

УДК 567.953(47)

НОВЫЕ ТЕМНОСПОНДИЛЬНЫЕ АМФИБИИ ИЗ БАЗАЛЬНОГО ТРИАСА ОБЩЕГО СЫРТА (ВОСТОЧНАЯ ЕВРОПА)

© 2016 г. И. В. Новиков*, **

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

**Университет Додомы, Додома, Танзания

e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 07.05.2015 г.

Принята к печати 22.06.2015 г.

По результатам переизучения оригинального материала по форме, известной ранее как *Wetlugasaurus samarensis*, описываются два новых рода – монотипичный *Samarabatrachus* gen. nov. (*S. bjerringi* sp. nov.) и *Syrtosuchus* gen. nov. [с видами *S. samarensis* (Sennikov, 1981) и *S. morkovini* sp. nov.], а также новый вид рода *Selenocara* Bjerring (*S. rossica* sp. nov.). Роды *Selenocara* и *Samarabatrachus* gen. nov., стоящие в основании радиации триасовых капитозаврид, объединяются в новое подсемейство последних *Selenocarinae* subfam. nov. Род *Syrtosuchus* gen. nov., являясь несомненным дериватом ранних капитозаврид (*Selenocara* или близкого рода), показывает некоторые типичные черты бентозухид и выделяется в отдельное их подсемейство *Syrtosuchinae* subfam. nov. Приводятся уточненные диагнозы родов *Wetlugasaurus* Riabinin и *Selenocara*. В пределах Общего Сырта роды *Selenocara*, *Samarabatrachus* gen. nov. и *Syrtosuchus* gen. nov. рассматриваются в качестве ведущих элементов особого комплекса раннетриасовых тетрапод (фауна *Selenocara*–*Syrtosuchus*), промежуточного между фаунами *Tupilakosaurus* и *Benthosuchus* и датируемого поздним индом (динером).

DOI: 10.7868/S0031031X16030065

Базальные триасовые отложения возвышенности Общий Сырт представлены сухореченской (ранее – копанской: Решение..., 1982) свитой, сопоставляемой с индским ярусом (Новиков, Сенников, 2012; Твердохлебов, 2014). Ранее известный отсюда комплекс темноспондилльных амфибий включал тупилакозаврида *Tupilakosaurus* sp., трематозавроидов – квантасид (*Qantas* sp.) и лонхоринхид (*Cosgriffiinae* gen. indet. и *Lonchorynchidae* gen. indet.), капитозавроидов-лидеккеринид [*Lydekkerinidae* (?) gen. indet.] и форму, первоначально описанную А.Г. Сенниковым как архаичный вид капитозавридного рода *Wetlugasaurus* Riabinin – *W. samarensis* (Сенников, 1981; Новиков, Сенников, 2012; Новиков, 2013). Переизучение всего оригинального материала, относимого к последней форме, а также новые данные, полученные во время совместных экспедиций ПИН РАН и Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина (далее – СОИКМ), показали, что эти остатки принадлежат представителям трех разных и отличных от *Wetlugasaurus* родов – *Selenocara* Bjerring, *Samarabatrachus* gen. nov. и *Syrtosuchus* gen. nov., диагнозы которых приведены ниже. Первые два рода, стоящие в основании радиации триасовых капитозаврид, объединяются нами в новое подсемейство *Selenocarinae* subfam. nov., в то вре-

мя как род *Syrtosuchus*, являясь несомненным дериватом ранних капитозаврид (*Selenocara* или близкого рода), уже показывает некоторые черты трематозавровой организации, свойственные бентозухидам, и выделяется в отдельное подсемейство последних *Syrtosuchinae* subfam. nov.

Результаты ревизии “ветлугазаврового” сухореченского материала также привели к уточнению стратиграфического распространения и диагноза собственно рода *Wetlugasaurus*, первое появление которого датируется рыбинским (а не вохминским, как полагалось ранее) временем (*W. angustifrons* из местонахождения Тихвинское, *Wetlugasaurus* sp. из местонахождений Беловская и Козлятьево в Московской синеклизе).

Определенный интерес для биостратиграфических корреляций и палеозоогеографических построений представляет присутствие в верхней части сухореченской свиты рода *Selenocara*, отмеченного также в прибрежно-морском нижнем триасе Восточной Гренландии. Первоначально (*Säve-Söderbergh*, 1935) гренландский представитель этого рода (*S. groenlandica*) был описан как новый вид *Wetlugasaurus* – *W. groenlandicus*, позднее (Bjerring, 1997) выделенный в отдельный монотипичный род капитозаврид. Российский материал по *Selenocara* позволил расширить (в том числе за счет данных по строению нижней челю-

сти, не известных для *S. groenlandica*) и уточнить диагноз этого рода.

В приведенных ниже диагнозах новых таксонов из триаса Общего Сырта указываются следующие характеристики—индексы, частично использованные нами ранее (Новиков, 2010, 2012): удлинения хоаны (chl; отношение длины хоаны к ее максимальной ширине), удлинения заднего меккелева отверстия (fmpl; отношение длины отверстия к его максимальной высоте), удлинения межптеригоидных ям (iprv; отношение длины ямы к ее максимальной ширине), удлинения черепа (lw; отношение длины черепной крыши по осевой линии к максимальной ее ширине), посторбитального удлинения крыши черепа (po; отношение расстояний от затылочного вреза до уровня середины орбит и до пинеального отверстия), удлинения postorbitale (por; отношение длины кости к ее максимальной ширине); удлинения ректоартикулярного отростка (pra; отношение длины отростка к таковой гленоидной впадины в осевой части), пренариального удлинения крыши черепа (prn; отношение длины пренариального отдела к ширине черепа на уровне переднего края ноздрей)¹, преорбитального удлинения крыши черепа (pro; отношение расстояния от переднего конца морды до уровня середины орбит к длине крыши черепа по осевой линии), поперечной вытянутости тела парасфеноида (ps; отношение ширины тела парасфеноида к его длине), симфизеального удлинения (sl; отношение длины симфизического отдела к его ширине у ветви нижней челюсти), удлинения supratemporale (stl; отношение длины кости к максимальной ее ширине) и индекс удлинения согнутой табулярии (t; отношение длины кости вдоль медиального края ушной вырезки к максимальной ширине черепа).

