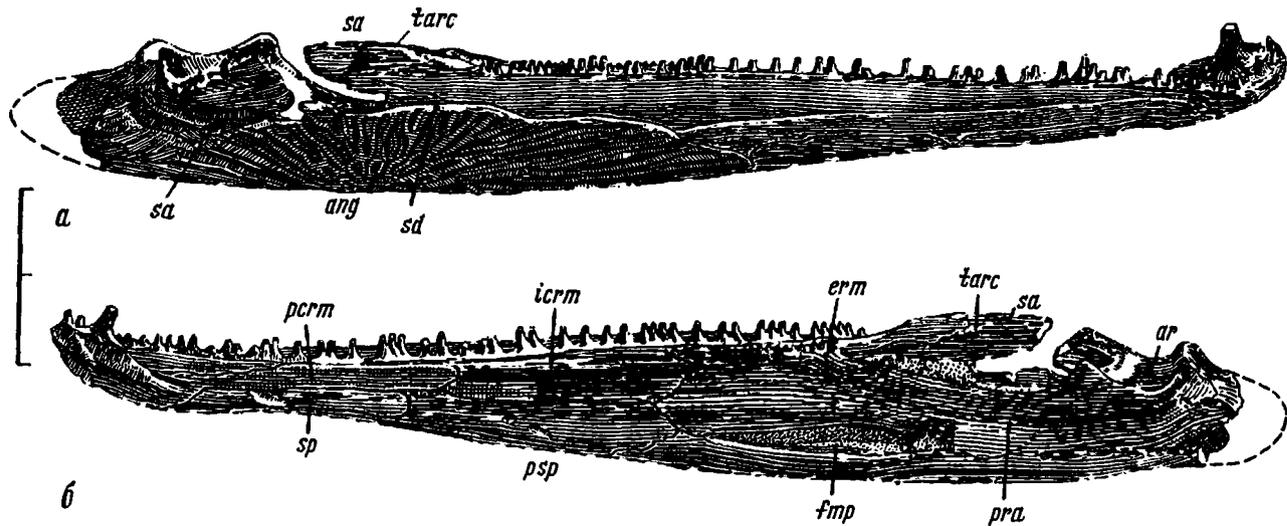


Рис. 20. Правая ветвь нижней челюсти *Angusaugus succedaneus* Getm. по экз. ПИН N 2428/2 (а — лабиальная поверхность; б — лингвальная поверхность). Нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита, Общий Сырт

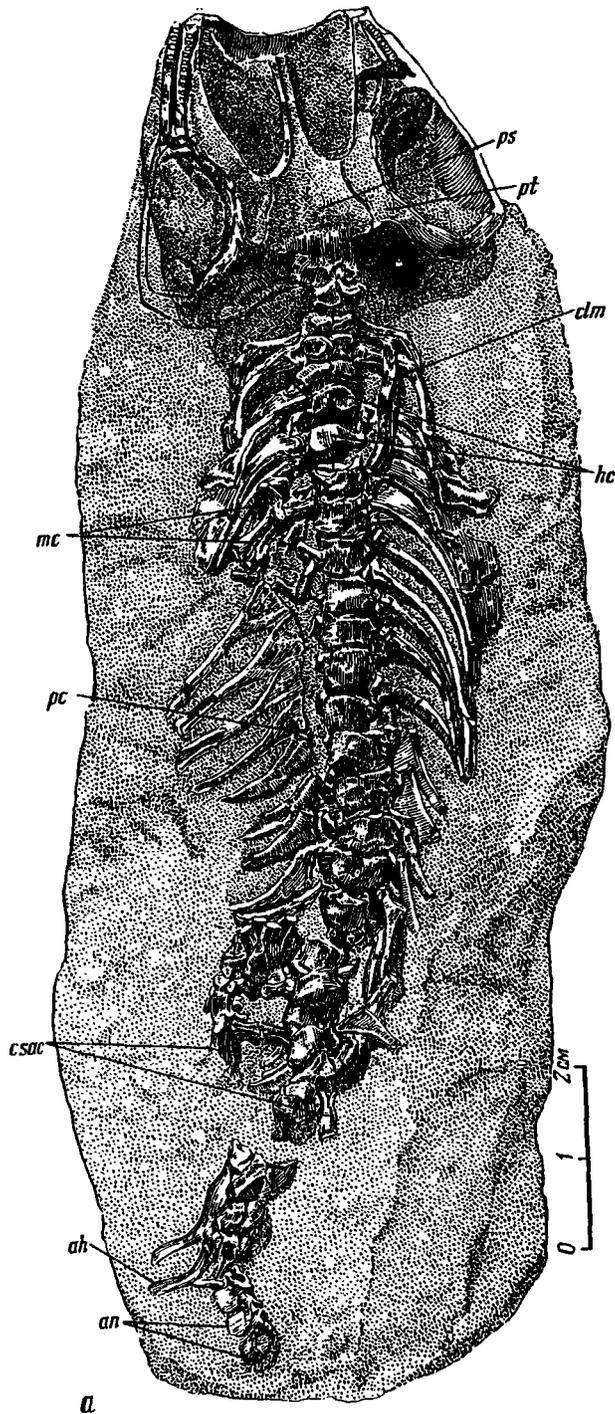


Рис. 21. Элементы скелета бентозухида *Prothroosuchus* [а — скелет с черепом в естественном сочленении *Prothroosuchus blomi*, голотип экз. ПИН N 2423/1; б — передняя часть позвоночного столба с ребрами и плечевым поясом (экз. ПИН N 2423/3); б — сверху; в — снизу]. Нижний триас; слудкинский горизонт, кзылсайская свита, Общий Сырт

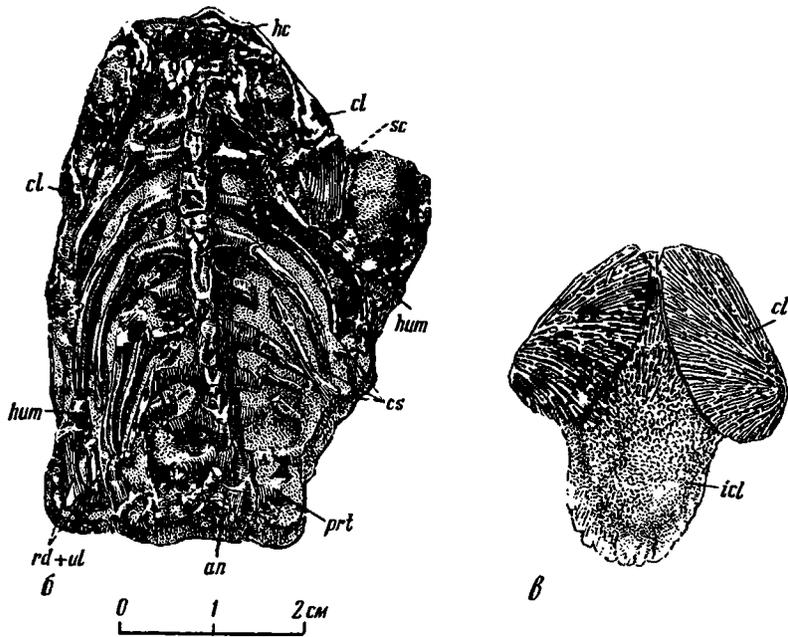


Рис. 21 (окончание)

тела. Остистые отростки хвостовых позвонков значительно короче гемальных дуг.

Ребра. Первое ребро, причленяющееся к первому туловищному позвонку, короткое, образует резкий вертикальный перегиб на середине длины. За ним лежат 5—6 дугообразно выпуклых ребер, постепенно удлиняющихся и выполаживающихся спереди назад. Бугорки и головки, которыми они причленяются к позвонкам, слабо обособлены. Массивность ребер возрастает спереди назад. Все они несут в нижней части широкие пластинчатые "крючковидные" отростки (*processus uncinatus*). За этими ребрами следует около пяти длинных и лишь незначительно расширенных на конце ребер. Крючковидные отростки переходят в узкие пластинчатые выросты примерно на середине длины ребра. Задние туловищные ребра — еще более короткие и с отчетливо разделяющимися бугорками и головками. Крестцовое ребро утолщенное, с разделенными *tuberculum* и *capitulum*.

Плечевой пояс. Межключица очень узкая впереди и расширенная сзади. Задняя часть, кроме того, довольно длинная (в отличие от *Benthosuchus* — Быстров, Ефремов, 1940, рис. 42). Выступы боковых краев придают межключице крестообразную форму, весьма типичную для трематозаврид. Ключица удлиненная, с невысоким предлопаточным отростком. Вентральная поверхность дермальных костей несет скульптуру. На образце можно видеть хорошо сохранившийся левый *cleithrum*, характерной особенностью которого является незначительное развитие *lamina suprascapularis*. Окостенение лопатки не было полным. Ее наружная поверхность, по-видимому, была ровной, без гребней. Сохранился фрагмент правого плеча, по которому можно определить, что окостеневший участок был коротким, массивным и без ясно выдающихся мускульных гребней. *Ulna* значительно длиннее и массивнее *radius*. На образце имеются остатки правой конечности из трех метакарпальных элементов и нескольких фаланг от разных пальцев.

ГЛАВА 4
МОРФОГЕНЕЗ ПОКРОВНОГО ЧЕРЕПА

Начало изучению морфогенеза покровного черепа бентозухид положено исследованиями А.П. Быстрова (Быстров, 1935; Bystrow, 1935), опиравшимися главным образом на коллекцию черепов *Benthosuchus sushkini* из местонахождения Вахнево на р. Шарженге. Было обращено внимание на существование связи между типом покровного орнамента костей (или областей черепа) и предполагаемым характером их роста. Быстров установил, что зонам относительно интенсивного роста черепа соответствует гребнисто-желобчатая скульптура покровных костей, а зонам относительно слабого роста — ячеистая скульптура. В зависимости от относительной интенсивности роста данной области один тип покровной скульптуры может сменяться другим. Охарактеризовав зависимость морфогенеза скульптуры от общего роста черепа, т.е. дифференцированного роста по "зонам", Быстров предложил использовать особенности распределения зон желобчатого орнамента на черепной крыше для систематики лабиринтодонтов. При этом было отмечено, что на графических реконструкциях, не учитывающих зон роста, т.е., очевидно, отражающих пропорции черепа юных особей, черепа самых разнообразных лабиринтодонтов приобретают сходство с неспециализированным коротким черепом, типичным для личинок. Опираясь на биогенетический закон, Быстров расценил это как свидетельство общности происхождения взятых им для сравнения форм.

М.А. Шишкин (1973) пересмотрел выводы Быстрова и предложил более полную схему морфогенеза покровной скульптуры, изменив как саму последовательность выделенных в нем стадий (типов скульптуры), так и их число. Невыраженность отдельных стадий в онтогенезе тех или иных форм, по М.А. Шишкину, свидетельствует о специфических для данных форм особенностях морфогенеза, при которых отдельные типы преобразований скульптуры получают преимущественное значение. С этой точки зрения морфогенез скульптуры автономен и зависит не столько от интенсивности относительного роста зон черепной крыши, сколько от типа развития орнамента или стадии развития растущей особи. К этому следует добавить, что дифференцированный рост, в зависимости от которого рассматриваются изменения в скульптуре, также есть результат того или иного типа морфогенеза.

Таким образом, очевидно, что соотношение морфогенеза скульптуры и дифференцированного роста черепа далеко не является простым и однозначным. Поэтому мы поставили перед собой задачу полнее исследовать проблему этих соотношений, чтобы приблизиться к пониманию некоторых общих закономерностей, проявляющихся в ходе роста черепа. Первая попытка такого рода проведена нами в 1981 г. (Гетманов, 1981).

В конечном счете, как будет показано, все эти соотношения, видимо, определяют характер изменений черепной крыши в филогенезе, хотя далеко не так прямо, как предполагалось Быстровым.

Особую сторону проблемы морфогенеза черепа, важную для филогенетических исследований, составляет изучение закономерностей его изменчивости в связи со становлением трематозаврового плана организации. Эти вопросы специально рассмотрены в гл. V.

Для изучения морфогенеза скульптуры и его связи с особенностями дифференцированного роста черепа остановимся сначала на росте. Его анализ проведен на возрастных сериях по трем видам бентозухид (*Benthosuchus sushkini*, *B. korbkovi*, *Thoosuchus jakovlevi*), соответствующих относительно поздним этапам развития.

При анализе изменений покровного черепа нас интересовало осуществляемое посредством роста изменение формы, обычно рассматриваемое в связи с проблемами аллеметрического роста (Huxley, 1932; Huxley, Reeve, 1945; Мина, Клевезаль, 1976; Зотин, 1975; и др.). По-видимому, крайнюю формулировку зависимости роста и формообразования представляет собой утверждение, что "форма в процессе развития является скорее функцией абсолютного размера, нежели абсолютного возраста, в той мере, в какой эти два параметра роста являются независимыми" (Huxley, Reeve, 1945, p. 125). Наш материал безусловно показывает, что процесс роста непосредственно связан со специфическими морфогенетическими преобразованиями. Форма черепа у лабиринтодонтов исключительно разнообразна вне зависимости от размеров взрослых животных и несводима, по крайней мере в рассматриваемых ниже особенностях, к каким-либо автоматически неизбежным процессам, кроме объяснимых как фазы единого морфогенеза. Рост выступает здесь не как самостоятельная причина морфогенеза, а как сопутствующее явление в неразрывной цепи онтогенетических изменений, осуществляющихся по общим законам индивидуального развития. В общем, рост здесь, наверное, можно определить как специфический вид (форму) необратимости изменений на поздних стадиях онтогенеза, когда происходят пропорциональные изменения формы тела.

Трансформация формы черепа лабиринтодонтов на интересующих нас поздних постметаморфозных стадиях индивидуального развития и роста в целом, по-видимому, вполне трактуется законом "зародышевого сходства" К. Бэра. По данным Быстрова (1935) и многих других авторов (см., например, Broili, Schroeder, 1937; Steen, 1938; Romer, 1939; Olson, 1951; Watson, 1963; Welles, Cosgriff, 1965; Carroll, 1967; Шишкин, 1973; Boy, 1972, 1974; Milner, 1980; и мн. др.), можно считать общепризнанным большое сходство формы черепа у лабиринтодонтов на личиночных и ювенильных стадиях. Таким образом, специфические изменения формы проявляются главным образом в позднем развитии и, следовательно, общие заключения о характере роста у лабиринтодонтов могут быть сделаны просто по формам черепа у их взрослых представителей, минуя специальные измерения. Это обстоятельство легло в основу нашего анализа действительно наблюдаемых ростовых изменений у бентозухид, так как открылась возможность определения и оценки специфических тенденций изменения на стадиях онтогенеза, доступных изучению в возрастных рядах (сериях).

Анализ закономерностей роста (рис. 22—25). Система "зон роста", разработанная Быстровым (Bystrow, 1935) и дополненная впоследствии Сэв-Сёдербергом (1937), включает ряд осевых "зон" — постпинеальную, посторбитальную, преорбитальную, пренариальную и, кроме того, щёчную "зону". Для сравнения с щёчной зоной дополнительно могут быть использованы измерения ширины "табулярной пластины" (промежутка между ушными вырезками и вершинами *conua tabularia*). "Зоны" определяют как общие контуры черепа, так и относительное положение глазниц, носовых и пинеального отверстий, ушных вырезов, форму костей. Как уже сказано, "зоны роста" отождествлялись А. П. Быстровым (1935) с участками развития желобчатого орнамента на черепной крыше; т.е. между способом роста костей и их орнаментом подразумевалась однозначная связь. В противоположность этому в нижеследующем изложении понятие "зоны роста" не связывается с этим критерием и обозначает только степень разрастания того или иного участка черепной крыши, выявленную по отношению его длины (или ширины) к определенному общему параметру (постпинеальной длине).

Черепу ювенильной, только что прошедшей метаморфоз, особи можно дать следующую характеристику: самые крупные размеры имеет постпинеальная "зона"; преорбитальная и особенно пренариальная "зоны" зачаточны, посторбитальная и щёчная "зоны" выражены слабо, табулярная пластина в противоположность щёчной "зоне" сильно расширена, череп широкий и короткий. Череп

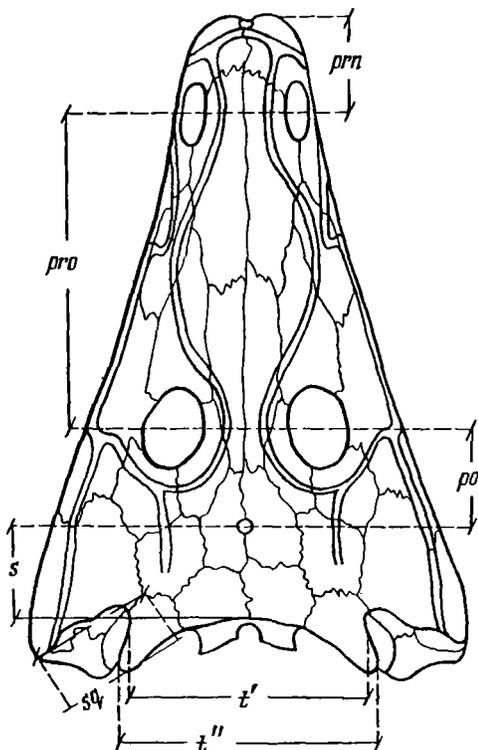


Рис. 22. Схема измерений "зон роста" черепа: s — постпинеальная зона; ро — посторбитальная зона; про — преорбитальная зона; ррп — пренариальная зона; sq — щечная зона; t, t' — "табулярная" зона (расстояние между ушными вырезками и вершинами *cognata tabularia*)

взрослой особи у бентозухид узкий, вытянутый, относительные размеры всех зон по сравнению с постпинеальной увеличены; щёчные зоны шире табулярной пластины. Отсюда, зная пропорции взрослого черепа, можно достаточно ясно выявить основные тенденции его изменений на постметаморфозных стадиях для данного вида. Необходимо выяснить, насколько отрезки роста, доступные непосредственному анализу, отражают эти тенденции. Если тенденции, полученные путем сопоставления пропорций в исследуемых сериях черепов, отличаются от ожидаемых, то тем самым мы устанавливаем, что осуществившиеся преобразования имели место в предшествующий период развития. Понятно, что оценке подлежат не только из-

менения "зон роста" в сторону ожидаемого относительного увеличения или уменьшения, но и темпы такого увеличения (уменьшения), а также взаимосвязь и взаимная координация темпов в более обширных областях черепа. Общее и повсеместное различие этих темпов типично для ранних этапов морфогенеза. С другой стороны, узлокализированные изменения при отсутствии их в других местах, как, например, развитие различных скелетных шипов и выростов, чаще, по-видимому, происходят на самых поздних стадиях морфогенеза.

