

УДК 567.953(47)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТРЕМАТОЗАВРОИДНЫМ ЛАБИРИНТОДОНТАМ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 4. РОД BENTHOSUCHUS EFREMOV, 1937

© 2012 г. И. В. Новиков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 12. 09. 2011 г.

Принята к печати 7.11.2011 г.

Приведены результаты ревизии и уточнен диагноз трематозавроидного рода *Benthosuchus* Efremov, 1937. В составе этого рода выделяются ранее установленные *B. sushkini*, *B. korobkovi*, *B. bashkiricus*, а также описывается новый вид *B. gusevae*. Новая форма, являющаяся архаичной в составе рода, по ряду признаков близка к архаичному капитозавриду *Wetlugasaurus samarensis*, что подтверждает непосредственную близость обоих родов.

Родовое название *Benthosuchus* было предложено И.А. Ефремовым (1937) вместо преокупированного *Benthosaurus* для формы, обнаруженной им в местонахождении Вахнево (Вологодская область) в 1927 г. и первоначально (Efremov, 1929) описанной как *Benthosaurus sushkini* Efremov.

Несколько ранее образец из Вахнево (сборы В.Г. Хименкова начала 1900-х гг.) был использован в числе остатков, послуживших для описания Н.Н. Яковлевым (1916) *Rhinesuchus wolgo-dwinensis* Yakowlev — первой триасовой темноспондильной амфибии с территории России. Этот образец, представляющий собой фрагмент преорбитальной части черепа (Яковлев, 1916, рис. 5, табл. II, фиг. 3), как и другие описанные Яковлевым в этой статье остатки темноспондильных амфибий, несомненно, не принадлежат южноафриканскому роду *Rhinesuchus*, на что указывалось еще М.А. Шишкиным (1964) и В.Г. Очевым (1966). Более того, вышеуказанный фрагмент черепа практически не отличим от соответствующей части скелета *Benthosuchus sushkini*, показывая его характерные диагностические особенности (например, почти параллельные постфенестральные зубные ряды и отчетливая вогнутость боковых контуров черепа на уровне ноздрей). В связи с тем, что голотип для *Rhinesuchus wolgo-dwinensis* Яковлевым указан не был, мы на правах первого ревизирующего и в целях сохранения видового названия, предложенного Ефремовым для вахневского бентозуха, обозначаем в качестве лектотипа *Rhinesuchus wolgo-dwinensis* фрагмент правой половины черепа из местонахождения Большая Слудка (Яковлев, 1916, рис. 1), хранящийся в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф.Н. Чернышева, г. Санкт-Петербург (экз. ЦНИГР № 4/1562).

В 1958 г. Очев из низов триаса Оренбургской области описывает новый род *Parabenthosuchus* (с типовым видом *P. uralensis*), считая его предковой формой для *Benthosuchus* (Очев, 1958). Основанием для такого заключения послужило сильное окостенение мозговой коробки у новой формы. Позднее, Очев (1966) приходит к выводу о ее принадлежности роду *Benthosuchus*.

Ж. Леман (Lehman, 1961), предполагая наличие в раннем триасе тесных фаунистических связей Восточной Европы и Мадагаскара, описывает из нижнего триаса последние новые виды *Benthosuchus* (*B. madagascarensis* Lehman) и *Wetlugasaurus* (*W. milotti* Lehman). Сходство новых форм с восточноевропейскими родами в основном ограничивалось общим очертанием черепа и формой постфенестрального зубного ряда. В дальнейшем практически все исследователи пришли к выводу об отличии этих форм как от *Benthosuchus*, так и *Wetlugasaurus*, причем некоторыми из них (Warren, Hutchinson, 1988; Maryanska, Shishkin, 1996; Schoch, Milner, 2000; Steyer, 2003 и др.) доказывалась синонимичность этих двух форм, в то время как другие (Hewison, 2007) высказывают мнение о принадлежности материала, отнесенного первоначально к *Benthosuchus madagascarensis*, двум различным родам.

В каталоге пермских и триасовых тетрапод СССР (Каландадзе и др., 1968) в состав рода *Benthosuchus*, помимо типового вида и *B. uralensis* (Otschev), был также включен в качестве *nomen nudum* новый вид *B. bashkyricus* Otschev из верхов ветлужской серии Южного Приуралья. Его описание и изображение было позднее опубликовано в монографии Очева под видовым названием *B. bashkiricus* (Очев, 1972). В этой же монографии Очев приводит более детальное описание *Benthosuchus uralensis* (обращая особое внимание на стро-

ение его мозговой коробки), а также своеобразного фрагмента нижней челюсти (экз. СГУ, № 104/80 = экз. ПИН, № 4169/1) из местонахождения Белогоры I (Оренбургская область), не только предположительно отнесенного к роду *Benthosuchus*, но и описанного как его новый вид (*Benthosuchus* ? sp. nov.). Основанием для последнего решения послужило сильное развитие медиального отростка *surpaangulare*, не характерное для других представителей рода. Изучение нами этого образца также подтвердило принадлежность его к роду *Benthosuchus*. Что же касается стратиграфической приуроченности этого образца к “средней части ветлужской серии” (ныне – рыбинскому горизонту), то она не является столь бесспорной, т.к. один из образцов из этого же местонахождения (экз. СГУ, № 104/220 = экз. ПИН, № 4169/3), описанный Очевым как *Benthosuchus* cf. *sushkini* (Очев, 1972, с. 157), по нашему мнению, принадлежит к одному из поздних представителей рода *Wetlugasaurus*, широко распространенных в более молодых отложениях (слудкинский и усть-мыльский горизонты). Если же принять более молодой, чем рыбинский, возраст вмещающих “*Benthosuchus* ? sp. nov.” отложений, то присутствие здесь представителя *Benthosuchus*, характеризующегося сильным развитием медиального отростка надугловой кости (признаком, типичным для трематозавридов), уже не кажется столь неожиданным. Однако выделение нового вида на основе такого скудного материала представляется преждевременным.

Еще один вид рода *Benthosuchus* – *B. korobkovi* Ivachnenko – был описан М.Ф. Ивахненко (1972) из одного из самых богатых местонахождений раннетриасовой флоры и фауны в мире – местонахождения Тихвинское.

В 1989 г. С.Н. Гетманов публикует монографию, обобщающую данные по семейству *Benthosuchidae* в целом, включая и род *Benthosuchus* (Гетманов, 1989). В ней детально описывается морфология черепа бентозухид и анализируются эволюционные тенденции внутри этой группы. В составе рода *Benthosuchus* помимо типового вида и ранее известных *B. uralensis*, *B. korobkovi* и *B. bashkiricus* был выделен еще один, новый вид – *B. bystrowi* Getmanov, типовое местонахождение которого точно не известно.

Полученные за последние два десятилетия материалы по роду *Benthosuchus* из различных раннетриасовых местонахождений Европейской России (сборы А.Г. Сенникова, Н.Н. Каландадзе, М.А. Шишкина и автора), а также детальное переизучение ранее полученного материала (в том числе типового) из сборов И.А. Ефремова, Ф.М. Кузьмина, Г.И. Блома, В.П. Твердохлебова, С.Н. Гетманова позволили провести ревизию рода, результаты которой приведены ниже. Ее значение определяется

важностью выявления путей морфологических преобразований внутри названного рода (стоящего в основании радиации триасовых трематозавроидных амфибий), а также ролью представителей рода *Benthosuchus* и его дериватов для региональной биостратиграфии.