Статья подготовлена при поддержке РФФИ (грант № 13-05-00274), Программы фундаментальных научных исследований Президиума РАН № 30 “Эволюция органического мира и планетарных процессов” (направление 5 “Экологическая структура биосферы и закономерности протекания кризисов”) и Американского палеонтологического общества (PalSIRP-Sepkoski grant, Project 998X-14-60753-1). Автор искренне благодарен М.А. Шишкину за ценные советы и критические замечания, а также В.В. Константинову (г. Бузулук) и В.П. Морову (г. Тольятти) за переданный на изучение материал. Фотографии выполнены С.В. Багировым.

¹ Первоначально (Новиков, 2010) этот индекс обозначал отношение длины пренариального отдела к длине ноздри.

НАДСЕМЕЙСТВО CAPITOSAUROIDEA WATSON, 1919

СЕМЕЙСТВО CAPITOSAURIDAE WATSON, 1919

ПОДСЕМЕЙСТВО WETLUGASAUURINAE SÄVE-SÖDERBERGH, 1935

Род *Wetlugasaurus* Riabinin, 1930

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

Wetlugasaurus: Рябинин, 1930, с. 49; Шишкин, 1964, с. 91; Очев, 1966, с. 116; 1972, с. 5; Сенников, 1981 (part.), с. 144; Новиков, 1994 (part.), с. 33; Шишкин, 1995, с. 61; Новиков в: Ивахненко и др., 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433.

Wetlugosaurus: Быстров, Ефремов, 1940, с. 104; Ефремов, 1940, с. 16.

Volgosuchus: Ефремов, 1940, с. 16.

Parotosaurus: Welles, Cosgriff, 1965 (part.), с. 85.

Типовой вид — *Wetlugasaurus angustifrons* Riabinin, 1930; Восточная Европа; нижний триас, рыбинский и слудкинский горизонты.

Диагноз. Череп параболических очертаний, с почти прямыми боковыми краями. Слезная кость относительно широкая; ее длина менее чем в три раза превосходит ширину. *Rostra tabularia* удлиненные (индекс $t = 0.21-0.22$). Переднее небное отверстие обычно сердцевидное. Индекс chl — около 2.5. Постфенестральные зубные ряды сходятся под углом от 90° до 130°. Парахоанальные зубные ряды прерываются на незначительном промежутке (менее четверти длины хоаны) у контакта vomer и palatinum. Задние отростки сошников хорошо развиты. Мечевидный отросток парасфеноида сильно уплощенный в передней части и наиболее узкий на уровне задней трети длины межптеригоидного окна. Тело парасфеноида прямоугольных очертаний, с небольшим полем шагрени. Степень развития шагрени на небных ветвях птеригоидов варьирует (вплоть до полного ее отсутствия). *Flexura lacrimalis* Z-образная, сглаженная.

Ангулярный изгиб нижней челюсти сильный. *Crista arcuata* в боковом плане почти горизонтальная. На *intercoronoideum* и *praecoronoideum* зубы, как правило, присутствуют (в количестве 2–3).

Видовой состав. Кроме типового вида, *W. malachovi* Novikov, 1990, устьмыльский горизонт Восточной Европы.

Сравнение. Отличается от *Sassenisaurus Nilsson* более удлиненными хоанами, прерывистостью парахоанальных зубных рядов и наличием задних отростков у сошников, а от *Vladlenosaurus Novikov* — формой черепа и переднего небного отверстия, более удлиненными рогами таблитчатых костей, более широкими *lacrimalia*, формой тела парасфеноида и его мечевидного отростка, менее удлиненными хоанами и большим углом схождения постфенестральных зубных рядов, более сглаженной *flexura lacrimalis*, более сильным ангулярным изгибом нижней челюсти, низкой

crista arcuata и присутствием зубов на передних короноидах.

З а м е ч а н и я. Ревизия оригинального материала, описанного Ю.М. Губиным (1987) и В.Г. Очевым (1966, 1972), соответственно, как виды *Wetlugasaurus vjatzensis* и *W. kzilsajensis* подтвердила его принадлежность к рассматриваемому роду. Однако видовая обособленность этих форм вызывает сомнение (см. Новиков, 1994).

Для разграничения родов *Wetlugasaurus* и *Vladlenosaurus* могут быть дополнительно использованы результаты изучения асимметрии черепных структур их типовых видов, полученные Б.И. Морковинным (2012). Им установлено, что для *Wetlugasaurus angustifrons* характерно выдвигание вперед левого parietale относительно правого, в то время как для *Vladlenosaurus alexeyevi* установлена обратная закономерность.

ПОДСЕМЕЙСТВО SELENOCARINAE NOVIKOV,
SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Selenocara* Bjerring, 1997.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (длиной до 17 см), параболических очертаний. Индексы: *pro* — 0.68–0.69; *ipv* — 2.3–2.75. Межорбитальная впадина слабо выражена. Задний край *supratemporale* располагается позади уровня вершины ушной вырезки. На дорсальной поверхности *quadratojugale* имеется продольная впадина. Затылочные фланги *postparietalia* образуют каудально ориентированные скульптурированные выросты треугольной формы. “Рога” таблитчатых костей с сильновыпуклой дорсальной поверхностью, тупо заостренными и загнутыми вентромедиально концами; латеральная часть дорсальной поверхности рога сильно скошена в сторону ушной вырезки. Постфенестральные зубные ряды сходятся под прямым или тупым углом. Хоаны относительно широкие. Парахоанальные зубные ряды у контакта *vomere* и *palatinum* прерываются на значительном промежутке (от одной трети до половины длины хоаны). Вершины межптеригоидных окон располагаются на уровне задних краев хоан или несколько впереди его. Количество зубов: на *palatinum* не более 8 (включая клыки), на *estorterygoideum* — не более 15 (включая несколько увеличенных). Шагреня на небе сильно развита, грубая; на мечевидном отростке она распространяется до уровня середины длины межптеригоидных окон. *Crista obliqua* птеригоида низко расположена и полого ориентирована в затылочном плане, с округлым в сечении верхним краем. Тело парасфеноида прямоугольное. Поверхность депрессорной части восходящей пластины птеригоида уплощенная. Костное дно полости среднего уха поперечно расширено. *Crista tympanica*, разделяющая тимпанальную и депрессорную поверхности затылка, резко выражена; тимпаналь-