Речь идет об описании относительных изменений величин зон роста по мере увеличения размера черепа. О скорости роста черепа как отношения изменения ко времени индивидуального развития нет данных. Попытка установить скорость роста черепа лабиринтодонта была предпринята, насколько нам известно, только Х. Вагнером (Wagner, 1935) на материале по *Trematosaurus brauni*. Вагнер изготавливал шлифы из ключиц трематозавра и подсчитывал число и размеры годичных по его мнению, "зон ритмического роста", чтобы с помощью очень приблизительных формул, описывающих пропорциональные отношения в скелете вычислить соответствующие размеры черепа. Эта методика не позволяет получить точные данные о продолжительности индивидуального развития и была подвергнута критике еще И. А. Ефремовым и А. П. Быстровым (1940). К тому же в нашем распоряжении нет скелетов, а главной целью является как раз изучение пропорциональных (морфогенетических) отношений.

Методика. Измерение осевых зон роста, вследствие того что сагиттальный профиль крыши черепа близок к прямому, производилось штангенциркулем с максимальной точностью 0,25 мм. При измерении щёчной зоны, для того чтобы учесть кривизну поверхности, использовалась мерная лента. Величины зон роста высчитывались по усредненным значениям измерений от вполне определенных морфологических маркеров. Например, передняя граница посторбитальной зоны есть среднее арифметическое расстояний от пинеального отверстия до уровня передних и задних стенок орбит.

После измерения для каждого образца было получено несколько индексов — отношений длин, соответствующих зонам роста, к постпинеальной длине (зоне роста), которые иллюстрируют в рядах изменение формы или отсутствие изменений. Для щёчной зоны получен также индекс ее отношения к ширине табулярной пластины. Для большей наглядности общих тенденций изменений в параллельных рядах для *Benthosuchus* и для *Thoosuchus* построены графики относительного роста отдельных зон (рис. 23—25). Ряды роста строились в зависимости от увеличения длины черепа. Поскольку на большинстве черепов обломан конец морды, то в качестве общего параметра — индикатора размеров черепа — использована длина от затылочного вреза до уровня передних стенок орбит (постростральная длина). Ее значения откладывались на оси абсцисс при построении графиков¹; на оси ординат — соответствующие значениям постростральной длины индексы зон роста.

Установлено, что все осевые зоны (параметры) имеют положительную аллометрию по отношению к постпинеальной длине (зоне роста) и ее можно взять поэтому в качестве удобного эталона для сравнения, т.е. при вычислении индексов зон, тем более что по характеру сохранности она может быть точно измерена на всех образцах. Линия, характеризующая постпинеальную длину, будет тогда иметь вид прямой, параллельной оси абсцисс и пересекающей ось ординат в единице. Все остальные индексы (линии) даны в сравнении с эталонной. Графически линия для любого другого параметра, взятого в качестве "эталонного", также должна будет принять форму прямой, параллельной оси абсцисс и проходящей через единицу на оси ординат. В этом случае формы других линий, изображенных в том же масштабе, должны быть изменены соответственно. Это и будет графической иллюстрацией зависимости зон роста от иного эталонного параметра (зоны роста), т.е. для любого эталонного параметра разница в динамике зон роста будет проявляться в разной крутизне линий. Для оценки изменений пропорций по каждому параметру введен "показатель изменений", обозначающий разность между крайними усредненными индексами, полученными в результате построения обобщающих линий на графиках. Стандартный "показатель" вычисляется по отношению к постпинеальной длине.

Benthosuchus sushkini. Анализировались черепа из коллекций, послуживших материалом для исследования А.П. Быстрова (1935), — кол. ПИН N 2243, 2252, 2354; все измерения произведены нами. Возрастной ряд (ввиду утери ювенильного черепа — ПИН N 2252/4) укладывается между значениями постростральной длины 57 и 77 мм, что соответствует разнице в массе для крайних особей ряда примерно в 2,5 раза.

Benthosuchus korobkovi. Возрастной ряд составлен из особей с постростральной длиной от 44,5 мм (ПИН N 3200/70) до 99 мм (ПИН N 3200/190), что соответствует разнице в массе примерно в 11 раз.

Thoosuchus jakovlevi. Возрастной ряд состоит из особей, имевших постростральную длину от 36 до 65 мм, что отвечает разнице в массе примерно в 7,5 раз.

Сравнительный анализ роста черепа у изученных видов

Измерения на черепах "зон роста" сведены в табл. 1—3; перечисления — в порядке возрастания постпинеальной длины. В табл. 4—6 даны индексы зон. Данные табл. 7 позволяют сопоставить тенденции изменений по отдельным "зонам роста". В табл. 8 приведена сравнительная характеристика ростовых тенденций у изученных форм, иллюстрируемая также графиками роста (рис. 23—25).

¹Для большей наглядности изображения и сравнения, учитывая, что для *Thoosuchus* из-за его мелких общих размеров увеличение длины на каждую единицу значит для роста больше, чем у *Benthosuchus*, значения постростральной длины на графиках *Thoosuchus* откладывались в два раза большем масштабе (чем для обоих видов *Benthosuchus*; масштаб по оси ординат — "индексов" — один и тот же.

Измерения зон роста (в мм) у *Benthosuchus sushkini*

№ п/п	№ кол. ПИН	Постростральная длина	Постпинеальная длина	Посторбитальная длина	Преорбитальная длина	Пренариальная длина	Щёчная длина	Табулярная пластина
1	2243/1	57	25	20,5	67,5	21	46	50
2	2253/3	64	28,5	23,75	81,75	28,5	51,7	63,5
3	2354/3	71	29,5	28	105,5	37	59,5	70
4	2354/1	74	31,5	27,5	114	40,75	63	72,5
5	2354/2	75	33	29	110	36,25	66	81
6	2252/5	76,5	33	29,5	105	38,75	70,5	78

Таблица 2

Измерения зон роста (в мм) у *Benthosuchus sushkini*

№ п/п	№ кол. ПИН	Постростральная длина	Постпинеальная длина	Посторбитальная длина	Преорбитальная длина	Пренариальная длина	Щёчная длина	Табулярная пластина
1	3200/70	44,5	17,7	17,0	54,75	17,6	35	43,5
2	69	47	19,3	17,4	—	—	34,5	42,7
3	189	46	20	15,75	67,25	—	37	50
4	32	47	20,5	15	59,5	20,4	—	47
5	48	47	20,5	16,5	—	—	36,5	47
6	130	50	23	17	70,75	24,2	—	46,6
7	168	53,9	23	19,5	70,55	—	—	53,2
8	178	55	23	20,25	71,75	—	48,5	58,6
9	184	54,3	23,2	20	74,85	—	46	59,85
10	2	56	24	20	73,25	—	42	55,9
11	129	54,4	24	19,2	72,8	—	43	53,7
12	31	54,5	24,5	20	—	—	—	—
13	30	55,5	26	17,5	—	—	47,5	54,6
14	65	58,9	26,7	21	74,8	25,3	46	61
15	183	61,1	27	21,5	89,3	26,35	56	65,5
16	188	63,4	28,25	21,9	91,8	28	53,5	61,7
17	1	69,5	32	25	109	—	64	85
18	169	82,5	37	31,8	117,2	38	82	103
19	171	98	42	39	—	—	100	104
20	230	98	40	39	—	—	91	113

Сопоставим тенденции роста у изученных форм. Выраженная аллометрия различных отделов черепа установлена для *B. sushkini* и *Thoosuchus jakovlevi* в сравнении с *B. korobkovi*.

У *B. sushkini* (см. табл. 1) изменения зон на исследованных стадиях роста ясно отражают тенденции преобразований, ожидаемых по отношению к онтогенетически исходному типу, т.е. резкое удлинение преорбитальной, в меньшей степени пренариальной и посторбитальной и сокращение постпинеальной зон. Эти же результаты получены Быстровым (1935) и послужили основанием для выводов о зависимости типов покровного орнамента от характера роста зон черепа. С другой стороны, весьма специфическим должно быть признано расширение табулярной пластины, превосходящее расширение щёчной зоны. У *B. korobkovi*, напротив, все тенденции в изменениях зон роста, кроме щёчной и в незначительной степени преорбитальной, выступают как весьма специфические; т.е. они не

Таблица 3

Изменения зон роста (в мм) у *Benthosuchus jakovlevi*

№ п/п	№ кол. ПИН	Постростральная длина	Постпинеальная длина	Посторбитальная длина	Преорбитальная длина	Пренарральная длина	Щёчная длина	Табулярная пластина
1	3200/44	29,5	15	14,5	—	—	23	—
2	43	30,5	15,7	14,8	—	—	25	33,4
3	190	30,72	16,7	14	41,3	17,0	24	33,5
4	103	31,6	16,5	15,1	—	—	—	—
5	157	32,5	16,5	16,0	44,5	16,5	25,5	35
6	158	33,6	17	16,6	—	—	27	36
7	92	34,1	17,5	16,6	—	—	27	36,5
8	82	33,9	18,5	15,4	43,6	17,4	27,5	35
9	165	37,8	18,5	19,2	50,2	19,2	31,5	42
10	192	35,9	17,9	17,9	50,9	16,9	30	39,5
11	36	36,5	19	17,5	54,5	—	—	—
12	81	38,9	19,2	19,7	50,7	20,8	31	42,25
13	191	35,2	19,5	15,7	49,4	—	31	39
14	38	40,3	19,5	20,7	61,7	—	34,5	46,5
15	160	40,8	19,5	21,3	59,3	18,3	33,5	43,5
16	83	38,5	20	18,5	—	—	31,5	42,5
17	93	39,4	20	19,4	55,6	—	34	40,5
18	154	41,8	20,5	21,3	57,8	21,3	—	—
19	96	37,5	21	16,5	51,5	—	—	—
20	127	40,7	21,5	19,2	—	—	34,5	45,5
21	187	42,3	22	20,3	54,3	21,7	—	—
22	6	42,7	22,4	20,3	64,4	—	35	48,5
23	132	45,3	23	22,3	70,8	23,5	39	50
24	94	47,7	24	23,7	—	—	45	54
25	153	49,3	24	25,3	—	—	42	57,5
26	156	53,9	25,7	28	—	—	50	58,5
27	45	53	26	27	90	—	43	—
28	37	—	27,3	—	—	—	47,5	61,5
29	147	54,3	27,5	26,8	—	—	—	—

Таблица 4

Индексы для зон роста *Benthosuchus sushkini*

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длины)				
		$\frac{\text{посторбит.}}{\text{постпин.}}$	$\frac{\text{преорбит.}}{\text{постпин.}}$	$\frac{\text{пренаррал.}}{\text{постпин.}}$	$\frac{\text{щёчная}}{\text{постпин.}}$	$\frac{\text{щёчная}}{\text{таб. пл.}}$
1	2243/1	0,82	2,7	0,84	1,84	1,84
2	2252/3	0,83	2,87	1	1,8	1,6
3	2354/3	0,95	3,6	1,25	2,0	1,7
4	2354/1	0,87	3,6	1,29	2,0	1,54
5	2354/2	0,88	3,3	1,1	2,0	1,7
6	2252/5	0,89	3,2	1,2	2,14	1,9

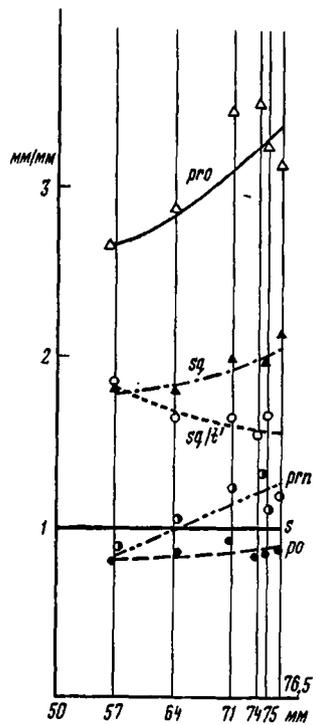


Рис. 23

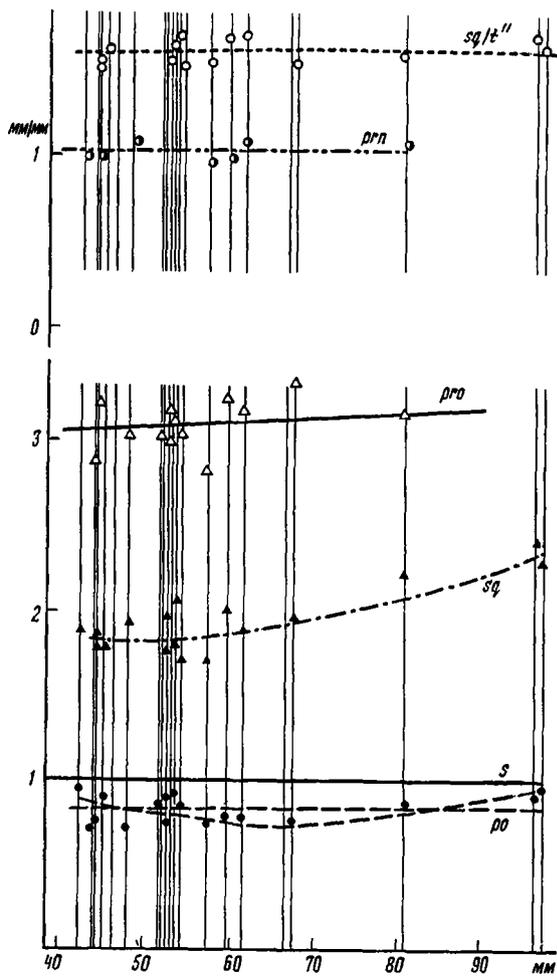


Рис. 24

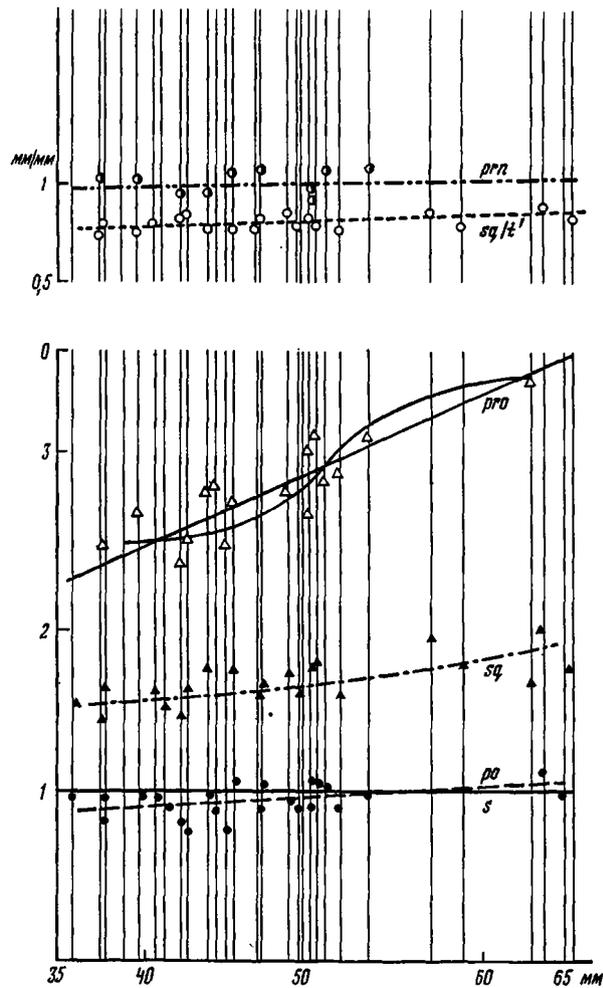


Рис. 25

соответствуют типичным ожидаемым изменениям от личиночного черепа к взрослому. Поэтому их появление, скорее всего, следует связывать с поздними стадиями онтогенеза. У *Thoosuchus jakovlevi* в динамике позднего роста преемственность по отношению к главной тенденции изменений от исходного типа проявляется отчетливо и притом по всем зонам, кроме пренариальной и табулярной, где аллометрические изменения не выражены.

В целом наиболее резко выражены возрастные изменения по всем зонам у *V. sushkini*. Для *Thoosuchus jakovlevi* темпы изменений, сравнимые с полученными для *V. sushkini*, ограничены, возможно, лишь преорбитальной зоной, у *V. korobkovi* относительно интенсивные преобразования касаются лишь расширения черепа, главным образом за счет щёчной зоны, что особенно подчеркивает специфичность поздних тенденций роста у этой формы. По литературным данным легко заметить, что расширение щёчной зоны запаздывает у лабиринтодонтосов по сравнению даже с передними осевыми зонами черепа на большинстве известных нам возрастных серий, охватывающих наиболее поздние онтогенетические стадии (Meyer, 1858; Credner, 1886; Romer, 1939; Watson, 1963; и др.).

Проведенный анализ позволяет сделать вывод, что у *V. sushkini* темп поздних изменений посторбитальной, преорбитальной и щёчной зон примерно соответствует темпам их изменения на предыдущих стадиях. Темп изменения пренариальной зоны существенно выше, чем следовало бы ожидать по ее относительной длине у изученных форм. В начале роста на исследуемых стадиях она меньше в абсолютном измерении, чем посторбитальная зона на 4 мм, но в результате быстрого относительного роста в конце этого периода она становится длиннее почти на 6 мм. Так как у онтогенетически исходного черепа посторбитальная зона развита слабо, то на определенном отрезке предшествующего онтогенеза она должна была расти быстрее пренариальной, ускоренный рост которой является, таким образом, вторичным изменением. Что касается ширины табулярной пластины, то здесь специфическими оказываются даже сами тенденции. Специфичность роста для всех зон черепа *V. korobkovi* обнаруживается в том, что, несмотря на накопленные в период более раннего морфогенетического роста различия между зонами, темпы изменения для осевых зон в позднем развитии практически не отличаются. Для щёчной зоны и ширины табулярной пластины темпы роста значительно превосходят то, что следовало бы ожидать в сравнении с более ранними стадиями. Точно так же у тоозуха ярко выраженное увеличение преорбитальной зоны тоже приурочено к поздним стадиям роста.

Общая картина изменений представляется следующим образом: у *V. sushkini* на поздних стадиях роста дифференцированность изменений по зонам еще довольно значительна и в более или менее равной степени захватывает все зоны. Дополнительной особенностью изменений на данных этапах является их малая специфичность, т.е. ясное сохранение преемственности от исходного типа, которая у *V. sushkini* наиболее отчетливо устанавливается в постпинеальной, преорбитальной зонах и в меньшей степени в пренариальной зоне. У *V. korobkovi* на несколько более поздних стадиях роста общая динамика изменений несколько падает, но в очень разной, дифференцированной степени для разных зон, а отдельные зоны на этом фоне могут приобретать даже, наоборот, гипертрофированный рост (расширение черепа у *V. korobkovi*, преорбитальное удлинение у *Thoosuchus*), т.е. изменения, по-видимому, все более локализируются в немногочисленных зонах. При этом локализация изменений приобретает все более специфический для данной формы характер.