Одним из результатов ревизии является выделение нового представителя рода – *B. gusevae* sp. nov. на основе полного черепа, найденного сотрудником Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина (далее – СОИКМ) Л.В. Гусевой в местонахождении Алексеевка I (бассейн р. Таволжанки). Находка была сделана в 2003 г. во время совместной с ПИН РАН экспедиции при поддержке ОАО “Самараэнерго”. К этой же форме нами отнесен ряд находок из других местонахождений Общего Сырта (см. ниже). Новый вид является самым ранним представителем рода, известным как из верхов копанской [ныне – сухореченской (Твердохлебов, 2002)] свиты вохминского горизонта, так и из низов старицкой (ныне – каменноярской) свиты рыбинского горизонта Общего Сырта, причем в некоторых местонахождениях (Алексеевка I, Красная Яруга I и др.), приуроченных в том числе и к низам каменноярской свиты (первое из указанных местонахождений), он встречен совместно с архаичным капитозавридом *Wetlugasaurus samarensis* Sennikov – формой, считавшейся до этого характерной только для вохминского горизонта этого региона (Shishkin et al., 2000b).

Следует отметить, что ранее в качестве наиболее древнего и архаичного представителя рода рассматривался упоминавшийся выше *B. uralensis* (Очев, 1958, 1966). Однако переизучение типового материала по этому виду показало, что он является младшим синонимом *B. sushkini*, а основной отличительный его признак (сильное окостенение мозговой коробки), отмеченный Очевым (1958) при первоописании, встречается в норме у *B. sushkini* из южных регионов Восточно-Европейской платформы (Бузулукская впадина). Что же касается стратиграфической привязки голотипа *B. uralensis*, происходящего из местонахождения Блюменталь I, то вмещающие костные остатки отложения здесь однозначно не принадлежат самым низам разреза вохминского горизонта, поскольку имеют отрицательную остаточную намагниченность. Последняя характерна для верхов вохминского, всего рыбинского и низов слудкинского горизонтов Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья (Решение..., 1982). Более того, встреченные совместно с голотипом *Benthosuchus uralensis* остатки текодонтов (*Chasmatosuchus* sp., экз. ПИН, №№ 4167/3, 4), по мнению А.Г. Сенникова (устное сообщение), имеют возраст не древнее рыбинского.

В нижеприведенных диагнозах и описании видового состава рода *Benthosuchus* указываются

следующие индексы, частично использованные нами ранее (Новиков, 2007, 2010) для трематозавроидов с территории Восточной Европы: пренариального удлинения (rgn ; отношение длины пренариального отдела к ширине черепа на уровне переднего края ноздрей), посторбитального удлинения (ro ; отношение расстояний от затылочного вреза до уровня середины орбит и до пинеального отверстия), удлинения черепа (lw ; отношение длины черепной крыши по сагитальной линии к максимальной его ширине) и индекс симфизного удлинения (sl ; отношение длины симфизного отдела к его ширине у одной из ветвей нижней челюсти).

Статья подготовлена при поддержке РФФИ (проект № 10-05-00611а), ОАО “Самараэнерго”, г. Самара и ОАО “Оренбургэнерго”, г. Оренбург. Автор искренне благодарен М.А. Шишкину за ценные советы и критические замечания. Фотографии выполнены А.В. Мазиным.

СЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHIDAE EFREMOV, 1937

ПОДСЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHINAE EFREMOV, 1937

Род *Benthosuchus* Efremov, 1937

Rhinesuchus: Яковлев, 1916, с. 158 (pars).

Benthosaurus: Efremov, 1929, с. 757; Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936, с. 56.

Benthosuchus: Ефремов, 1937, с. 131; Быстров, Ефремов, 1940, с. 12; Шишкин, 1964, с. 90; 1995, с. 59; Очев, 1972, с. 155; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Ивахненко, 1972, с. 93; Гетманов, 1989, с. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 11; Shishkin et al., 2000a, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103.

Rasaurus: Кузьмин, 1938, с. 14 (pars).

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

Типовой вид — *Benthosaurus sushkini* Efremov, 1929; нижний триас, рыбинский горизонт Восточной Европы.

Д и а г н о з. Череп крупных размеров (до 40 см), уплощенный, с вытянутым преорбитальным и в меньшей степени пренариальным (индекс rgn — 0.4–0.6) отделами; боковые края прямые или слегка выпуклые, несколько вогнутые в области ноздрей. Имеется зачаточная предпинеальная зона роста (индекс ro — 1.75–2.0). Может присутствовать *septomaxillare*. *Postorbitale* с антеролатеральным выступом. Ушные вырезки с почти параллельными боковыми краями и широко округлыми вершинами. “Рога” таблитчатых костей развиты умеренно, уплощенные дорсально. Перегородка в переднем небном отверстии, как правило, неполная. Постфенестральные зубные ряды сходятся под острым углом, в виде широкой и глубокой дуги или параллельны. Небные кости контактируют с птеригоидами на вентральной поверхности неба. На *ectopterygoideum* имеется пара слегка увеличенных зубов. Шагреня на небных ветвях птеригоидов и парасфеноиде, как правило, сильно развита; на небных ветвях и теле птеригоида латерально от шагреневых полей — ямчато-бороздчатая скульп-

тура. Степень развития *crista falciformis* варьирует. *Exoccipitale* с хорошо развитым и отогнутым латерально нижнеушным отростком, значительно выступает позади тела парасфеноида. Мускульные гребни на парасфеноиде хорошо выражены, его мечевидный отросток относительно широкий. *Lamina posterior* парасфеноида развита. Желобки сенсорных каналов развиты, как правило, хорошо; скуловой желобок располагается вдоль шва чешуйчатой и квадратноскуловой костей, а височный не протягивается каудально дальше центра окостенения *supratemporale*.

Нижняя челюсть с хорошо выраженным ангулярным изгибом, маленьким и умеренно удлиненным задним меккелевым отверстием и относительно слабо удлиненным симфизным отделом (индекс sl — 1.0–1.4). Ретроартикулярный отросток короткий, с высокой *crista muscularis*; *praearticulare* не участвует в строении его лингвальной поверхности. *Foramen chordae tympani* располагается на шве *praearticulare* и *articulare*. *Crista arcuata* относительно низкая, полого дугообразно изогнутая в боковом плане. Медиальный отросток *supraangulare* не развит. Из костей короноидной серии, как правило, только на *coronoideum* постоянно имеются зубы.

Видовой состав. Кроме типового вида, *V. korobkovi* Ivachnenko, 1972, *V. bashkiricus* Otschev, 1972 и *V. gusevae* sp. nov. из нижнего триаса, ветлужского надгоризонта, верхов вохминского, рыбинского, слудкинского и усть-мыльского горизонтов Европейской России.

Сравнение. Отличается от другого рода подсемейства — *Vyborosaurus* Novikov — формой ушных вырезок, удлиненными *tabularia*; одинаковым распространением шагрени и ямчато-бороздчатой скульптуры на небных ветвях птеригоидов; неполным прикрытием *exoccipitalia* парасфеноидом с вентральной стороны; значительным развитием нижнеушного отростка *occipitale*, мускульных гребней и *lamina posterior* парасфеноида; меньшей каудальной протяженностью *sulcus temporalis*, положением и очертанием задней части *sulcus jugalis*; более сильным ангулярным изгибом нижней челюсти, значительно меньшим размером и удлинением заднего меккелева отверстия, коротким ретроартикулярным отверстием и слабым развитием его мускульного гребня, слабым каудальным распространением *praearticulare*, положением *foramen chordae tympani* на границе *praearticulare* и *articulare*, низкой *crista arcuata* и неразвитостью медиального отростка *supraangulare*.

З а м е ч а н и е. Наиболее поздние и неопределимые до вида фрагментарные остатки рода отмечены в местонахождении Нижняя Сямженьга V, приуроченном к пижмомезенской свите усть-мыльского горизонта Мезенской синеклизы.

