

УДК 568.1:551.761

ПЕРВЫЙ КТЕНОЗАВРИСЦИД (REPTILIA: ARCHOSAURIFORMES) ИЗ РАННЕГО ТРИАСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2012 г. А. Г. Сенников

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: sennikov@paleo.ru

Поступила в редакцию 19.05.2011 г.

Принята к печати 07.08.2011 г.

Описывается новый раннетриасовый текодонт из местонахождения Донская Лука. Выделяется новый вид и род рауизухий — *Bystrowisuchus flegovi* gen. et sp. nov., первый представитель семейства *Stenosauriscidae* из Восточной Европы и древнейший в мире. Обсуждаются систематика и филогения рауизухий, а также их стратиграфическое и географическое распространение в связи с новыми находками.

Среди местонахождений раннетриасовых позвоночных Русской платформы и Приуралья особое место занимает Донская Лука, расположенное в пределах небольшого поля нижнетриасовых отложений на юго-восточном склоне Воронежской антеклизы, по правому борту долины р. Дон (Рыков, Очев, 1966; Сенников, 1999, 2011; Новиков и др., 2001, 2002). Вмещающие отложения относятся к липовской свите гамского горизонта яренского надгоризонта верхнеоленинского подъяруса нижнего триаса. Несмотря на фрагментарность остатков позвоночных, фаунистический комплекс этого местонахождения занимает первое место в раннем триасе Восточной Европы по разнообразию (включая наземные и морские формы) и количеству таксонов. В составе фауны тетрапод местонахождения Донская Лука известны лабиринтодонты *Parotosuchus panteleevi* Otschev, *Trematosaurus galae* Novikov, *Yarengia* sp., неописанные плагиозавриды и ритидостеиды (И.В. Новиков, личное сообщение), *Batrachosuchoides lacer* Shishkin, быстровианиды *Dromotectum* sp., проколофоны *Orenburgia enigmatica* (Tchud. et Vjusch.), трилофозавры *Coelodontognathus ricovi* Otschev, *S. donensis* Otschev, *Vitalia grata* Ivachnenko, *Doniceps lipovensis* Otschev et Rikov, эозауроптеригии *Tanaisosaurus kalandadzei* Sennikov, пролацертилии — танистрофеиды *Augustaburiania vatagini* Sennikov, текодонты — рауизухиды *Tsylmosuchus donensis* Sennikov, *Scythosuchus basileus* Sennikov, каннемейероидные дицинодонты *Puttilosaurus sennikovi* Surkov. Следует отметить, что одна и та же фауна тетрапод представлена по всему разрезу триасовых отложений на Донской Луке — в базальном конгломерате выше границы с каменноугольными известняками в овраге Пахотный, в вышележащей глинистой пачке в низовьях оврага Липовская балка и в основной костеносной точке — в косослоистых песках в вер-

хах разреза триаса в овраге Липовская балка в его средней части и в его верховьях. Это подтверждает предположение (Рыков, Очев, 1966) о приуроченности триасовых отложений Донской Луки к одному стратиграфическому горизонту.

Среди остатков текодонтов из местонахождения Донская Лука представлены кости посткраниального скелета и черепа относительно крупного для раннего триаса рауизухида *Scythosuchus basileus* (Сенников, 1999). К мелкому грацильному длинношеему рауизухиду *Tsylmosuchus donensis* (Сенников, 1990, 1995) было отнесено относительно небольшое число костей. Присутствие в составе фауны Донской Луки раннего эритрозухида *Gargajinia* sp. предполагалось ранее лишь на основании находки короткого тела шейного позвонка и интерцентра, строение которых не отличается от такового у гаряинии (Сенников, 1999). Однако при плохой сохранности сделать достоверные заключения о морфологии этих образцов невозможно, и они могут принадлежать не эритрозухиду, а крупному рауизухидному текодонту.

При описании *Scythosuchus basileus* к этому таксону мной был отнесен неполный деформированный передпуловищный позвонок с высоким остистым отростком (Сенников, 1999), поскольку других позвонков хорошей сохранности из этого отдела тогда не было еще известно. Гипертрофированно удлиненные остистые отростки пуловищных позвонков среди рауизухий характерны не для рауизухид, а для ктенозаврисцид. Однако на основании одного позвонка плохой сохранности, остистый отросток которого был ниже, чем у типичных ктенозаврисцид, я не стал выдвигать предположение о присутствии этого семейства в составе фауны Донской Луки.

В результате полевых исследований последних лет на Донской Луке И.В. Новиковым и автором

получены многочисленные новые материалы, что дает возможность дополнить характеристику уже описанных таксонов, а также и описать новый род и вид текодонт. Находки переднеуловищного позвонка хорошей сохранности с высоким остистым отростком и подвздошной кости характерной формы позволяют теперь выделить новый, наиболее древний, раннетриасовый род ктенозаврисцид. Из новых материалов к *Scythosuchus* описано большое число переднеуловищных позвонков с низкими и массивными невральными дугами, характерными для рауизухид. Таким образом, в составе фауны Донской Луки среди рауизухий крупных и средних размеров присутствуют два рода из разных семейств — соответственно *Rauisuchidae* и *Stenosauriscidae*.

Семейство *Stenosauriscidae* было выделено по фрагментарным остаткам, только отчасти позволявшим охарактеризовать его морфологию. Новые, более полные материалы по *Arizonasaurus* и *Xilousuchus* (Nesbitt, 2005; Nesbitt et al., 2011) показывают, что ктенозаврисциды были хищными рауизухиями. *Lotosaurus* с короткими беззубыми челюстями (Zhang, 1975) был растительноядным или всеядным. Так как выделенное ранее семейство *Stenosauriscidae* включает столь различные по морфологии и экологическому типу формы, то его следует разделить на собственно ктенозаврисцид и новое семейство *Lotosauridae*.

**ПОДОТРЯД PSEUDOSUCHIA
И Н Ф Р А О Т Р Я Д RAUISUCHIA
НАДСЕМЕЙСТВО
СТЕНОСАУРИСЦИДЕА КУХН, 1964**

Stenosauriscidae: Kuhn, 1964, с. 307; Krebs, 1969, с. 709; Сенников, 1995, с. 29; Nesbitt, 2005, с. 41; Butler et al., 2009, с. 1024; Nesbitt et al., 2011, с. 282; Butler et al., 2011, с. 4.

Типовое семейство — *Stenosauriscidae* Kuhn, 1964.

Диагноз. Рауизухии с очень высокими остистыми отростками туловищных позвонков. Шейные позвонки удлиненные. Остистые отростки переднеуловищных позвонков наклонены в своей дорсальной части вперед, среднеуловищных — вертикальны, а заднеуловищных — наклонены назад. Три крестцовых позвонка. Крестцовые ребра слабо загнуты вниз. Таз узкий сверху, подвздошные кости расположены вертикально. Вертлужная впадина направлена в основном вбок, образована всеми тремя костями таза с преобладанием подвздошной, непрободенная. Подвздошная кость седловидной формы, с понижением в средней части верхнего края дорсальной пластины. Дорсальная пластина с хорошо развитым передним отростком, утолщается на краниальном и каудальном концах. Супраацетабулярный гребень сильно выступает, преимущественно в средней части, где

укреплен мощным вертикальным контрфорсом. Лобковые и седалищные кости удлиненные, узкие. Лобковые кости с расширением на дистальных концах.

Состав. *Stenosauriscidae* Kuhn, 1964; *Lotosauridae* fam. nov.

Сравнение. *Stenosauriscoidea* отличаются от *Rauisuchoidea* и *Poposauroida* очень высокими остистыми отростками туловищных позвонков, наклоном остистых отростков переднеуловищных позвонков в своей дорсальной части вперед, а заднеуловищных — назад. От *Rauisuchioidea* — более удлиненными шейными позвонками, более горизонтальным расположением крестцовых ребер, более узким сверху тазом, вертикальным положением подвздошных костей, подвздошной костью седловидной формы, с понижением в средней части дорсального края и утолщением краниального и каудального концов, латеральной ориентацией вертлужной впадины, меньшим участием в ней подвздошной кости, развитием мощного вертикального контрфорса над средней частью супраацетабулярного гребня, большей удлиненностью и узостью лобковых и седалищных костей, расширением лобковых костей на дистальных концах. От *Poposauroida* — непрободенностью вертлужной впадины.