Рис. 23, 24, 25. Графики изменения соотношения "зон роста" черепа в зависимости от роста черепа (в данном случае — расстояния от затылочного вреза до уровня передних стенок орбит). На оси абсцисс отложены значения посторбитальной длины, на оси ординат — индексы "зон роста", т.е. отношения длин "зон" к соответствующим значениям длины постпинеальной зоны. Обозначения "зон роста" см. рис. 22; sq/t — отношение указанных параметров; рис. 23 — графики для *Benthosuchus sushkini*; рис. 24 — графики для *V. korobkovi*; рис. 25 — графики для *Thoosuchus jakovlevi*

Индексы для зон роста *Benthosuchus korobkovi*

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длин)				
		посторбит. постпин.	преорбит. постпин.	пренариал. постпин.	щёчная постпин.	щёчная таб. пл.
1	3200/70	0,96	3,1	0,99	1,9	1,6
2	69	0,93	—	—	1,80	1,6
3	189	0,79	3,4	—	1,85	1,5
4	32	0,74	2,9	0,99	—	—
5	48	0,8	—	—	1,78	1,55
6	130	0,74	3,1	1,05	—	—
7	168	0,85	3,1	—	—	—
8	178	0,88	3,12	—	2,1	1,65
9	184	0,86	3,2	—	1,98	1,54
10	2	0,835	3,05	—	1,75	1,5
11	129	0,80	3	—	1,8	1,6
12	31	0,82	—	—	—	—
13	30	0,673	—	—	1,83	1,74
14	65	0,787	2,8	0,95	1,72	1,51
15	183	0,8	3,3	0,975	2,07	1,7
16	188	0,775	3,25	0,992	1,9	1,73
17	1	0,78	3,4	—	2,0	1,5
18	169	0,86	3,16	1,025	2,22	1,59
19	171	—	—	—	2,38	1,72
20	230	0,975	—	—	2,28	1,61

Проведенный анализ показывает, что тенденции преобразований, общие для раннего онтогенеза бентозухид, в дальнейшем развитии могут иметь различную судьбу, и в зависимости от этого выделяют разные типы онтогенеза.

Исходный тип развития, из которого можно вывести наблюдаемые у бентозухид варианты, по-видимому, близок к тому, который описан у капитозаврида *Wellesaugus*. У этой формы аллометрические изменения черепа связаны почти исключительно с преорбитальным ростом, который заканчивается на относительно ранних стадиях развития, и в дальнейшем рост черепа как целого уже не приводит к изменению его формы (Welles, Cosgriff, 1965; Cosgriff, 1972). У бентозухид, с другой стороны, тенденция к преорбитальному росту дополняется развитием посторбитальной и пренариальной зон, в то время как отрезки развития, характеризующиеся этими тенденциями, пролонгируются. Здесь выделяется два варианта. У *Thoosuchus* эта пролонгация выражена наиболее отчетливо и именно преимущественный рост трех указанных зон определяет дефинитивную форму черепа. В то же время у *Benthosuchus* эти тенденции (за исключением пренариального удлинения) не столь отчетливо выражены, если иметь в виду наличие у *Thoosuchus* уже значительно развитой посторбитальной зоны. С моей точки зрения, *Benthosuchus sushkini* в целом динамичнее *B. korobkovi*, поскольку его ряд моложе. На фоне малоспецифичных ранних тенденций развития постепенно проявляются "новые" тенденции изменения, не регистрируемые в раннем развитии столь ясно. Это наиболее хорошо видно именно у *B. korobkovi*, у которого на поздних стадиях разрастаются щечные области, что характерно для поздних стадий развития лабиринтодонтов вообще. Итак, типу индивидуального развития, свойственному *Thoosuchus* в целом присуща более высокая по сравнению с *Benthosuchus* динамика морфогенеза (темпы изменения и малая специфичность этих изменений), т.е. высокая степень преемственности по отношению к исходному структурному типу, общему для ранних стадий роста у бентозухид. С этой точки зрения готовые формы черепа можно интерпре-

Индексы для зон роста *Thoosuchus jakovlevi*

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длин)				
		посторбит. постпн.	преорбит. постпн.	пренарнал. постпн.	щёчная постпн.	щёчная таб. пл.
1	3200/44	0,97	—	—	1,53	—
2	43	0,94	—	—	1,59	0,75
3	190	0,84	2,47	1,02	1,44	0,72
4	103	0,92	—	—	—	—
5	157	0,97	2,7	1,0	1,545	0,73
6	158	0,97	—	—	1,59	0,75
7	92	0,95	—	—	1,54	0,74
8	82	0,83	2,36	0,96	1,49	0,786
9	165	1,04	2,72	1,04	1,70	0,75
10	192	0,99	2,83	0,94	1,70	0,76
11	36	0,92	2,87	—	—	—
12	81	1,02	2,64	1,08	1,61	0,734
13	191	0,80	2,53	—	1,59	0,795
14	38	1,06	3,17	—	1,77	0,74
15	160	1,08	3,04	0,94	1,72	0,77
16	83	0,925	—	—	1,575	0,74
17	93	0,97	2,78	—	1,7	0,84
18	154	1,04	2,81	1,04	—	—
19	96	0,78	2,45	—	—	—
20	127	0,9	—	—	1,60	0,76
21	187	0,9	2,466	0,99	—	—
22	6	0,9	2,87	—	1,56	0,72
23	132	0,97	3,08	1,02	1,696	0,78
24	94	0,98	—	—	1,875	0,83
25	153	1,05	—	—	1,75	0,73
26	156	1,09	—	—	1,945	0,85
27	45	1,04	3,46	—	1,65	—
28	37	—	—	—	1,74	0,77
29	147	0,97	—	—	—	—

Таблица 7

Сравнение тенденций изменения по отдельным зонам роста
(п.и. — "показатель изменения")

Форма	Постпинеальная зона	Посторбитальная зона	Преорбитальная зона	Пренариальная зона	Щёчная зона	Табулярная пластина
<i>Benthosuchus sushkini</i>	Эталон	Умеренное увеличение; п.и. + 0,1	Значительное увеличение; п.и. + 0,7	Очень значительное по ее относ. размерам увеличение; п.и. + 0,5	Умеренное увеличение; п.и. + 0,3	Увеличивается сильнее щёчной зоны; п.и. + 0,5
<i>Benthosuchus korobkovi</i>		Нет ясной тенденции изменения	Очень умеренное увеличение; п.и. + 0,1	Нет ясной тенденции изменения	Значительное увеличение; п.и. + 0,5	Увеличивается примерно одинаково со щёчной зоной
<i>Thoosuchus jakovlevi</i>		Умеренное увеличение; п.и. + 0,15	Очень значительное увеличение; п.и. + 1,0	Нет ясной тенденции изменения	Умеренное увеличение; п.и. + 0,35	Увеличивается несколько слабее щёчной зоны

Главные особенности роста черепа в изученных рядах
у *Benthosuchus sushkini* Efr.,
Thoosuschus jakovlevi (Riab.), *Benthosuschus korobkovi* Ivachn.

Характеристика "зон роста" черепа относительно изменений в постпинеальной зоне	<i>Benthosuchus sushkini</i>	<i>Thoosuschus jakovlevi</i>	<i>Benthosuchus korobkovi</i>
1. Число "зон", тенденция относительных изменений в которых соответствуют общему направлению трансформации личиночного черепа в череп взрослой особи. Общее число сравниваемых "зон", кроме постпинеальной, пять	4:посторбитальная, преорбитальная, пренариальная, щёчная	3(4):посторбитальная, преорбитальная, щёчная ("табулярная")	1(2):щёчная (преорбитальная)
2. Интенсивность относительных изменений "зон роста" по мере увеличения длины черепа	Интенсивные изменения по всем "зонам"	Изменения выражены во всех "зонах", за исключением пренариальной, однако сопоставимые с V.s темпы изменений, отмечаются, главным образом, в преорбитальной "зоне"	Изменения отсутствуют во всех зонах, кроме щёчной и, возможно, (в незначительной степени) преорбитальной. Рост в щёчной зоне относительно очень интенсивен
3. Постоянство изменений на данном этапе развития, характеризующее соотношением темпа относительного изменения "зоны" с ее относительной величиной. Приблизительно соответствуют тенденциям роста на предшествующих стадиях роста "зоны"	Посторбитальная, преорбитальная, щёчная, пренариальная "зона" растет относительно очень быстро. Табулярная зона расширяется. Темпы ее изменения превосходят таковые в постпинеальной и щёчной зонах	Посторбитальная и щёчная. Преорбитальная зона растет относительно быстро (с аявленным ускорением). Рост табулярной зоны лишь немного уступает росту щёчной. Рост пренариальной зоны не превосходит роста постпинеальной	Изменения специфичны. Череп быстро растет в ширину

тировать как свидетельства разнообразия типов индивидуального развития, поскольку они фиксируют свойственные этим типам ростовые тенденции. В возможности учета преобразований типов индивидуального развития, по-видимому, и состоит филогенетический смысл классификации форм черепов по типам роста, предложенный Быстровым (1935). Противопоставление, например, капитозавриды трематозавридам (у которых доведены до крайности "тоозуховые" отличия ростовых тенденций) при всем значительном различии входящих в эти группировки форм не что иное как интуитивно схваченное различие типов развития (крыши черепа и зависимых признаков).

Основные методы из анализа роста у бентозухид сводятся к следующему.

1. Все изученные нами формы бентозухид, хотя и в очень разной степени, на исследованных этапах роста претерпевают изменения формы черепа, что резко отличает их от аналогичной ростовой серии, известной для капитозавриды *Wellesaurus*. Это может косвенно свидетельствовать в пользу предположения

о большей продолжительности у бентозухид периода изменений, характерных для раннего онтогенеза. Очевидно, это различие связано с большей стабилизированностью капитозавридного типа, который филогенетически послужил для бентозухид исходным.

2. Сравнение онтогенеза у *V. sushkini*, сохраняющего основные тенденции роста в течение всего исследованного этапа развития, и у *V. kogobkovi*, показывающего смену этих тенденций на исследованных этапах роста более специфическими и частными, позволяет считать, что преобразования, наблюдаемые у второго вида, возникли на основе изменений, наблюдаемых у *V. sushkini*.

3. Основные тенденции роста, которые можно установить из анализа трех рассмотренных форм. Здесь надо отметить:

а) общее уменьшение (выравнивание) отдельных тенденций роста зон вследствие падения интенсивности формообразования на поздних онтогенетических стадиях, затухание зон роста, активных на ранних его стадиях, и активизацию относительно угнетенных зон роста;

б) неравномерность изменения зон в ходе развития;

в) появление специфических поздних изменений, т.е. преимущественное развитие тех или иных зон роста, которое постепенно отклоняет данную форму от более общего типа роста, проявляющегося на более ранних онтогенетических стадиях. В онтогенезе разных форм соотношение перечисленных признаков различно.

4. В соответствии с этим выделяются различные типы онтогенеза — "тоозуховый" с максимальной пролонгацией ранних онтогенетических тенденций и бентозуховый, в котором уже относительно высока роль поздних онтогенетических изменений, что очевидно отражается на форме черепа взрослого животного.

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ ПОКРОВНОЙ ЯЧЕЙСТОЙ СКУЛЬПТУРЫ

Для анализа соотношений между дифференциальным ростом отдельных зон черепной крыши (зон роста в нашем понимании) и изменениями в развитии покрывающего их ячейстого орнамента производился подсчет ячеек, приходящихся на длину соответствующей зоны. Изменения этого числа в ходе роста той или иной зоны обозначается ниже как морфогенез орнамента зоны. Для осевых зон определялось число ячеек вдоль сагиттального шва, разделяющего парные кости осевого ряда, для щёчной — по заднему краю щеки от ушной вырезки до нижнего края *quadragojugale*, для табулярной зоны — вдоль затылочного края от вершины *tabulare* до сагиттального шва. Из этих чисел получены отношения — индексы аналогично тому, как в предыдущем разделе для тех же зон роста.

Можно сказать, что ячейки орнамента использованы здесь в качестве естественных единиц для оценки скорости морфогенеза, хотя они сами находятся на разных стадиях своего "оформления". Постпинеальная зона резко выделяется среди прочих тем, что ячейки здесь лучше сформированы. Метод подсчета числа ячеек различает, по существу, "ростовой" морфогенез скульптуры (в увеличении числа ячеек) от непосредственного проявления роста, сказывающегося в увеличении их диаметра и глубины. Отличие морфогенеза ячейистой скульптуры от ростовых изменений состоит здесь в том, что рост в условных единицах длины приложим для описания очень широкого круга разнообразных формообразовательных процессов, тогда как "ростовой" морфогенез в специфических единицах — для описания весьма конкретного процесса морфогенеза скульптуры.

Для сравнения дифференцированного морфогенеза скульптуры с дифференцированным ростом в тех же зонах индексы темпов развития морфогенеза скульптуры для отдельных зон представлены в виде графиков, где на оси абсцисс, как и при изучении роста, откладывались значения постростральной длины.

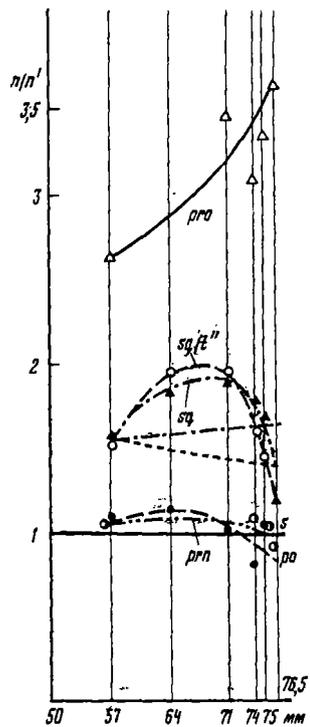


FIG. 26

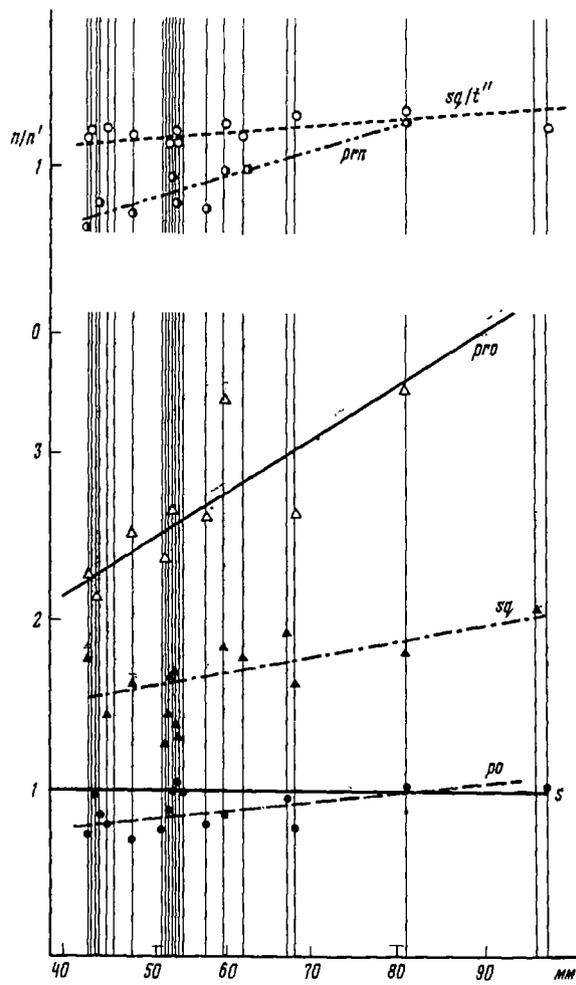


FIG. 27

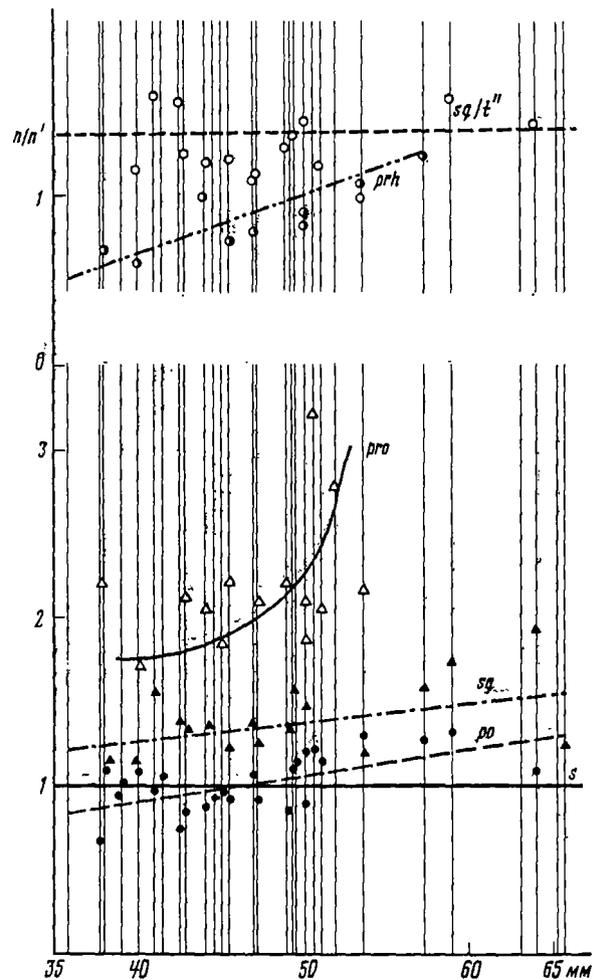


FIG. 28

Подсчет числа ячеек в зонах роста *Benthosuchus sushkini* Efr.

№ п/п	№ кол. ПИН	Постпине- альная длина	Посторби- тальная длина	Преорби- тальная длина	Пренари- альная длина	Щёчная длина	Табулярная длина
1	2243/1	16	17,5	42	17	25	16
2	2252/3	16,5	19	—	11	31	16
3	2354/3	15	15	53	—	29	15
4	2454/1	15	12	46	16	26	16
5	2354/2	17	18	58	18	28	20
6	2252/5	16	—	59	15	—	20

Таблица 10

Подсчет числа ячеек в зонах роста *Benthosuchus korobkovi* Ivachn.