ная часть *squamosum* составляет около 3/4 длины затылочного фланга этой кости. *Crista falciformis* в пределах *quadratojugale* и примыкающей части *squamosum* не развита. *Basioccipitale* хорошо окостеневает. Желобки сенсорных органов плохо выражены. Дорсальная поверхность крыши черепа неровная, бугристая, с хорошо развитыми пре- и посторбитальными продольными валиками. Скульптура дорсальной поверхности черепа и нижней челюсти мелкоячеистая, с хорошо выраженными бугорками в местах пересечения гребней.

Родовой состав. Кроме типового рода, *Samarabatrachus* gen. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от других подсемейств *Capitosauridae* более каудальным положением заднего края *supratemporale*, строением и положением *crista obliqua*, более коротким преорбитальным отделом (и, соответственно, более расширенными межптеригоидными окнами), меньшим количеством зубов на *palatinum* и *estorterygoideum*, сильным развитием полей шагрени на небной поверхности, более передним положением вершин межптеригоидных окон, наличием продольной депрессии на *quadratojugale*, длинным разрывом парахоанального зубного ряда, более четкой границей тимпанальной и депрессорной поверхностей затылка, более длинной тимпанальной частью затылочного фланга *squamosum*, отсутствием *crista falciformis* на латеральном крае депрессорной поверхности затылка, расширенным поперечно костным дном полости среднего уха, сильным окостенением *basioccipitale*, наличием на дорсальной поверхности черепной крыши бугров и продольных валиков, и характером скульптуры дорсальной поверхности. Дополнительным отличием от *Wetlugasaurinae* является слабая прогнутость крыши черепа между орбитами.

З а м е ч а н и е. К семейству *Capitosauridae* мы, вслед за Т. Марианьской и М.А. Шишкиным (Maryńska, Shishkin, 1996), относим только представителей лавразийской линии капитозавроидов и включаем в него, помимо нового подсемейства, *Wetlugasaurinae* (*Wetlugasaurus*, *Vladlenosaurus* и, возможно, *Sassenisaurus*) и *Parotosuchinae* (*Parotosuchus* и *Eryosuchus*).

Под *Selenocara* Bjerring, 1997

Wetlugasaurus: Säve-Söderbergh, 1935 (part.), с. 122; Шишкин, 1964 (part.), с. 91; Сенников, 1981 (part.), с. 144; Губин, 1987 (part.), с. 97; Новиков, 1990 (part.), с. 87; 1994 (part.), с. 33; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433.

Selenocara: Bjerring, 1997, с. 3.

Типовой вид — *Wetlugasaurus groenlandicus* Säve-Söderbergh, 1935; Восточная Гренландия; нижний триас, верхний подъярус индского яруса, миалиновый горизонт слоев с *Anodontophora fassaensis*, формация Уорди Крик.

Д и а г н о з. Череп уплощенный, с выпуклыми боковыми краями и слабо прогнутым основанием. Шов между *nasale* и *maxillare* относительно длинный, превышает половину длины ноздри. *Frontale* не входит в край орбиты. Переднее небное отверстие расширено поперечно, бобовидное. Постфенестральные зубные ряды образуют угол в 130°. Индексы: *chl* – 3.4; *ipv* – 2.3; *ps* – 2.5. Вершины межптеригоидных окон простираются в межхоанальное пространство. *Fodina vomeralis* не выражена. Помимо птеригоидов и парасфеноида, небольшие поля шагрени имеются на небной кости (вдоль латерального края межптеригоидного окна) и эктоптеригоиде; в передней части небной ветви птеригоида шагрень организована в продольные ряды. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида расширена и наклонена под углом 40° к горизонтальной плоскости. *Vasioscapitale* участвует в образовании затылочного мыщелка. Передняя комиссура каналов сенсорной системы не выражена.

Ветви нижней челюсти выпуклые в плане, с относительно маленьким, но сильно удлиненным задним меккелевым отверстием (индекс *fmpl* – 4.0). Ретроартикулярный отросток слабо развит (индекс *pra* – около 0.8); дорсальная поверхность отростка скошена лингвально. Депрессорный желобок на лабиальной стороне нижней челюсти отчетливый, относительно узкий. В дорсальном плане *foramen chordae tympani* располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. На *coronoideum* зубы отсутствуют; *praecoronoideum* и *intercoronoideum* несут по два укрупненных зуба. Поверхность костей короноидной серии ориентирована дорсолингвально. Вентральный контур нижней челюсти позади ангулярного изгиба почти прямолинейный.

Видовой состав. Кроме типового вида, *S. rossica* sp. nov.

З а м е ч а н и я. Несмотря на разную степень сохранности, основанием для объединения гренландских и российских находок в один род являются такие их общие черты, как форма черепа, слабая прогнутость его основания, сильная поперечная вытянутость тела парасфеноида, значительная расширенность межптеригоидных окон, линейный характер распределения шагрени на небных ветвях птеригоидов и присутствие ее на небных костях. Перечисленные родовые характеристики отмечены на фоне других особенностей гренландской и российской форм, принимаемых нами за признаки подсемейственного ранга внутри капитозавриды: строение и положение *crista obliqua*, укороченность преорбитального отдела, форма рогов таблитчатых костей, положение заднего края *supratemporale* позади уровня вершины ушной вырезки, сильное развитие полей шагрени на небе, расширенное поперечно

костное дно полости среднего уха, наличие продольных посторбитальных валиков на дорсальной поверхности черепной крыши и характер ее скульптуры.

Другие приведенные в родовом диагнозе характеристики выявлены отдельно на гренландском (исключение лобной кости из края орбиты) и на российском материалах (строение нижней челюсти, затылка и неба).