Распространение. Ранний триас, Восточная и Центральная Европа, Китай; средний триас, Центральная и Западная Европа, Северная Америка, Восточная Африка, Китай.

Семейство *Stenosauriscidae* Kuhn, 1964

Stenosauriscidae: Kuhn, 1964, с. 307; Krebs, 1969, с. 709.

Stenosauriscidae (partim): Сенников, 1995, с. 29; Nesbitt, 2005, с. 41; Butler et al., 2009, с. 1024; Nesbitt et al., 2011, с. 282; Butler et al., 2011, с. 4.

Типовой род — *Stenosauriscus* Kuhn, 1964.

Диагноз. Хищные ктенозаврисциды. Череп и челюсти умеренно удлиненные, типичных для рауизухий пропорций. Заднее преорбитальное окно крупное, удлиненное. Ноздри удлиненные, средних размеров. Зубы нормально развиты, сжаты с боков, немного загнуты назад, по переднему и заднему краю снабжены пальчатыми кантами. Подвздошная кость низкая, ее дорсальная пластина относительно длинная. Когтевые фаланги довольно высокие, заостренные.

Состав. *Stenosauriscus* Kuhn, 1964, ранний триас Германии; *Hypselorhachis* Butler et al., 2009, средний триас Восточной Африки; *Bromsgroveia* Galton, 1985, средний триас Англии; *Arizonasaurus* Welles, 1947, средний триас Северной Америки; *Xilousuchus* Wu, 1981, ранний триас Китая; *Bystrowisuchus* gen. nov., ранний триас Восточной Европы.

Распространение. Ранний триас, Восточная и Центральная Европа, Китай; средний триас, Центральная и Западная Европа, Северная Америка, Восточная Африка.

Под *Bystrowisuchus* Sennikov, gen. nov.

Название рода в честь выдающегося русского палеонтолога, сравнительного анатома и художника-анималиста А.П. Быстрова и от *suchus* греч. — крокодил.

Типовой вид — *B. flerovi* sp. nov.

Диагноз. Средних размеров ктенозаврисцид (2–3 м длиной). На вентральной поверхности тел шейных и переднотуловищных позвонков имеется киль. Пре- и постзигапофизы шейных и переднотуловищных позвонков умеренно удлинены, немного выступают за край тела, направлены антеродорсально. Шейные позвонки умеренно удлинены. Отношение длины тела третьего-четвертого позвонка к его высоте спереди примерно 1.4–1.5; ось тела отклоняется от горизонтали на 15°–16°. Спинномозговой канал шейных позвонков почти изометричный. Остистые отростки переднотуловищных позвонков относительно низкие для ктенозаврисцид, их высота относится к высоте тела позвонка спереди примерно как 2.5. Дорсальные концы остистых отростков переднотуловищных позвонков с ругозистыми утолщениями. Передняя и задняя сочленовные поверхности тел переднотуловищных позвонков одинаковой высоты. Дорсолатеральная поверхность презигапофизов переднотуловищных позвонков гладкая. Парапофизы переднотуловищных позвонков расположены близко к переднему краю тел, а диапофизы — примерно посередине длины тел. Спинномозговой канал переднотуловищных позвонков относительно высокий и узкий. Преацетабулярный отросток дорсальной пластины подвздошной кости короткий, слабо выражен, загнут медиально.

Видовой состав. Типовой вид из раннего триаса Восточной Европы.

Сравнение. *Bystrowisuchus* отличается от других ктенозаврисцид несколько меньшим изгибом остистых отростков переднотуловищных позвонков, наличием ругозистых утолщений на дорсальных концах остистых отростков переднотуловищных позвонков. От других ктенозаврисцид, кроме *Xilousuchus*, отличен менее высокими остистыми отростками туловищных позвонков; от *Stenosauriscus*, *Bromsgroveia*, *Arizonasaurus* — слабее выраженным преацетабулярным отростком дорсальной пластины подвздошной кости, загнутым медиально; от *Stenosauriscus*, *Arizonasaurus*, *Xilousuchus* — менее удлинёнными шейными позвонками; от *Hypselorhachis*, *Xilousuchus* — более высоким и узким спинномозговым каналом переднотуловищных позвонков, более краниальным

расположением диапофизов и парапофизов переднотуловищных позвонков; от *Hypselorhachis* — наличием кия на переднотуловищных позвонках, равной высотой передней и задней сочленовных поверхностей их тел, отсутствием выроста на дорсолатеральной поверхности презигапофизов; от *Arizonasaurus* — более изометричным спинномозговым каналом шейных позвонков, несколько большей удлинённостью и меньшим пережимом посередине тел туловищных позвонков; от *Xilousuchus* — более удлинёнными пре- и постзигапофизами; от *Stenosauriscus* — менее удлинёнными и более косо расположенными пре- и постзигапофизами.

***Bystrowisuchus flerovi* Sennikov, sp. nov.**

Название вида в честь выдающегося русского палеонтолога и художника-анималиста К.К. Флерова.

Голотип — ПИН, № 1043/1346, переднотуловищный позвонок; Волгоградская обл., Иловлянский р-н, правый борт долины р. Дон, с. Сиротинская, овр. Липовская балка, местонахождение Донская Лука; нижний триас, оленекский ярус, верхнеоленекский подъярус, яренский надгоризонт, гамский горизонт, липовская свита.

Описание (рис. 1–8). Судя по размерам костей посткраниального скелета, *Bystrowisuchus*, вероятно, достигал средних для ктенозаврисцид размеров (2–3 м общая длина тела).

Остистый отросток эпистрофея (экз. ПИН, № 1043/393) относительно удлинённый, невысокий, максимальной высоты достигает в задней части. Возможно, имелся гипосфен.

Неполный шейный позвонок без невральнoй дуги (экз. ПИН № 1043/1128, рис. 1), вероятно, является третьим или четвертым по порядковому номеру. Тело позвонка умеренно удлинённое, длина тела — 28–29 мм, высота и ширина тела спереди и сзади примерно 20–21 мм, то есть его сочленовные поверхности округлые. Отношение длины тела позвонка к его высоте спереди примерно 1.4–1.5. Ось тела сильно отклоняется от горизонтали, на 15°–16°, что указывает на значительную приподнятость и сигмоидальный изгиб шеи. Сочленовные поверхности тела слабо амфицельные. Задний и, особенно, передний края тела поперечно расширены, а посередине тела наблюдается пережим. Киль в виде одного узкого, тонкого, умеренно выступающего гребня, протягивающегося по всей длине вентральной поверхности тела. Диапофизы, вероятно, умеренно выступают, расположены в верхней части тела позвонка у его переднего края. От поперечного отростка диапофиза к верхней части заднего края тела позвонка отходит задняя центродиапофизарная (постдиапофизарная) пластина или гребень (здесь и далее терминология — по Wilson, 1999; Butler et al., 2009; Wilson et al., 2011). Под диапофизом расположена глубокая инфрадиапо-