Benthosuchus sushkini (Efremov, 1929)

Benthosaurus sushkini: Efremov, 1929, с. 757; Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936, с. 56, табл. II, прав. фиг.

Benthosuchus sushkini: Быстров, Ефремов, 1940, рис. 1–9 А, 10 – 34, 36 – 59, 60 В, 61 – 81, 82 А – I, 83, 85 А, 86 А, табл. I, II; Шишкин, 1964, с. 90, рис. 49, 50; 1995, с. 59, рис. 24 а, б; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Очев, 1972, с. 155, табл. XXXIV, фиг. 1–3; Гетманов, 1989, с. 9, рис. 2; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 11, табл. 18; Shishkin et al., 2000, с. 49, рис. 3.9; Schoch, Milner, 2000, с. 103, рис. 74, табл. 5 а, б.

Rasaurus sp.: Кузьмин, 1938, с. 14, табл. 3, фиг. 1, 2.

Parabenthosuchus uralensis: Очев, 1958, с. 487, рис. 1; Шишкин, 1964, с. 91, рис. 51.

Benthosuchus uralensis: Каландадзе и др., 1968, с. 77; Очев, 1972, с. 158, рис. 26, 27, табл. XXXIV, фиг. 4, табл. XXXV, фиг. 1; Гетманов, 1989, с. 11, рис. 3; Шишкин, 1995, с. 59, рис. 23 е; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 20, рис. 1; Shishkin et al., 2000a, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 104.

Benthosuchus bystrowi: Гетманов, 1989, с. 14, рис. 5; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 19, рис. 2; Shishkin et al., 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103.

Г о л о т и п – ПИН, № 2243/1, череп; Вологодская обл., Никольский р-н, местонахождение Вахнево; нижний триас, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

О п и с а н и е. Череп длиной до 40 см, умеренно вытянутый (индекс lw – 1.35–1.43), с прямыми боковыми краями, хорошо выраженным пережимом на уровне ноздрей и сильно удлиненным пренаринальным отделом (индекс prn – 0.55–0.6). Ноздри, слезная кость и хоаны заметно вытянуты; их длина в три и более раз превышает ширину. Индекс po – 1.85–2.0. *Septomaxillare* на дорсальной поверхности черепа отсутствует. *Crista falciformis* развита умеренно у небольших форм и сильно сглажена у крупных. Желобки каналов боковой линии хорошо развиты, непрерывные и относительно широкие; *sulcus supraorbitalis* с плавным изгибом на *praefrontale*; затылочная комиссура прерывистая. Мускульные гребни парасфеноида развиты относительно слабо и, как правило, не соединяются у средней линии. Шагреня на птеригоиде и парасфеноиде хорошо развита; на парасфеноиде шагреневое поле занимает, как правило, более половины поверхности тела, а на птеригоиде протягивается широкой полосой вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна и птеригопарасфеноидного шва. Желобки для небных вен на парасфеноиде глубокие. Мечевидный отросток относительно узкий, вентрально на всем протяжении несет киль. Задние отростки сошников в сечении высокие, заметно сжаты с боков; их передние отростки хорошо развиты и могут соединяться с медиальными отростками *praemaxillaria*, формируя тонкую перегородку. Постфенестральные зубные ряды сходятся под очень острым углом (не более 20°) или параллельны. Степень окостенения мозговой коробки варьирует. Скульптура дорсальной поверхности черепа и лабиальной поверхности нижней челюсти относительно крупная, ямчато-бороздчатая.

Ветви нижней челюсти имеют в плане прямолинейные очертания. Симфизеальный отдел удлиненный (индекс sl – 1.25–1.4), его задний край утолщенный и округлый в сечении. Зубы на *praecoronoideum* и *intercoronoideum*, как правило, отсутствуют. *Foramen chordae tympani* заметно отстоит каудально от уровня расположения наружного супраангулярного отверстия.

З а м е ч а н и е. Представители описываемого вида из южного триасового поля (Бузулукская впадина, Южное Приуралье) отличаются от таковых северных регионов (Московская и Мезенская синеклизы) значительно более полным окостенением первичного черепа (см. Гетманов, 1989). Однако, на наш взгляд, это обстоятельство при отсутствии других существенных отличий не может служить поводом для видового разграничения этих форм, но позволяет говорить о “южной” и “северной” расе, на что впервые указывалось Шишкиным (Шишкин и др., 2006).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; рыбинский горизонт, Европейская Россия.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, более 130 образцов (колл. ПИН, № 2243) из типового местонахождения, 24 образца (колл. ПИН, № 2355) из местонахождения Кудрино (Вологодская обл., Никольский р-н), 1 образец (экз. ПИН, № 5410/1) из местонахождения Большое Аксилово (Вологодская обл., Никольский р-н), 3 образца (экз. ПИН, № 3783/1, 2, 65) из местонахождения (?) Макарьев (? Костромская обл., Нейский р-н), более 10 образцов (колл. ПИН, № 2424) из группы местонахождений Мечеть (Самарская обл., Борский р-н), 5 образцов (колл. ПИН, № 4419) из местонахождения Каменный Дол (Самарская обл., Борский р-н), более 15 образцов (колл. ПИН, № 4197) из группы местонахождений Каменный Яр (Оренбургская обл., Сорочинский р-н), 3 образца (экз. ПИН, № 4195/1, 9, 12) из местонахождения Каменный II (Оренбургская обл., Тоцкий р-н), 1 образец (экз. ПИН, № 2484/1) из местонахождения Шилиха II (Нижегородская обл., Ветлужский р-н), 1 образец (экз. ПИН, № 3998/1) из местонахождения Елва Вымская (Республика Коми, Усть-Вымский р-н), 2 образца (экз. ПИН, № 4167/1, 2) из местонахождения Блюменталь (Оренбургская обл., Беляевский р-н).

Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, 1972

Benthosuchus korobkovi: Ивахненко, 1972, с. 93, рис. 1, 2; Гетманов, 1989, с. 12, рис. 4, 16а, 18, 29, 30; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 19, рис. 1; Shishkin et al., 2000a, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103.

Г о л о т и п – ПИН, № 3200/1, череп; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита (паршинская подсвита).

О п и с а н и е. Череп длиной до 30 см, умеренно вытянутый (индекс *lw* — около 1.3), с прямыми или слабо выпуклыми боковыми краями, плохо выраженным пережимом на уровне ноздрей, умеренно вытянутой пренариальной областью (индекс *pn* — 0.5). Ноздри и хоаны удлинены умеренно; отношение их длины к ширине равно 2.5. Индекс *po* — 1.75–1.9. Спорадически присутствует *septomaxillare*. Длина слезной кости более чем в три раза превосходит ее ширину. *Crista falciformis* сильно развита у молодых форм и сглаживается по мере роста. Желобки каналов боковой линии хорошо развиты, широкие, непрерывные; коленообразный изгиб *sulcus supraorbitalis* на *praefrontale*, как правило, отсутствует; затылочная комиссура не выражена. Мускульные гребни парасфеноида развиты слабо и не соединяются. Шагреня на небе хорошо развита; на парасфеноиде длина ее поля составляет половину длины кости, полоса шагрени на птеригоиде относительно широкая. Желобки для небных вен на птериго-парасфеноидных швах неглубокие. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий, со слегка выпуклой вентральной поверхностью, несет киль только в основании. Задние отростки сошников вентрально выпуклые, а передние — не соединяются с медиальными отростками предчелюстных костей, оставляя разделяющую передние небные отверстия перегородку не полной. Постфенестральные зубные ряды образуют острый угол в 20°–60°. В мозговой коробке окостеневают только *exoccipitale*.