№ п/п	№ кол. ПИН	Постпине- альная длина	Посторби- тальная длина	Преорби- тальная длина	Пренари- альная длина	Щёчная длина	Табулярная длина
1	3200/70	12	9	27	8	22	17
2	32	13,5	13,5	28,5	11	16	18
3	189	15,25	13	45	—	27	19
4	69	12	9,5	—	—	17	13
5	130	13	9	32,5	9,5	21	18
6	168	16	12	40	—	20	—
7	184	18,5	16	42	—	22	23
8	129	13	13	34	12	19	17
9	178	12	14	—	—	20	17
10	30	17	17	—	—	21	18,5
11	65	15	12	39	8	17	18
12	183	13	11	45	12,5	24	19
13	188	13,5	—	—	13	24	20
14	193	13,5	16	—	—	32	26
15	48	11	12	—	—	15	10
16	194	11,5	11	—	—	22	18
17	3	18	20	—	—	—	29
18	1	17	13,5	44	—	28	21
19	169	16	17	54	20	29	21

Методы анализа графиков морфогенеза скульптуры аналогичны методам анализа графиков относительного роста. Относительное увеличение или уменьшение числа ячеек в той или иной зоне роста характеризует положительное или отрицательное развитие ее орнамента.

"Измерения" числа ячеек в отдельных зонах даны в табл. 9—11; значения индексов — в табл. 12—14; в табл. 15 приведено сравнение тенденций изменений по отдельным зонам. В порядке убывания "размеров" зон (т.е. числа ячеек в них) последовательность зон следующая: преорбитальная, табулярная, щёчная, постпинеальная, посторбитальная, пренариальная. Наконец, в табл. 16 дается общее сравнение тенденций морфогенеза скульптуры по формам. Графики (рис. 26, 27, 28) наглядно иллюстрируют эти тенденции.

Рис. 26, 27, 28. Графики относительного изменения числа ячеек в "зонах роста" в зависимости от роста черепа. На оси абсцисс — значения постростральной длины, на оси ординат — индексы "зон роста" числа ячеек, т.е. отношения чисел ячеек в "зонах роста" к таковым в постпинеальной зоне. Обозначения "зон роста" числа ячеек, как на рис. 22; рис. 26 — графики для *Benthosuchus sushkini*; рис. 27 — графики для *B. korobkovi*; рис. 28 — графики для *Theosuchus jakbvevi*

Таблица 11

Подсчет числа вчек в зонах роста *Thoosuchus jakovlevi* (Riab)

№ п/п	№ кол. ПИН	Постпине- альная длина	Посторби- тальная длина	Преорби- тальная длина	Пренари- альная длина	Щечная длина	Табулярная длина
1	3200/44	11	12	—	—	—	—
2	190	12	8	27	8	—	10
3	43	10	12	—	—	20	13
4	103	13	13,5	—	—	16	13
5	157	14	15,5	24	7,5	16	15
6	158	11,5	11,5	—	—	19	12
7	92	12	13	—	—	17	13,5
8	82	14	10	21	—	20	13
9	191	12	10	26	—	16	14
10	192	12,5	11	26,5	11	17	16
11	36	14	13	—	—	—	—
12	96	13,5	13	25	—	18	14
13	165	13	12	29	8	16	15
14	83	13	14	—	—	18	19
15	81	13,5	12	28	9	17	17
16	93	11	9	23,5	—	15	13
17	127	15	17	—	—	24	19
18	195	11	12,5	26,5	—	20	16,25
19	187	13	16	27	10	—	15
20	160	12	10	22	9	28	13
21	38	13	16	44	—	24	—
22	154	13	15	26	14	20	16
23	6	15	15	42	—	—	15
24	132	11,5	15	25	11	14	16
25	94	10	13	—	—	16	14
26	153	13,5	18	—	—	24	16
27	45	—	13	—	—	—	—
28	156	9	10	—	—	18	14
29	37	12	—	—	—	15	—

Таблица 12

Индексы морфогенеза скульптуры в зонах роста *Benthosuchus sushkini* Efr.

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длин)				
		<u>посторбит.</u> постпин.	<u>преорбит.</u> постпин.	<u>пренариал.</u> постпин.	<u>щечная</u> постпин.	<u>щечная</u> таб. пл.
1	2243/1	1,09	2,63	1,065	1,56	1,56
2	2252/3	1,15	—	0,635	1,88	1,94
3	2354/3	1	3,54	—	1,935	1,935
4	2354/1	0,8	3,06	1,07	1,73	1,63
5	2354/2	1,06	3,4	1,06	1,65	1,4
6	2252/5	—	3,7	0,94	1,19	0,95

Таблица 13

Индексы морфогенеза скульптуры в зонах роста *Ventosuchus korobkovi Ivachn.*

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длин)				
		посторбит. постпнн.	преорбит. постпнн.	пренариал. постпнн.	щечная постпнн.	щечная таб. пл.
1	3200/70	0,75	2,25	0,67	1,83	1,3
2	32	1	2,11	0,815	1,18	0,9
3	189	0,85	3,2	—	1,77	1,48
4	69	0,8	—	—	1,42	1,3
5	130	0,7	2,5	0,73	1,61	1,17
6	168	0,75	2,5	—	1,25	—
7	184	0,865	2,27	—	1,19	0,957
8	129	1	2,62	0,77	1,46	1,12
9	178	1,17	—	—	1,67	1,21
10	30	1	—	—	1,23	1,135
11	65	0,8	2,6	0,73	1,13	0,945
12	183	0,85	3,5	0,963	1,845	1,26
13	188	—	—	0,965	1,78	1,2
14	193	1,03	—	—	2,06	1,23
15	48	1,09	—	—	1,36	0,91
16	194	0,957	—	—	1,915	1,22
17	3	1,11	—	—	—	—
18	1	0,795	2,59	—	1,65	1,33
19	169	1,062	3,38	1,25	1,81	1,38

Таблица 14

Индексы морфогенеза скульптуры в зонах роста *Theosuchus jakovlevi (Riab).*

№ п/п	№ кол. ПИН	Отношения (длин)				
		посторбит. постпнн.	преорбит. постпнн.	пренариал. постпнн.	щечная постпнн.	щечная таб. пл.
1	3200/190	0,667	2,25	0,667	2	—
2	43	1,2	—	—	2	1,54
3	103	1,04	—	—	1,23	1,23
4	157	1,11	1,715	0,535	1,14	1,06
5	158	1	—	—	1,65	1,58
6	92	1,08	—	—	1,41	1,26
7	82	0,715	1,5	—	1,43	1,537
8	191	0,833	2,17	—	1,335	1,145
9	192	0,88	2,12	0,882	1,36	1,064
10	36	0,93	—	—	—	—
11	96	0,965	1,85	—	1,33	1,28
12	165	0,925	2,23	0,615	1,23	1,066
13	83	1,08	—	—	1,37	0,95
14	81	0,89	2,07	0,667	1,26	1
15	93	0,82	2,14	—	1,365	1,153
16	127	1,13	—	—	1,6	1,26
17	195	1,135	2,41	—	1,82	1,23
18	187	1,23	2,07	0,77	—	—
19	160	0,833	1,83	0,75	1,5	1,385
20	38	1,23	3,38	—	1,85	—
21	154	1,155	2	1,08	1,54	1,25
22	6	1	2,8	—	—	—
23	132	1,3	2,17	0,96	1,22	0,875
24	94	1,3	—	—	1,6	1,143
25	153	1,33	—	—	1,78	1,5
26	45	—	—	—	—	—
27	156	1,11	—	—	2	1,28
28	37	—	—	—	1,25	—

Сравнение тенденций изменения числа ячеек (морфогенеза скульптуры) по зонам роста. "Показатель изменений" — сокращённо — п.и.

Форма	Посторбитальная зона	Преорбитальная зона	Пренариальная зона	Щёчная зона	Табулярная пластина
Benthosuchus sushkini	Убывание; п.и. - 0,3	Значительное увеличение; п.и. + 1,1	Убывание; п.и. - 0,15	Умеренное увеличение; п.и. + 0,1	Увеличение по сравнению с щёчной зоной
Thoosuchus jakovlevi	Умеренное увеличение; п.и. + 0,3	Значительное увеличение; п.и. + 1,8	Значительное увеличение; п.и. + 0,75	Значительное увеличение; п.и. + 0,5	Убывание в сравнении с щёчной зоной
Benthosuchus korobkovi	Увеличение; п.и. + 0,45	Оч. значительное увеличение; п.и. более + 2	Значительное увеличение; п.и. + 1,1	Увеличение; п.и. + 0,35	Нет ясной тенденции

Таблица 16

Главные особенности морфогенеза ячеистой скульптуры в изученных онтогенетических рядах форм по зонам роста (ср. табл. 8)

Характеристика зон	Benthosuchus sushkini	Thoosuchus jakovlevi	Benthosuchus korobkovi
1. Зоны, в которых тенденции относительного изменения числа ячеек совпадают с направлением трансформации соответствующих зон в черепе взрослой особи. Общее число 6.	1(2): преорбитальная (отчасти щёчная)	3(4): посторбитальная, преорбитальная, пренариальная (отчасти щёчная)	5: посторбитальная, преорбитальная, пренариальная, щёчная, табулярная
2. Интенсивность изменения числа ячеек в зонах роста по мере увеличения длины черепа	Умеренно интенсивные изменения по всем зонам	Очень интенсивные изменения по всем зонам	Интенсивные изменения по всем зонам
3. Зоны с постоянными темпами формирования ячеек	Посторбитальная, преорбитальная, пренариальная, щёчная, табулярная	Преорбитальная Щёчная Табулярная	Преорбитальная Щёчная Табулярная

СООТНОШЕНИЕ МОРФОГЕНЕЗА ОРНАМЕНТА ПОКРОВНЫХ КОСТЕЙ И ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОГО РОСТА

Как уже указывалось, А.П. Быстров считал процессы дифференциального роста черепной крыши и морфогенеза ее орнамента однозначно взаимосвязанными. Зоны ячеистого орнамента, по его представлениям, соответствуют слабо растущему участку, а зона гребнистого орнамента, наоборот, указывает на сильный рост. Из этого должно следовать, что изменения в характере орнамента, наблюдаемые в процессе развития, должны быть вполне синхронны и тождественны изменениям в локальном характере роста черепной крыши. С другой стороны, показано, что образование ячеистого орнамента по всей поверхности черепной крыши не составляло у лабиринтодонтов исходной онтогенетической стадии, предшествующей дифференцированному росту и, таким образом, преобразование соотношений

между ячеистыми и гребнистыми формами орнамента есть процесс, имеющий свои самостоятельные закономерности (Säve-Soderbergh, 1937; Шишкин, 1973). Анализ морфогенеза орнамента, проведенный в предыдущем разделе (табл. 7—8; 15—16), выявил для отдельных форм следующие особенности.

У *Benthosuchus sushkini* на этапе активного становления видоспецифичной формы черепа морфогенез покровной скульптуры, вероятно, еще сохраняет тенденции относительно ранних стадий онтогенеза. Об этом свидетельствует в первую очередь очень высокий "удельный вес" темпов формирования ячеек в постпинеальной и табулярной зонах. Только преорбитальная и в малой степени щёчная зона, по-видимому, уже опережают постпинеальную в этом отношении. Щёчная зона по темпам формирования ячеек уступает табулярной. Интересно отметить умеренный общий размах темпов изменений сравнительно с другими формами. В конечном счете "центр тяжести" ячееобразования уже постепенно перемещается вперед — в преорбитальную зону. Пренариальной зоны, несмотря на то что на этой стадии она уже сильно удлинена у *Benthosuchus sushkini*, эти изменения еще практически не достигают (индексы роста зоны и ее ячеистого поля составляют соответственно +0,5 и -0,15). Промежуточное состояние посторбитальной зоны в этом процессе перемещения максимальной интенсивности ячееобразования вперед отчетливо не проявляется у данной формы. Напротив, у *Thoosuchus jakovlevi*, у которого посторбитальная зона лучше развита, этот переход выражен отчетливо.

Принципиально иная картина изменений имеет место у *B. kogobkovi* и *Thoosuchus jakovlevi*. На тех же этапах затухающего формообразования в черепной крыше темпы морфогенеза ячеек очень велики, разнообразны и во всех без исключения зонах превосходят таковые в "эталонной" постпинеальной зоне. В щёчной зоне ячееобразование интенсивнее, чем в табулярной, по крайней мере у *B. kogobkovi*. Обращают на себя внимание не только высокие темпы ячееобразования в посторбитальной зоне, но, главным образом, необычайно высокие — в пренариальной, достигающие у *Thoosuchus jakovlevi* близких значений с таковыми в преорбитальной зоне.

У *Benthosuchus kogobkovi*, у которого формообразовательные процессы в черепной крыше на изучаемых стадиях ограничены ее расширением, заметны относительно высокие темпы ячееобразования в щёчной зоне и, по-видимому, некоторое общее по сравнению с *Thoosuchus* падение темпов формирования ячеек для крыши в целом.

Общий вывод состоит в том, что, хотя темпы формирования ячеек обнаруживают зависимость от размеров зон роста, в которых они формируются, совершенно отчетливо видна общая тенденция последовательного перемещения ячееобразования из постпинеальной—табулярной области к периферии — в пост- и преорбитальную, а затем в пренариальную и щечную.

Элементы скульптуры — ячейки — испытывают рост преимущественно на поздних стадиях своего морфогенеза как и череп в целом. В преорбитальной зоне, где формирование ячеек вообще запаздывает и широко распространена гребнисто-желобчатая скульптура, ячейки отличаются мелкими размерами; они, как правило, крупнее в постпинеальной—табулярной области, где и формируются раньше. Ростом размеров ячеек в некоторой степени объясняются также относительно замедленные темпы увеличения их числа в постпинеальной—табулярной области, так как избыток территории, возникающий вследствие роста зоны, заполняется не новыми ячейками, а ростом уже существующих.

В целом, как для роста отдельных зон крыши, так для морфогенеза, на них отмечается тенденция распространения интенсивности морфогенетических процессов сзади вперед и в стороны — к периферии от постпинеальной—табулярной области.

Итоговое сравнение закономерностей морфогенеза орнамента у трех изученных форм с тенденциями их роста на том же отрезке онтогенеза показывает следующие общие закономерности. Изменение орнамента в отдельных зонах в большинстве случаев идет в том же направлении, что и изменения роста в этих зонах,

однако первые значительно более дифференцированы по амплитуде. Особенно интенсивный морфогенез орнамента в преорбитальной зоне во всех трех случаях. Так же как и в отношении роста, постпинеальная зона обнаруживает консерватизм по отношению к большинству других зон, обгоняющих ее по темпам образования ячей. Однако на этом фоне существенным фактом является отрицательный знак изменений в посторбитальной и пренариальной зонах *V. sushkini*. Последнее означает, что у данного вида постпинеальная зона все еще обнаруживает остаточные проявления относительно активного роста. Эти два факта позволяют полагать, что с точки зрения морфогенеза орнамента исследованный отрезок развития представляет собой переходную стадию, которая характеризуется, с одной стороны, затуханием морфогенеза в постпинеальной области, отсутствием выраженных изменений в посторбитальной и пренариальной зонах и резким усилением морфогенеза в преорбитальной зоне. В целом этот переход соответствует той последовательности событий, которая должна была характеризовать изменения в дифференциальном росте крыши на ранних этапах онтогенеза. В самом деле, сколько-нибудь заметный рост крыши в постпинеальной области прекращается в онтогенезе лабиринтодонтов очень рано и его обычно с трудом удается регистрировать на личиночных возрастных сериях (см.: Седнер, 1886). С другой стороны, одно из первых ясных онтогенетических изменений, наблюдаемых в развитии черепной крыши зримоидно-капитозавроидного типа, который был исходным для бентозухид, является именно преорбитальное удлинение. Таким образом, в изменениях морфогенеза покровного орнамента мы, очевидно, наблюдаем ту же тенденцию переноса активного формообразования из посторбитальной области в преорбитальную. При этом онтогенетически недавний характер возрастания преорбитальной зоны косвенно подтверждается как ее резкой выраженностью по сравнению с другими растущими зонами, так и значительным преобладанием ячееобразования в этой зоне над ее ростом на этой же стадии.

Косвенные данные по особенностям роста, а именно результаты анализа исследованных нами трех форм, а также упоминавшиеся данные о поздних возрастных стадиях *Wellesaurus*, позволяют считать, что более интенсивные аллометрические изменения (по крайней мере, для основных тенденций линейного роста) относятся к сравнительно молодым стадиям развития, в то время как в более позднем возрасте их интенсивность и степень дифференцированности сильно сглаживаются или могут совсем исчезать. Резкая выраженность этих различий между отдельными зонами ячееобразования, наблюдаемая на средних и поздних стадиях роста у бентозухид, позволяет считать, что переход к интенсивному морфогенезу в преорбитальной области происходил здесь значительно позднее, нежели начиналось ее активное разрастание. Таким образом, анализ морфогенеза покровного орнамента позволяет охарактеризовать его как процесс в значительной степени независимый от собственно дифференцированного роста черепной крыши, но, в конечном счете, отражающий с запозданием те же самые закономерности, которые улавливаются при исследовании динамики роста.

В обоих анализируемых процессах регистрируется как бы волнообразное распространение области активного морфогенеза, главным образом, вперед (изменения преорбитальной области) и в целом центробежно по отношению к постпинеальной области (изменения постпинеальной и щёчной областей). Такая картина изменений, очевидно, указывает на то, что они контролировались морфогенетическим полем, имевшим свой центр в пинеальной области. Позднейшая дифференциация поля, очевидно, связана с формированием отдельных зон активного морфогенеза, регистрируемых на последовательных этапах развития.

Развитие *internasofrontale*

В качестве индивидуальной вариации наличие кости было упомянуто М.Ф. Ивахненко (1972) при описании *Benthosuchus korobkovi*. Новый материал позволяет предположить, что эта кость появляется в ходе возрастных изменений и при этом исключительно редким способом — "отщеплением" от одной из парных *frontalia*.

Internasofrontale найдено на шести черепах из 11, где по характеру сохранности этот признак мог быть установлен. Из пяти черепов два принадлежат наиболее крупным особям, вообще имеющимся в коллекции (экз. N 3200/1,165), один — особи среднего размера (экз. ПИН N 3200/147), где кость находится как раз на стадии отщепления. На черепах мелких особей не обнаружено никаких следов *internasofrontale*. Процесс отщепления захватывает на образце ПИН N 3200/147 правое, более крупное *frontale* и распространяется сзади вперед. Верхний, скульптурный слой кости с одной стороны от развивающегося шва обособляется от подстилающей кости и нависает тонким, широким и имеющим в плане волнистую форму козырьком над поверхностью, которая швом еще насковоз не прободена. На этой поверхности развита перпендикулярная направлению распространения шва тонкая исчерченность. Она становится видна лишь при дополнительной препаровке и удалении нависающего слоя кости. Вблизи медиального шва, со стороны которого начинается расщепление, исчерченность превращается в складчатость, выраженную в рельефе скульптуры. Складки замыкают ячей, не зависящие от первичной скульптуры *frontale*, и это подтверждает, что речь идет о процессе расщепления, а не просто об особой форме шва. Впоследствии *internasofrontale*, очевидно, приобретает скульптуру с независимым центром радиации. На другом черепе средних стадий развития (экз. ПИН N 3200/188) *internasofrontale* состоит из трех продольно вытянутых элементов, полностью разделенных швами, но еще не имеющих независимых центров радиации скульптуры (т.е. несущих периферийную скульптуру *frontale*).