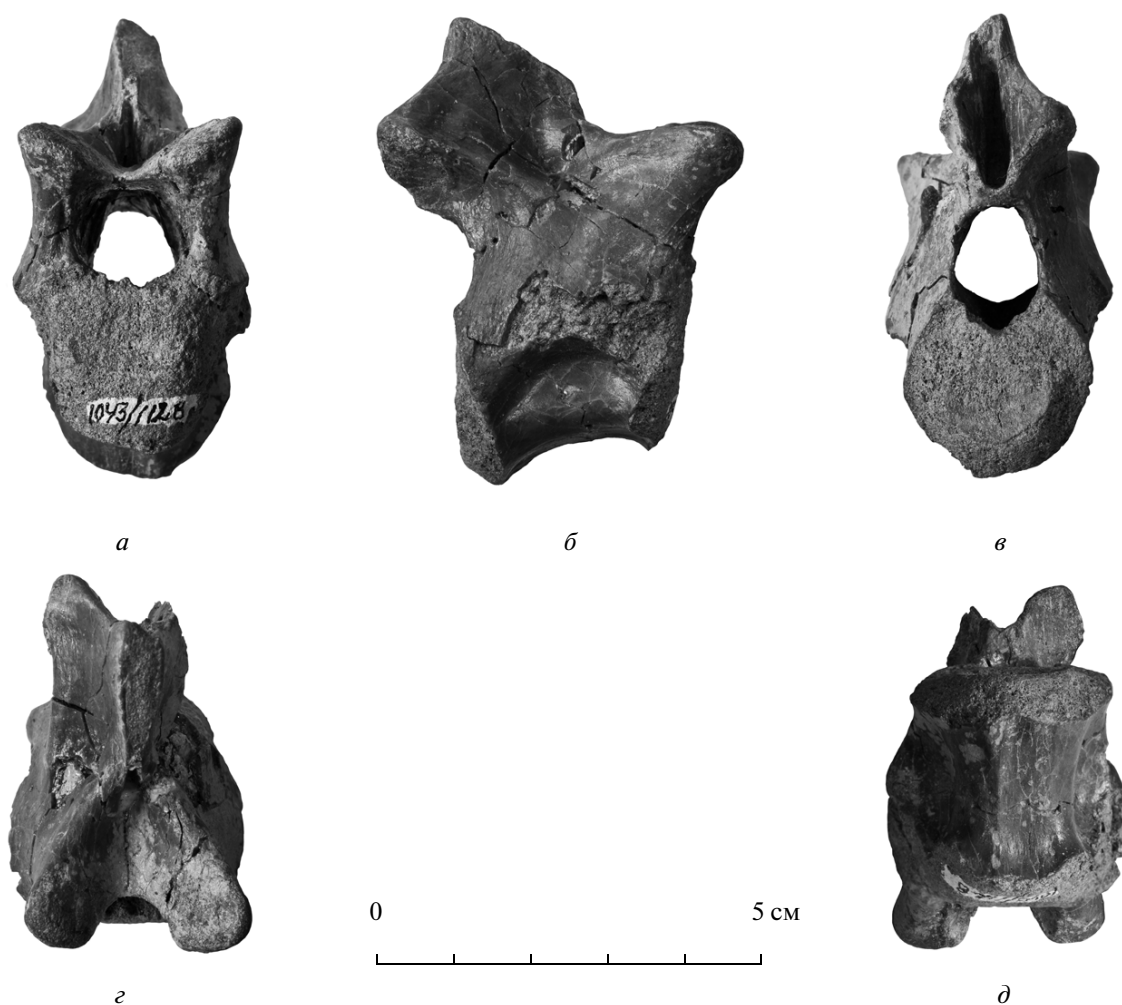


Рис. 1. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/1128, неполный шейный позвонок: *a* – краниальная, *б* – латеральная (вид справа), *в* – каудальная, *г* – дорсальная, *д* – вентральная стороны.

физарная (центродиапофизарная) впадина. Между пре- и постзигапофизом, на дорсальной стороне над основанием поперечного отростка диапофиза и у основания остистого отростка находится мелкая широкая спинодиапофизарная впадина. Парапофизы почти не выступают, расположены в нижней части тела позвонка у его переднего края. Каудально от парапофиза отходит очень слабо выраженный, короткий и пологий задний центропарапофизарный (постпарапофизарный) гребень. Спинномозговой канал спереди почти изометричный (высота равна ширине), округло-четырёхугольный, а сзади узкий, высокий (высота в 1.5 раза больше максимальной ширины), субовальный. Остистый отросток не сохранился; его основание короткое в кранио-каудальном направлении. Презигапофизы расположены полого, под углом к горизонтали примерно 30° – 35° ; постзигапофизы расположены более косо, под углом к горизонтали примерно 40° , их сочленовные поверхности широ-

кие, короткие. Между презигапофизами находится горизонтально расположенная интрапрезигапофизарная пластина, образующая дорсальную стенку спинномозгового канала. Постзигапофизы в вентральной части более сближены по сравнению с презигапофизами. Присутствует гипосфен. Презигапофизы соединяются с остистым отростком пологими короткими спинопрезигапофизарными пластинами (или гребнями). Постзигапофизы соединяются с остистым отростком небольшой длины спинопостзигапофизарными пластинами (или гребнями). Между презигапофизами и спинопрезигапофизарными пластинами располагается небольшая спинопрезигапофизарная (преспинальная) впадина. Между постзигапофизами и спинопостзигапофизарными пластинами располагается глубокая узкая спинопостзигапофизарная (постспинальная) впадина.

Неполный заднешейный позвонок без невраль- ной дуги (экз. ПИН № 1043/656, рис. 2), вероят-

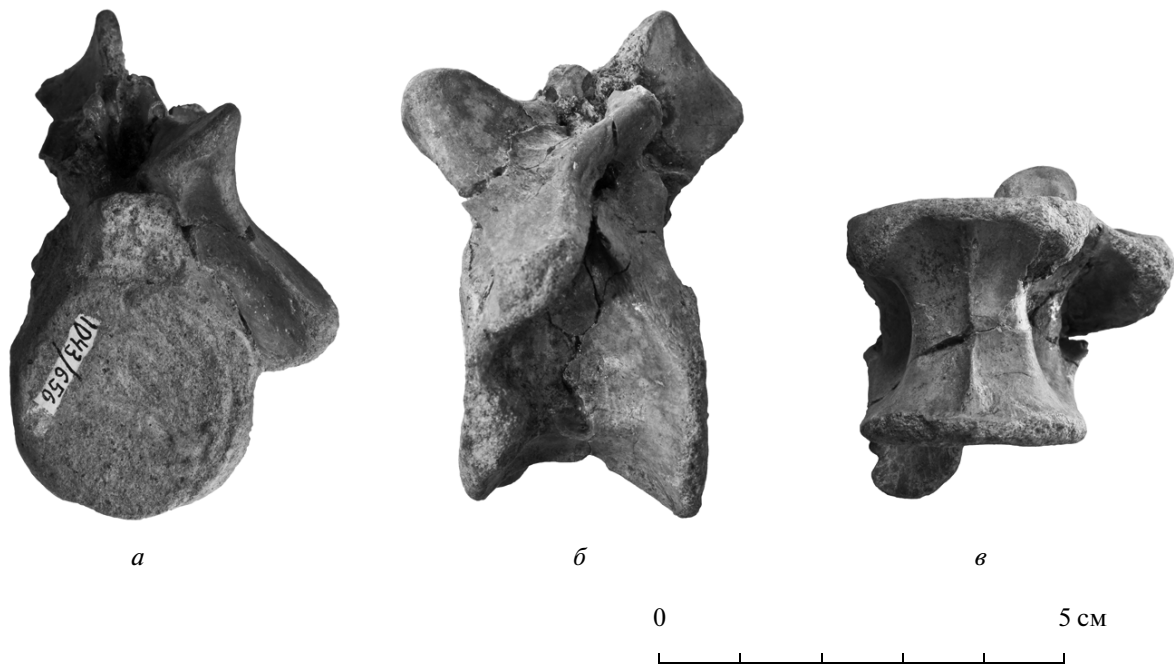


Рис. 2. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/656, неполный заднешейный позвонок: а – краниальная, б – латеральная (вид слева), в – вентральная стороны.

но, является пятым или шестым по порядковому номеру. Тело позвонка слабо удлиненное, длина тела – 28 мм, высота и ширина тела спереди и сзади примерно 25–26 мм, то есть, его сочленовные поверхности округлые. Отношение длины тела позвонка к его высоте спереди примерно 1.1. Ось тела умеренно отклоняется от горизонтали на 10° – 11° , что также указывает на приподнятость шеи и ее сигмоидальный изгиб. Сочленовные поверхности тела слабо амфицельные. Задний и, особенно, передний края тела поперечно расширены, а посередине тела наблюдается значительный пережим; отношение поперечной толщины тела посередине к ширине передней сочленовной поверхности – примерно 50%. Киль в виде одного узкого, тонкого, выступающего гребня, протягивающегося по всей длине вентральной поверхности тела. Диапофизы довольно сильно выступают, расположены на небольших поперечных отростках, ориентированных вентролатерально, в самой верхней части тела позвонка и у основания невральная дуги близко к переднему краю позвонка. Фасетка диапофиза субтреугольной формы. От поперечного отростка диапофиза отходят четыре гребня или пластины: к презигапофизу – мощная презигадиапофизарная, к парапофизу – слабо выступающая парадиапофизарная, к постзигапофизу – пологая постзигадиапофизарная, к верхней части заднего края тела позвонка – широкая задняя центродиапофизарная (постдиапофизарная) пластина. Поперечный отросток диапофиза и отходящие от него пластины ограничивают несколько впадин

