

УДК 567.953(47)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТРЕМАТОЗАВРОИДНЫМ ЛАБИРИНТОДОНТАМ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 3. QANTAS SAMARENSIS GEN. ET SP. NOV.

© 2012 г. И. В. Новиков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.03.2011 г.

Принята к печати 11.04.2011 г.

По фрагментарным остаткам (неполная нижняя челюсть и праемахилляре) из местонахождения Каменный Дол (каменная свита, рыбинский горизонт) Общего Сырта и ряду других находок из этого же региона описан новый род и вид трематозавроидов *Qantas samarensis* gen. et sp. nov. Новая форма характеризуется мозаичным сочетанием типично бентозухидных и трематозавридных признаков, оставаясь по общему строению нижней челюсти на эволюционном уровне бентозухид, что позволило выделить в их составе новое подсемейство *Qantasinae* subfam. nov., характеризующее обособленную ветвь развития. На основе описанной ранее находки из нижней части зоны *Synognathus* Южной Африки выделяется новый род и вид трематозаврин *Trematosuchoides africanus* gen. et sp. nov.

В 1995 г. во время совместной экспедиции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН) и Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина на южной окраине с. Усманка в овраге Каменный Дол (Самарская обл., Борский р-он) А.Г. Сенниковым (ПИН) была найдена неполная нижняя челюсть темноспондильной амфибии. Детальное изучение этой находки привело нас к выводу о ее принадлежности новому роду и виду трематозавроидов, описываемому ниже как *Qantas samarensis* gen. et sp. nov. По морфологическим особенностям нижней челюсти, а также ассоциированной с ней предчелюстной кости, происходящей из того же слоя, новый род характеризуется сочетанием признаков, типичных как для семейства *Venthosuchidae*, так и *Trematosauridae* (см. ниже). Учитывая большую схожесть новой формы по общему плану строения нижней челюсти именно с бентозухидами, нам представляется правомерным выделение в их составе на основании усманской находки нового подсемейства *Qantasinae* subfam. nov.

Обнажающиеся в овраге Каменный Дол костеносные отложения представлены мощной (до 25 м) толщей желтовато- и красновато-серых горизонтально-слоистых, местами косослоистых песчаников с прослоями песков и конгломератов. В низах разреза (приустьевая часть оврага) С.Н. Гетмановым в 1979 г. был обнаружен неполный череп архаичного капитозаврида *Wetlugasaurus samarensis* Sennikov – формы, характерной для вохминского горизонта Волго-Уральской антеклизы (Новиков, 1994; Shishkin et al., 2000). Большая, верхняя часть разреза (приблизительно 20 м) содержит остатки темноспондильных амфибий [*Venthosuchus sushki-*

ni (Efremov)], хронизухий (*Bystrowianidae* gen. indet.), пролацертилий (*Microcnemus* sp.), текодонтов (*Chasmatosuchus* sp.), а также рыб (*Saurichthys proximus* A. Minich), указывающих на принадлежность вмещающих отложений к рыбинскому горизонту. При этом находка полного черепа *Venthosuchus sushkini* – типичного элемента рыбинской фауны (Shishkin et al., 2000) – приурочена к тому же слою, что и типовой материал по новой форме.

В результате ревизии всего материала по триасовым амфибиям Общего Сырта, хранящегося в ПИНе, было установлено широкое распространение (бассейны рек Таволжанки, Съезжей и Чапаевки) нового рода *Qantas* в нижнем триасе этого региона. В большинстве случаев (местонахождения Съезжая, Краснояр, Каменный Дол) рыбинский возраст находок новой формы не вызывает сомнения, но этого нельзя с уверенностью сказать о вмещающих отложениях местонахождения Новая Таволжанка [местонахождение Мечеть-I по В.П. Твердохлебову (Tverdokhlebov et al., 2002)]. Здесь в строении разреза участвуют две свиты: нижняя, мечетинская (ранее известная как кзылсайская: Решение..., 1982; Твердохлебов, 2002) и гостевская (ср. Tverdokhlebov et al., 2002), относимые в настоящее время к слудкинскому и устьмыльскому горизонтам соответственно (Новиков, 1994). Однако известный из нижней части этого разреза комплекс тетрапод, помимо *Prothoosuchus blomi* Getmanov, *Thoosuchinae* gen. indet., *Chasmatosuchus* sp. и новой формы, содержит остатки типичного для рыбинского горизонта *Venthosuchus* (В. sp.). Более того, по данным Э.А. Молоствовского, эта часть разреза обладает отрицательной остаточной намагниченностью (зона R_1T_1), что харак-

терно для верхов вохминского, рыбинского и самых низов слудкинского горизонтов (Решение..., 1982; Молостовский, 1983). Отсутствие в разрезах мечетинской (кзылсайской) свиты прямо намагнитических пород (зоны N_2T_1), по мнению В.Р. Лозовского (Верхнепермские..., 1984), может указывать на принадлежность ее вместе с нижележащей каменноярской (ранее – старицкой) к рыбинскому горизонту.

Дополнительными аргументами в пользу рыбинского возраста мечетинской свиты в местонахождении Новая Таволжанка могут служить новые и уточненные данные по стратиграфическим привязкам других находок встреченного здесь рода *Prothosuchus* Getmanov. Так, в местонахождении Каменный Яр (сборы И.В. Морковина, 2003 г.) остатки этого рода (*P. sp.*) встречены совместно с типичными элементами рыбинской фауны тетрапод – *Benthosuchus sp.* и *Thoosuchus yakovlevi* (Riabinin). Слудкинский же возраст другого вида *Prothosuchus* – *P. samariensis* Getmanov, принятый ранее многими исследователями (Гетманов, 1989; Ивахненко и др., 1997; Shishkin et al., 2000; Tverdokhlebov et al., 2002), является далеко не очевидным, так как в типовом местонахождении (Корнеевка-II) он приурочен к более низкому стратиграфическому уровню, чем костеносные отложения местонахождения Корнеевка-I, охарактеризованные типично слудкинским *Wetlugasaurus angustifrons* (Блом, 1968; Новиков, 1990; Tverdokhlebov et al., 2002).