Ветви нижней челюсти в плане слегка дугообразно изогнуты. Симфизный отдел слабо удлинённый (индекс *sl* — 1.1–1.2) с утолщенным и округлым в сечении задним краем. Зубы на *praesogonoideum* и *intersogonoideum* могут присутствовать в количестве одного–трех. *Foramen chordae tympani* располагается заметно позади уровня наружного супраангулярного отверстия.

С р а в н е н и е. Отличается от *V. sushkini* очертанием боковых краев черепа (и, соответственно, ветвей нижней челюсти), слабо вытянутой формой хоан и ноздрей, меньшим развитием пренариальной области (и, соответственно, слабой вытянутостью симфизного отдела), наличием в норме *septomaxillare*, более расширенным мечевидным отростком, расплывчатостью границ желобков для небных вен, более широким углом между постфенестральными зубными рядами и, вероятно, более частым присутствием зубов на *praesogonoideum*.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита; Ярославское Поволжье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, около 100 образцов (колл. ПИН, № 3200) из типового местонахождения, 1 образец (экз. ПИН, № 5400/1) из местонахождения Яковка (Ярославская обл., Рыбинский р-н) и 4 образца из местонахождения Тутаев (колл. ПИН, № 4260).

Benthosuchus bashkiricus Otschev, 1972

Benthosuchus bashkyricus (nom. nud.): Каландадзе и др., 1968, с. 77.

Benthosuchus bashkiricus: Очев, 1972, с. 172, табл. XXXV, фиг. 2а, б.

Benthosuchus bashkiricus: Гетманов, 1989, с. 17; Шишкин, 1995, с. 61; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin et al., 2000a, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 105.

Г о л о т и п — ПИН, № 4168/1, правая половина основания черепа; Башкортостан, Куюргазинский р-н, местонахождение Мурапталово I; нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита.

О п и с а н и е. Длина черепа около 25 см. Мускульные гребни парасфеноида не соединяются. Шагреня развита слабо. На парасфеноиде поле шагрени небольшое, расположено в основании мечевидного отростка; латерально от шагрени тело парасфеноида несет ямчатую скульптуру. На птеригоиде шагреневое поле в виде узкой линзовидной полоски протягивается только вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна, латерально замещаясь покровной скульптурой. Желобки для небных вен слабо выражены.

С р а в н е н и е. Отличается от *V. sushkini* и *V. korobkovi* слабым развитием шагрени на вентральной поверхности неба, присутствием ямчатой скульптуры на теле парасфеноида и слабой выраженностью желобков для небных вен.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, правый птеригоид (экз. ПИН, № 4168/2) из типового местонахождения.

Benthosuchus gusevae Novikov, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1; табл. XIV, фиг. 1

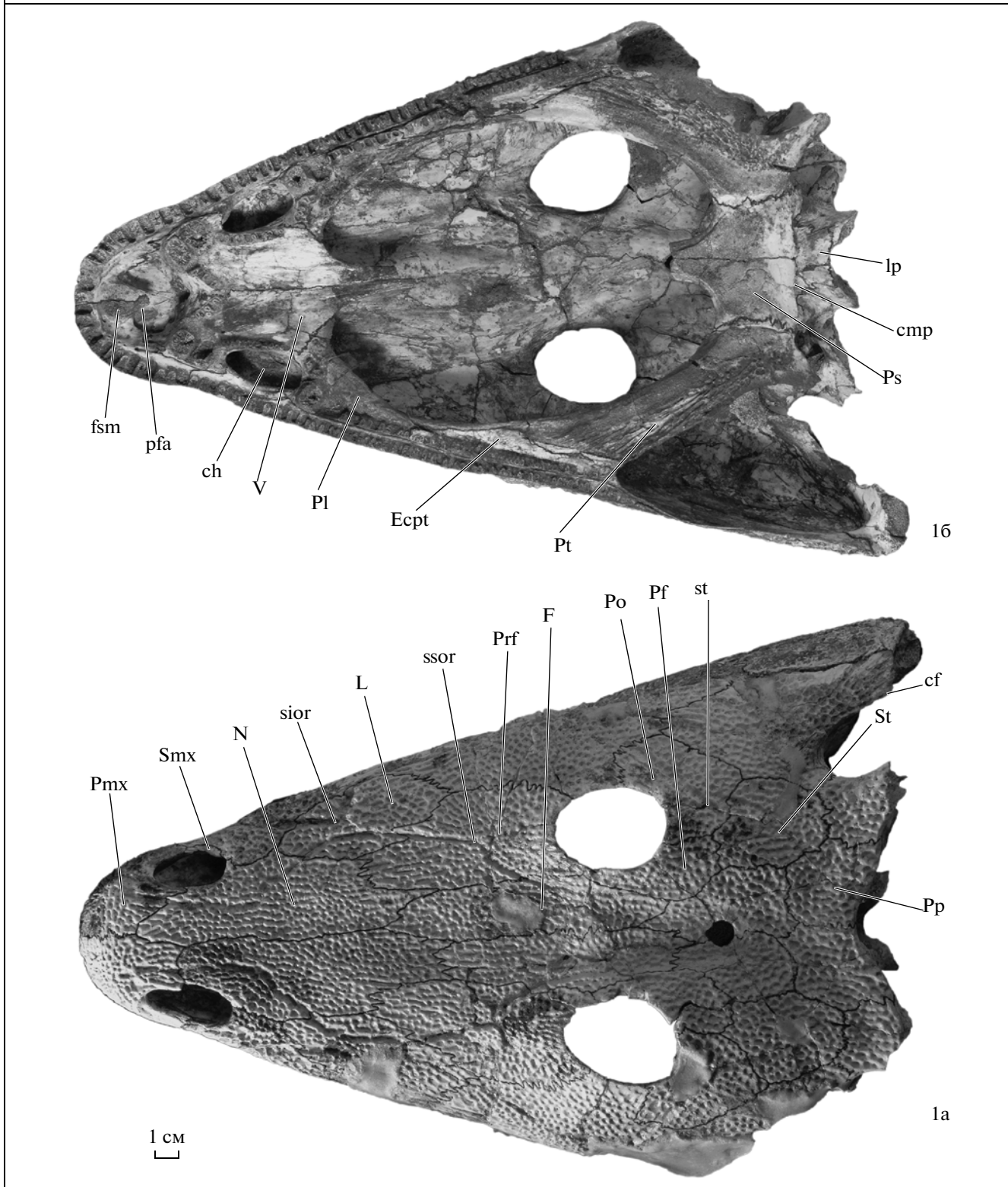
Н а з в а н и е вида в честь Л.В. Гусевой, сотрудницы СОИКМ.