или депрессий на поверхности позвонка. Под диапофизом между парадиапофизарной и центродиапофизарной пластинами расположена короткая глубокая инфрадиапофизарная (центродиапофизарная) впадина. Спереди от диапофиза между парадиапофизарной и презигадиапофизарной пластинами и передним краем тела расположена довольно глубокая длинная инфрапрезигапофизарная впадина. Позади диапофиза между задней центродиапофизарной (постдиапофизарной) и постзигадиапофизарной пластинами располагается пологая широкая инфрапостзигапофизарная (постзигапофизарно-центродиапофизарная) впадина. Между пре- и постзигапофизами, на дорсальной стороне над основанием поперечного отростка диапофиза и у основания остистого отростка находится глубокая узкая спинодиапофизарная впадина. Парапофизы слабо выступают, расположены в нижней части тела позвонка у его переднего края. Фасетка парапофиза треугольно-овальной формы, ее длинная ось почти вертикальна, немного отклоняется каудально в дорсальной части, где парапофиз переходит в парадиапофизарную пластину. Каудально от парапофиза до середины длины тела отходит короткий пологий задний центропарапофизарный (постпарапофизарный) гребень. Спинномозговой канал спереди почти изометричный (высота равна ширине), округло-четырёхугольный, а сзади несколько более узкий и высокий (высота немного больше максимальной ширины), субовальный. Остистый отросток не сохранился; его основание короткое в кранио-каудальном направлении. Презигапофизы

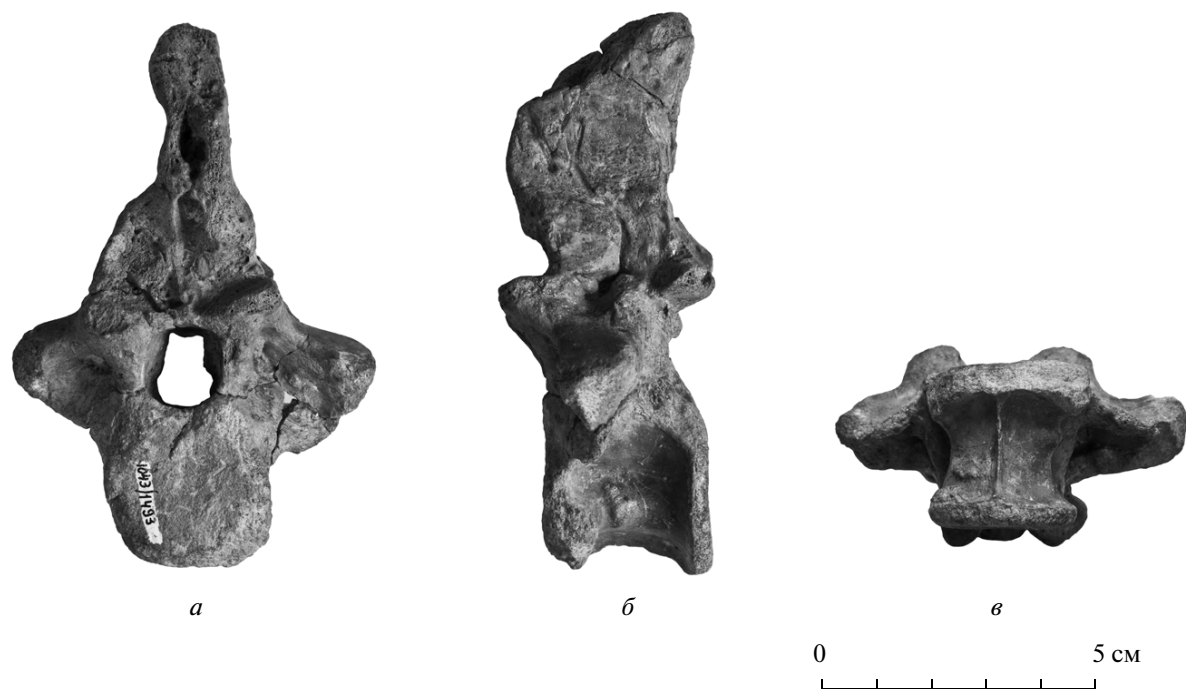


Рис. 3. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/1493, неполный заднешейный позвонок: *a* — краниальная, *б* — латеральная (вид слева), *в* — вентральная стороны.

и постстигапофизы косо расположены, под углом к горизонтали примерно 35° – 40° , их сочленовные поверхности широкие, короткие. Вероятно, имелся гипосфен.

Не совсем полный заднешейный позвонок (экз. ПИН, № 1043/1493, рис. 3) несет в своем строении, особенно на невральном дуге, следы болезненных изменений, что вызывает значительные трудности в его морфологической характеристике. Он, вероятно, является шестым или седьмым по порядковому номеру. Тело позвонка короткое, длина тела — 29–30 мм, высота тела спереди и сзади 29–30 мм. Отношение длины тела позвонка к его высоте спереди 1.0. Ось тела слабо отклоняется от горизонтали на 5° – 6° . Сочленовные поверхности тела слабо амфицельные. Ширина тела спереди 29–30 мм, передняя сочленовная поверхность округлая. Ширина тела сзади 25–26 мм, задняя сочленовная поверхность более узкая и овальная. Задний и, особенно, передний края тела поперечно расширены, а посередине тела наблюдается значительный пережим. Киль в виде одного узкого, тонкого, выступающего гребня, протягивающегося по всей длине вентральной поверхности тела. Диапофизы весьма сильно выступают, расположены на довольно длинных и мощных поперечных отростках, ориентированных латерально и немного вентрально, в самой верхней части тела позвонка и в нижней части невальной дуги на некотором расстоянии от переднего края тела позвонка. Фасетка диапофиза субтреугольной формы. От

поперечного отростка диапофиза отходят четыре гребня или пластины: к презигапофизу — презигадиапофизарная, к парапофизу — мощная широкая парадиапофизарная, к постстигапофизу — пологая постстигадиапофизарная, к верхней части заднего края тела позвонка — слабо выраженная пологая задняя центродиапофизарная (постдиапофизарная) пластина. Поперечный отросток диапофиза и отходящие от него пластины ограничивают несколько впадин или депрессий на поверхности позвонка, как у предыдущего позвонка, но их форма искажена болезненными изменениями. Парапофизы слабо выступают, расположены в нижней части тела позвонка у его переднего края. Фасетка парапофиза треугольно-овальной формы, ее длинная ось почти вертикальна, немного отклоняется каудально в дорсальной части, где парапофиз переходит в парадиапофизарную пластину. Каудально от парапофиза до середины длины тела отходит короткий пологий задний центропарапофизарный (постпарапофизарный) гребень. Спинномозговой канал спереди почти изометричный (высота почти равна ширине), округло-четыреугольный, а сзади несколько более узкий и высокий (высота больше максимальной ширины), субовальный. Остистый отросток довольно высокий. Присутствует хорошо развитый гипосфен.

Неполный переднетуловищный позвонок без невальной дуги, близкий по морфологии к голо-типу (экз. ПИН, № 1043/147, рис. 4), представляет собой один из самых первых переднетуловищных

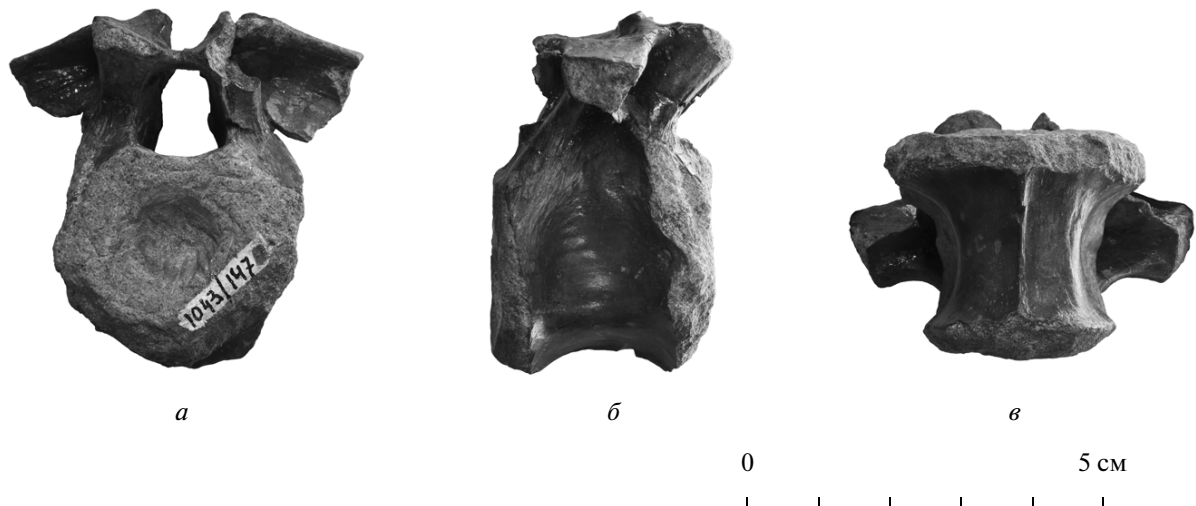


Рис. 4. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/147, неполный переднетуловищный позвонок: *a* – краниальная, *б* – латеральная (вид справа), *в* – вентральная стороны.