Факты появления в качестве индивидуальных вариаций непарных медиальных костей хорошо известны вообще и, в частности, у молодой особи *B. sushkini*, описанной А.П. Быстровым (1935) и И.А. Ефремовым (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 56). Л.П. Татаринцов (1974) описал в значительной степени сходное и при том лишь частичное обособление предтеменной кости у *Inostrancevia*. *Internasofrontale* в качестве вариации найдена у жерлянки (Чугунова, 1980).

Ярвик (1948, 1950), изучая черепа среднедевонских остеолепид, отметил, что тенденция к появлению добавочных осевых окостенений связана с асимметрией медиального шва, разделяющего парные кости осевого ряда. Шов у остеолепид может быть незамкнутым. Ярвик не дает в своих работах описания этого процесса как возрастного.

Тенденция сокращения числа покровных костей обычно характеризует как процесс исторического, так и индивидуального развития черепа позвоночных. Из этого правила исключаются самые ранние стадии индивидуального развития, когда вследствие одновременности появления костных закладок их число возрастает. При этом множественная закладка костей не обязательно отображает предковое состояние (De Beeg, 1937).

Наш пример иллюстрирует возможность вторичного увеличения числа костей в онтогенезе и филогенезе позвоночных. Сходный случай описан Толдтом (1903) по отношению к *jugale* человека.

Internasofrontale у *Benthosuchus* занимает в крыше черепа положение, сходное с одноименной костью эриопид, и, поскольку эриопиды, очевидно, близки к предкам бентозухид, не исключено, что описанный случай имеет отношение к тому, что можно было бы назвать "атавистической регенерацией".

Изменение костей крыши черепа в процессе роста

На доступных для непосредственного изучения стадиях пропорции костей у всех изученных форм (*Thoosuchus*, *Benthosuchus*, а также капитозавроид *Wetlugasaurus*) закономерно изменяются: позадилежащие кости относительно укорачиваются, а впередилежащие — удлиняются, что выражает преимущественное удлинение преорбитальной и пренарияльной зон роста. В щёчной зоне рост *squamosum* постепенно уступает росту *quadratejugale*. В крыше черепа в целом быстрее расширяются кости, расположенные дальше от его продольной оси (исключая *postparietale*). Относительное расширение *postparietale*, очевидно, связано с его относительным укорочением в ходе онтогенеза. От изменения пропорций осевых костей, вероятно, зависит выполаживание затылочного контура крыши черепа, который у молодых форм сильно вогнут.

Костные территории наружной поверхности крыши черепа организованы по "гексагональному" типу (Parrington, 1956). Как правило, к каждой кости примыкает шесть соседних, причем длины контактных швов не различаются очень сильно. Территории одних костей внедряются между соседними. В прямой зависимости от такого типа расположения находится следующий факт, впервые отмеченный И. А. Ефремовым (1940): в одной точке никогда не сходятся больше трех швов и эти швы чаще всего образуют друг с другом угол равный 120° . Подобное расположение территорий в наибольшей степени способствует упрощению конструкции черепа.

Кости, лежащие вдоль сагиттального шва (продольной оси симметрии), вносят в эту схему наибольшие отклонения, так как они имеют тенденцию к двусторонней симметрии, которой ближе "четырёхугольный" тип расположения. Подчиняясь общему "гексагональному" типу строения, сагиттальный шов искривляется. В крайних случаях в месте контакта соседних пар костей появляются даже "вставные" кости типа *internasofrontale* (Ивахненко, 1972, *interparietale* (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 56), *interpostparietale* (Кузьмин, 1937), формирующие "гексагональный" тип строения. Искривление сагиттального шва в месте контакта соседних пар костей возникает вследствие того, что их "территории" растут навстречу друг другу по диагонали, разделяя другие диагональные пары, например правое (левое) *parietale* и левое (правое) *postparietale*. Кпереди или позади такого контакта, наоборот, соединяются противоположные пары, например левое (правое) *parietale* и правое (левое) *frontale*. Таким образом, искривление сагиттального шва на данном черепе закономерно, но изучение большого числа черепов показывает, что как "правый", так и "левый" типы искривления встречаются одинаково часто. Несколько реже тип искривления нарушается из-за того, что одна из костей той или другой пары оказывается больше (меньше), и тогда она образует обе диагонали соединения (или не образует ни одной). *Frontalia* сильно внедряются между *nasalia*, а *nasalia* — между *praemaxillaria*. В целом диагональное соединение "территорий" осевых костей является следствием тенденции к "внедрению" и разделению одних территорий другими.

Развитие покровной скульптуры наружной поверхности костей подробно описывалось выше. Отметим некоторые факты, выпавшие из рассмотрения при вычислении индексов морфогенеза скульптуры. У тоозухин, по сравнению с бентозухинами и особенно ветлугазаврами, ячеистый тип скульптуры развит относительно слабо, т.е. сохранение личиночного радиального типа у них в известной мере характерно и для поздних стадий индивидуального развития. Кости, образующиеся в онтогенезе сравнительно рано, обычно подстилают кости, образующиеся позже (*postorbitale*, *postfrontale*). Такую тенденцию имеют *parietale*, *squamosum*. С другой стороны, кости окологлазничной серии (*postorbitale*, *postfrontale*), морфогенез которых относительно запаздывает, обычно налегают на окружающие.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЧЕРЕПА У БЕНТОЗУХИД В СВЯЗИ СО СТАНОВЛЕНИЕМ ТРЕМАТОЗАВРОИДНОГО ПЛАНА ОРГАНИЗАЦИИ

АНАЛИЗ ИНДИВИДУАЛЬНОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

Занимаясь проблемами границ между таксонами бентозухид и располагая надежным материалом по изменчивости черепа, мы обратили внимание на вполне закономерный характер вариабельности черепных структур. Основные наблюдения кратко можно суммировать следующим образом: у ряда форм в целом относительно вариабельными оказываются признаки, отличающие бентозухид от родственных групп, причем степень вариабельности разных структур закономерно меняется от одного их таксона к другому. Эти наблюдения побудили нас провести специальный анализ явлений, а также связанных с ними аспектов проблемы изменчивости (Гетманов, 1986).

Изучение вариаций представляет интерес не только в систематическом плане. Из общих соображений понятно, что спектр изменчивости должен включать как уклонения, отражающие предшествующие эволюционные состояния, так и вариации, составляющие потенциальную основу для дальнейших эволюционных изменений. Филетический аспект проблемы изменчивости представляется особенно важным для палеонтологического исследования, ориентированного на изучение филогении. По словам Н.П. Дубинина (1966, с. 621): "Для развития новой палеонтологии исключительно важное значение имеет то зарождающееся направление, которое пытается изучать изменчивость внутри популяций ископаемых форм, рассматривая ее как основу последовательной смены признаков во времени... Изучение изменчивости в популяциях показало, что многие признаки, прежде чем стать особенностями родов, зарождаются в качестве полиморфных индивидуальных отклонений". Иначе говоря, при наличии существенно полной картины филетических преобразований можно исследовать их механизмы на уровне изменчивости.

При изучении древних амфибий и рептилий анализу изменчивости уделяется недостаточное внимание — нередко даже в тех случаях, когда исследуемая форма представлена массовыми находками. Факты изменчивости рассматриваются и истолковываются обычно только с точки зрения надежного выявления диагностических различий. Между тем возможности эволюционного подхода к изучению вариаций на ископаемом материале во многих случаях представляются весьма перспективными. Так, Г. Симпсон (Simpson, 1951, с. 214), резюмируя историю исследований эволюции лошадиных, в частности, отмечает: "Их эволюция представляет собой непрерывный процесс, в ходе которого каждая популяция постепенно во времени переходит в последующую; наблюдается, собственно говоря, эволюция среднего состояния и крайних вариаций в направлении устанавливаемого эволюционного изменения. Это относится и к случаям весьма радикальных изменений, происходящих с относительно большой скоростью. Мы не знаем случаев мгновенного возникновения новой нормы, но лишь в результате постепенного преобразования нормы в популяциях, когда мы располагаем достаточным материалом для такой оценки". Таким образом, многие признаки, прежде чем стать особенностями новых таксонов, зарождаются в качестве полиморфных индивидуальных отклонений.

Именно с таких позиций мы подошли к анализу изменчивости черепных структур у бентозухид. Исследованный материал — массовые сборы черепов *Benthosuchus korobkovi Ivachn.*, *Thoosuchus jakovlevi* из Ярославского Поволжья (местонахождение Тихвинское, а также, вероятно, фрагменты черепов *Wetlugasaurus*, недавно обнаруженного здесь с полной достоверностью) и *Benthosuchus sushkini* из бассейна р. Шарженги. Формы *Benthosuchus* и *Thoosuchus* хорошо

определяются и при совместном захоронении отличимы друг от друга по небольшим фрагментам.

Морфологически и филогенетически бентозухиды образуют промежуточное звено между надсемействами *Capitosauroidea* и *Trematosauroidea* (Шишкин, Очев, 1967; Шишкин, 1980), характеризуя, очевидно, путь становления второго из них. У *Benthosuchus* черты трематозавроидной специализации выражены в целом еще слабо и довольно специфически, в силу чего он ближе к исходному надсемейству, в особенности к формам капитозаврид, объединяемым в группу *Wetlugasaurus*. Относительная морфологическая близость *Benthosuchus* и *Wetlugasaurus* нашла отражение в разнообразии мнений, высказанных как по поводу степени их родства, так и систематического положения (обзор см.: Шишкин, 1980). Поэтому исторический анализ изменчивости, вероятно, следует начать со сравнения типичной организации родов *Wetlugasaurus* и *Benthosuchus* с целью выяснения главных начальных тенденций формирования группы трематозавроидов.

BENTHOSUCHUS

Самые характерные отличия *Benthosuchus* (рис. 2—5) от *Wetlugasaurus* следующие: клиновидной формы суженный череп с удлиненной нариально-пренариальной зоной и относительно удлиненной посторбитальной зоной, резко притупленным концом морды, более короткими, плоскими, латерально направленными выростами таблитчатых костей, наличием передней, а часто также задней комиссур в системе желобков боковой линии; сошники образуют направленные вперед отростки, участвующие в разделении переднего нёбного отверстия, птериго-парасфеноидный контакт относительно удлиненный, шагрень на парасфеноиде и крыловидных костях развита, в общем, сильнее, чем у *Wetlugasaurus*, зубные ряды на сошниках позади переднего нёбного отверстия соединяются под острым углом и могут быть почти параллельны, вблизи центров окостенения эктоптеригоидов выделяются укрупненные зубы. Характерно строение крыловидной кости у *Benthosuchus*. Восходящая пластинка крыловидной кости не разделяется косым гребнем (*crista obliqua*) отчетливо на дистальную (депрессорную) и проксимальную (тимпанальную) части, как это имеет место у *Wetlugasaurus*. Угол между этими отделами почти не выражен. Уплотнение *lamina ascendens* у *Benthosuchus*, как и у позднейших трематозаврид, связано с сужением верхней части полости среднего уха и сопровождается происходящим параллельно развитием костного дна этой полости (за счет разрастания назад птериго-парасфеноидных швов); у *Benthosuchus* это преобразование выражено еще слабо. Перечисленные отличия сближают *Benthosuchus* с типичными трематозавридами.

Отличия *Benthosuchus* от *Wetlugasaurus* сильнее проявляются у типового вида *Benthosuchus sushkini*, чем у *B. korobkovi*. С указанной точки зрения основные отличия *B. korobkovi* от типового вида следующие: меньшие в среднем размеры, более широкий, уплощенный череп с умеренно развитой пренариальной и посторбитальной областями, округлыми ноздрями, узкими, направленными назад отростками таблитчатых костей, более глубоким врезом затылочного края крыши черепа, широким мечевидным отростком, коротким птериго-парасфеноидным контактом; постфенестральные зубные ряды у *B. korobkovi* сходятся под более тупым углом. Все это — признаки, в которых данный вид остается близким к исходному ветлугазавровому типу и именно в этих признаках обнаруживается наибольшая изменчивость у *B. korobkovi*. Крайние варианты изменчивости приближаются, с одной стороны, к особенностям *Wetlugasaurus*, а с другой — *B. sushkini* (рис. 26, 29). Особенно показательны изменения структур передней части черепа. Обычно вытянутая, угловатая форма морды с удлиненными носовыми отверстиями и видимой передней комиссурой системы боковой линии у отдельных особей приобретает более расширенные, плавные очертания с широкими овальными ноздрями, несколько изменчивой формой предноздре-

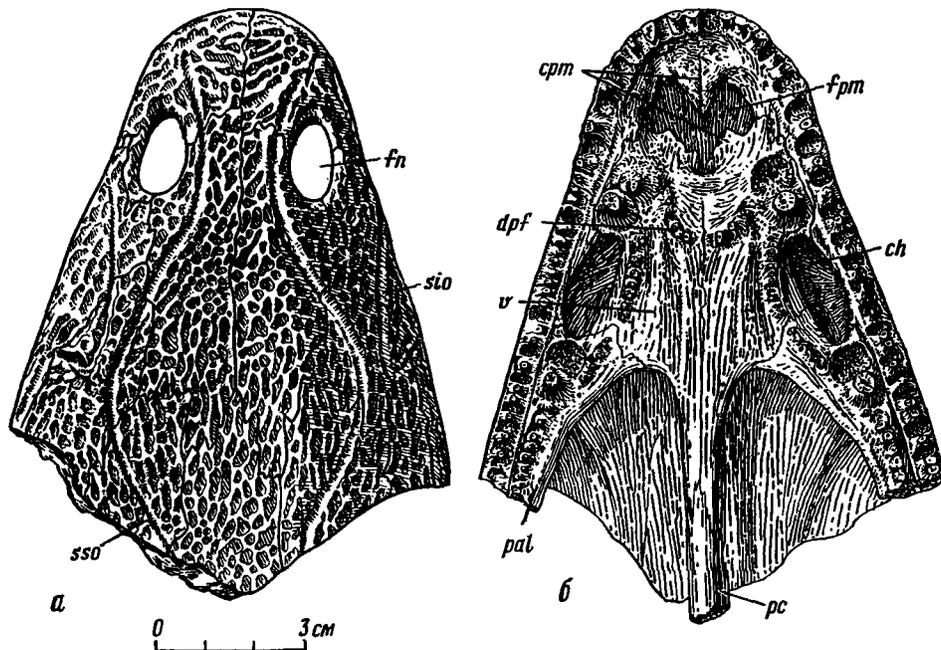


Рис. 29. Передняя часть черепа аномального экземпляра *Benthosuchus korobkovi* Ivachn. по экз. ПИН N 3200/207 (а — сверху; б — небная сторона). Нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита, Ярославское Поволжье

вой области (ср. рис. 29, 30). Переднее небное отверстие, как правило, разделено выступающими навстречу друг другу отростками сошников и предчелюстных костей (рис. 2—5, 30), причем изредка они, вероятно, могут срастаться, и тогда отверстие становится двойным, что уже отмечалось для *V. sushkini* (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 3). Но у отдельных экземпляров *V. korobkovi* (экз. ПИН N 3200/207, рис. 29, 30) отверстие широко слитое вследствие недоразвития передних сошниковых отростков, приближается по форме к тому, что наблюдается у капитозавриды. Постфенестральные зубные ряды, в норме образующие клин, могут располагаться в виде глубокой дуги, в центре которой зубы расположены поперечно (ср. рис. 2, 4—29). Последнее соответствует измененной форме переднего небного отверстия. Параллельное расположение постфенестральных зубных рядов у *V. korobkovi* составляет, в отличие от *V. sushkini*, крайне редкие вариации. У ряда особей *V. korobkovi* отмечено расширение костей неба, мечевидного отростка парасфеноида, а также крайняя степень прогнутости межорбитальной участка крыши черепа, типичная для *Wetlugasaurus*.