Selenocara rossica Novikov, sp. nov.

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981, с. 144 (part.); Новиков в: Ивахненко, 1997, с. 10 (part.); Shishkin et al., 2000, с. 46 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 102 (part.); Damiani, 2001, с. 435 (part.).

Н а з в а н и е вида от России.

Г о л о т и п – ПИН, № 5496/ 6, неполный череп; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Староалександровка II; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

О п и с а н и е (рис. 1). Заглазничная кость укороченная (индекс *rog* – около 0.5). Шов *tabulare* и *squamosum* на дорсальной поверхности крыши черепа короткий (его длина менее половины таковой шва *tabulare* и *postparietale*), ориентирован продольно. Выросты на затылочных флангах *postparietalia* хорошо развиты. *Sulcus temporalis* не выражен.

Р а з м е р ы в см. Голотип: длина черепной крыши по осевой линии – 15.5; максимальная ширина черепа – 13.0; максимальная длина межптеригоидной ямы – 8.2, ее максимальная ширина – 3.5; длина хоаны – 2.3, ее максимальная ширина – 0.8.

С р а в н е н и е. В пределах черт, доступных для сравнения, вид отличается от *S. groenlandica* (Säve-Söderbergh, 1935) более короткой заглазничной костью, более коротким и продольно ориентированным швом *tabulare* и *squamosum*, хорошо развитыми выростами на *postparietalia* и отсутствием *sulcus temporalis*.

З а м е ч а н и е. Впервые схожесть этой формы с гренландской была отмечена Шишкиным, что нашло отражение в его первоначальных определениях находок из местонахождения Заплавное-Сосновое II как *Wetlugasaurus* cf. *groenlandicus* (Блом, 1968).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент левой половины черепа (экз. ПИН, № 2426/1), фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 2426/15), фрагмент правой половины черепа (экз. СОИКМ ВРХ 4008) и левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2426/12) из местонахождения Заплавное-Сосновое II (Самарская обл., Борский р-н); фрагмент посторбитальной части