позвонков, возможно, восьмой или девятый по порядковому номеру. Тело позвонка короткое, длина тела около 28 мм, высота тела спереди и сзади – 30 мм. Отношение длины тела позвонка к его высоте спереди 1.0. Ось тела почти не отклоняется от горизонтали. Сочленовные поверхности тела умеренно амфицельные. Передняя сочленовная поверхность тела низкая и широкая, ее высота (27 мм) несколько меньше ширины (31 мм), а задняя – более высокая и узкая, ее высота (27 мм) несколько больше ширины (24 мм). Задний и, особенно, передний края тела сильно поперечно расширены, а посередине тела наблюдается значительный пережим; отношение поперечной толщины тела посередине к ширине передней сочленовной поверхности – 45%. Киль в виде одного узкого, тонкого, сильно выступающего гребня, протягивающегося по всей длине вентральной поверхности тела. Диапофизы очень сильно выступают, расположены на длинных поперечных отростках, ориентированных почти горизонтально (латерально) и лишь совсем немного вентрально, в основании невральная дуги примерно посередине длины тела позвонка. Фасетки диапофизов субтреугольной формы. От поперечного отростка диапофиза отходят четыре мощных гребня или пластины: к презигапофизу – презигадиапофизарная, к парапофизу – парадиапофизарная, наиболее широкая и самая тонкая, к постзигапофизу – постзигадиапофизарная, к верхней части заднего края тела позвонка – мощная и широкая задняя центродиапофизарная (постдиапофизарная) пластина. Поперечный отросток диапофиза и отходящие от него пластины ограничивают несколько впадин или депрессий на поверхности позвонка. Под диапофизом между парадиапофизарной и центродиа-

пофизарной пластинами расположена глубокая инфрадиапофизарная впадина. Спереди от диапофиза между парадиапофизарной и презигадиапофизарной пластинами расположена глубокая инфрапрезигапофизарная впадина. В области позади диапофиза между задней центродиапофизарной (постдиапофизарной) и постзигадиапофизарной пластинами расположена неглубокая и широкая инфрапостзигапофизарная (постзигапофизарно-центродиапофизарная) впадина. Парапофизы умеренно выступают, расположены в нижней половине тела позвонка у его переднего края. Каудально от парапофиза отходит очень слабо выраженный, короткий и пологий задний центропарапофизарный (постпарапофизарный) гребень. Спинномозговой канал спереди почти изометричный (высота равна ширине), округло-четыреугольный, а сзади узкий, высокий (высота в 1.5 раза больше максимальной ширины), субовальный.

Голотип (ПИН, № 1043/1346, рис. 5) представляет собой один из первых переднетуловищных позвонков, возможно, девятый-одиннадцатый по порядковому номеру. После захоронения, вероятно, во время диагенеза он подвергся незначительной пластической деформации, в результате чего стал не вполне симметричным, и остистый отросток немного отклонился влево. Позвонок высокий, его высота с остистым отростком – 128–130 мм. Тело позвонка короткое, длина тела – 29–30 мм, высота тела спереди и сзади – 30 мм. Отношение длины тела позвонка к его высоте спереди 1.0. Ось тела почти не отклоняется от горизонтали. Сочленовные поверхности тела слабо амфицельные. Передняя сочленовная поверхность тела низкая и широкая, ее высота (30 мм) несколько меньше ширины (35 мм), а зад-



Рис. 5. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; голотип ПИН, № 1043/1346, переднеуловищный позвонок: *a* – латеральная (вид справа), *б* – краниальная, *в* – латеральная (вид слева), *z* – вентролатеральная (вид справа), *д* – дорсальная, *е* – вентральная, *ж* – каудальная стороны.

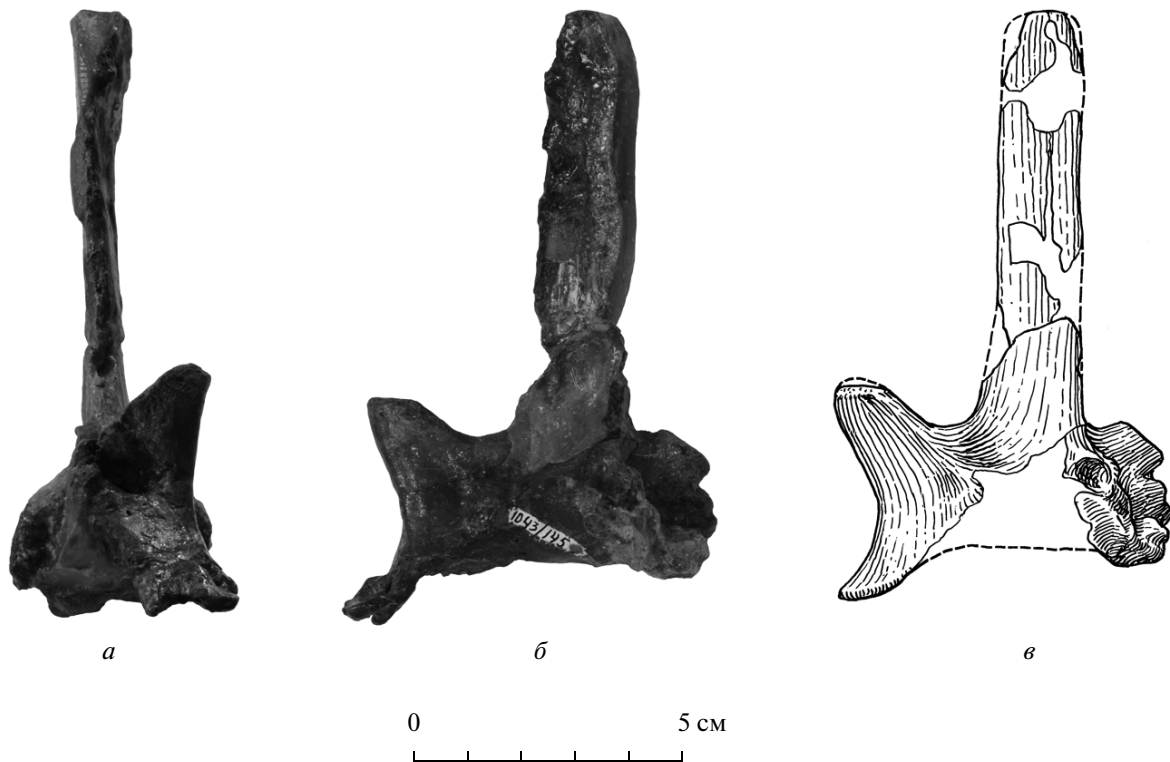


Рис. 6. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/145, неполный переднетуловищный позвонок: *a* – краниальная, *б* – латеральная (вид слева), *в* – латеральная (вид слева, прорисовка) стороны.