Вид *Benthosuchus sushkini* также представлен значительным материалом (местонахождения Вахнево и Мечетинское — Ефремов, Вьюшков, 1956; Блом, 1968). Анализ индивидуальной изменчивости у этой формы посвящен специальный раздел монографии А.П. Быстрова и И.А. Ефремова (Быстров, Ефремов, 1940), хотя большое внимание уделяется там также возрастной изменчивости. Список переменных структур включает признаки, переменные и у *V. korobkovi* — в первую очередь строение перегородки переднего небного отверстия и ориентировку зубных рядов. Однако есть различия. Размах изменчивости у *V. sushkini* не столь велик, а взаимозависимости вариаций по отдельным признакам выражены значительно слабее. Кроме того, изменчивость у *V. sushkini* отчасти предвещает дальнейшую специализацию в направлении трематозавриды. Достаточно упомянуть вариации, характеризующиеся относительно полным развитием

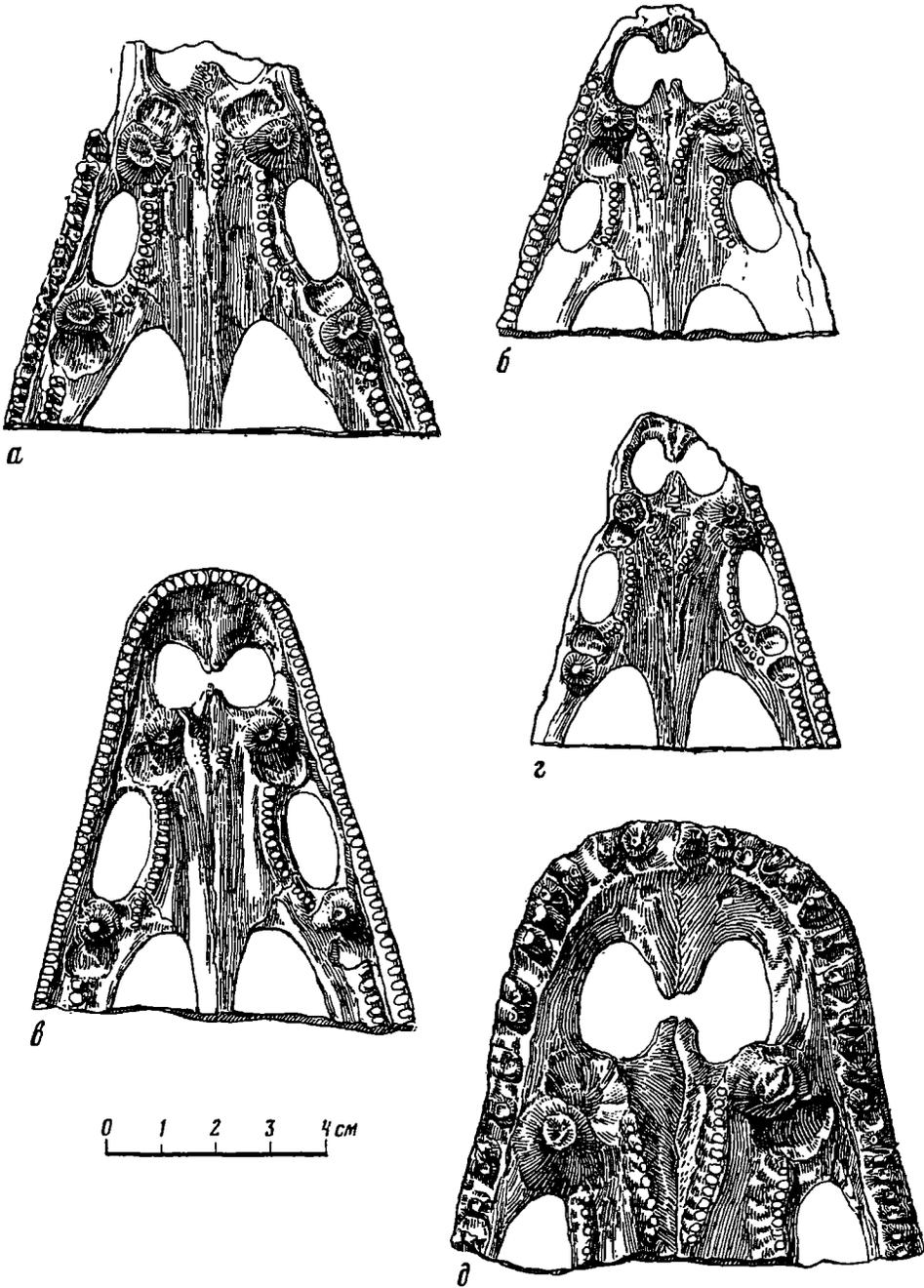


Рис. 30. Вариации строения передней части нёбной поверхности черепа *Benthosuchus korobkovi* Ivachn. Кол. ПИН N 3200 [NN экз.: а — 1 (голотип); б — 74; в — 66; г — 178; д — 131]. Нижний триас, рыбный горизонт, рыбинская свита; Ярославское Поволжье

передних сошниковых отростков, некоторым удлинением пренариальной зоны и притупленностью морды, отклонением скулового желобка боковой линии выше шва squamosum — quadratojügale (экз. ПИН N 5—19—2252); вариациями вращающегося видиевого канала в парасфеноид (наблюдения М.А. Шишкина). Обнаруживаются и анцестральные вариации. Особого внимания заслуживает изменчивость в степени удлинения птериго-парасфеноидных контактов, определенное удлинение которых отмечается в норме для *Benthosuchus* и в крайнем выражении — для трематозаврид. Необыкновенно короткий птериго-парасфеноидный шов у *B. sushkini* имеется на черепе экз. ПИН N 2424/1. Наконец, следует отметить свойственные обоим видам *Benthosuchus* весьма показательные вариации вхождения лобных костей в края глазниц, сближающие *Benthosuchus* с капитозавридами, — вариациями, упомянутые еще в работе А.П. Быстрова и И.А. Ефремова (Быстров, Ефремов, 1940). В целом у типового вида *Benthosuchus* родовой архетип представляется в большой мере сложившимся и стабилизированным, чем у *B. korobkovi*.

Изучение *Benthosuchus* приводит к следующим выводам.

1. Виды *Benthosuchus* показывают разную степень выраженности одних и тех же переходных капитозавридных-трематозавридных признаков.

2. Находящиеся в становлении трематозавридные признаки более типично выражены у *Benthosuchus* в переднем отделе черепа ("региональность" преобразования) и именно они подвержены значительной вариабельности.

3. Среди абберантов с более или менее выраженными капитозавридными-трематозавридными отклонениями от нормы по отдельным признакам встречаются экземпляры с очень типичными (хотя и ограниченными) изменениями всего плана строения;

4. Изученные виды показывают разную степень стабилизации типа строения *Benthosuchus*, отличающегося своеобразным соотношением капитозавридных—трематозавридных признаков. *B. sushkini* характеризуется более типично выраженными особенностями *Benthosuchus* и, видимо, менее вариационен, чем *B. korobkovi*.

Здесь естественно возникает вопрос о специфике морфологического типа *Benthosuchus* как "вехи" на пути преобразования архетипов более общего порядка (*Capitosauridae*—*Trematosauridae*), для чего следует рассмотреть у него соотношение особенностей этих двух типов. Один из наиболее типично выраженных трематозавридных признаков *Benthosuchus* — вытянутость нариально-пренариальной области — относится к весьма распространенным, но не самым характерным диагностическим особенностям трематозаврид. У типового рода трематозаврид *Trematosaurus* упомянутая область может быть удлинена значительно меньше, при том что более существенные архетипические признаки (к которым здесь следует отнести в первую очередь вытянутость посторбитальной-предпиннальной зоны) у него выражены, конечно, несравнимо лучше, чем у *Benthosuchus*. Неравномерность развития трематозавридных признаков характеризует своего рода "мозаичность" типа строения *Benthosuchus*. Свойственное *Benthosuchus* предварение по отдельным признакам более высокого уровня морфологической организации представляет аналогию с известными случаями "инадаптивной" специализации. По-видимому, *Benthosuchus* остается несколько в стороне от магистрального пути становления трематозавридного типа строения, но тем не менее в целом достаточно полно отражает вполне закономерный начальный этап этого процесса. *Benthosuchus korobkovi* во всех отношениях менее специализирован, чем *B. sushkini*.

Сравнение разновозрастных особей показывает, что обсуждаемые варьирующие признаки *Benthosuchus* обычно претерпевают заметные изменения на поздних онтогенетических стадиях. Многие из этих изменений, вероятно, можно истолковывать, как рекапитуляции филетических преобразований исходного ветлугазавро-

вого типа строения (ср.: Быстров, Ефремов, 1940). К этой категории относятся признаки строения предглазничной области у наиболее молодых особей: форма морды, размеры и относительное положение носовых и премаксиллярного отверстий, хотя последнее все же никогда не имеет формы, типичной для *Wetlugasaurus* и капитозаврид. Иллюстрацию удивительного сходства молодых особей *B. sushkini* и ветлугазавроподобных форм дает сравнение юной особи *B. sushkini* (Быстров, 1935; Быстров, Ефремов, 1940) и близкого к ветлугазавру "*Benthosuchus*" *madagascariensis* Lehman, 1961. С точки зрения рекапитуляций можно объяснить, в частности, "ветлугазавровое" строение восходящей пластины птеригоида у юной особи *B. sushkini*.

TOOSUCHUS

Другой представитель бентозухид из Тихвинского — *Thoosuchus jakovlevi* — принадлежит к группе более специализированных форм, показывающих разные стадии морфологического приближения к типично трематозавровой организации (Гетманов, 1980, 1982). Эта группа включает в настоящее время четыре рода и около десятка видов, известных главным образом с территории Общего Сырта (Куйбышевская и Оренбургская области). Отдельные формы имеют широкое распространение на Восточно-Европейской платформе. В общем, состав группы переходных форм может быть расширен за счет трематозавроидов из нижнего оленёка Шпицбергена (*Arhaneramma*, *Lyroccephaliscus*), имеющих некоторые особенности "бентозухидного" уровня и являющихся несколько более древними по сравнению с типичными *Trematosaurus*. Так, у *Arhaneramma* наружные крыловидные кости не входят в ограничение межптеригоидной ямы, будучи отделены соединяющимися медиальными отростками нёбных и крыловидных костей; сохраняется контакт эпиптеригоида и базисфеноида. У *Lyroccephaliscus* сохраняется нижеушный отросток боковой затылочной кости и, по-видимому, также контакт эпиптеригоида и базисфеноида (см.: Mazin, Janvier, 1983). Основные черты типично трематозавровой организации (включая и те, начало становления которых видно у *Benthosuchus*) сводятся к следующему: череп, вытянутый в длину в значительной мере за счет посторбитальной (предпинеальной) зоны; как правило, узкая морда; выровненный контур сагиттального профиля черепной крыши (без выраженного предглазничного перегиба); короткие отростки таблитчатых костей и неглубокие ушные вырезки; формирование полной и широкой перегородки переднего нёбного отверстия; небольшие расставленные глазницы; уплощенная межорбитальная область; сглаженность изгибов подглазничного желобка на скуловой и слёзной костях; иногда сдвоенность височного желобка; (постепенная) редукция постфенестральных зубных рядов; усиление эктоптеригоидных клыков; уменьшение числа палатинных зубов с приближением их размеров к клыкам; резкое преобладание радиальной покровной скульптуры на наружной поверхности костей крыши черепа; удлиненная, трапециевидная форма тела парасфеноида с суженным мечевидным отростком и удлиненным птериго-парасфеноидным контактом; сильно развитая шагреня на нёбе; заостренные вершины межптеригоидных ям; виднев канал полностью замкнут в парасфеноиде; восходящая пластина крыловидной кости формирует специальный отросток (*lamina interna*), отделяющий эпиптеригоид от базисфеноида, нижеушный отросток боковой затылочной кости невыражен.

Морфологически *Thoosuchus* занимает место вблизи основания цепочки переходных форм, но по основным признакам существенно более продвинутое по сравнению с *Benthosuchus*. Наиболее важные отличия *Thoosuchus* по указанным параметрам состоят не только в степени выраженности отдельных трематозавроидных признаков, но и во всесторонности преобразования. Последнее у *Thoosuchus* касается практически всех существенных признаков трематозавридной организации, хотя и для этого рода в несколько различной

степени для разных признаков. Сохраняется определенная, указанная выше для *Benthosuchus* региональность морфологических изменений. Преорбитальная область в целом быстрее посторбитальной "набирает" трематозавридные отличия, так что уже у *Thoosuchus* очертания морды, форма и положение носовых отверстий, способ формирования (полной) перегородки переднего небного отверстия (рис. 31) в норме почти как у настоящих трематозаврид (*Trematosaurus*). Среди отличительных признаков *Thoosuchus* следует выделить относительное развитие посторбитальной (предпинеальной) "зоны роста", укорочение таблитчатых костей, дифференциацию зубной системы с выделением эктоптеригонидных клыков и редукцией постфенестральных зубных рядов; вытянутую форму тела парасфеноида с суженным мечевидным отростком и удлиненным птериго-парасфеноидным контактом.

Вариабельны в первую очередь следующие признаки: относительная длина посторбитальной (предпинеальной), преорбитальной и в меньшей мере пренариальной "зон"; степень сужения черепа и в особенности его предглазничного отдела; степень относительного уплощения предглазничной области. Весьма вариабельны структуры неба, форма таблитчатых костей, расположение сосудов и нервов в парасфеноиде (т.е. соответствующих желобков и отверстий), степень выраженности флексур желобков боковой линии и специфика разветвления желобков (образование дополнительных желобков в области флексур и местах соединения главных желобков). Вариации неба включают различия положения и состава зубных рядов позади передних небных отверстий (рис. 31), степени налегания парасфеноида на основания затылочных костей и длины костного дна *sacrum tumpulani* (ср. экз. ПИН N 3200/114, 204, 81). Вершины межптеригонидных ям против базиптеригонидного сочленения обычно широкоокруглые, так что суженные небные ветви крыловидных костей параллельны друг другу, основание мечевидного отростка расширено, небные и наружные крыловидные кости довольно широкие эктоптеригонидные клыки небольшие (капитозавридные уклонения). У особей с трематозавридными уклонениями соотношения обратные (ср., например, экз. ПИН N 3200/114 и 81, 83, 127). Изменчиво развитие птеригонидных флангов. Весьма изменчива форма таблитчатых костей. Создается впечатление, что характерное для *Thoosuchus* укорочение *scogna tabularia* осуществляется в ходе постепенного сужения и редукции костей, начинающихся от их (костей) вершин (ср. экз. ПИН N 3200/187, 81, 158).

Эти соотношения становятся понятными при их сравнении с более примитивным морфологическим типом, рассмотренным выше у *Benthosuchus*. У последнего мы видели сохранение в значительной степени стабилизированной ветлугазавровой конструкции посторбитального отдела и начальные преобразования в сторону трематозаврового типа в преорбитальном отделе, сопровождаемые повышенной изменчивостью соответствующих признаков (перегородка переднего небного отверстия, постфенестральные зубные ряды и др.). У *Thoosuchus*, составляющего как бы следующее звено в процессе становления трематозавровой организации, преорбитальный отдел уже достиг более продвинутого и относительно стабилизированного состояния, тогда как посторбитальная область еще только начинает изменяться в трематозавровом направлении и обнаруживает значительную изменчивость. Этот процесс нарастания изменчивости посторбитальных структур одновременно с ее затуханием в более продвинутых передних ведет к выравниванию амплитуды изменчивости двух рассмотренных категорий преобразуемых признаков.

В преорбитальной области мы, наконец, наблюдаем у *Thoosuchus* и появление вполне сформировавшихся (стабилизированных) трематозавровых признаков, что означает их постепенное выпадение из общей совокупности изменчивых признаков, характеризующих становление нового архетипа. Сюда относится в первую очередь появление устойчиво широкой перегородки между перед-

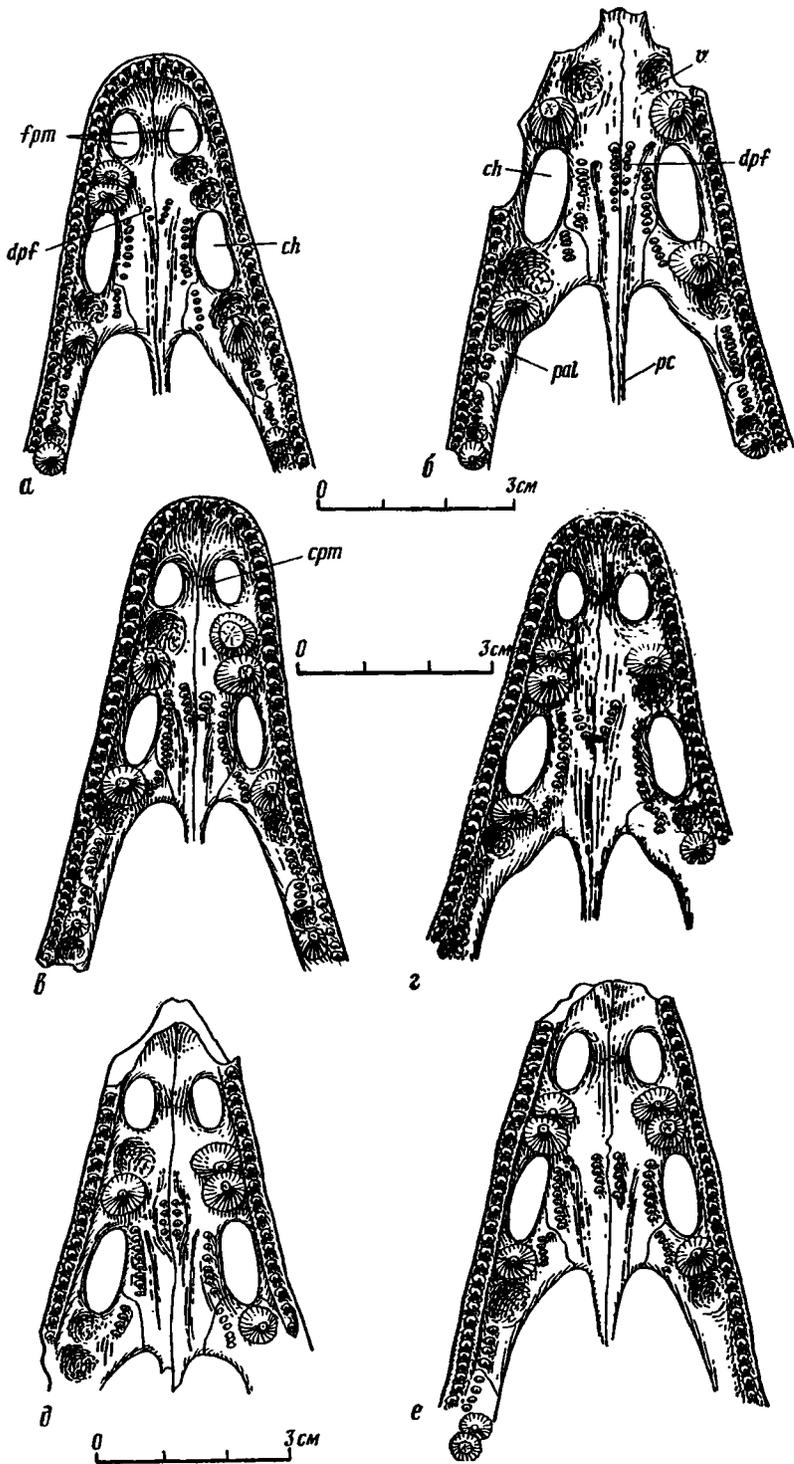


Рис. 31. Вариации строения верхней части небной поверхности черепа *Thoosuchus jakovlevi* Riab., кол. ПИН N 3200 (N экз.: а — 165, б — 6, в — 16, г — 81, д — 122, е — 160). Нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита, Ярославское Поволжье

ними нёбными отверстиями в противоположность значительной варибельности ее выражения у взрослого *Benthosuchus*. У *Thoosuchus* эта стадия изменчивости, по-видимому, выступает лишь как рекапитуляция прежнего состояния, наблюдаемая у ювенильных особей. То же самое можно сказать о форме лезвиеобразно суженного "мечевидного" отростка парасфеноида, разделяющего межптеригоидную яму. Стабилизированное состояние характерного признака в принципе может рассматриваться как критерий завершенности определенного этапа эволюционных изменений в данной морфологической последовательности.