С другой стороны, раннеслудкинский возраст интервала мечетинской свиты, представленного в новотаволжанском разрезе (вместе с датировкой описываемой нами находки), не может быть полностью исключен. Во-первых, в ряде других, приуроченных к этой свите местонахождений (Терновое, Корнеевка-I, местонахождения на р. Черной и др.), были встречены многочисленные остатки неархических представителей рода *Wetlugasaurus* Riabinin (*W. cf. angustifrons* Riabinin, *Wetlugasaurus sp.*) при отсутствии представителей рода *Benthosuchus* Efremov, что, несомненно, свидетельствует о слудкинском возрасте вмещающих отложений. Во-вторых, единичные находки *Benthosuchus* достоверно отмечены в типично слудкинских местонахождениях Московской синеклизы (Зубовское, Большая Слудка: Новиков, 1994; Ивахненко и др., 1997).

Статья подготовлена при поддержке РФФИ (проект № 10-05-00611а), Американского палеонтологического общества (PalSIRP-Sepkoski grant, Project RUG1-33014-XX-09) и австралийской авиакомпании Qantas. Автор искренне благодарен М.А. Шишкину за ценные советы и критические замечания на всех этапах подготовки данной статьи. Рисунки выполнены И.С. Сергеевской.

СЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHIDAE EFREMOV, 1937

ПОДСЕМЕЙСТВО QANTASINAE NOVIKOV, SUBFAM. NOV.

Типовой род – *Qantas* gen. nov.; Общий Сырт, нижний триас, рыбинский горизонт.

Д и а г н о з. Череп узко-клиновидный с прямыми боковыми краями и сильным пренариальным удлинением (длина пренариального отдела равна максимальной его ширине). В плане *nasalia* распространяются в пренариальный отдел на расстояние 1/3 его длины. Желобки сенсорной системы в пределах *praemaxillare* относительно узкие и глубокие; передняя комиссура заметно сдвинута назад от края морды. Переднезачаточные отверстия вытянуты продольно, заметно смещены назад от переднего конца морды и разделены широкой перегородкой. Зубы на *praemaxillare* слабо дифференцированы, с округлыми в сечении основаниями. Нижняя челюсть с сильно вытянутым симфизным отделом (длина симфиза составляет около 1/8 таковой ветви нижней челюсти). Ангулярный изгиб хорошо выражен. Ретроартикулярный отросток короткий, с высокой *crista muscularis*; дорсальная поверхность отростка образована *supraangulare*, скошена каудально и отчетливо отделена от лингвальной. *Foramen chordae tympani* располагается в пределах *praearticulare*, которое каудально не заходит на лингвальную сторону ретроартикулярного отростка. Медиальный отросток *supraangulare* развит плохо. Заднее меккелево отверстие сильно удлиненное. Все короноиды несут шагреню из мелких зубчиков и отдельные более крупные зубы. Количество зубов на *dentale* не более 46; зубы крупные, с округлыми или слегка расширенными поперечными основаниями.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Отличается от *Benthosuchinae* Efremov, 1937 наличием полей шагреню и небольших зубчиков на всех костях короноидной серии, сокращенным количеством зубов на *dentale*, их увеличенными размерами и формой оснований, а также четким разграничением дорсальной и лингвальной поверхностей ретроартикулярного отростка нижней челюсти.

З а м е ч а н и я. Вышеуказанные отличия от подсемейства *Benthosuchinae* в равной степени относятся как к его типовому роду *Benthosuchus*, так и к другому, плохо известному представителю бентозухин – *Vyborosaurus* Novikov из более молодых отложений нижнего триаса (усть-мыльский горизонт). Перечисленные ниже дополнительные отличия нового рода от более полно известного и одновозрастного *Benthosuchus* (в большинстве своем сближающие его с более продвинутыми *Trematosauridae*) еще более отчетливо иллюстрируют своеобразие нового подсемейства и позволяют рассматривать его как обособленную ветвь развития бентозухид. В их числе: (1) большее пренариальное удлинение черепа, (2) более вытянутые вперед па-

salia, (3) более каудальное расположение *commisura anterior* боковой линии, (4) разделенное широкой перегородкой переднебное отверстие, (5) дифференциация зубов на *praemaxillare*, (6) сильно вытянутый симфизный отдел нижней челюсти, (7) участие только *supraangulare* в строении дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка, (8) расположение *foramen chordae tympani* целиком в пределах *praearticulare* и (9) сильное удлинение заднего меккелева отверстия. В этом перечне признаки 4, 5, 7–9 особенно характерны для морфотипа трематозаврид.

Дополнительные отличия от *Vyborosaurus*, характеризующие наиболее примитивный уровень организации бентозухид и сближающие последних со своими предками – ранними капитозавридами, сводятся к хорошо выраженному ангулярному изгибу нижней челюсти, слабо развитому ретроартикулярному отростку и каудальной скошенности его дорсальной поверхности, слабому каудальному распространению *praearticulare* и неразвитости медиального отростка *supraangulare*.

Род *Qantas Novikov, gen. nov.*

Название рода от австралийской авиакомпании *Qantas*.

Типовой вид – *Qantas samarensis sp. nov.*

Диагноз. Совпадает с диагнозом подсемейства.

Видовой состав. Типовой вид.

Qantas samarensis Novikov, sp. nov.

Название вида от р. Самары.