няя — более высокая и узкая, ее высота (30 мм) больше ширины (20 мм). Задний и, особенно, передний края тела сильно поперечно расширены, а посередине тела наблюдается значительный пережим; отношение поперечной толщины тела посередине к ширине передней сочленовной поверхности — 40%. Киль в виде одного узкого, тонкого, сильно выступающего гребня, протягивающегося по всей длине вентральной поверхности тела. Диапофизы очень сильно выступают, расположены на длинных поперечных отростках, ориентированных почти горизонтально (латерально) и лишь совсем немного вентрально, в основании невральная дуги примерно посередине длины тела позвонка. Фасетки диапофизов субтреугольной формы. От поперечного отростка диапофиза отходят четыре мощных гребня или пластины: к презигапофизу — презигадиапофизарная, к парапофизу — парадиапофизарная, наиболее широкая и самая тонкая, к постзигапофизу — постзигадиапофизарная, к верхней части заднего края тела позвонка — задняя центродиапофизарная (постдиапофизарная) пластина. Поперечный отросток диапофиза и отходящие от него пластины ограничивают несколько впадин или депрессий на поверхности позвонка. Под диапофизом между парадиапофизарной и центродиапофизарной пластинами расположена глубокая инфрадиапофизарная впадина. Спереди от диапофиза между парадиапофизарной и презигадиа-

пофизарной пластинами расположена глубокая инфрапрезигапофизарная впадина. Хотя область позади диапофиза между задней центродиапофизарной (постдиапофизарной) и постзигадиапофизарной пластинами справа и слева повреждена и разрушена, вероятно, инфрапостзигапофизарная (постзигапофизарно-центродиапофизарная) впадина была неглубокой или почти не выраженной. Между пре- и постзигапофизом, на дорсальной стороне над основанием поперечного отростка диапофиза и у основания остистого отростка находится глубокая узкая спинодиапофизарная впадина. Парапофизы довольно сильно выступают, расположены посередине высоты тела позвонка у его переднего края. Фасетки парапофизов удлинненно-овальной формы, их длинная ось почти вертикальна, немного отклоняется каудально в дорсальной части, где парапофизы переходят в парадиапофизарную пластину. Задний центропарапофизарный (постпарапофизарный) гребень не выражен. Спинномозговой канал спереди почти изометричный (высота равна ширине), округло-четырёхугольный, а сзади узкий, высокий (высота в 1.5 раза больше максимальной ширины), субовальный. Остистый отросток высокий, его высота относится к высоте тела позвонка спереди примерно как 2.5 (однако относительно низкий для ктенозаврисцид, но существенно выше, чем у рауизухид), сжат с боков, имеет минимальную кранио-каудальную длину в сво-

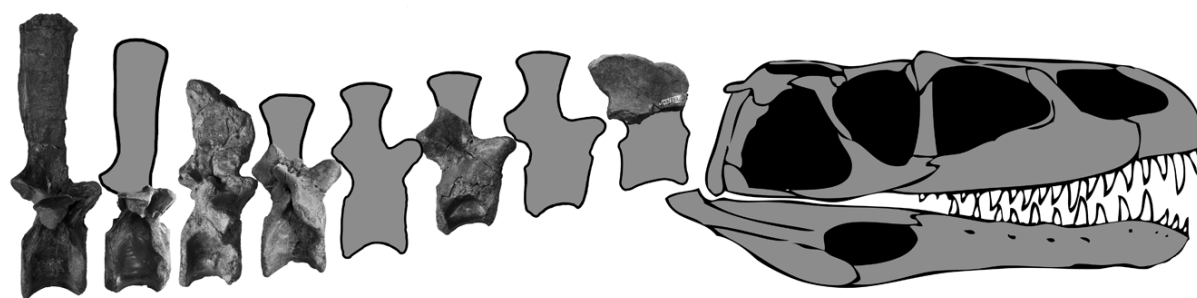


Рис. 7. *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov.; реконструкция шейного и переднегрудничного отдела позвоночного столба по голотипу ПИН, № 1043/1346 и по экз. ПИН, №№ 1043/1128, 656, 1493, 147; контур черепа по (Nesbitt, 2005).

ей нижней части, сверху эта длина увеличивается, причем задний край расширяется быстрее и поэтому имеет форму пологой дуги. Остистый отросток немного наклонен вперед и выглядит дугообразно изогнутым, так как его передний край немного вогнут, а задний — полого выступает. Именно такая форма остистых отростков переднегрудничных позвонков типична для ктенозаврисцид — их спинной гребень образован удлиненными остистыми отростками, в передней части туловища и задней части шеи дугообразно загибающимися вперед, в средней части туловища — вертикальными, максимальной высоты, в задней части туловища и передней части хвоста — дугообразно загибающимися назад (Krebs, 1969; Nesbitt, 2005; Butler et al., 2009). На дорсальном конце остистого отростка имеется рогозистое утолщение, широко-овальное, поперечно расширенное, с загибающимися вниз латеральными краями. Презигапофизы и постзигапофизы косо расположены, под углом к горизонтали примерно 35° – 40° , их сочленовные поверхности широкие, короткие. Между презигапофизами находится горизонтально расположенная интрапрезигапофизарная пластина, образующая дорсальную стенку спинномозгового канала. Постзигапофизы в вентральной части более сближены по сравнению с презигапофизами. Вероятно, имелся гипосфен. Презигапофизы соединяются с остистым отростком длинными спинопрезигапофизарными пластинами (или гребнями). Постзигапофизы соединяются с остистым отростком небольшой длины спинопостзигапофизарными пластинами (или гребнями). Между презигапофизами и спинопрезигапофизарными пластинами располагается длинная спинопрезигапофизарная (преспинальная) впадина, наиболее глубокая в своей вентральной части. Между постзигапофизами и спинопостзигапофизарными пластинами располагается короткая спинопостзигапофизарная (постспинальная) впадина.

Неполный туловищный позвонок (экз. ПИН, № 1043/145, рис. 6) сохранился весьма фрагмен-

тарно и частично деформирован. Его остистый отросток также очень высокий, но более короткий в кранио-каудальном направлении по сравнению с таковым голотипа.

Имеющиеся материалы позволяют реконструировать строение шейного отдела позвоночника (рис. 7). Шея быстровизуха была сильно приподнята относительно горизонтали и имела сигмоидальный изгиб, как и у восточноевропейских грацильных рауизухид (Сенников, 1990, 1995). Соответственно, голова занимала более высокое положение, выгодное для хищника. Судя по форме шейных позвонков, сходная форма шеи была и у других ктенозаврисцид, хотя на их реконструкциях шея показана горизонтальной (Krebs, 1969; Ebel et al., 1998; Nesbitt, 2005; Nesbitt et al., 2011).

Правая подвздошная кость (экз. ПИН, № 1043/831, рис. 8) сохранилась не полностью, ее вентральный, краниальный, каудальный края и супраацетабулярный гребень повреждены и частично обломаны. Дорсальная пластина кости низкая и относительно длинная, ацетабулярная часть невысокая. Преацетабулярный отросток дорсальной пластины короткий, относительно тонкий, слабо выражен, загнут медиально. Постацетабулярный отросток дорсальной пластины очень утолщенный, почти изометричный в сечении, расположен почти горизонтально и отогнут несколько латерально; его дорсальный и вентральный края расширены и уплощены. Дорсальный край дорсальной пластины в средней части тонкий и седловидно прогнут вниз, а в каудальной и краниальной части утолщен. Супраацетабулярный гребень чрезвычайно мощный, очень сильно выступает, занимает весь дорсальный край вертлужной впадины. Примерно на расстоянии одной трети его длины от переднего края, в месте, где он наиболее сильно выступает, супраацетабулярный гребень укреплен мощным пологим вертикальным гребнем (контрфорсом). Этот гребень проходит от дорсальной стороны супраацетабулярного гре-