Итак, реконструкция динамики изменчивости позволяет перейти к выяснению конкретных путей преобразования одного типа строения в другой. При переходе от капитозаврового структурного плана к трематозавровому в эволюции стабилизируются различные переходные типы — разные и по степени приближения к трематозавридам, и по сочетанию продвинутой признаков. Каждый стабильный тип обуславливает и характер изменчивости (атавистические и профетические отклонения). Признаки, быстро эволюирующие (судя по их "нормальному" выражению), как правило, более изменчивы. Отличительные признаки трематозаврид возникали в эволюции группы последовательно как в отношении дестабилизации их прежнего состояния, так и фиксации нового. По мере эволюции из спектра вариаций все больше выпадают наиболее атавистические отклонения (становятся редкими) и возрастает частота профетических, постепенно переходящих в "норму". Наоборот, по мере возврата к исходному архетипу мы все более ясно представляем себе его по характеру изменчивости близких к нему форм. Процесс перестройки начинается в преорбитальной области и постепенно переходит в посторбитальную. *Benthosuchus korobkovi*, стоящий в основании цепочки переходных форм, крайне вариабелен. Хотя это может быть связано с локальными условиями, характерными для представителей определенной популяции, весьма вероятно, что это факт отражает относительную незавершенность преобразований данной формы по отношению к исходному (ветлугазавровому) плану организации и, как следствие этого, недостаточную стабилизованность его морфологического типа. Более далеко уклоняющиеся формы (*Benthosuchus sushkini*) соответственно могут быть более стабильными.

Прослеживаемая в нашем морфологическом ряду тенденция последовательной дестабилизации, преобразования и стабилизации черепных структур на новом уровне в соответствии со складывающимся типом строения показывает тесную зависимость от хода формообразовательных процессов в онтогенезе лабиринтодонтов, подробно описанного в главах о росте и морфогенезе черепа. Напомним, что преорбитальная область черепа в целом формируется позднее, чем посторбитальная. Говоря в общем, именно онтогенетически позднее складывающиеся преорбитальные структуры в ходе филетического преобразования в первую очередь захватываются изменчивостью, переходящей в изменения нормы. Наблюдаемая последовательность эволюционных изменений у *Benthosuchus* и *Thoosuchus*, очевидно, обусловлена особенностями их морфогенеза, унаследованными от древних предковых групп — капитозаврид и эриоподов. Известно, что признак, поздно развивающийся в онтогенезе, более изменчив и легче эволюирует. Это соответствует закону Бэра, указывающему на консерватизм ранних стадий. Очевидно, поэтому на ранних этапах эволюционных преобразований в сторону трематозавровой организации, фиксируемых видами *Benthosuchus*, изменяются преимущественно пренарияльные и преорбитальные структуры и лишь по мере нарастания глубины перестройки (онтогенеза) форм все более явно изменяются и заглазничные структуры (*Thoosuchus*).

Таким образом, данные по изменчивости представляют собой естественное и неотъемлемое дополнение "нормальной" морфологической характеристики видов бентозухид. Наши данные лишней раз свидетельствуют о том, что изменчивость в совокупности вариантов не случайна, а составляет специфи-

ческое для данного вида и сложившееся в ходе его эволюции "пространство возможностей", которое служит материалом для дальнейших эволюционных преобразований. Случайными вариации выглядят лишь у отдельных особей, но не на уровне видоспецифичного диапазона изменчивости. Специфика изменчивости, таким образом, выражает такие же наследственные черты, как и порождающая эту изменчивость "нормальная" организация.

Проведенное выше исследование перехода от капитозаврид к трематозавридам позволяет наметить некоторые стадии процедуры анализа, необходимой для восстановления конкретного хода процесса. Исследуя варибельность исходной форм в сторону ее производных, мы устанавливаем характерный для нее спектр вариаций, причем с тем большей полнотой, чем представительнее выборка. Следующий этап — сравнение полученного набора вариаций с тем набором, который характерен для следующего известного нам эволюционного звена. Здесь, как показано выше, мы обнаруживаем большее или меньшее соответствие между наблюдаемыми вариациями и диагностическими признаками потомка. Для тех признаков примитивной формы, для которых это соответствие с будущей нормой наименее полно, мы можем допустить более быстрое преобразование в эволюции (в сравнении с остальными). Этот вывод поддается проверке в случае обнаружения переходных филетических звеньев между двумя сравниваемыми формами. Так, в нашем случае, сравнение вариаций у *Benthosuchus* с организационными признаками трематозаврид показывает, например, явно профетический характер вариаций перегородки переднего нёбного отверстия, но отсутствие выраженных трематозавровых тенденций в типе озубления *palatinum*. В соответствии с этим мы действительно обнаруживаем, что у промежуточного *Thoosuchus* достигается вполне трематозавровое состояние перегородки, а озубление *palatinum* отстает. Анализируя таким же путем изменчивость у промежуточной формы, мы устанавливаем динамику последующих изменений.

Изложенные здесь представления несколько идеализированы. Речь шла о наиболее массовых случаях изменчивости, между которыми существует множество переходов. Наряду с этим несколько особняком стоит группа более редких, как правило, некомплексных изменений, не поддающихся прямому истолкованию с точки зрения капитозавридного—трематозавридного перехода, хотя частично подтверждающих сам принцип истолкования. Сюда относятся варианты фрагментации покровных костей (фрагментация теменной кости у *Thoosuchus* — экз. ПИН N 3200/220; *frontale* у *B. korobkovi* — экз. ПИН N 3200/197), ряд особенностей прохождения желобков боковой линии (например, сложные разветвления в районах флексур), некоторые варианты морфологии покровной скульптуры и, вероятно, другие признаки. Часть из них также может быть обусловлена более ранними эволюционными событиями, например, отделение от *frontale* самостоятельной кости *internasofrontale* у *B. korobkovi* (встречающийся в норме у эриопид), возможно, также фрагментация теменной кости у *Thoosuchus* (сходные вариации наблюдаются у кистеперых рыб). Другие вариации могут относиться к нарушениям развития, не отражающим прямо предковые состояния.

В целом нам представляется очень существенной задача определения на широком материале типичных особенностей варьирования, характерных для таксона, и исследование их как потенциальной основы для возникновения новых морфологических типов. Это открывает возможности для использования данных по изменчивости для филогенетических реконструкций.

ФОРМИРОВАНИЕ ТРЕМАТОЗАВРОИДНОГО ПЛАНА ОРГАНИЗАЦИИ У БЕНТОЗУХИД

Известные в настоящее время представители бентозухид (см. гл. "Систематика") не составляют единого морфологического, или эволюционного ряда. Тем не менее особенности отдельных форм позволяют охарактеризовать те или иные веки на пути становления типа черепа, свойственного потомкам бентозухид семейства *Trematosauridae*. Ранний этап этого процесса проанализирован в предыдущей главе на материале по *Benthosuchus* и *Thoosuchus*. При этом внутри рода *Thoosuchus* отдельные формы показывают различную степень изменений в направлении трематозаврид. Наиболее примитивен в этом отношении *Th. tuberculatus*. Эта форма сохраняет мелкоячеисто-бугорчатый тип скульптуры, свойственный, скорее, примитивным капитозавроидам (*Wetlugasaurus samarensis* Senikov, 1981; "*Wetlugasaurus*" *milloti* Lehman, 1961). Система боковой линии развита слабо, скуловой желобок отклоняется на чешуйчатую кость лишь незначительно, посторбитальная зона роста слабо выражена, ширина *postorbitalis* превышает ее длину, *tabularia* относительно длинные, *crista obliqua* восходящей пластины крыловидной кости массивная, низко расположенная. Все эти особенности не характерны для трематозаврид и напоминают соотношения у капитозаврид. В то же время, как у трематозаврид, затылочные отростки *postparietalia* и *tabularia* широкие, а шагрень на нёбе развита очень сильно и распространяется далеко вперед.

Остальные виды *Thoosuchus* морфологически представляют дальнейшее отклонение в том же направлении. Они обладали более крупными размерами, череп у них более высокий, покровная скульптура ямчато-бороздчатая, система боковой линии развита хорошо и более прогрессивна: желобки довольно широкие, скуловой желобок обычно отклоняется на чешуйчатую кость, а височный часто бывает сдвоенным, посторбитальная зона вытянута сильнее, чем у *Thoosuchus tuberculatus*, заглазничная кость имеет удлиненные очертания, ее длина превосходит ширину, pineальное отверстие отодвинуто назад от уровня задних краев орбит и теменные кости совсем немного заходят в промежуток между ними, мечевидный отросток узкий на всем протяжении, эктоптеригонидные клыки дифференцированы сильнее. Однако в других отношениях обнаруживаются капитозавридные черты: шагрень на нёбе значительно ослаблена, на крыловидных костях имеется интенсивная покровная скульптура. У *Th. jakovlevi* на восходящей пластине птеригоида можно наблюдать зачатки развивающейся *lamina interna*, ограничивающей *recessus conoideus*, в котором (хрящевой) эпиптеригонид контактировал с базиптеригонидным отростком базисфеноида. Постфенестральные зубные ряды, хотя варьируют по форме и положению, обычно содержат около десятка зубов, расположенных углообразно или параллельно друг другу. На поздних возрастных стадиях прослеживается быстрое удлинение птериго-парасфеноидного шва. Ту же тенденцию морфологических изменений продолжают виды рода *Angusaurus*. *Angusaurus succedaneus* имеет более крупные по сравнению с *Thoosuchus* размеры, узкий, вытянутый череп, теменное отверстие удалено от задних краев орбит вследствие более сильного развития заглазничной зоны роста, чем у *Thoosuchus*, теменные кости не проникают в межглазничный промежуток, постфенестральные зубные ряды редуцированы, птериго-парасфеноидный контакт удлиненный, мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный почти на всем протяжении, его основание также сужено, желобки для глазных мышц очень широкие, в результате чего шагреневое поле парасфеноида (вообще довольно плохо развитое) почти не заходит на основание мечевидного отростка, наружные крыловидные кости очень длинные и на значительно

большем отрезке, чем у *Thoosuchus*, образуют стенку межптеригоидной ямы, зубная система сильно дифференцирована (эктоптеригоидные клыки резко выделяются среди обычных зубов), число зубов между палатинными и эктоптеригоидными зубами сокращено до 4—5, параптеригоидный и парокципитальный гребни дорсальной поверхности парасфеноида сближены основаниями, параптеригоидный гребень явственно наклонен вперед и нависает над краем крыловидной кости, *lamina interna* восходящей пластины значительно лучше выражена, чем у *Thoosuchus*, хотя вырезка для *recessus conoideus* сохраняется.

Типовой вид рода *A. dentatus* представляет тип специализации, находящийся параллель среди ряда трематозаврид. Эта форма имеет еще более узкую и вытянутую (особенно в пренариальной области) морду, прекрасно развитую систему боковой линии включающую затылочную комиссуру), скуловой желобок протягивается незначительно ниже центра окостенения *squamosum*, наряду с развитием посторбитальной зоны роста отмечается сильное абсолютное укорочение костей постпинеальной зоны *postparietale* и *tabulare*, межорбитальная вдавленность практически отсутствует, передний край глазницы приближен к заднему краю слезной кости, клыки дифференцированы очень резко. В связи с сильным изменением пропорций костей крыши черепа стоит резкое укорочение *supra tabularia* и ушных вырезок. Для характеристики отклонения этой формы от общей линии развития отметим массивность боковых затылочных костей и ст. *obliqua* восходящей пластины птеригоида, а также глубокую флексуру подглазничного желобка на *lacrimale*.

Angusaurus weidenbaumi — поздний вид, сильно продвинутый в направлении трематозавридной организации: послехоантных клыков больше трех, подглазничный желобок без флексуры на слезной кости, *comissura anterior* отсутствует. Завершает описываемый морфологический ряд род *Trematotegmen* (с видом *T. otschevi*).

Для него характерно отсутствие резкого перехода между за- и предглазничной областями крышн черепа, в большей степени отмечаемого у всех упомянутых видов, очень узкая предглазничная область, положение глазниц вблизи заднего края слезной кости, сильно укороченные кости постпариетального ряда (о таблитчатых костях вообще можно сказать, что они редуцированы), система боковой линии представлена очень полно, включая затылочную комиссуру, и состоит из очень широких и глубоких желобков, *flexura lacimalis* отсутствует, *flexura jugalis* слабо намечена, *lamina interna pterygoidei* развита значительно лучше, чем у других форм, хотя не закрывает вырезку для *recessus conoideus*, параптеригоидный и парокципитальный гребни слиты своими основаниями, параптеригоидный гребень нависает над телом крыловидной кости, виднев канал, по-видимому, вырастает в тело парасфеноида.

Своеобразную боковую линию развития тоозухин представляет примитивный род *Prothoosuchus*, существовавший, по-видимому, одновременно с *Angusaurus* в позднемеловое время. По наличию многих трематозавридных особенностей этот род соответствует другим тоозухинам. Сюда относятся расставленные глазницы, широко открытые ушные вырезки, умеренно развитые *supra tabularia*, удлиненность птериго-парасфеноидного контакта, присутствие эктоптеригоидных клыков, зачаток *lamina interna* на птеригоиде, удлиненный ретроартикулярный отросток и вытянутое заднее меккелево отверстие нижней челюсти.

По отсутствию *flexura jugalis* и широкому развитию шагрени в основании черепа этот род даже более близок к трематозавридам, чем *Thoosuchus*. Вместе с тем он сохраняет много примитивных черт — мелкие размеры, ячеисто-бугорчатый тип орнамента, наличие резкого перехода между крышей черепа и щекой, удлиненные небные кости и небные ветви птеригоидов, открытые снизу каналы внутренних сонных артерий (у *P. samariensis*) на птеригоиде, слабое развитие посторбитальной зоны роста, расширенность

postorbitale, удлиненность рогов tabulare, расположение скулового желобка ниже шва squamosum—quadratejugale, большое число зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, низко расположенную и массивную crista obliqua восходящей пластины птеригоида, относительно крутой ангулярный изгиб нижней челюсти. Большинство этих примитивных признаков соответствуют уровню ранних капитозавроидов. В целом рассмотренный круг форм показывает, что становление трематозавровой организации среди тоозухин было в значительной мере мозаичным процессом, где в различных линиях формировались разные комбинации примитивных и специализированных черт.

СОКРАЩЕННЫЕ ОБОЗНАЧЕНИЯ, ИСПОЛЬЗОВАННЫЕ В РИСУНКАХ

aas	— шагреневое поле парасфеноида	ct	— crista terminalis tabularis
ah	— arcus haemalis	cta	— cornu tabulare
an	— arcus neuralis	cte	— crista tabularis externa
ang	— angulare	cti	— crista tabularis interna
apch	— anastomosus posthoanalis nn. V. et VII	cty	— crista tympanica
ar	— articulare	cv	— canalis vidianus
h	— параметр "ширина черепа"	decpt	— эктоптеригойдные клыки
bo	— basioccipitale	dpf	— постфенестральные зубы
bs	— basisphenoideum	dprch	— предхоантные клыки
c	— длина cornu tabulare	ecpt	— ectopterygoideum
ca	— передняя граница полости для глазного яблока	eo	— exoccipitale
cc	— crista carpalis (отпечаток края ушной капсулы на supratemporale)	ept	— epipterygoideum
cd	— crista descendens, разделяющая ушную и депрессорную части lamina parapterygoidea squamosi	est	— eminentia supratympanica
ce	— crista ethmoidalis palatini		— отпечаток эндоллимфатического мешка или венозного синуса на церебральной поверхности tectum synoticum
cff	— crista falciformis squamosi	f	— frontale
ch	— choana	facc	— foramen arteriae carotis cerebralis
cj	— canalis jugularis (nn. IX—X)	fap	— foramen arteriae palatina
cl	— clavicula	fapa	— foramen arteriae palatina anterior
clm	— cleithrum	fb	— fossa Bridgei
cm	— crista muscularis таблитчатой и задне-теменной костей	fbo	— fossa basioccipitalis
cmrc	— cr. musculi recti carpitis	fg	— ямка гардеровой железы
cnt	— cornu trabeculae	fil	— щель для перилимфатического протока
co	— crista obliqua восходящей пластины pterygoideum	fm	— вдавленность для межчелюстной железы
cort	— cr. orbito-temporalis	fio	— отверстия инфраорбитальной (?) ветви ramus maxillaris V
corti	— гребень отпечатка lamina orbito-nasalis на крыше черепа	fj	— foramen jugulare
cp	— задняя граница полости для глазного яблока	fmp	— foramen meckelianum posterior
cro	— crista paroccipitalis parasphenoidei	fn	— III, V... — отверстия для краниальных нервов
crpt	— crista parapterygoidea parasphenoidei	fnp	— отверстие небного нерва (nervus palatinus VII) в сошнике
crq	— crista paraquadrata squamosi	fos	— foramina supraorbitalia для сенсорных ветвлений лицевого нерва (VII)
cro	— crista praetotica laminae ascendens	fra	— foramen palatini anterior
cps	— corpus parasphenoidei	frp	— ямка лимфального органа
ca	— costa	fra	— foramen palatini anterior
csac	— costa sacralis	fpo	— фасетка для prooticum на верхнемедиальном крае crista praetotica laminae ascendens pterygoidei
cal	— crista sellaris basisphenoidei	frq	— foramen paraquadratum
cst	— гребень, образуемый латеральным выступом ушной капсулы в месте прикрепления (?) stapes	frsq	— foramen paraquadratum accessorium
		frsq	— fissura pterygosquamosa
		fr	— ямка ретракторного мюдома

fvo	— fovea ovalis	pmx	— praemaxillare
hc	— hypocentrum	pn	— длина пренарриальной области
hf	— гноидная фасетка	po	— postorbitale
hum	— humerus	poe	— processus oticus epipterygoidei
iao ²	— вырезка (желобок) для arteria occipitalis	pp	— postparietale
ias	— вырезка верхнего края lamina ascendens pterygoidei между crista praecotica и crista obliqua	pp'	— расстояние от глазниц до пинсального отверстия
icl	— interclavicula	ppc	— processus paroccipitalis tabularis
icq	— incisura cranio-quadrata на медиальном крае crista praecotica lamina ascendens pterygoidei	ppr	— processus paroccipitalis exoccipitalis
icrm	— intercoronoideum	ppror	— processus postorbitalis (парный антеродорсальный вырост передней эндокраниальной стенки)
ifov	— верхний край овального отверстия ушной капсулы	pra	— praarticulare
ig	— ямка, вероятно, для ganglion Gasserii п. V на внутренней поверхности эпиптернгоида	prf	— praefrontale
inpr	— вырезка для nervus profundus V на внутренней стороне восходящего отростка эпиптернгоида	prn	— пренарриальная область
io	— межглазничное расстояние	pro	— prooticum
'	— расстояние от бокового края черепа до (центра) глазницы	ptr	— processus transversus невралной дуги
	— вырезка в prooticum у переднего края fossa Bridgei для vena capitis dorsalis и arteria occipitalis	ps	— parasphenoideum
ivc	— желобок, вероятно, для vena capitis dorsalis	psc	— processus supraoccipitalis exoccipitalis
j	— jugale	psp	— postspleniale
l	— lacrimale	pst	— processus subtympanicus exoccipitalis
la	— lamina ascendens pterygoidei	psc	— pr. supraoccipitalis postparietalis
ldp	— депрессорный отдел lamina parapterygoidea squamosi	pt	— pterygoideum
li	— lamina interna	q	— quadratum
lop	— lamina otica laminae parapterygoidea squamosi	qj	— quadratojugale
lorn	— lamina supraorbitalis	rc	— recessus conoideus
lpo	— lamina praecotica pterygoidei	rd+ul	— radius + ulna
lpp	— lamina parapterygoidea	rmx V	— ramus maxillaris V
lt	— linea terminalis (переднее продолжение lamina parapterygoidea squamosi)	sa	— supraangulare
mc	— metacarpalia	saci	— sulcus arteriae carotis internae
mx	— maxillare	sao	— sulcus arteriae opticae
n	— nasale	sb	— sulcus basillaris, бороздка для прикрепления глазных мышц на мечевидном отростке парасфеноида
n'	— длина ноздри	sc	— scapula
ol	— дорсолатеральное окостенение ушной капсулы	sd	— sulcus dentalis системы боковой линии
om	— вентромедиальное окостенение ушной капсулы	sev	— желобок для вены или эндолимфатического выроста на postparietale
op	— opisthoticum	sio	— sulcus infraorbitalis системы боковой линии
orb	— орбита	sj	— sulcus jugalis системы боковой линии
ot	— полость внутреннего уха	sm	— отпечаток задней части arteria maxillaris
otc	— глубина ушной вырезки	smx	— septomaxillare
p	— parietale	snl	— sulcus nazo-lacrimalis
paе	— processus ascendens epipterygoidei	sp	— spleniale
pal	— palatinum	sph	— sphenethmoideum
pc	— pleurocentrum	spt	— желобок питuitarной вены
pcul	— processus cultriformis parasphenoidei	sq	— squamosum
pd	— processus dorsalis palatini	ssc	— spina supraoccipitalis
pdim	— processus dermintermedius septomaxillare и его отпечаток на дорсальной поверхности сошника впереди хоаны	ssc	— sulcus supraorbitalis системы боковой линии
pe	— экстракраниальный отросток quadratum	st	— supratemporale
pf	— postfrontale	stsl	— spina (torus) sublacrimalis (=processus dorsalis palatini)
		svcp	— sulcus venae cerebialis posterior
		t	— tabulare
		tarc	— torus arquatus supraangulare
		tes	— tectum synoticum
		th	— tuberculum hyoideum
		tif	— место прикрепления инфрастапедальной связки
		tl	— tectum laterale
		tm	— torus marginalis pterygoidei