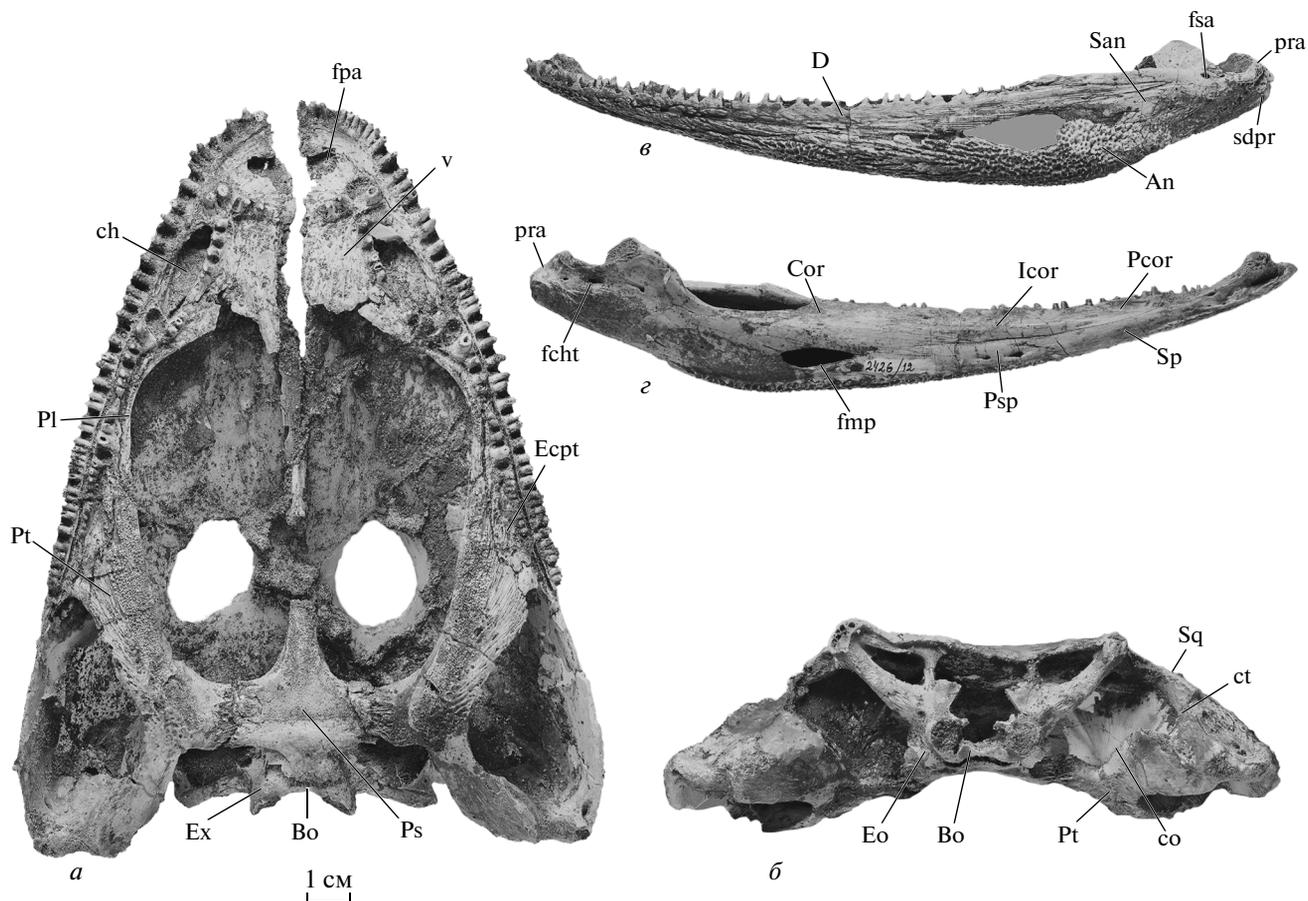


Рис. 1. *Selenocara rossica* sp. nov., нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты: *a*, *б* – голотип ПИН, № 5496/6, неполный череп: *a* – снизу, *б* – сзади; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Староалександровка II; *в*, *г* – экз. ПИН, № 2426/12, левая ветвь нижней челюсти: *в* – с лабиальной стороны, *г* – с лингвальной стороны; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II. Обозначения: An – angulare, Bo – basioccipitale, ch – choana, co – crista obliqua, Cor – coronoideum, ct – crista tympanica, D – dentale, Ecpt – ectopterygoideum, Ex – exoccipitale, fcht – foramen chordae tympani, fmp – foramen meckelianum posterior, fpa – foramen palatinum anterior, fsa – foramen supraangularis, Icor – intercoronoideum, Pcor – praecoronoideum, Pl – palatinum, pra – processus retroarticularis, Ps – parasphenoideum, Psp – postspleniale, Pt – pterygoideum, San – supraangulare, sdpr – sulcus depressorius, Sp – spleniale, Sq – squamosum, V – vomer. Длина масштабной линейки здесь и на рис. 2 – 10 мм.

левой половины черепа (экз. ПИН, № 2426/4) из местонахождения Заплавное-Сосновое III (Самарская обл., Борский р-н); неполная правая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2426/14) из местонахождения Заплавное I (Самарская обл., Борский р-н); задняя часть правой половины черепа (экз. СОИКМ ВРХ 4007) из местонахождения Ветляновский II (Самарская обл., Борский р-н); щечная область правой половины черепа (экз. ПИН, № 4665/9) из местонахождения Бузулукское III (Оренбургская обл., Бузулукский р-н).

Род *Samarabatrachus* Novikov, gen. nov.

Wetlugasaurus: Сенников, 1981 (part.), с. 144; Губин, 1987 (part.), с. 97; Новиков, 1990 (part.), с. 87; 1994 (part.), с. 33; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433.

Название рода от р. Самары и *batrachos* греч. – лягушка.

Типовой вид – *S. bjerringi* sp. nov.

Диагноз. Череп относительно высокий, с почти прямыми боковыми краями и сводчатым основанием. Индексы: chl – 3.0; ipv – 2.75; ps – не более 2.0. Контакт nasale и maxillare короткий, не более трети длины ноздри. Frontale входит в край орбиты. Переднее небное отверстие продольно вытянутое, сердцевидное в плане. Постфенестральные зубные ряды сходятся под почти прямым углом. Вершины межптеригоидных окон располагаются на уровне задних краев хоан. Fodina vomeralis простирается вперед в межднозальное пространство. Распределение шагрени по площади на небных ветвях птеригоидов и на парасфеноиде равномерное; шагрень на эктоптеригоидах и небных костях отсутствует. Депрессорная

часть восходящей пластины птеригоида относительно узкая поперечно, ее поверхность ориентирована под углом 60° к горизонтальной плоскости. Basioccipitale не участвует в образовании затылочного мыщелка. Flexura lacrimalis коленообразная. Commissura anterior хорошо выражена.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Отличается от *Selenosaga* более высоким черепом, очертанием его боковых краев, большей прогнутостью неба в основании, более коротким швом между *nasalia* и *maxillaria*, вхождением лобной кости в край орбиты, формой переднего небного отверстия, очертанием межхоанального зубного ряда, менее удлиненными хоанами, более вытянутыми межптеригоидными окнами и более задним положением их вершин, наличием *fodina vomeralis*, равномерным по площади распределением шагрени на небных ветвях птеригоидов и отсутствием ее на небных костях и эктоптеригоидах, более узкой и круто ориентированной депрессорной частью восходящей пластины птеригоида, менее вытянутым поперечно телом парасфеноида, строением затылочного мыщелка, а также наличием передней комиссуры каналов сенсорной системы.

Samarabatrachus bjerringi Novikov, sp. nov.

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981 (part.), с. 144; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 46; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 102; Damiani, 2001 (part.), с. 435.

Название вида в честь датско-шведского палеонтолога Г. Бьерринга.

Голотип — ПИН, № 2426/16, череп; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Описание (рис. 2). Совпадает с диагнозом рода.

Размеры в см. Голотип: длина черепной крыши по осевой линии — 15.3; максимальная ширина черепа — 12.0; максимальная длина межптеригоидной ямы — 7.8, ее максимальная ширина — 2.8; длина хоаны — 1.8, ее максимальная ширина — 0.6; расстояние между центрами орбит — 4.1.

Распространение. Нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Материал. Кроме голотипа, передний конец морды (экз. ПИН, № 2426/2) из типового местонахождения; левая половина крыши черепа (экз. ПИН, № 4522/63), фрагмент правой половины черепа (экз. ПИН, № 4522/1) и передний конец морды (экз. ПИН, № 4522/51) из местонахождения Ветляновский I (Самарская обл., Борский р-н).

НАДСЕМЕЙСТВО TREMATOSAUROIDEA WATSON, 1919

СЕМЕЙСТВО BENTHOSUCHIDAE EFREMOV, 1937

ПОДСЕМЕЙСТВО SYRTOSUCHINAE NOVIKOV, SUBFAM. NOV.

Типовой род — *Syrtosuchus* gen. nov.

Диагноз. Череп средних размеров (до 25 см), слабо удлинённый (индекс *lw* — около 1.2), с прямыми боковыми краями, слабоогнутыми контурами в нариальной области, сильно притупленным передним концом и слабо удлинённым пренариальным отделом (индекс *prn* — 0.3). Переднее небное отверстие вытянуто продольно; подразделяющие его заднемедиальные отростки *praemaxillaria* и переднемедиальные отростки сошников развиты слабо. Постфенестральные зубные ряды образуют глубокую дугу. *Crista obliqua* низко расположена и полого ориентирована в затылочном плане, с округлым в сечении верхним краем. Мечевидный отросток и заднемедиальные отростки сошников плоские. Желобки сенсорных органов плохо выражены, относительно узкие и прерывистые; затылочная комиссура не развита, супраорбитальный желобок слегка заходит на *lacrimalis*, образуя тупой угол. Скульптура дорсальной поверхности крыши черепа и нижней челюсти состоит из мелких изометричных или слегка удлинённых ячеек, с хорошо выраженными бугорками в местах пересечения гребней.