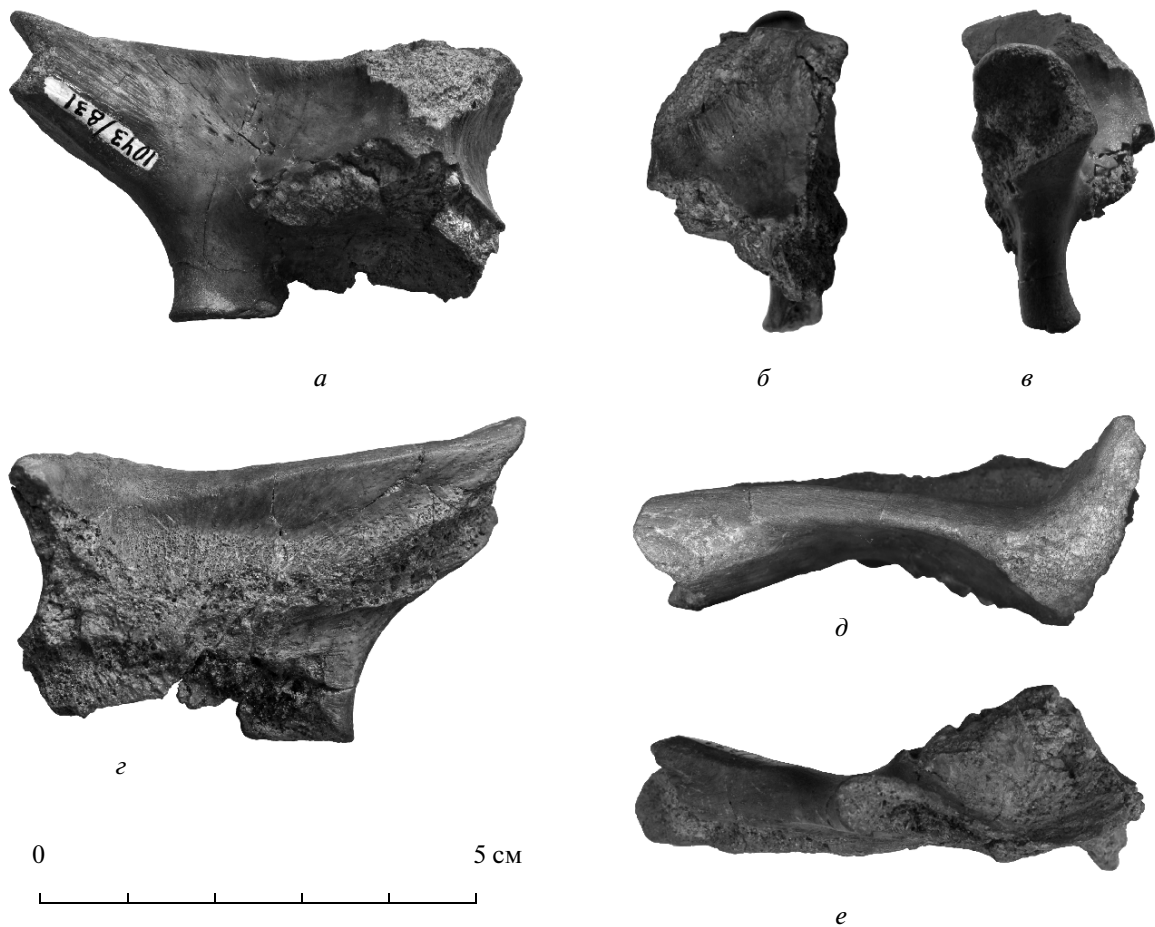


Рис. 8. *Bystrowisuchus flerovi* sp. nov.; экз. ПИН, № 1043/831, правая подвздошная кость: *a* – латеральная, *б* – краниальная, *в* – каудальная, *г* – медиальная, *д* – дорсальная, *е* – вентральная стороны.

бенья до дорсального края подвздошной кости, где последний максимально утолщен и образует резкий изгиб. Вертлужная впадина небольшая, глубокая, четко разделяется на две части – нижнюю, округло-вогнутую, образованную латеральной поверхностью тела кости, и верхнюю, почти плоскую – вентральной поверхностью супраацетабулярного гребня. Очевидно, именно вентральная поверхность супраацетабулярного гребня была основным местом упора проксимальной головки бедренной кости. Исходя из такой морфологии супраацетабулярного гребня, можно предположить, что подвздошная кость располагалась субвертикально, как у других ктенозаврисцид и у попозаврид, а не отклонялась вбок с переориентацией вертлужной впадины до вентро-латеральной и даже почти вентральной, как у типичных рауизухид. Однако из-за повреждения и разрушения нижней части остаются неизвестными размеры и общая форма вертлужной впадины (сохранившийся участок относительно небольшой), как и форма сочленения подвздошной кости с лобковой. Ножка

для седалищной кости сохранилась почти целиком, и ее горизонтальная расширенная и уплощенная вентральная сочленовная поверхность разрушена незначительно. На медиальной стороне у заднего края подвздошной кости и в основании ее постацетабулярного отростка сохранилась только каудальная часть отпечатка заднего крестцового ребра. Таким образом, остается неясным число крестцовых ребер и их форма.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения, из оврага Липовская балка, экз. ПИН, № 1043/393, остистый отросток эпистрофея; экз. ПИН, № 1043/1128, неполный шейный позвонок; экз. ПИН, №№ 1043/656, 1493, неполные заднешейные позвонки; экз. ПИН, № 1043/147, неполный переднетуловищный позвонок; экз. ПИН, № 1043/831, правая подвздошная кость; из оврага Пахотный экз. ПИН, № 1043/145, неполный переднетуловищный позвонок.

З а м е ч а н и я. Среди материалов из Донской Луки к *Vystrowisuchus flerovi*, вероятно, принадлежат также значительное число умеренно удлиненных туловищных и хвостовых позвонков текодонтов среднего размера.

СЕМЕЙСТВО LOTOSAURIDAE SENNIKOV, FAM. NOV.

Типовой род — *Lotosaurus* Zhang, 1975.

Д и а г н о з. Специализированные растительная или всеядные ктенозаврискоиды. Череп с резко укороченной преорбитальной частью. Заднее преорбитальное окно небольшое, изометричное. Ноздри крупные, изометричные. Челюсти укороченные, с клювообразно заостренными передними концами. Зубы отсутствуют, на челюстях был развит роговой клюв. Подвздошная кость высокая, ее дорсальная пластина относительно короткая. Когтевые фаланги тупые, уплощенные.

С о с т а в. *Lotosaurus* Zhang, 1975, средний триас Китая.

С р а в н е н и е. *Lotosauridae* отличаются от *Stenosauriscidae* резко укороченной преорбитальной частью черепа, менее крупными изометричными задними преорбитальными окнами, более крупными и менее удлиненными ноздрями, укороченными челюстями с клювообразно заостренными передними концами, отсутствием зубов, более короткой и высокой подвздошной костью, тупыми уплощенными когтевыми фалангами.

Происхождение лотозавров и эволюция рауизухий

Как уже упоминалось, раннетриасовый *Vystrowisuchus* по своей морфологии занимает промежуточное положение между ранними рауизухидами и типичными ктенозаврисцидами. Переизучение *Xilousuchus* из верхов нижнего триаса Китая показало принадлежность этого рода к ктенозаврисцидам (Nesbitt et al., 2011). Высота остистых отростков переднетуловищных позвонков *Xilousuchus* еще относительно невелика, как и у *Vystrowisuchus*, однако их форма типична для ктенозаврисцид. В то же время *Stenosauriscus* из верхов нижнего триаса Германии уже обладал гипертрофированно удлиненными остистыми отростками туловищных позвонков (Butler et al., 2011). Открытие быстровизуха и многочисленные новые данные по морфологии ктенозаврискоидов позволяют по-новому рассмотреть филогению и систему рауизухий. Присутствие нескольких различающихся по своей морфологии специализированных форм — *Vystrowisuchus*, *Xilousuchus* и *Stenosauriscus* — на разных континентах в конце раннего триаса и появление ранних рауизухид в начале оленекского века (середина раннего триаса) в Восточной Европе свидетельствуют о существенно более древней, раннетриасовой адаптивной радиации рауизухий. Данные палеоихнологии указывают

также на появление динозавроморфных текодонтов с начала оленекского века (Brusatte et al., 2011). Очевидно, что основные филогенетические линии текодонтов обособились и развивались независимо уже с начала триаса. Вместе с наличием крупного специализированного протерозухида *Archosaurus* в конце перми в Восточной Европе и следов текодонтов в терминальной перми Польши, все это может рассматриваться как доказательство возникновения архозавров уже задолго до конца перми. Таким образом, специализация, дифференциация и первые стадии адаптивной радиации текодонтов имели место уже по крайней мере в поздней перми.

При рассмотрении эволюции архозавроморф весьма информативными представляются шейные позвонки, демонстрирующие большую морфологическую пластичность и разнообразную специализацию, связанную с различной специализацией шеи и головы, в которой наиболее ярко проявляется способ питания и локомоции, то есть, важнейшие черты экологического типа животного и направления развития данной группы. Исходными для архозавров я полагаю неспециализированные, слабо удлиненные шейные позвонки ранних протерозухид и эупаркериид. Гигантские робустные эритрозухиды с огромной головой и, соответственно, короткой шеей обнаруживают тенденцию к резкому укорочению шейных позвонков (Сенников, 1990, 1995).