Голотип – ПИН, № 4419/1, неполная правая ветвь нижней челюсти; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Каменный Дол; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

Описание (рис. 1). Из черепных костей к описываемому виду может быть достаточно уверенно отнесено почти полное *praemaxillare* (экз. ПИН, № 4419/2). Оно показывает сильное пренариальное удлинение; расстояние от переднего края ноздри до кончика морды (длина пренариальной зоны) равно реконструированной ширине черепа на уровне передних краев ноздрей (4,3 см). В боковом плане передний конец кости слегка загнут вентрально, что также отмечено у тоозухина *Angusaurus* и трематозаврина *Trematosaurus* (Новиков, 2010). На дорсальной поверхности шов между парными *praemaxillaria* простирается назад на 2/3 длины пренариальной зоны. Судя по ориентации шовной поверхности с *nasale*, носовые кости образовывали в плане направленный вперед острый угол, вершина которого располагалась на уровне трети длины пренариальной зоны. Латеральный и медиальный отростки дорсального отдела кости (*lamina dorsalis*), ограничивающие ноздрию в ее передней части, присутствуют, но в степени их развитости судить трудно из-за характера сохранности образца. На срединном шве переднего края морды имеется небольшое округлое углубление, маркирующее край межпремаксиллярного отверстия. Пренариальные отверстия отсутствуют. Сохранившийся участок антеролатерального края ноздри указывает на ее крайнее латеральное положение и сильную суженность, по крайней мере, ее передней части. Преобладающая скульптура дорсальной поверхности мелкоячеистая, состоит из многоугольных или округлых ямок, которые продольно удлиняются лишь в районе ноздри. Желобки сенсорной системы относительно узкие, неглубокие, плавно переходят друг в друга. Передняя (медиальная) часть инфраорбитального канала ориентирована почти перпендикулярно к оси черепа, а его задний (латеральный) участок не выражен. *Commisura anterior* слабо выражена и сдвинута назад от переднего края морды на расстояние 1/3 длины пренариальной зоны.

На вентральной поверхности *praemaxillare* сохранившаяся часть зубного ряда несет 11 альвеол, передние три из которых слегка вытянуты продольно и несколько увеличены в размерах по сравнению с остальными, имеющими почти изометричные или слегка расширенные поперечно очертания. Заднемедиальный отросток небной пластинки хорошо развит, образует совместно с таким же отростком противоположного *praemaxillare* переднюю часть широкой перегородки между сильно вытянутыми продольно переднебными отверстиями; ширина перегородки в два раза превосходит таковую отверстия. Медиальная сторона латерального отростка несет шовную поверхность для сочленения с аналогичным отростком сошника, который, судя по конфигурации шовной поверхности, был значительно длиннее переднемедиального отростка сошника и простирался вперед за уровень середины длины переднебных отверстий. Последние были значительно смещены каудально от переднего конца морды. *Fossa subrostralis media* сердцевидной формы, несколько сдвинута назад от укрупненных передних зубов, располагаясь на медиальном шве впереди переднебных отверстий.

Нижняя челюсть прямолинейная в плане (соответственно, такие же очертания имели боковые края черепа), удлиненная и относительно низкая. Симфизный отдел челюсти узкий, сильно вытянут продольно (в основном за счет разрастания назад), уплощен дорсовентрально и отделен в плане от остальной части челюсти небольшими боковыми пережимами. Длина симфизного отдела почти в два раза превосходит его максимальную ширину, в то время как длина симфиза составляет около 1/8 общей длины ветви нижней челюсти. Линия