Нижняя челюсть с прямолинейными в плане ветвями. Индексы: *sl* — 1.0, *pra* — 1.8, *fimpl* — около 3.5. Депрессорный желобок хорошо выражен и относительно широкий. В дорсальном плане *foramen chordae tympani* располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. *Praesagonoideum* и *intercoronoideum* постоянно несут по два—три зуба. Вентральный контур нижней челюсти позади ангулярного изгиба почти прямолинейный.

Родовой состав. Типовой род.

Сравнение. Отличается от *Benthosuchinae* положением и строением *crista obliqua*, более вытянутой продольно формой и слабой степенью подразделенности переднего небного отверстия, дугообразно изогнутым межхоанальным зубным рядом, незначительным протяжением супраорбитального желобка в пределах *lacrimalis*, хорошо развитым депрессорным желобком нижней челюсти и прямолинейным очертанием ее вентрального контура позади ангулярного изгиба.

Замечания. Типовой род этого монотипичного подсемейства морфологически очень близок к сопутствующим капитозавридам-селенокаринам и явно имеет с ними общие корни (см. ниже). Вместе с тем, такие его особенности, как наличие посторбитальной зоны роста черепной крыши, пересечение супраорбитальным желобком *lacrimalis*, тенденция к разделению переднего небного

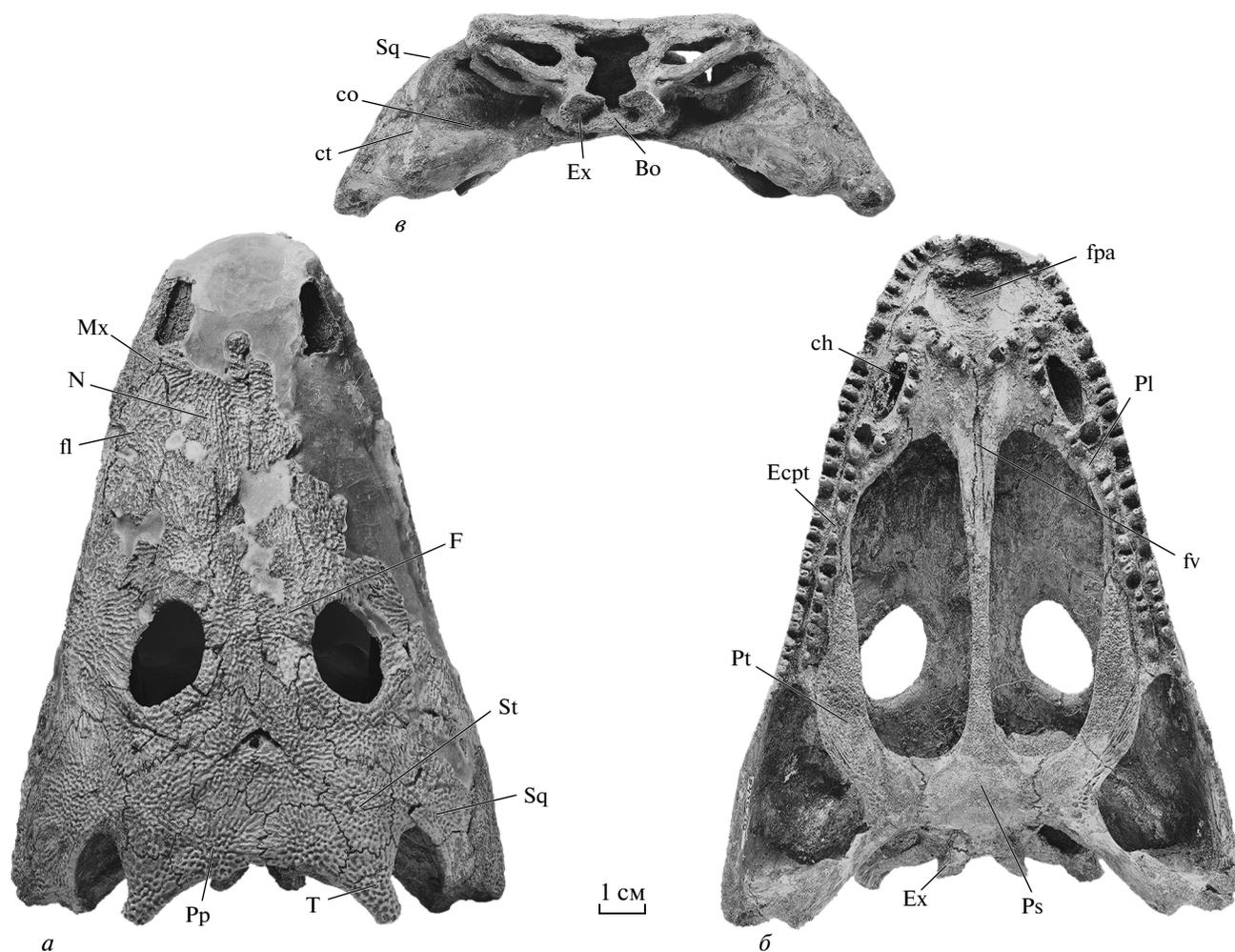


Рис. 2. *Samarabatrachus bjerringi* gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 2426/16, череп: *а* – сверху, *б* – снизу, *в* – сзади; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты. Обозначения: F – frontale, fl – flexura lacrimalis, fv – fodina vomeralis, Mx – maxillare, N – nasale, Pp – postparietale, St – supratemporale, T – tabulare; остальные см. на рис. 1.

отверстия, заметно удлиненные ретроартикулярный отросток и заднее меккелево отверстие, относятся к генерализованным трематозавроидным признакам, а незначительная степень их выраженности является типичной для бентозухид.

Данные по строению нижней челюсти и передней части неба представителей рассматриваемого подсемейства основаны на материалах по типовому роду (*Syrtosuchus* sp.) из местонахождений Заплавное-Сосновое IV (экз. ПИН, № 2427/4; Самарская обл., Борский р-н), Глиняный Овраг I (экз. ПИН, № 1531/12; Оренбургская обл., Тоцкий р-н) и Алексеевка I (экз. ПИН, № 4513/3; Самарская обл., Борский р-н).