В адаптивной радиации ранних рауизухий, известных в первую очередь из Восточной Европы, намечаются два типа строения, соответствующие, вероятно, двум основным филогенетическим линиям — 1) относительно небольшие и грацильные, с длинной шеей и небольшой головой и 2) более крупные и массивные, с более короткой шеей и большой головой (Сенников, 1990, 1995). У первых шейные позвонки обнаруживают тенденцию к удлинению, а у вторых — к некоторому укорочению. У первых подвздошные кости и, соответственно, вертлужные впадины слабо отклонены вбок и ориентированы в основном латерально, а у вторых — сильно отклоняются вбок вплоть до вентральной ориентации вертлужной впадины (типичный рауизуховый тазобедренный сустав). Среди восточноевропейских рауизухид к грацильным длинношеим рауизухидам — тицинозухидам относятся *Tsylmosuchus*, *Vytshgedosuchus*, *Dongusuchus*, *Dongusia*, *Energosuchus*, причем первые три образуют, вероятно, одну филогенетическую линию с тремя последовательными стадиями развития и специализации. К ранним массивным короткошеим рауизухидам — рауизухидам относятся *Jaikosuchus*, *Scythosuchus*, *Vjushkovisaurus*, *Jushatyria* (Сенников, 1990, 1995). Хотя следует отметить, что у ранних восточноевропейских рауизухид различия грацильных длинношеих и массивных короткошеих форм проявляются не столь резко.

Из ранних грацильных длинношеих рауизухид, очевидно, можно вывести более поздних грацильных рауизухий с чертами своеобразной специализации — попозавроидов и ктенозаврисцидов, сохраняющих принципиально те же пропорции головы и шеи и строение таза. Любопытно, что среди этих специализированных грацильных рауизухий, кроме типичных для этой группы хищников, возникают всеядные или растительноядные формы — лотозавриды и шувозавриды, у которых зубы исчезли и сменились роговым клювом. Короткошее рауизухиды дали в среднем и позднем триасе крупных и гигантских массивных хищников с большой головой и со своеобразным строением тазобедренного функционального блока.

Такое разнообразие рауизухий наводит на мысль о более широком распространении грацильных длинношеих с небольшой головой — “целюрозавровых” и крупных или гигантских, массивных с короткой шеей и большой головой — “карнозавровых” типов строения среди архозавров. При этом “карнозавры” — типичные хищники, а “целюрозавры” являлись не только хищниками, но обнаруживают еще и тенденцию к всеядности и растительноядности. Среди теропод “карнозавры” и “целюрозавры” оказались сборными группами, например, крупные хищные динозавры карнозаврового типа возникали несколько раз. Среди лагозухий (динозавроморфных текодонтов) герреразавриды параллельно и независимо реализовали карнозавровый морфотип, а лагозухиды и силезавриды — целюрозавровый, причем силезавриды стали всеядными или растительноядными.

Таким образом, для рауизухий можно предложить следующую систему:

Отряд Thecodontia

Подотряд Pseudosuchia

Инфраотряд Rauisuchia

Надсемейство Rauisuchiaidea von Huene, 1942

Семейство Rauisuchidae von Huene, 1942

Подсемейство Ticinosuchinae Sennikov, 1995

Подсемейство Rauisuchinae von Huene, 1942

Надсемейство Stenosaurischoidea Kuhn, 1964

Семейство Stenosauriscidae Kuhn, 1964

Семейство Lotosauridae fam. nov.

Надсемейство Popsauroidea Nopsca, 1928

Семейство Popsauridae Nopsca, 1928

Семейство Shuvosauridae Chatterjee, 1993

Открытие быстровизуха в составе фауны позвоночных Донской Луки, населявшей северное побережье Тетиса, подтверждает ее сходство не с одновозрастными восточноевропейскими, а с Центрально-Европейской и даже Евро-Американской фаунами, например, по преобладанию рауизухий — рауизухид и ктенозаврисцид, по отсутствию протерозухид и эритрозухид среди теко-

донтов, по наличию эозауроптеригий — циматозаврид и пролацертилий — танистрофеид. Ктенозаврисциды были распространены в конце раннего и в среднем триасе на территории США, Англии, Германии, юга Европейской России и Китая, а также проникали в Восточную Африку.

Статья подготовлена при поддержке гранта РФФИ № 10-05-00611-а; Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 15 “Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем”, Подпрограмма II; гранта Американского Палеонтологического общества PalSIRP—Sepkoski grant — Project RUG1-33014-XX-09.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних А.В. и др. Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении “Донская Лука” (Волгоградская область). Статья I // Изв. Высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 2001. № 6. С. 33–38.
- Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних А.В. и др. Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении “Донская Лука” (Волгоградская область). Статья II // Изв. Высш. учебн. завед. Геол. и разведка. 2002. № 2. С. 43–53.
- Рыков С.П., Очев В.Г. О местонахождениях триасовых позвоночных на Донской Луке // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Вып. 3. Ч. 1. Саратов: Изд-во Саратовск. ун-та, 1966. С. 58–62.
- Сенников А.Г. Новые данные по рауизухидам Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 3–16.
- Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г. Эволюция посткраниального скелета архозавров в связи с новыми находками раннетриасовых рауизухид в России // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 44–56.
- Сенников А.Г. Новые танистрофеиды (Reptilia: Archosauromorpha) из триаса Европы // Палеонтол. журн. 2011. № 1. 82–96.
- Brusatte S.L., Niedźwiedzki G., Butler R.J. Footprints pull origin and diversification of dinosaur stem-lineage deep into Early Triassic // Proc. Roy. Soc. London. Ser. B. 2011. V. 278. № 1708. P. 1107–1113.
- Butler R.J., Barrett P.M., Abel R.L., Gower D.J. A possible stenosauriscid archosaur from the Middle Triassic Manda beds of Tanzania // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. № 4. P. 1022–1031.
- Butler R.J., Brusatte S.L., Reich M. et al. The sail-backed reptile Ctenosauriscus from the latest Early Triassic of Germany and the timing and biogeography of the early archosaur radiation // Public Library of Science (PLOS) One. 2011. V. 6. Iss. 10. P. 1–28.
- Ebel K., Falkenstein F., Haderer F.-O., Wild R. Ctenosauriscus koeneni (von Huene) und der Rauisuchier von wolbschut-biomechanische Deutung der Wirbelsäule und Beziehungen zu Chirotherium sickleri Kaup // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser. B (Geol. Paläontol.). 1998. № 261. S. 1–18.

Gower J.D., Schoch R.R. Postcranial anatomy in the raiisuchian archosaur *Batrachotomus kupferzellensis* // J. Vertebr. Paleontol. 2009. V. 29. № 1. P. 103–122.

Krebs B. *Ctenosauriscus koeni* (von Huene), die Pseudosuchia und die Buntsandstein-Reptilien // Ecl. geol. helv. 1969. Bd 62. № 2. S. 697–714.

Kuhn O. Ungelöste Probleme der Stammgeschichte der Amphibien und Reptilien // Jahr. Ver. Vaterland. Naturk. Württemberg. 1964. Bd 118/119. S. 293–325.

Nesbitt S.J. Osteology of the Middle Triassic pseudosuchian archosaur *Arizonasaurus babbitti* // Histor. Biol. 2005. V. 17. P. 19–47.

Nesbitt S.J., Liu J., Li C. A sail-backed suchian from the Heshanggou Formation (Early Triassic: Olenekian) of China // Earth and Environmental Sci. Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 2011. V. 110. № 3–4. P. 271–284.

Wilson J.A. A nomenclature for vertebral laminae in sauropods and other saurischian dinosaurs // J. Vertebr. Paleontol. 1999. V. 19. № 4. P. 639–653.

Wilson J.A., D'Emic M.D., Ikejiri T. et al. A nomenclature for vertebral fossae in sauropods and other saurischian dinosaurs // Public Library of Science (PLOS) One. 2011. V. 6. Iss. 2. P. 1–19.

Zhang F.-K. A new thecodont *Lotosaurus*, from Middle Triassic of Hunan // Vertebr. Palasiat. 1975. V. 13. № 3. P. 144–147.

The First Ctenosauriscid (Reptilia: Archosauromorpha) from the Lower Triassic of Eastern Europe

A. G. Sennikov

A new Early Triassic thecodont from the Donskaya Luka locality is described. A new species and genus of Rausuchidae, *Bystrowisuchus flerovi* gen. et sp. nov., the first East European and earliest known member of the family Ctenosauriscidae is established. The taxonomy and phylogeny of Rausuchidae and their stratigraphical and geographical distribution in connection with new finds are discussed.

Keywords: Archosauromorpha, Rausuchia, Ctenosauriscidae, systematics, phylogeny, Early Triassic, Eastern Europe.