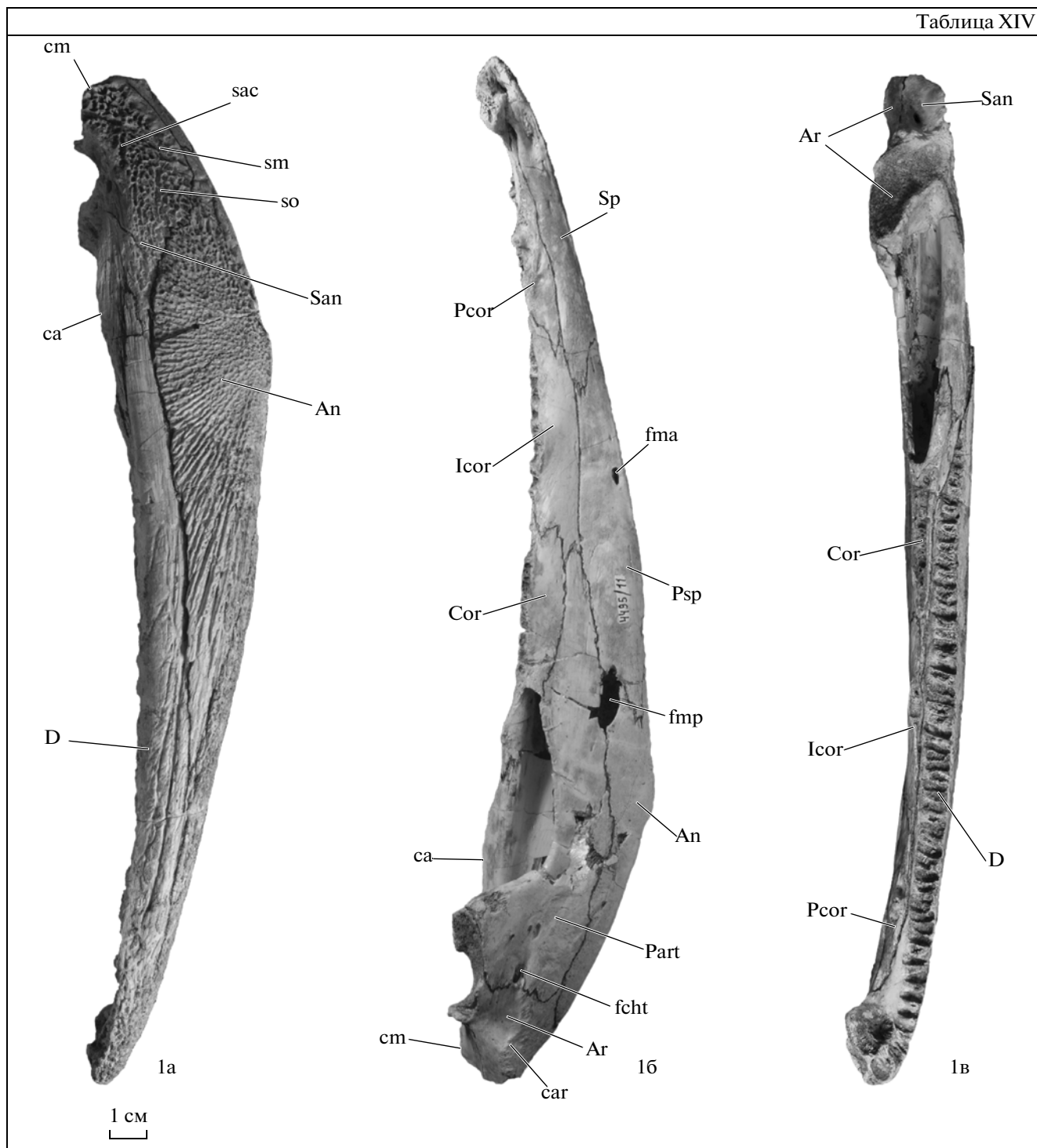
Г о л о т и п — СОИКМ, № КМК КП-23420, неполный череп; Самарская обл., Борский р-н, бассейн р. Таволжанки, местонахождение Алексеевка I;

Объяснения к таблице XIII

Фиг. 1. *Benthosuchus gusevae* sp. nov., голотип СОИКМ, № КМК КП-23420, неполный череп: 1а — сверху, 1б — снизу; Самарская обл., Борский р-н, бассейн р. Таволжанка, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, низы рыбинского горизонта, низы каменоярской свиты. Обозначения: *cf* — *crista falciformis*, *ch* — *choana*, *cmp* — *crista muscularis parasphenoidi*, *Ecpt* — *ectopterygoideum*, *F* — *frontale*, *fsm* — *fossa subrostralis media*, *L* — *lacrimale*, *lp* — *lamina posterior*, *N* — *nasale*, *Pf* — *postfrontale*, *pfa* — *processus fenestralis anterior*, *Pl* — *palatinum*, *Pmx* — *praemaxillare*, *Po* — *postorbitale*, *Pp* — *postparietale*, *Prf* — *praefrontale*, *Ps* — *parasphenoideum*, *Pt* — *pterygoideum*, *sior* — *sulcus infraorbitalis*, *Smx* — *septomaxillare*, *ssor* — *sulcus supraorbitalis*, *St* — *supratemporale*, *st* — *sulcus temporalis*, *V* — *vomer*.

Таблица XIII





Объяснения к таблице XIV

Фиг. 1. *Benthosuchus gusevae* sp. nov., экз. ПИН, № 4495/11, левая ветвь нижней челюсти: 1а – с лабиальной стороны, 1б – с лингвальной стороны, 1в – сверху; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Красная Яруга II; нижний триас, низы рыбинского горизонта, низы каменноярской свиты. Обозначения: An – angulare, Ar – articulare, ca – crista arcuata, car – crista articularis, cm – crista muscularis, Cor – coronoideum, D – dentale, fcht – foramen chordae tympani, fma – foramen meckelianum anterior, fmp – foramen meckelianum posterior, Icor – intercoronoideum, Part – praecarticulare, Pcor – praecoronoideum, Psp – postspleniale, sac – sulcus accessorius sulci mandibularis, San – supraangulare, sm – sulcus mandibularis, so – sulcus oralis, Sp – spleniale.

нижний триас, низы рыбинского горизонта, низы каменноярской свиты.

О п и с а н и е. Череп средних размеров (до 20 см длиной), треугольно-параболических очертаний, слабо вытянутый (индекс $lw = 1.2$), с укороченным преорбитальным отделом (отношение длины преорбитального отдела к длине крыши черепа по медиальной линии — 0.7), слабо выпуклыми боковыми краями, плохо выраженным пережимом на уровне ноздрей и округлым передним концом. Пренариальный отдел относительно короткий (индекс $prn = 0.4$). Ноздри и хоаны продольно овальные, их длина в два раза превышает ширину. Индекс $po = 1.8$. Орбиты относительно широко расставлены, со слабо конвергирующими вперед осями. Ушные вырезки в плане имеют почти параллельные боковые края благодаря сильно развитым *cristae falciformes*. Пинеальное отверстие округлое, относительно крупное (диаметр — 0.5 см), располагается на уровне середины длины *parietalia*. Система боковой линии развита не полно; передняя и затылочная комиссуры не выражены. Желобки каналов боковой линии относительно узкие, прерывистые. Супраорбитальный желобок прослеживается только до шва *frontale* и *postfrontale* и в центре окостенения *praefrontale* образует хорошо выраженный коленообразный изгиб; на дорсальной поверхности *nasale* этот желобок выражен в виде укрупненных и продольно удлиненных ячеек, разделенных поперечными гребнями. Участки супраорбитального и инфраорбитального желобков на слезной кости разбиты на отдельные отрезки поперечными ребрами; инфраорбитальный желобок образует Z-образную *flexura lacrimalis*. Скуловой желобок в своей задней части проходит вдоль шва *squamosum* и *quadratojugale*, образуя пологую дугу, обращенную к центру окостенения чешуйчатой кости. Височный желобок доходит до центра окостенения *supratemporale*. Резко преобладающая скульптура дорсальной поверхности мелкаячешуйчатая, состоит из округлых ямок, разделенных сглаженными гребнями. Гребнисто-бороздчатая скульптура, характеризующая зоны интенсивного роста, отмечена лишь локально (в районе шва *quadratojugale* и *jugale*). Переднее небное отверстие широко слитое. Постфенестральные зубные ряды образуют угол в 75° . Межптеригоидные окна относительно слабо вытянуты (их длина в три раза превосходит максимальную ширину), с округлыми вершинами.