Под *Syrtosuchus* Novikov, gen. nov.

Wetlugasaurus: Сенников, 1981, с. 144 (part.); Губин, 1987, с. 97 (part.); Новиков, 1990, с. 87 (part.); 1994, с. 33 (part.); Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10 (part.); Shishkin et al.,

2000, с. 45 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 100 (part.); Damiani, 2001, с. 433 (part.).

Название рода от возвышенности Общий Сырт и *suchus* греч. – крокодил.

Типовой вид – *Wetlugasaurus samarensis* Sennikov, 1981; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Диагноз. Совпадает с диагнозом подсемейства.

Видовой состав. Кроме типового вида, *S. morkovini* sp. nov., оба из нижнего триаса, верхней подсвиты сухореченской свиты; Общий Сырт.

Syrtosuchus samarensis (Sennikov, 1981)

Табл. XIII, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981, с. 144, рис. 16 (part.); Губин, 1987, с. 99 (part.); Новиков, 1990, с. 89 (part.); 1994, с. 33 (part.); Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 14, рис. 2 (part.); Shishkin et al., 2000, с. 46 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 102 (part.); Damiani, 2001, с. 435 (part.).

Голотип – ПИН, № 4627/1, неполный череп; Оренбургская обл., Курманаевский р-н, с. Шулаевка; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Описание. Индекс ро – 2.0. Supratemporale слабо вытянуто продольно (индекс stl – 1.2). Вершины межптеригоидных окон несколько отстоят от уровня задних краев хоан. Шагреня на парасфеноиде и птеригоидах развита относительно слабо; на небных ветвях птеригоидов ширина полосы шагрени составляет не более трети таковой ветви; на мечевидном отростке шагреня в виде тонкой полоски распространяется вперед до уровня передней трети длины межптеригоидного окна. Тело парасфеноида прямоугольных очертаний с вогнутыми боковыми краями. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида уплощенная. Tuberculum hyoideum сильно оттянуто назад. Sulcus temporalis не выражен.

Размеры в см. Голотип: максимальная ширина черепа – 12.6; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до уровня середины орбит – 4.6; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до пинеального отверстия – 2.3; длина supratemporale – 2.2, его максимальная ширина – 1.8.

Распространение. Нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Материал. Кроме голотипа, затылочная часть черепа (экз. № ПИН, 4195/2) из местонахождения Каменный II (Оренбургская обл., Тоцкий р-н).

Syrtosuchus morkovini Novikov, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1, 2 (см. вклейку)

Название вида в честь геолога И.В. Морковина.

Голотип – ПИН, № 4513/36, задняя половина черепа; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Описание. Индекс ро – 1.75. Supratemporale сильно вытянуто продольно (индекс stl – 1.5–1.7). Вершины межптеригоидных окон располагаются на уровне задних краев хоан. Шагреня на парасфеноиде и птеригоидах развита сильно; на небных ветвях птеригоидов ширина полосы шагрени составляет не менее половины таковой ветви. Тело парасфеноида трапециевидных очертаний. Депрессорная часть lamina ascendens выпуклая. Tuberculum hyoideum относительно слабо развито. Sulcus temporalis присутствует.

Размеры в см. Голотип: максимальная ширина черепа – 15.7; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до уровня середины орбит – 5.7; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до пинеального отверстия – 3.3;

длина supratemporale – 3.2, его максимальная ширина – 2.1; экз. № ПИН, 4197/160: длина черепной крыши по осевой линии – 18.8.

Сравнение. Отличается от типового вида меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, более вытянутой формой supratemporale, более передним положением вершин межптеригоидных окон, более сильным развитием шагрени на небе, формой тела парасфеноида, выпуклостью депрессорной части lamina ascendens, слабым развитием tuberculum hyoideum и наличием sulcus temporalis.

Распространение. Нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Материал. Кроме голотипа, задняя часть крыши черепа и отпечаток его передней части (экз. ПИН, № 4197/160) из местонахождения Троицкое II (Оренбургская обл., Сорочинский р-н); фрагмент левой половины черепа (экз. ПИН, № 4522/33) из местонахождения Ветляновский III (Самарская обл., Борский р-н).

* * *

Как уже отмечалось (Шишкин и др., 2006), в картине пространственной дифференциации раннетриасовых тетраподных сообществ Восточной Европы территория Общего Сырта (совместно с Южным Приуральем) может быть выделена в отдельный “южноприуральский” биогеографический ареал, характеризующийся сохранением отчетливых фаунистических связей с гондванскими областями. Еще одной особенностью этой территории является то, что она может рассматриваться в качестве центра происхождения трех близко родственных доминантных ветвей раннетриасовых темноспондиллов, представленных в Восточной Европе семействами Capitosauridae, Venthosuchidae и Trematosauridae (Новиков, 2011). Новые находки в базальном триасе рассматриваемого региона дают дополнительные подтверждения этим заключениям. Особенно важными они представляются для прослеживания путей морфологических преобразований в ходе становления первых двух из указанных семейств. Так, оба рода селенокарин, являющихся наиболее древними (позднеиндскими) из восточноевропейских капитозавридов, напоминают в некоторых чертах ринезухид – преимущественно позднепермскую группу, близкую к предкам капитозавридов и известную только из гондванских областей. Это сходство проявляется в таких общих плезиоморфных признаках, как: слабое развитие (1) преорбитального отдела черепной крыши и (2) межорби-

² Реликтовый ринезухид (*Broomistega putterilli*) недавно описан из нижнего триаса (зона *Lystrosaurus*) Южной Африки (Shishkin, Rubidge, 2000).

тальной впадины, (3) положение заднего края *supratemporale* каудальнее уровня вершины ушных вырезков, (4) расположение вершин межптеригоидных окон у заднего края хоан, (5) сильное развитие шагрени на небной поверхности, (6) относительно длинная тимпанальная часть затылочного фланга *squamosum*, (7) резкая выраженность *crista tympanica*³, (8) сильное окостенение *basioscapitale*. Следует также отметить присутствие у селенокарин такой архаичной черты, как (9) наличие пре- и посторбитальных продольных валиков и бугров на дорсальной поверхности крыши черепа.