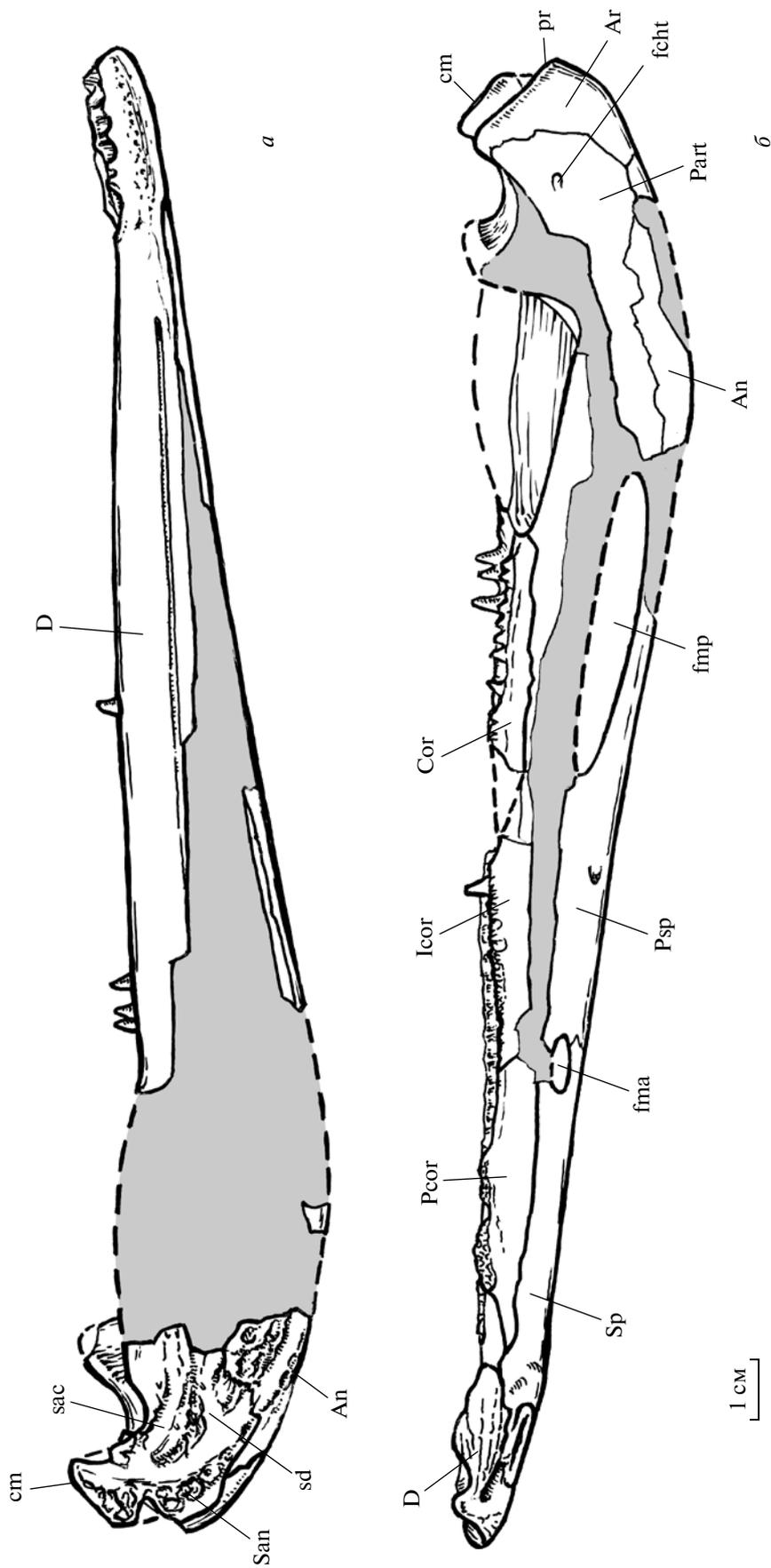


Рис. 1. *Qantass samatensis* gen. et sp. nov.: а-б – реконструкция правой ветви нижней челюсти по голотипу ПИН, № 4419/1: а – с лицевой стороны, б – с латеральной стороны, в – сверху; в, д – реконструкция преартериального отдела черепа по предельной кости, экз. ПИН, № 4419/2: в – сверху, д – снизу; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Каменный Дол; нижний триас, рыбный горизонт. Каменнаярская свита. Обозначения: An – angulare, Ar – articulare, ca – commissura anterior, ch – choana, cm – crista muscularis, cmd – crista medialis, Cor – coronoideum, D – dentale, fcht – foramen chordae tympani, fma – foramen meckelianum anterior, fmp – foramen meckelianum posterior, fsm – fossa subrostralis media, Icor – intercoronoideum, N – nasale, Part – praearticulare, Pcor – praecoronoideum, Pmx – praemaxillare, Psp – postspleniale, pr – processus retroarticularis, sac – sulcus accessorius sulci mandibularis, San – supraangulare, sd – sulcus dentalis, sior – sulcus infraorbitalis, Sp – spleniale, ssor – sulcus supraorbitalis.

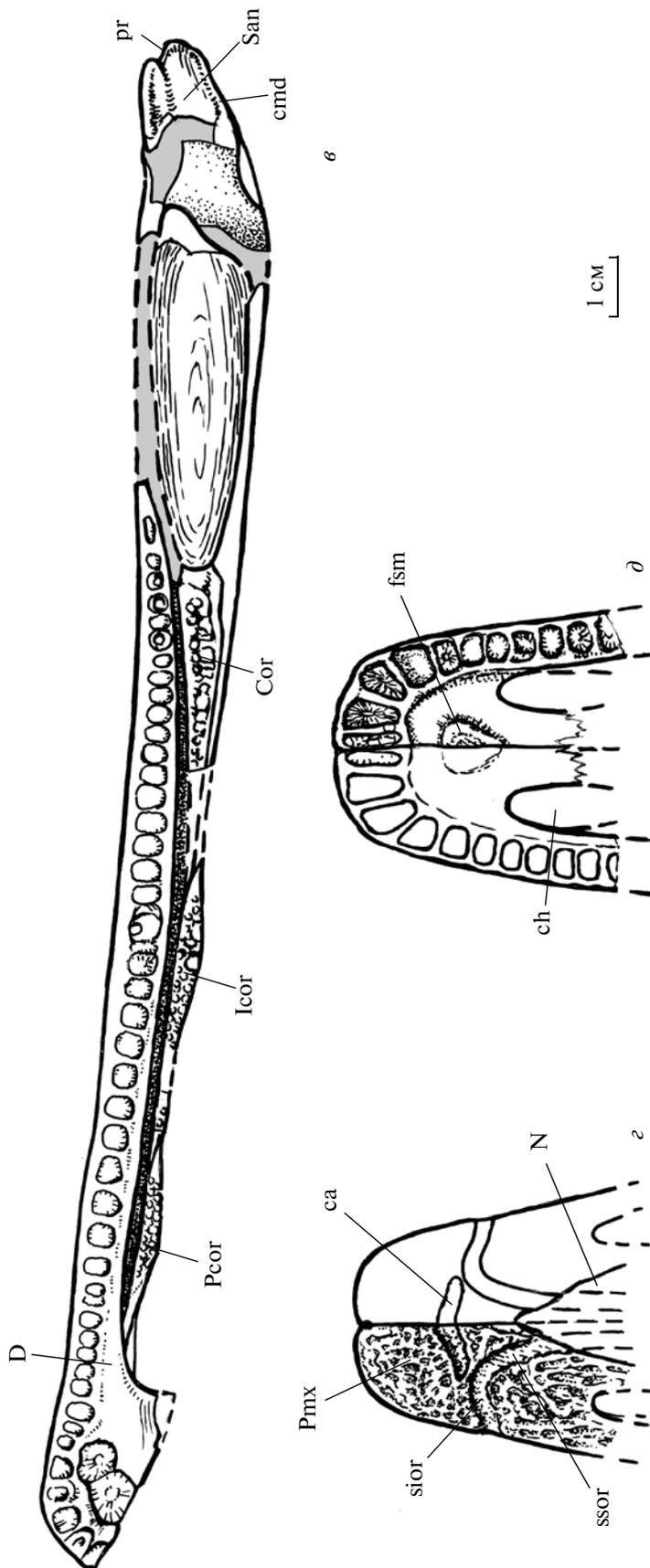


Рис. 1. Окончание.

симфиза в плане образует острый угол в 20° с продольными осями ветвей челюсти, что может косвенно указывать на узко-клиновидную форму черепа (особенно в его нариальной области). Последнее согласуется с узкой и вытянутой формой описанного выше *praemaxillare*. Как и у типичных бентозухид, ангулярный изгиб хорошо выражен, а ретроартикулярный отросток относительно слабо развит (его длина составляет примерно 1/14 общей длины челюсти). Однако, в отличие от *Benthosuchus*, лингвальная и дорсальная стороны отростка четко обособлены, не образуя постепенного перехода. Последняя образована, главным образом, *supraangulare* (почти без участия *articulare*) и ограничена с боков высокой *crista muscularis* и невысоким медиальным гребнем. Она сужается назад, сильно скошена каудально в боковом плане и вогнута поперечно. *Crista articularis* на лингвальной стороне отростка не выражена. Гленоидная впадина врезана слабо, так что ее дно лежит выше большей части депрессорной поверхности ретроартикулярного отростка. Заднее меккелево отверстие вытянуто продольно, однако степень его удлинения сильно варьирует. Так, на голотипе длина отверстия приблизительно в 5 раз меньше общей длины ветви нижней челюсти, тогда как на экз. ПИН, № 2429/7 это соотношение составляет 1/7. Желобки каналов боковой линии относительно широкие и глубокие. *Sulcus accessorius* слабо выражен, отделен от нижележащего *sulcus dentalis* относительно широким участком с мелкочаеистой скульптурой.