ЛИТЕРАТУРА

- Блом Г.М.** Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1968. 375 с.
- Блом Г.И., Лозовский В.Р., Миних М.Г.** и др. Московская, Мезенская синеклизы, Волго-Уральская антеклиза (схема N 1) // Решения Межвед. стратиграф. совещ. по триасу Восточно-Европейской платформы. Л.: ВСЕГЕИ, 1982. С. 20—35.
- Быстров А.П.** Некоторые данные о структуре и росте накладных костей стегоцефалов // Архив анат., гистол. и эмбриол. 1935. Т. 14, вып. 4. С. 583—610.
- Быстров А.П., Ефремов И.А.** *Benthosuchus sushkini* — лабиринтодонт из зотриаса р. Шарженги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, 132 с. (Тр. ПИН; Т. 10, вып. 1.).
- Гартман-Вейнберг А.П., Кузьмин Ф.М.** Нижнетриасовые стегоцефалы Окско-Циннской антиклинали // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1936. Т. 1. С. 64—100.
- Гетманов С.Н.** О строении нижней челюсти у раннетриасовых лабиринтодонтов // Палеонтол. журн. 1979. N 2. С. 106—114.
- Гетманов С.Н.** Лабиринтодонты из местонахождения Тихвинское (Ярославская обл.) // Материалы науч. засед. секция палеонтологии МОИ за 1977—1978 гг. М.: Наука, 1980. С. 96.
- Гетманов С.Н.** О некоторых закономерностях роста черепа у бендозухид // Палеонтол. журн. 1981. N 2. С. 110—116.
- Гетманов С.Н.** Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1982. N 2. С. 98—104.
- Гетманов С.Н.** О характере индивидуальной изменчивости черепа у бендозухид в связи с развитием трематозаврового плана организации // Палеонтол. журн. 1986. N 2. С. 81—91.
- Дубинин Н.П.** Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966. 742 с.
- Ефремов И.А.** О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных // Докл. АН СССР. 1937. Н.С. Т. 16, N 2. С. 125—132.
- Ефремов И.А.** Предварительные описания новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР // О лабиринтодонтах из зотриасовых отложений бассейна Верхней Волги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 6—23. (Тр. ПИН; Т. 10, вып. 2).
- Ефремов И.А., Кузьмин Ф.М.** Пермотриас северной части Русской платформы и его местонахождения лабиринтодонтов. Л.: Изд-во АН СССР. 1932. С. 207—217. (Тр. Палеозоол. ин-та; Т. 1).
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.** Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. ПИН; Т. 46).
- Ивахненко М.Ф.** Новые данные по раннетриасовым лабиринтодонтам Русской платформы: (о видовом составе рода *Thoosuchus*) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46, вып. 6. С. 145—146.
- Ивахненко М.Ф.** Новый бендозухид из нижнего триаса Верхнего Поволжья // Палеонтол. журн. 1972. N 4. С. 93—99.
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринев Л.П.** и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72—92.
- Количественные аспекты роста организмов /** Ред. А.И. Зотин. М.: Наука, 1975. 176 с.
- Кузьмин Ф.М.** Нижнетриасовые стегоцефалы Окско-Циннской антиклинали. *Trematosuchus weidenbaumii* sp. nov. Л.: ВПО, 1935. Т. 10. С. 39—47.
- Кузьмин Ф.М.** Раннетриасовые стегоцефалы Окско-Циннской антиклинали // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1937. Т. 2/3. С. 624—643.
- Кузьмин Ф.М.** Примитивные черты в структуре черепа поздних стегоцефалов // Там же, 1938. Т. 4. С. 5—25.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А.** Рост животных. Анализ на уровне организма. М.: Наука, 1976. 291 с.
- Очев В.Г.** Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122, N 3. С. 485—488.
- Очев В.Г.** Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. 183 с.
- Очев В.Г.** Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока Европейской части СССР. Саратов; Изд-во Саратов. ун-та, 1972. 268 с.
- Очев В.Г.** К морфологии нижней челюсти некоторых триасовых лабиринтодонтов // Вопр. геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов; Изд-во Саратов. ун-та, 1974. Вып. 9; ч. 1. С. 73—87.
- Очев В.Г., Шишкин М.А.** Значение наземных позвоночных для стратиграфии триаса Восточно-Европейской платформы // Триасовые отложе-

- ния Восточно-Европейской платформы. Саратов; Изд-во Саратов. ун-та, 1985. С. 285—290.
- Рябинин А.Н.* *Trematosuchus jakovlevi* sp. nov. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска // Изв. геол. ком. 1927. Т. 45, N 5. С. 519—527.
- Рябинин А.Н.* *Wetlugasaurus angustifrons* gen. nov., sp. nov. из нижнего триаса ветлужского края // Ежегодн. Рус. палеонтол. о-ва. Л., 1930. Т. 8. С. 49—71.
- Татаринев Л.П.* Терридонты СССР. М.: Наука, 1974. 196 с. (Тр. ПИН; Т. 143).
- Чугунова Т.Ю.* Примитивные черты в строении черепа дальневосточной и краснобрюхой жерлянок // Состояние и перспективы развития морфологии. М.: Наука, 1979. С. 203—205.
- Шишкин М.А.* Новый триасовый трематозаврид *Infectosaurus amplius* // Палеонтол. журн., 1960. N 2. С. 130—148.
- Шишкин М.А.* *Stereospondyli* // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука, 1964. С. 83—122.
- Шишкин М.А.* Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 260 с. (Тр. ПИН; Т. 137).
- Шишкин М.А.* Новое семейство триасовых лабиринтодонтов *Luzoscephalidae* // Палеонтол. журн., 1980. N 1. С. 104—119.
- Шишкин М.А., Очев В.Г.* Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеогеновых отложений Азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 74—85.
- Шишкин М.А., Лозовский В.Р.* Лабиринтодонт из триаса Южного Приморья // Докл. АН СССР. 1979. Т. 246, N 1. С. 201—205.
- Яковлев Н.Н.* Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губерний // Геол. вестник. 1916. Т. 2, N 4. С. 157—165.
- Beer G.R.* The development of the vertebrate skull. Oxford, 1937. 552 p.
- Bystrow A.P.* Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere // Acta zool. Stockholm, 1935. Vol. 16. P. 65—141.
- Bystrow A.P.* Zahnstruktur der Crossopterygier // Ibid. 1939. Vol. 20. P. 283—338.
- Boy J.A.* Die Branchiosaurier (Amphibia) des saarpfälzischen Rotliegenden (Perm, SW-Deutschland) // Abh. Hess. Landesamt. Bodenforsch. 1972. Bd. 65. S. 137.
- Boy J.A.* Die Larven der rhachitomen Amphibien (Amphibia: Temnospondyli: Karbon-Trias) // Paläontol. Ztschr. 1974. Bd. 48, N 3/4. S. 236—268.
- Broili F., Schroeder J.* Beobachtungen an Wirbeltieren der Karooformation // Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. 1937. H. 1. S. 19—54; H. 2. S. 97—117.
- Carroll R.L.* Labyrinthodonts from the Joggins formation // J. Paleontol. 1967. Vol. 41. P. 111—142.
- Case E.C.* Description of a new species of *Buettneria* with a discussion of the brain-case // Contrib. Mus. Paleontol. Univ. Mich. 1931. Vol. 3. P. 186—206.
- Case E.C.* Description of a collection of associated skeletons of *Trimerorhachis* // Ibid. 1935. Vol. 4. P. 227—274.
- Case E.C.* A census of the determinable genera of the Stegocephalia // Trans. Amer. Philos. Soc. N.S. 1946. Vol. 35, N 4. P. 325—420.
- Cosgriff J.* *Parotosaurus wadei*, a new capitosaurid from New South Wales // J. Paleontol. 1972. Vol. 46, N 4. P. 545—555.
- Credner H.* Die Stegocephalen aus dem Rothliegenden des Plauenschen Grundes bei Dresden. T. 6. Die Entwicklungsgeschichte von *Branchiosaurus amblystomus* Cred // Ztschr. Dt. geol. Ges. 1886. Bd. 38. S. 576—632.
- Efremov I.A.* *Benthosaurus sushkini*, ein neuer Labyrinthodont aus den permotriassischen Ablagerungen des Scharschenga Flusses // Bull. Acad. Sci. USSR. 1929. N 8. P. 757—770.
- Gaupp E., Ecker A., Wiedersheim R.* Anatomie des Frosches. Abt. 1—3. Braunschweig, 1896—1904.
- Heyler D.* Un nouveau stégocéphale du Trias inférieur des Vosges *Stenotosaurus lehmani* // Ann. paléontol. 1969. T. 55, fasc. 1. P. 73—80.
- Howie A.A.* A new capitosaurid labyrinthodont from East Africa // Palaeontology. 1970. Vol. 13, pt 2. P. 210—253.
- Huene F. von.* Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 95 S.
- Huxley J.S.* Problems of relative growth. L.: Methuen, 1932. 276 p.
- Jarvik E.* On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland // Kgl. sven. vetenskapskad. handl. Ser. 5. 1948. Vol. 25, N 1. P. 1—301.
- Jarvik E.* Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halve // Medd. Gronland. 1950. Vol. 96. P. 1—35.
- Kuhn O.* Fossilium Catalogus. Animalia. Ps 97. Amphibia // Gravenhage. 1960. P. 164.
- Kuhn O.* Die Amphibien. Oeben, 1965. 102 S.
- Lehman J.P.* Les stégocéphales du Nord-Ouest de Madagascar // C.r. Acad. sci. 1955. T. 241, N 1. P. 82—84.
- Lehman J.P.* Les Stegocephales du Trias de Madagascar // Ann. paléontol. 1961. T. 47, fasc. V. P. 91—108.
- Lehman J.P.* Nouveaux Stefocephales de Madagascar // Ibid. 1966. T. 7, fasc. 2. P. 117—139.
- Mazin J.-M., Janvier P.* L'anatomie de *Lyrocephaliscus euri* (Wiman), Trematosaure du Trias inférieur du Spitsberg: Arrière-crâne, squelette axial et ceinture scapulaire // Palaeovertebrata. 1983. Vol. 13. P. 13—31.
- Meyer H. von.* Reptilien aus der Steinkohlen-Formation in Deutschland // Palaeontographica. 1858. Bd. 6. S. 59—219.
- Milner A.R.* The temnospondyl amphibian *Dendropteron* from the Upper Carboniferous of Ireland // Palaeontology. 1980. Vol. 23. P. 125—141.
- Nilsson T.* On the genus *Peltostega* Wiman and the classification of the Traissic Stegocephalians // Kgl. sven. vetenskapskad. handl. Ser. 3. 1946. Vol. 23, N 3. P. 1—53.
- Olson E.C.* Vertebrates from the Choza formation, Permian of Texas // J. Geol. 1951. Vol. 59.

- Parrington F.R.* A theory of the relations of lateral lines to dermal bones // *Proc. Zool. Soc.* 1949. Vol. 119. P. 65—78.
- Parrington F.R.* Patterns of dermal bones in primitive vertebrates // *Ibid.* 1956. Vol. 127, pt. 3. P. 389—411.
- Parrington F.R.* A note on the labyrinthodont middle ear // *Ann. and Mag. Natur. Hist.* Ser. 13. 1959. Vol. 2. P. 24—28.
- Paton R.L.* Capitosaurid labyrinthodonts from the Trias of England // *Palaeontology.* 1974. Vol. 17. P. 253—289.
- Reeve E., Huxley J.* Some problems in the study of allometric growth // *Essays on growth and form.* Oxford, 1945. P. 121—156.
- Romer A.S.* Notes on branchiosaurs // *Amer. J. Sci.* 1939. Vol. 237. P. 748—761.
- Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 1947. Vol. 99. P. 368.
- Rusconi C.* Labyrinthodontes Triasicos y Pérmicos de Mendoza // *Rev. Mus. hist. natur. Mendoza.* 1951. Vol. 5. P. 32—158.
- Säve-Söderbergh G.* On the dermal bones of the head in labyrinthodont Stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic Stegocephalians from East Greenland // *Medd. Grønland.* 1935. Vol. 98, N 3. P. 211.
- Säve-Söderbergh G.* On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia // *Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. Ser. 3.* 1936. Vol. 16, N 1. P. 181.
- Säve-Söderbergh G.* On the dermal skulls of Lyrocephalus, Aphaneramma and Benthosuchus, labyrinthodonts from the Triassic of Spitzbergen and N. Russia // *Geol. Inst. Bull. Upsala,* 1937. Vol. 27. P. 189—208.
- Säve-Söderbergh G.* New data on the endocranium of Triassic Labyrinthodontia // *Ark. zool. A.* 1944. Vol. 36, N 9. P. 1—9.
- Säve-Söderbergh G.* Notes on the trigeminal musculature in non-mammalian tetrapods // *Nova acta Soc. sci. Uppsala. Ser. 4.* 1945. Vol. 13, N 7. P. 3—59.
- Sawin H.G.* The cranial anatomy of *Eryops megacephalus* // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Univ.* 1941. Vol. 88. P. 405—464.
- Shishkin M.A.* On the cranial arterial system of the labyrinthodonts // *Acta zool.* 1968. Vol. 49, N 1. P. 1—22.
- Simpson G.G.* *Horses.* Oxford; N.Y., 1951. 300 p.
- Sieen M.C.* On the fossil Amphibia from the Gas Coal of Nýrany and other deposits in Czechoslovakia // *Proc. Zool. Soc. B.* 1938. Vol. 108. P. 205—283.
- Toldt K.* Die Querteilung des Jochbeines und andere Varietäten desselben // *Sitzungsber. Kaiser. Akad. Wiss. Math.-Naturwiss. Kl.* 1903. Bd. 112, Abt. 3. T. 2. S. 482—570.
- Wagner H.* Das individuelle Wachstum von *Trematosaurus brauni* und der Nachweis von *Mastodonsaurus* im Bernburger Buntsandstein. Halle, 1935. 70 S.
- Watson D.M.S.* The structure, evolution and origin of the Amphibia. The "orders" Rhachitomi and Stereospondyli // *Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. B.* 1919. Vol. 209. P. 1—73.
- Watson D.M.S.* The brachyopid labyrinthodonts // *Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Geol.* 1956. Vol. 2, N 8. P. 317—392.
- Watson D.M.S.* The evolution of the labyrinthodonts // *Ibid.* 1962. Vol. 2, N 8.
- Watson D.M.S.* On the growth stages in *Branchiosaurus* // *Palaeontology.* 1963. Vol. 6, pt 3. P. 540—553.
- Welles S.P., Cosgriff J.A.* revision of the labyrinthodont family Capitosauridae // *Univ. Cal. Publ. Geol. Sci.* 1965. Vol. 54.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава 1. История изучения бентозухид	4
Глава 2. Систематика	5
Глава 3. Морфология	39
Глава 4. Морфогенез покровного черепа	62
Глава 5. Индивидуальная изменчивость черепа у бентозухид в связи со становлением трематозавроидного плана организации	83
Глава 6. Формирование трематозавроидного плана организации у бентозухид	93
Сокращенные обозначения, использованные в рисунках	96
Литература	98

CONTENTS

Introduction	3
Chapter 1. History of studies on Bontosuchids	4
Chapter 2. Systematics	5
Chapter 3. Morphology	39
Chapter 4. Morphogenesis of dermal skull	62
Chapter 5. Variability of skull in Bontosuchids and the formation of trematosauroid structural pattern	83
Chapter 6. Formation of trematosauroid structural pattern in Bontosuchids	93
Index of figures	96
Reference	98

Научное издание

ГЕТМАНОВ Сергей Николаевич
ТРИАСОВЫЕ АМФИБИИ
ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОЙ ПЛАТФОРМЫ
(сем. *Benthosuchidae* Efr.)

Труды Палеонтологического института
Том 236

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Художник *Л.А. Григорян*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *Г.И. Астахова*
Корректор *Н.Ю. Кулагина*

Набор выполнен в издательстве
на электронной фотонаборной системе

ИБ N 39682

Подписано к печати 21.03.89. Т — 00296
Формат 70×100^{1/16} Бумага офсетная N 1
Гарнитура Таймс. Печать офсетная
Усл.печ.л. 8,5. Усл.кр.-отт. 8,8. Уч.-изд.л. 9,1
Тираж 650 экз. Тип. зак. 1455. Цена 1р.80к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство "Наука"
117864, ГСП-7, Москва В-485,
Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12