На голотипе некоторые парные кости осевой зоны (*nasalia*, *frontalia* и *parietalia*) располагаются асимметрично: правые из них заметно сдвинуты вперед относительно левых. Латеральный и медиальный отростки дорсального отдела *praemaxillare*, ограничивающие ноздрю спереди, развиты в равной степени и составляют почти половину длины ее края. В боковом плане вентральный край зубной кости имеет прямолинейное очертание. Среди желобков каналов боковой линии на описываемой

кости выражен только участок супраорбитального желобка от центра окостенения до границы с *nasale*. На вентральной поверхности *praemaxillare* зубной ряд несет 30 зубов и альвеол. Основания зубов и альвеолы сдавлены продольно, приблизительно одинаковые по размеру и несколько укрупнены по сравнению с зубами на *maxillare*. Заднемедиальные отростки небной пластины *praemaxillaria* (*processi fenestrales anteriores* по: Вьюшков, Ефремов, 1940) хорошо развиты (их длина равна половине таковой переднего небного отверстия). *Fossa subrostralis media* продольно овальная, заходит своей задней четвертью на медиальные отростки *praemaxillaria*.

Среди *nasalia* на голотипе только сдвинутое вперед правое своим заостренным передним концом незначительно заходит в пренариальный отдел. У голотипа *septomaxillare* присутствует только на правой стороне, где оно в виде тонкой, нескульптурной полоски окаймляет постеролатеральный край ноздри, составляя около $1/5$ длины ее края. *Maxillare* образует на небной поверхности внешний край хоаны. Зубной ряд на *maxillare* состоит из постепенно уменьшающихся каудально зубов с вытянутыми поперечно основаниями. *Lacrimalia* сильно укорочены; отношения их длины к максимальной ширине на голотипе составляют 2.3 (левое) и 2.5 (правое). *Frontalia* не протягиваются каудально дальше уровня задних краев орбит. Форма антеролатерального выступа на *postorbitalia* у голотипа варьирует от тупого угла (правое *postorbitale*) до острого (левое). *Jugale* высокое, с пологой орбитальной вырезкой, расположенной в средней части кости. Дорсальная поверхность кости слегка выпуклая и продольно, и поперечно, с хорошо выраженными *flexura jugalis* и *sulcus supramaxillaris*. *Parietalia* заметно суживаются кпереди. *Supratemporale* относительно слабо вытянуто продольно (отношение ее длины к максимальной ширине равно 1.2). *Squamosum* несет сильно развитую *crista falciformis*. При виде сбоку этот гребень имеет вид равнобедренного треугольника с округлой вершиной и углом при ней в 120° . *Postparietale* одинаково вытянуто как продольно, там и поперечно. На его дорсальной поверхности (как и на *tabulare*) желобок затылочной комиссуры совсем не выражен. Латеральный край кости (шов с *tabulare*) почти параллелен осевой линии черепа и, таким образом, ширина кости не уменьшается каудально. Супраокципитальный отросток ориентирован вентрально, уплощен и несколько расширен. Несмотря на то, что “рога” таблитчатых костей у голотипа обломаны, уплощенность их дорсальной поверхности не вызывает сомнений. *Crista tabularis externa* на парокципитальном отростке относительно сильно развита, имеет вид тонкой и высокой пластинки, берущей начало у шва с *exoccipitale*. *Crista terminalis* тонкая, острая, но не высокая.

Vomer относительно широкий; его ширина на уровне середины хоаны в два раза превосходит ее

ширину. Переднемедиальные отростки сошников (*processi fenestrales posteriores* по: Быстров, Ефремов, 1940) плохо развиты и разделены глубокой треугольной вырезкой (заканчивающейся каудально округлым отверстием на медиальном шве), что вместе с развитыми в различной степени передними фенестральными отростками праемахиллаге придает переднему небному отверстию сердцевидную форму, известную у некоторых капитозаврид (например, *Wetlugasaurus Riabinin*). Переднелатеральные отростки сошников длинные и почти полностью образуют латеральные края переднего небного отверстия. Несколько позади и медиальнее второго сошниковых клыка, на уровне переднего края хоанальной вырезки вентральная поверхность кости у голотипа несет выходное отверстие для ветви небного нерва, от которого в каудальном направлении протягивается желобок. Сошниковая часть парахоанального зубного ряда включает 12 мелких зубчиков. Задние отростки сошников сильно уплощены дорсовентрально и слегка расширены. *Palatinum* образует с *vomer* шов, ориентированный под углом 45° – 50° к оси черепа. Антеромедиальный (сошниковый) отросток кости несет пять-шесть задних зубов парахоанального ряда, протягивающегося каудально до уровня заднего края первого палатинного клыка. Антеролатеральный отросток *palatinum*, ограничивающий хоану постеролатерально, развит относительно слабо, образуя $1/5$ длины ее латерального края. Медиальный край кости (=антеролатеральный край межптеригоидного окна) отогнут вентрально, а латеральный — несет зубной ряд из двух постхоанальных клыков и следующих за ними 10–12 мелких и слегка уменьшающихся по размеру каудально зубчиков. Зубной ряд на *ectopterygoideum* состоит из 30–33 мелких слабо уменьшающихся назад зубчиков, из которых два, расположенные на границе передней трети длины ряда, заметно увеличены.

Вентральная поверхность небной ветви *pterygoideum* по характеру скульптуры подразделяется на три продольных участка, не равных по ширине. Покрытая ямчато-бороздчатой скульптурой латеральная часть занимает около половины ширины ветви. Срединная область шириной около $1/3$ от таковой небной ветви несет шагреневое поле, которое клинообразно сужается в антеролатеральном направлении. Гладкий и узкий медиальный участок протягивается вдоль края межптеригоидного окна, скошен в его сторону и переходит на антеромедиальную часть тела кости. Граница между этим участком и шагреневым полем довольно резкая и подчеркивается продольным уступом, наиболее четко выраженным на задней половине небной ветви. Соотношение площади распространения скульптуры (в виде мелких ячеек) и шагреневое поле на вентральной поверхности тела птеригоида такое же, как и на небной ветви. Каудальное распространение шагреневое поле не

достигает уровня задней границы костного дна полости среднего уха. Вдоль медиального края (шва с парасфеноидом) вентральная поверхность кости несет отчетливый желобок для небной вены. Квадратные ветви обоих птеригоидов на голотипе обломаны. *Lamina praetotica*, ограничивающая спереди полость среднего уха, уплощена и ориентирована поперечно, с гладкой задней поверхностью. Длина костного дна полости среднего уха составляет около половины таковой тела парасфеноида.

Parasphenoideum имеет поперечно вытянутое прямоугольное тело со слегка вогнутыми боковыми краями. Его вентральная поверхность поперечно вогнута, шагреневое поле на ней распространяется каудально до уровня задней трети длины тела кости. Мускульные гребни и “карманы” для вентральных шейных мышц хорошо развиты; первые ориентированы поперечно и соединяется в медиальной части. *Lamina posterior parasphenoidei* относительно узкая и удлиненная; ее длина составляет почти половину таковой тела парасфеноида. От *processus cultriformis* сохранилось лишь уплощенное основание с относительно широким полем шагрени. *Crista parafenestralis* высокая, заостренная, нависает над телом птеригоида. На дорсальной поверхности тела парасфеноида парные выходные отверстия *arteriae carotis cerebrales* располагаются в его медиальной части у основания параптеригоидных гребней, где от них протягиваются относительно широкие и глубокие желобки, немного заходящие и на основание мечевидного отростка. Выходное отверстие задней ветви небной артерии вместе с входным отверстием для небной ветви лицевого нерва находятся на дне еще одного желобка, медиально ограничивающего *recessus conoideus*. С медиальной стороны этот желобок несколько прикрыт продольным карнизообразным выступом.