Supraangulare, как у типичных бентозухид, имеет слабо развитый *processus medialis*. *Crista arcuata* заострена, дугообразно изогнута вверх в боковом плане и ориентирована дорсолатерально. Оба супраангулярных отверстия (*foramen supraangulare externum* и *f.s. internum*) отчетливо видны на экз. ПИН, № 2429/7. Первое из них маленькое, одинарное и расположено на боковой стороне кости, непосредственно впереди гленоидной впадины, у заднего окончания *crista arcuata*. Относительно крупное внутреннее супраангулярное отверстие несколько сдвинуто вперед от задней стенки аддукторной ямы. Расположенное под ним *foramen paraarticulare* сильно вытянуто снизу вверх и медиально ограничено тонким *processus medialis* только в своей верхней части.

Praearticulare на лингвальной стороне челюсти распространяется вперед несколько дальше шва между *coronoideum* и *intercoronoideum*, а каудально не заходит в пределы ретроартикулярного отростка. *Foramen chordae tympani* целиком лежит в пределах *praearticulare* (в отличие от положения на шве с *articulare* у типичных бентозухид). *Processus hamatus* несет продольное углубление на своей передней поверхности и ориентирован почти перпендикулярно оси челюсти. На лабиальной стороне *praearticulare* крючковидный отросток переходит впереди в хорошо развитую и заостренную

crista primordialis dorsalis, ограничивающую сверху меккелев хрящ.

Articulare слагает лингвальную сторону ретроартикулярного отростка. Передняя поверхность сочленовной кости, образующая заднюю стенку аддукторной ямы, хорошо окостеневала.

Angulare протягивается назад до уровня окончания *praearticulare* и образует около половины длины нижнего края заднего меккелева отверстия. В районе центра окостенения *angulare* высота его лингвального отдела приблизительно равна таковой *praearticulare*.

Вентральные скульптурированные поверхности *postspleniale* и *spleniale* сильно уплощены и четко отделены перегибом от лингвальных поверхностей этих костей. Положение, форма, относительные размеры и количество передних меккелевых отверстий варьирует. Так, у голотипа оно единственное, относительно крупное, сильно вытянутое продольно и располагается на границе *postspleniale* и *spleniale*, тогда как у экз. ПИН, № 5396/1 таких отверстий два, они овальные, относительно маленькие и целиком находятся в пределах *postspleniale*.

Spleniale совместно с *dentale* принимает участие в строении симфиза нижней челюсти, причем его симфизный отдел значительно короче, чем соответствующий отдел *dentale*. Лингвальная поверхность симфизной области челюсти между этими двумя костями несет шелевидное, слегка изогнутое вентрально отверстие, связанное с меккелевым каналом. В пределах симфизного отдела челюсти *spleniale* на вентральной поверхности несет желобок переднего отрезка мандибулярного сенсорного канала (симфизной комиссуры). Желобок или почти прямолинеен, располагаясь параллельно оси ветви нижней челюсти (голотип; экз. ПИН, №№ 2423/8 и 4687/1), или слабо дугообразно изогнут (экз. ПИН, №№ 2429/7 и 5396/1).

Coronoideum в плане постепенно сужается кпереди и в своей передней части (в районе шва с *intercoronoideum*) имеет вид тонкой и заостренной пластины. Дорсальная поверхность кости скошена лингвально, медиально ограничена утолщенным невысоким гребнем и покрыта многочисленными, неоднородными по размерам зубчиками. Наиболее крупные из них могут быть организованы в относительно длинный (до 15–20 зубов) ряд (голотип; экз. ПИН, № 2429/7). Мелкие зубчики образуют грубую шагреню впереди зубного ряда (голотип), а также расположены единично снаружи от него. Латеральный край *coronoideum* полого дугообразно изогнут вверх и возвышается над *dentale*.

Intercoronoideum имеет вид тонкой вертикальной пластины, расширенной в центральной части. Верхний край кости так же, как у *coronoideum*, дугообразно изогнут вверх в латеральном плане и располагается несколько выше аналогичного края

dentale. Дорсальная поверхность центральной, расширенной части *intercoronoideum*, имеющая в плане узко линзовидную форму, несет грубую шагреню из мелких зубчиков, а также несколько укрупненных зубов.

Praecoronoideum имеет схожую с *intercoronoideum* общую форму и также покрыто шагренюю из мелких зубчиков на центральной, расширенной части дорсальной поверхности. На лингвальной стороне *praecoronoideum* заметно вклинивается между *intercoronoideum* и *postspleniale*, а у экз. ПИН, № 5396/1 на очень узком промежутке даже контактирует с *praearticulare*, оттесняя *intercoronoideum* от контакта с *postspleniale*. Кпереди высота кости уменьшается, и на лингвальной стороне она сходит на нет непосредственно позади симфиза. Все кости короноидной серии отделены от *dentale* узким продольным желобком, гомологичным наружной короноидной борозде кистеперых рыб (Воробьева, 1977).

Dentale несет не более 46 краевых зубов и зубных альвеол. В переднем отделе кости они постепенно увеличиваются спереди назад и, судя по отдельным сохранившимся зубам и размерам альвеол, достигали максимальных размеров на уровне среднего и переднего короноидов. Затем они постепенно уменьшаются в районе симфизного пережима, и с уровня заднего симфизного клыка снова начинают резко увеличиваться в размерах, слегка смещаясь своими основаниями латерально. Зубы в сечении округлые или немного расширенные поперечно (особенно в задней части зубного ряда), с прямыми, не загнутыми вершинками. Симфизные клыки слегка наклонены назад. Дорсальная поверхность *dentale* вдоль линии симфиза значительно приподнята, тем самым увеличивая площадь симфизной поверхности. Лабиальная сторона зубной кости несет отчетливый желобок наружной челюстной артерии, который, не доходя до симфизного отдела, превращается в канал, ведущий вовнутрь кости. На расположенной выше этого желобка гладкой губной поверхности кости местами наблюдаются слабо выраженные, ветвящиеся и ориентированные антеродорсально желобки сосудистой системы. Вентральная поверхность *dentale* в пределах симфизного отдела несет отчетливую ямчато-бугорчатую скульптуру, которая каудально переходит в гребнисто-бороздчатую.

Возрастные изменения. С возрастом увеличивается относительная высота нижней челюсти и симфиза, уменьшается размер и степень вытянутости переднего меккелева отверстия, основания зубов несколько сжимаются продольно, а также редуцируется шагреню и площадь ее распространения на дорсальной поверхности элементов короноидной серии, при этом *intercoronoideum* и *praecoronoideum* приобретают вид заостренных

пластин, а сохранившиеся на них зубчики смещаются на лингвальную поверхность.

З а м е ч а н и я. У экз. ПИН, № 5396/1 в строении симфизной пластины, помимо *dentale*, принимает участие дополнительная кость, на дорсальной поверхности которой располагаются симфизные клыки. Это дополнительное окостенение, вероятно, гомологично адсимфизной (=предентальной) пластинке кистеперых — рипидистий, которая, по мнению Э.И. Воробьевой (1977) и М.А. Шишкина (1973), входит в состав короноидной серии.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас (рыбинский горизонт и, возможно, низы слудкинско-го горизонта) Общего Сырта.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, левое *praemaxillare* (экз. ПИН, № 4419/2) из типового местонахождения; левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2429/7) из местонахождения Съезжая; симфизная часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4687/1) из местонахождения Краснояр; фрагменты передней части левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 2423/7, 8) из местонахождения Новая Таволжанка; неполная левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 5396/1) с территории Общего Сырта, точное место находки которой неизвестно.

* * *

На фоне других морфологических вариантов, наблюдаемых у бентозухид и одновозрастных с ними ранних трематозаврид-тоозухин, новая форма является примером “архаического” разнообразия, характерного для дифференциации этих раннетриасовых амфибий. Шишкин (2010, с. 121) охарактеризовал этот процесс как “формирование “химерных” морфотипов, сочетающих на уровне родов и семейств признаки, в норме различающие среди *Temnospondyli* группы высокого ранга”. У *Qantas* такая мозаичность представлена сочетанием бентозухидных и трематозавридных черт, к которым добавляется архаичное присутствие шагреню и мелких зубов на всех короноидах и округлая форма оснований челюстных зубов. К типично бентозухидным признакам мы прежде всего относим хорошо выраженный ангулярный изгиб нижней челюсти, озубление всех элементов короноидной серии, плохо развитый медиальный отросток *supraangulare*, скошенность назад дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка, слабое каудальное протяжение *praearticulare* и сильное развитие *crista muscularis*. Черты типично трематозавровой организации у новой формы включают разделенное широкой перегородкой переднебное отверстие, расположение *foramen chordae tympani* целиком в пределах *praearticulare*, четкое разделение медиальным гребнем дорсальной и

лингвальной поверхностей ретроартикулярного отростка и преобладающее участие supraangulare в строении его дорсальной поверхности, а также сильно удлиненное и низко расположенное заднее меккелево отверстие.

По строению praemaxillare среди небентозухидных трематозавроидов *Qantas* обнаруживает наибольшее сходство с плохо известным австралийским монотипичным родом *Tirraturhinus* Nield, Damiani et Warren из раннетриасовой формации Аркадия (Nield et al., 2006). Это сходство проявляется в таких чертах, как: 1) сильное удлинение пренариального отдела и заметное участие носовых костей в его строении, 2) расположение fossa subrostralis media впереди переднебных отверстий и 3) сильно вытянутая форма последних. По признакам 1 и 3 новая форма также близка к *Tertrema acuta* Wiman и “*Tertrema* sp.”¹, описанным из прибрежно-морского нижнего оленека о-вов Шпицберген и Мадагаскар соответственно (Wiman, 1914; Lehman, 1979) и включенным Р. Шохом и А. Милнером в новое подсемейство *Tertremiinae* (Schoch, Milner, 2000). Признак 1 также характеризует монотипичный род *Tertremoides* Lehman из нижнего оленека Мадагаскара и две южноафриканские формы из нижней части зоны *Synognathus*, сопоставляемой с верхнеоленекским подъярусом, — *Trematosuchus sobeyi* (Haughton) и форма, первоначально отнесенная к этому же виду (Shishkin, Welman, 1994), но выделяемая нами в новый род и вид трематозаврин *Trematosuchoides africanus* gen. et sp. nov. (см. ниже). В случае со второй из указанных африканских форм к общим чертам с *Qantas* добавляется и признак 2.

Вместе с тем по признакам, доступным для сравнения, *Qantas* отличается от всех вышеуказанных трематозавроидных родов большей удаленностью передней комиссуры от конца морды, более крупными размерами зубов и меньшей степенью их дифференциации на praemaxillare (признак, достоверно не известный для *Tertremoides*), а также большим участием сошника в боковом обрамлении переднебного отверстия (признак, достоверно не известный для “*Tertrema* sp.” и *Tertremoides*). Дополнительными отличиями от *Tirraturhinus*, *Trematosuchus* Watson и *Trematosuchoides* gen. nov. являются отсутствие пренариальных отверстий и меньшая ширина супраорбитальных желобков на praemaxillare, от последних двух форм — также сильная продольная вытянутость переднебных отверстий, от *Tertrema* и “*Tertrema* sp.” —

расположение fossa subrostralis media впереди переднебных отверстий и значительное каудальное смещение последних от переднего края морды, а от

*Tertremoides*² — хорошо выраженный ангулярный изгиб, слабое развитие ретроартикулярного отростка и каудальная скошенность его дорсальной поверхности (ср. Lehman, 1979, табл. III, фиг. B).