В мозговой коробке окостеневали только *exoccipitale* и *basioccipitale*, которые неразличимо срastaются. Вертикальный отросток *exoccipitale* не развит, а медиальный край щелевидного и сильно вытянутого поперечно посттемпорального отверстия образован только супраокципитальным отростком *postparietale*. Нижнеушной отросток отделен от парафенестрального гребня парасфеноида очень узкой щелью.

Из типового местонахождения происходит задний отдел левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/6), который мы также относим к описываемому виду. По признакам, доступным для сравнения (характер скульптуры латеральной поверхности *supraangulare* и *angulare*, ширина каналов органов боковой линии, расположение *foramen chordae tympani*, строение дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка), этот образец обнаруживает полное сходство с полной левой ветвью нижней челюсти представителя *Benthosuchus* (экз. ПИН, № 4495/11) из местонахождения Красная Яруга II, строение которой послужило основой

для приведенного ниже описания ветви нижней челюсти новой формы.

Ветвь нижней челюсти слабо изогнута в плане в соответствии со слегка выпуклым очертанием бокового края черепа, отмеченного у голотипа (см. выше). Симфизный отдел челюсти относительно короткий (индекс *sl* не превышает 1.0); длина симфиза составляет около 1/13 длины ветви нижней челюсти. Линия симфиза в плане образует острый угол почти в 30° с продольными осями ветвей челюсти, что также согласуется с формой черепа у голотипа. Задний край симфизальной пластинки в сечении заострен. Линия хорошо выраженного ангулярного изгиба плавная. Ретроартикулярный отросток удлинённый, его длина почти вдвое превышает таковую гленоидной впадины. Дорсальная поверхность отростка, образованная в равной степени *supraarticulare* и *articulare*, слабо сужается каудально, заметно скошена лингвально в своей задней части, ограничиваясь латерально высокой и толстой в основании *crista muscularis*, а лингвально — хорошо развитой *crista articularis*. Дно гленоидной впадины располагается на уровне верхнего края челюсти и депрессорной поверхности ретроартикулярного отростка. Заднее меккелево отверстие относительно маленькое, овально вытянутое (его длина превосходит ширину не более, чем в три раза). *Foramen chordae tympani* несколько сдвинуто вперед, располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. Желобки каналов боковой линии узкие, плохо развиты, местами выражены лишь в виде удлинённых и резко углублённых ячеек. Преобладающая скульптура латеральной поверхности *supraangulare* и *angulare* мелкоячеистая с хорошо выраженными бугорками на местах пересечения гребней. У более крупных форм (экз. ПИН, № 4495/11) по периферии угловой кости скульптура становится гребнисто-бороздчатой.

Расположение и пропорции костей нижней челюсти у описываемой формы не отличаются от таковых у других видов рода, для которых известно строение этой части скелета (*V. sushkini*, *V. kogobkovi*). *Supraangulare*, как и у других представителей рода, имеет слабо развитый *processus medialis* и невысокую, заостренную и дугообразно изогнутую вверх *crista arcuata*. Из желобков каналов боковой линии на латеральной поверхности *supraangulare* наиболее отчетливо прослеживается *sulcus mandibularis*. Помимо слабо выраженных *sulcus oralis* и *sulcus accessorius*, на одном образце (экз. ПИН, № 4495/2) отчетливо виден еще один желобок (*sulcus suboralis*), который располагается вдоль шва *supraangulare* и *angulare*, под *sulcus oralis* и соединяется с последним. *Praearticulare* на лингвальной стороне челюсти распространяется вперед до уровня шва между *coronoideum* и *intercoronoideum*, а каудально несколько не доходит до ретроартикулярного отростка. *Articulare* слагает медиальную, скошенную лингвально сторону ретроартикулярного

отростка. Передняя поверхность сочленовной кости, образующая заднюю стенку аддукторной ямы, хорошо окостенела. *Angulare* протягивается каудально несколько дальше уровня окончания *praearticulare*. Одинарное переднее меккелево отверстие относительно маленькое, вытянуто-овальной формы и располагается на границе передней трети длины *postspleniale*. Дорсальная поверхность *coronoideum* заметно приподнята над верхним краем зубной кости, скошена лингвально, ограничена с боков тонкими продольными гребнями и имеет зубной ряд из 20 небольших зубов со сжатыми продольно основаниями. *Intercoronoideum* и *praecoronoideum* имеют вид тонких вертикальных пластин, расширенных в центральной части, где их дорсальные поверхности имеют в плане узко линзовидную форму и несут округлые в основании зубы в количестве двух-трех (небольших по размеру) на *intercoronoideum* и одного (укрупненного) на *praecoronoideum*. Зубной ряд на *dentale* состоит из 63–65 зубов (включая альвеолы) с вытянутыми поперечно основаниями и приблизительно одинаковых по размеру; лишь в районе симфизного пережима и в задней части кости они несколько уменьшены. Лабиальная сторона зубной кости ниже желобка наружной челюстной артерии слабо скульптурирована и не образует карнизообразного выступа, наблюдаемого в виде вариации у нижних челюстей *Benthosuchus sushkini* (наиболее отчетливо) и *V. kogobkovi*. На расположенной выше этого желобка гладкой губной поверхности наблюдаются слабо выраженные и ветвящиеся желобки сосудистой системы.

Сравнение. Отличается от *V. sushkini* и *V. kogobkovi* укороченным (за счет преорбитального отдела) черепом (и, соответственно, слабо вытянутой формой *lacrimalia*, межптеригоидных окон и хоан), его слабым пренариальным удлинением, более слабо выраженным перегибом краев черепа на уровне ноздрей, мелкоячеистым характером скульптуры черепной крыши и нижней челюсти (с очень ограниченным распространением зон интенсивного роста), слабой выраженностью желобков системы боковой линии, наличием коленообразного изгиба супраорбитального желобка на *praefrontale*, сильным развитием *crista falciformis*, редукцией переднемедиальных и уплощенной формой задних отростков сошников, формой переднего небного отверстия, более широким углом между постфенестральными зубными рядами, более расширенным симфизным отделом нижней челюсти и заостренным в сечении его задним краем, сближенностью уровней расположения *foramen chordae tympani* и наружного супраангулярного отверстия и, вероятно, постоянным присутствием зубов на передних двух короноидах. Дополнительными отличиями от *V. kogobkovi* являются соединение мускульных гребней парасфеноида, от *V. sushkini* — выпуклые очертания ветвей нижней челюсти и черепа в плане, а также спора-

дическое присутствие septomaxillare. От *V. bashkiricus* отличия сводятся к более сильному развитию шагреня на небной поверхности, отсутствию ямчатой скульптуры на теле парасфеноида и схождению мускульных гребней в медиальной его части, а также отчетливо выраженным желобком для небных вен.

Распространение. Нижний триас, верхи вохминского (верхи сухореченской свиты) и низы рыбинского (низы каменноярской свиты) горизонтов; Общий Сырт.

Материал. Кроме голотипа, задний отдел левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/6) из типового местонахождения; задний отдел правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН № 4495/2) из местонахождения Красная Яруга I (верхи вохминского горизонта; Оренбургская обл., Сорочинский р-н); левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 4495/11) из местонахождения Красная Яруга II (низы рыбинского горизонта; Оренбургская обл., Сорочинский р-н); задняя половина правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4534/1) из местонахождения Родниковый Дол (низы рыбинского горизонта; Оренбургская обл., Сорочинский р-н); передний конец правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4419/49) из местонахождения Каменный Дол (низы рыбинского горизонта; Самарская обл., Борский р-н); передний конец правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/42) из местонахождения Алексеевка II (низы рыбинского горизонта; Самарская обл., Борский р-н).