Проведенный выше анализ позволяет сделать вывод о том, что процесс удлинения морды за счет разрастания вперед praemaxillaria (совместно с nasalia) происходил независимо и, очевидно, неоднократно в двух ветвях трематозавроидов — у бентозухид (*Qantas*) и трематозаврид (*Tertrema*, *Trematosuchus*, *Trematosuchoides*, *Tertremoides* и *Tirraturhinus*). Более того, у трематозаврид этот процесс проходил гетерохронно в различных линиях и сопровождался сужением морды и, как следствие, редукцией (полной у *Tertremoides madagascariensis* или частичной у *Tertrema acuta* и *Trematosaurus sobeyi*) площади распространения слезной кости на дорсальной поверхности черепа. Так, среди трематозаврин сильное пренариальное удлинение характеризует только их гондванскую ветвь, представленную позднеоленекскими монотипичными родами *Trematosuchus* и *Trematosuchoides*, тогда как в других линиях семейства (терремины³, “клада *Trematolestes*”) этот признак отмечается уже у раннеоленекских родов (*Tertrema* и *Tertremoides* соответственно). Что же касается систематического положения *Tirraturhinus*, известного только по переднему концу морды, то отнесение его к *Trematosaurinae* (см. Nield et al., 2006) уже не представляется бесспорным (тем более, что оно плохо увязывается с заведомо раннескифским возрастом вмещающих отложений). Этот австралийский род вполне может оказаться бентозухидом и быть включенным в подсемейство *Qantasinae*. В этом случае мы можем получить еще один аргумент к высказанным ранее (см. Шишкин и др., 2006) в пользу раннеоленекского возраста фауны тетрапод формации Аркадия.

Нижняя челюсть *Qantas* обнаруживает определенное сходство с таковой из верхней части формации Катберг зоны *Lystrosaurus* Южной Африки,

¹ Отнесение мадагаскарского образца к роду *Tertrema* Wiman, принятое в настоящее время многими исследователями (Schoch, Milner, 2000; Nield et al., 2006), вызывает сомнение (прежде всего из-за такого отличия от типового вида, как слабо вытянутая, округло-треугольная форма ноздрей). Не исключена принадлежность этого образца к крупному экземпляру *Tertremoides madagascariensis* (Lehman), описанного из той же формации (Средняя Сакамена), что и “*Tertrema* sp.”.

² В результате проведенного недавно филогенетического анализа Шох объединил этот род со среднетриасовым *Trematolestes* (T. hagdorni) в “кладу *Trematolestes*”, которая вместе с лонхоринхинами *Aphaneramma*, *Wantzosaurus* и *Cosgriffius* образует “сестринский таксон” рода *Tertrema* (Schoch, 2006).

³ Первоначально в состав этого подсемейства помимо *Tertrema acuta* и “*Tertrema* sp.” были включены *Microposaurus* (M. casei) из зоны *Synognathus* Южной Африки и *Hyperkynodon* (H. keuperinus) из кейпера Западной Европы (Schoch, Milner, 2000). Сомнения по поводу принадлежности мадагаскарской формы к роду *Tertrema* высказаны нами выше. Недавно выполненное переописание голотипа *Microposaurus casei* также не подтвердило наличия у этой формы признаков, указанных авторами подсемейства в качестве синапоморфий (отсутствие парахоанального зубного ряда, пригупленный кончик морды, длинные и узкие хоаны) (Damiani, 2004).

также характеризующейся мозаичностью типичных бенхозуховых и трематозавровых признаков и описанной как *Trematosauridae* gen. indet. (Damiani et al., 2000). Сомнения по поводу принадлежности этой находки к трематозавридам были высказаны Шишкиным, который отметил ее более примитивное строение и отнес к бенхозухидам (Shishkin, 2005). Основанием для этого послужили такие типично бенхозуховые признаки, как: 1) отсутствие дорсальной вогнутости ретроартикулярного отростка, 2) нечеткое разделение между его дорсальной и лингвальной поверхностями и 3) слабое каудальное распространение *praearticulare* (Shishkin, 2005). К указанным признакам можно добавить и две другие особенности рассматриваемой нижней челюсти — 4) хорошо выраженный ангулярный изгиб и 5) расположение *foramen chordae tympani* на границе *praearticulare* и *articulare*. С другой стороны, отсутствие зубов на двух передних короноидах (6) и сильно удлиненное заднее меккелево отверстие (7) сближают южноафриканскую находку с трематозавридами. Ее сходство с *Qantas* проявляется по признакам 3, 4 и 7, а также по округлой в сечении форме основания зубов — признаку, не известному среди трематозавроидов, за исключением сравниваемых форм.

В заключение остановимся на обосновании особого систематического положения формы, происходящей из нижней части зоны *Synognathus* и отнесенной к *Trematosuchus sobeyi* (Shishkin, Welman, 1994). Уже при первоописании этой формы Шишкин и Й. Вельман отметили целый ряд ее отличий от типового образца *Trematosuchus sobeyi*, наиболее существенными из которых представляются следующие: 1) более переднее положение ноздрей (и, соответственно, меньшее пренариальное удлинение); 2) меньшее участие носовых костей в строении пренариального отдела; 3) менее вытянутая (овальная) форма хоан; 4) более переднее положение переднего края межптеригоидных окон (и, соответственно, более короткий и латерально ориентированный шов между *palatinum* и *vomer*) и 5) относительно более короткий сошник. Все эти отличия, несомненно, связаны с укороченностью морды, что также отмечено Шишкиным и Вельманом, которые, однако, рассматривали их в качестве индивидуальных. Результаты изучения индивидуальной и возрастной изменчивости восточноевропейских раннетриасовых трематозавроидов *Thoosuchus yakovlevi*, *Benthosuchus korobkovi* Ivachnenko, *Inflectosaurus amplius* Shishkin, *Trematosaurus galae* Novikov (см. Гетманов, 1989; Новиков, 2007, 2010) показали, что в пределах этих родов отличия 1 и 5 из вышеуказанных относятся к возрастной изменчивости, тогда как остальные три отличия могут рассматриваться как родовые. Аналогичное можно предположить и для южноафриканских трематозаврид. Более того, учитывая приблизительно одинаковые размеры

голотипа *Trematosuchus sobeyi* и рассматриваемой формы, отличия 1 и 5 для них также, вероятно, не следует относить к категории возрастных. Исходя из вышесказанного, мы предлагаем выделить описанную Шишкиным и Вельманом (Shishkin, Welman, 1994) форму в новый род и вид *Trematosuchooides africanus* gen. et sp. nov. (голотип — NMQR 3263A, передняя часть морды), отличия которого от наиболее близкого *Trematosuchus* указаны выше. По наличию относительно широкой, не скульптурированной полосы вдоль медиального края вентральной поверхности небной ветви *pterygoideum* (Shishkin, Welman, 1994, рис. 4A) монотипичный *Trematosuchooides* gen. nov. несомненно принадлежит подсемейству *Trematosaurinae*, к которому мы также с уверенностью относим *Inflectosaurus* Shishkin, *Trematosaurus* Burmeister, *Trematosuchus* и с некоторым сомнением (см. выше) *Tigraturhinus*. От *Inflectosaurus* и *Trematosaurus* новый род отличается таким примитивным признаком, как сохранение контакта *palatinum* и *pterygoideum* на дорсальной поверхности неба. Дополнительными отличиями от *Trematosaurus* являются более вытянутый пренариальный отдел (и, соответственно, отсутствие перекрытия носовых и переднебных отверстий в плане), наличие пренариальных отверстий и *septomaxillaria*, менее вытянутая форма переднебных отверстий и более переднее положение переднего края межптеригоидного окна (и, соответственно, более поперечно ориентированный и короткий шов между *palatinum* и *vomer*). От *Tigraturhinus* новый южноафриканский род отличается менее удлиненным пренариальным отделом черепа, округлой формой переднебных отверстий, а также отсутствием межсошниковой гребня.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казанск. ун-та, 1968. 375 с.
- Верхнепермские и нижнетриасовые отложения Московской синеклизы. М.: Недра, 1984. 140 с.
- Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 239 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 163).
- Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Молостовский Э.А. Палеомагнитная стратиграфия верхней перми и триаса востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1983. 167 с.
- Новиков И.В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 86–100.

- Новиков И.В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М.: Наука, 1994. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261).
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 1. Род *Inflectosaurus* Shishkin, 1960 // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 51–58.
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 2. *Trematosaurus galae* sp. nov.: морфология черепа // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 94–104.
- Решение Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (Саратов, 1979 г.). Л.: ВСЕГЕИ, 1982. 64 с.
- Твердохлебов В.П. Нижний триас Общего Сырта // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всеросс. конф., 4–5 апреля 2002, Москва. Тез. докл. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 2002. С. 93–94.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).
- Шишкин М.А. Начальная диверсификация амфибий после терминального пермского кризиса // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V Междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения В.П. Амалицкого (1860–1917) (Москва, 22–23 ноября 2010 г.). М.: ПИН РАН, 2010. С. 119–122.
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Новиков И.В., Ильина Н.В. Дифференциация тетраподных сообществ и некоторые особенности биотических событий в раннем триасе Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 3–12.
- Damiani R. Cranial anatomy and relationships of *Microposaurus casei*, a temnospondyl from the Middle Triassic of South Africa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. № 3. P. 533–541.
- Damiani R., Neveling J., Hancox P.L., Rubidge B.S. First trematosaurid temnospondyl from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa and its biostratigraphic implications // *Geol. Mag.* 2000. V. 137. № 6. P. 659–665.
- Lehman J.-P. Nouveaux trematosaures de Madagascar: les stégocéphales Malgaches et leur paléocologie // *Ann. Paléontol. (Vertébr.)*. 1979. V. 65. P. 35–53.
- Nield C.M., Damiani R., Warren A. A short-snouted trematosauroid (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Early Triassic of Australia: the oldest known trematosaurine // *Alcheringa*. 2006. № 30. P. 263–271.
- Schoch R.R. A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. № 1. P. 29–43.
- Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // *Encyclopedia of Paleoherpétology*. Pt 3B. München: Verlag Dr. Friedrich Pfeil, 2000. P. 1–203.
- Shishkin M.A. The patterns of recovery of tetrapod communities in the Early Triassic of Europe and Southern Gondwana: a comparison and implications // *Albertiana*. 2005. № 33. P. 71–73.
- Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V. Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia* / Ed. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 120–139.
- Shishkin M.A., Welman J. A new find of Trematosuchus (Amphibia, Temnospondyli) from the Cynognathus Zone of South Africa // *Palaeontol. afr.* 1994. V. 31. P. 39–49.
- Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Surkov M.V., Benton M.J. Tetrapod localities from the Triassic of the SE of European Russia // *Earth-Science Rev.* 2002. V. 60. P. 1–66.
- Wiman C. Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens // *Bull. Geol. Inst. Uppsala*. 1914 (1915). V. 13. S. 1–34.

New Data on Trematosauroid Labyrinthodonts of Eastern Europe: 3. *Qantas samarensis* gen. et sp. nov.

I. V. Novikov

Based on fragmentary remains (incomplete lower jaw and premaxilla) from the Lower Triassic Kamennyi Dol locality (Kamennyi Yar Formation, Rybinskian Horizon) of Obshchii Syrt (Samara Region) and a number of specimens from the same region, a new genus and species of trematosauroid temnospondyls, *Qantas samarensis* gen. et sp. nov., is described. It displays a mosaic combination of typical benthosuchid and trematosaurid characters, remaining in general structure of the lower jaw at the benthosuchid evolutionary level, so that a new benthosuchid subfamily, Qantasinae subfam. nov., representing an isolated lineage, is established. Based on the cranial remains of trematosaurid temnospondyls from the *Cynognathus* Zone of South Africa, which were previously described by Shishkin and Welman (1994), a new trematosaurine genus and species, *Trematosuchoides africanus* gen. et sp. nov., is established.

Keywords: Benthosuchidae, trematosauroid temnospondyls, new taxa, Early Triassic, Eastern Europe, Samara Region.