* * *

Вышеописанный новый вид *Benthosuchus* представляет определенный интерес для оценки путей морфологических преобразований в процессе становления трематозавроидов. Бентозухиды, будучи обособленной ветвью развития этого надсемейства, несомненно, происходят от капитозавроидов (см. Шишкин, 1980). Новая форма, являясь архаичной и геологически древнейшей в составе рода *Benthosuchus*, наиболее близка к исходному капитозавроидному типу и обнаруживает большое сходство с архаичным капитозавроидом *Wetlugasaurus samarensis* Sennikov по следующим признакам: 1) слабое пренариальное и преорбитальное удлинение черепной крыши, 2) мелкоячеистый характер скульптуры крыши черепа и нижней челюсти, 3) слабое развитие системы боковой линии с узкими и прерывистыми желобками, 4) наличие коленообразного изгиба супраорбитального желобка в центре окостенения *prae frontale*, 5) расширенные и уплощенные задние отростки сошников, 6) укороченный симфизный отдел нижней челюсти, 7) сближенность *foramen chordae tympani* к уровню расположения наружного супраангулярного отверстия и, вероятно, 8) постоянное присутствие зубов на передних коронои-

дах. Практически по всем из перечисленных признаков *Benthosuchus gusevae* отличается от других представителей рода с хорошо известным строением черепа и нижней челюсти — *V. korobkovi* и *V. sushkini*.

С другой стороны, отдельные вариации в сторону признаков, характеризующих новую форму, наблюдаются у *V. korobkovi*. Так, на материале из типового местонахождения (экз. ПИН, №№ 3200/1, 15, 32, 64, 68, 167, 258) отмечено наличие коленообразного изгиба супраорбитального желобка на *prae frontale*, а экз. ПИН, № 3200/207 характеризуется широко слитым переднебным отверстием и, по-видимому, укороченным преорбитальным отделом крыши черепа. В то же время *V. sushkini* отличается от *V. gusevae* и *V. korobkovi*, в первую очередь, по наибольшей выраженности именно тех признаков, которые характеризуют трематозавровый план строения (степень удлинения пренариального отдела и, соответственно, удлинения симфизного отдела, форма задних отростков сошников, уменьшение угла между постфенестральными зубными рядами, тенденция к редукции зубов на передних короноидах).

Все выше сказанное позволяет говорить о промежуточном положении *V. korobkovi* между *V. gusevae* и *V. sushkini* и построить следующий филогенетический ряд: *V. gusevae*—*V. korobkovi*—*V. sushkini*. Однако в пространственном отношении эти три вида образуют две пары: *V. gusevae*—*V. sushkini* на южных территориях (Бузулукская впадина и Южное Приуралье) и *V. korobkovi*—*V. sushkini* — на северных (Московская и Мезенская синеклизы). Для видов южной территории имеющиеся геологические данные говорят об их разновозрастности, т.е. *V. gusevae* характеризует здесь верхи вохминского и низы рыбинского горизонтов, а *V. sushkini* — верхи рыбинского горизонта. Что касается северных территорий, то здесь *V. korobkovi* и *V. sushkini* одинаково представляются приуроченными к рыбинскому горизонту. По-видимому, их различия отражают обитание в разных биотопах (для первого — в крупном солоноватом озерном бассейне, для второго — в речных условиях).

Отмеченное выше совместное присутствие архаичных представителей базальных родов двух различных семейств (капитозаврида *Wetlugasaurus samarensis* и бентозухида *Benthosuchus gusevae*) в основании нижнего триаса Бузулукской впадины вместе с очевидной близостью последней формы к “ветлугазавровому” морфотипу снова указывает на то, что указанные роды имеют непосредственные общие корни среди ранних капитозавроидов. Не исключено, что их становление произошло за пределами Восточной Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быстров А.П., Ефремов И.А.* *Benthosuchus sushkini* Efr. — лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1).
- Гетманов С.Н.* Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).
- Ефремов И.А.* О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных // Докл. АН СССР. Н.С. 1937. Т. 16. № 2. С. 125–132.
- Ивахненко М.Ф.* Новый бентозухид из нижнего триаса Верхнего Поволжья // Палеонтол. журн. 1972. № 4. С. 93–99.
- 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).
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др.* Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.
- Кузьмин Ф.М.* Примитивные черты в структуре черепа поздних стегоцефалов // Пробл. палеонтологии. 1938. Т. 4. С. 9–45.
- 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.
- Очев В.Г.* Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья // Докл. АН СССР. 1958. Т. 122. № 3. С. 485–488.
- Очев В.Г.* Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. 184 с.
- Очев В.Г.* Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1972. 269 с.
- 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 Всерос. конф., 4–5 апреля 2002, Москва. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2002. С. 93–94.
- Шишкин М.А.* Подотряд *Stereospondyli* // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83–112.
- Шишкин М.А.* Новое семейство триасовых лабиринтодонтов *Luzocerphalidae* // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 104–119.
- Шишкин М.А.* Лабиринтодонты // Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. С. 56–72.
- 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.
- Яковлев Н.Н.* Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губерний // Геол. вестник. 1916. Т. 2. № 4. С. 157–165.
- Efremov I.A.* *Benthosaurus sushkini*, ein neuer Labyrinthodont der permotriassischen Ablagerungen der Sharschenka Flusses // Bull. Acad. Sci. USSR. 1929. № 8. S. 757–770.
- Hartmann-Weinberg A.P., Kusmin T.M.* Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. *Capitosaurus volgensis* nov. sp. // Пробл. палеонтол. 1936. Т. 1. С. 35–61.
- Hewison R.H.* The skull and mandible of the stereospondyl *Lydekkerina huxleyi*, (Tetrapoda: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa, and a reappraisal of the family *Lydekkerinidae*, its origin, taxonomic relationships and phylogenetic importance // J. Temnospond. Palaeontol. 2007. V. 1. № 1. P. 1–80.
- Lehman J.-P.* Les stegocephales du Trias de Madagascar // Ann. Paléontol. (Vertébr.). 1961. V. 47. P. 109–154.
- Maryanska T., Shishkin M.A.* New Cyclotosaurid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids // Pr. Muzeum Ziemi. 1996. № 43. P. 53–82.
- Schoch R.R., Milner A.R.* *Stereospondyli* // Encyclopedia of Paleoherpétology. 2000. Pt 3B. P. 1–203.
- Shishkin M.A., Novikov I.V., Gubin Yu.M.* Permian and Triassic temnospondyls of Russia // 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, 2000a. P. 35–59.
- 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, 2000b. P. 120–139.
- Steyer J.S.* A revision of the Early Triassic “capitosauroids” (*Stegocephali*, *Stereospondyli*) from Madagascar with remarks on their comparative ontology // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 3. P. 544–555.
- Warren A., Hutchinson M. N.* The Madagascar capitosauroids // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C. 1988. № 10. P. 23–30.

New Data on Trematosauroid Labyrinthodonts of Eastern Europe:

4. Genus *Benthosuchus* Efremov, 1937

I. V. Novikov

The trematosauroid genus *Benthosuchus* Efremov, 1937 is revised and its diagnosis is emended. This genus includes the previously established *B. sushkini*, *B. korobkovi*, and *B. bashkiricus*, and the new species *B. gusevae* described here. The new form is archaic relative to congeners and is similar in a number of characters to the archaic capitosaurid *Wetlugasaurus samarensis*, which confirms direct affinity of the two genera.

Keywords: trematosauroid temnospondyls, Early Triassic, Eastern Europe.