Кроме того, каждый из родов селенокарин дополнительно показывает и другие примитивные черты, необычные для триасовых капитозавроидов, в большинстве также разделяемые с ринезухидами и другими палеозойскими темноспондилами. Для рода *Selenosaga* этими чертами, дополнительно подчеркивающими мозаичный характер его морфотипа, являются: (10) дорсо-лингвальная ориентировка поверхности костей короноидной серии, (11) рудиментарность ретроартикулярного отростка нижней челюсти, (12) участие *basioscapitale* в строении затылочного мышелка, а также присутствие шагрени на небных костях и эктоптеригоидах (помимо парасфеноида и небных ветвей птеригоидов).

Еще одним примитивным для раннетриасовых капитозавроидов признаком, известным у *Selenosaga*, является (13) прямолинейное очертание вентрального контура нижней челюсти позади ангулярного изгиба. Эта черта также отмечена у лидеккеринид (*Hewison, 2007*), *Edingerella* (личные наблюдения) и раннетриасового реликтового ринезухида *Broomistega putterilli* (см. *Shishkin, Rubidge, 2000*). С другой стороны, для ринезухид этот признак, несомненно, является продвинутым, будучи неизвестным у их типичных (позднепермских) представителей.

К дополнительным плезиоморфным признакам ринезухидного уровня, встреченным среди селенокарин у рода *Samarabatrachus*, относятся (14) коленообразная *flexura lacrimalis* (известна также у лидеккеринид) и (15) наличие *fodina vomeralis* (характерное также для большинства триасовых капитозавроидов, кроме ветлугазаврин).

Особый интерес представляет различие двух морфотипов селенокарин, представленных родами *Selenosaga* и *Samarabatrachus*, в таком ключевом для капитозавроидов признаке, как положение лобной кости относительно края глазницы. Примитивным состоянием здесь является исключение *frontale* из края орбиты (признак 16), известное среди триасовых *Capitosauridae sensu*

stricto, помимо *Selenosaga*, только у ветлугазаврин. Типовой род последних, *Wetlugasaurus*, обычно рассматривался в качестве непосредственного предка *Parotosuchus* (Очев, 1966; *Maryańska, Shishkin, 1996*), — таксона, характеризующегося уже альтернативным состоянием (вхождением лобных костей в края орбит), причем это изменение объяснялось как достигнутое *Capitosauridae* в процессе их собственной эволюции. Согласно альтернативной гипотезе (*Warren, Hutchinson, 1988*), исключение лобной кости из края орбиты у *Wetlugasaurus* возникло скорее вторично, чем было унаследовано непосредственно от предкового (ринезухидного) состояния. Оба этих предположения нами не принимаются. Мы рассматриваем *Wetlugasaurus* и *Parotosuchus* как принадлежащие двум различным ветвям восточноевропейских *Capitosauridae* (см. ниже), характеризующиеся противоположными модальностями признака 16, вероятно, непосредственно унаследованными от различных ринезухоподобных предков.

Морфотип *Selenosaga* наиболее близок к ринезухидному среди триасовых морфотипов и, в то же время, показывает наибольшее сходство среди последних с ветлугазавровым (прежде всего, по признаку 16 и противоположной модальности признака 15). На этом основании данный род может быть расценен как предковая форма для самостоятельной ветви развития лавразийских капитозавроидов, представленной подсемейством *Wetlugosaurinae*. В процессе становления этой ветви происходило не только приобретение характерных “капитозавровых” синапоморфий [удлинение преорбитального отдела черепа, развитие Z-образной *flexura lacrimalis*, редукция полей шагрени на небе, появление заостренной и круто поднимающейся в затылочном плане *crista obliqua* (признак 17)⁴], но и появление некоторых “трематозавровых” черт. К последним, возникшим, вероятно, на основе состояния, близкого к ринезухидному, относится, прежде всего, присутствие в норме⁵ у ветлугазаврин медиального шва между задними отростками сошников (то есть отсутствие *fodina vomeralis*: признак 18)⁶ — черта, неизвестная у ринезухид, но уже характеризующая *Selenosaga*.

⁴ Эта черта уже характеризовала позднепермских ринезухид и, вероятно, возникла позднее вторично.

⁵ Редкие случаи вентрального обнажения парасфеноида между сошниковыми отростками у *Wetlugasaurus* отмечены Шишкиным (*Shishkin et al., 2004*).

⁶ Присутствие этого признака у *Wetlugasaurus* позволило Р. Шоху и А. Милнеру (*Schoch, Milner, 2000*) рассматривать его как наиболее примитивного стем-трематозавроида. Однако позднее Шох по результатам нового филогенетического анализа вновь отнес *Wetlugasaurus* к капитозавроидам (в традиционном понимании), помещая его в капитозавровую кладу (*Schoch, 2008, с. 205*).

³ Среди триасовых капитозавроидов сильное развитие этого гребня также отмечено у лидеккеринид и южноафриканского *Kestrosaurus dreyeri* (*Shishkin et al., 2004*).

С открытием *Samarabatrachus* представление о *Wetlugasaurus* как о ближайшем региональном предшественнике рода *Parotosuchus* заслуживает пересмотра. План организации этого селенокарина может быть позиционирован как предковый для *Parotosuchus*. Действительно, при наличии уже такой типичной “капитозавровой” апоморфии, как участие *frontale* в крае орбиты, все остальные черты, характерные для *Parotosuchus*, в частности, и партозухин, в целом, легко выводятся из морфотипа *Samarabatrachus*. В качестве довода в пользу правомерности таких построений могут служить находки новой, еще не описанной формы капитозавроидов в местонахождении Пор-Йоль (бассейн р. Лузы; (?) верхи ветлужского надгоризонта), в которой примитивные черты, известные у *Selenocarinae* (признаки, обозначенные выше для *Selenocara* как 3 и 9), сочетаются с одной из ключевых “капитозавровых” апоморфий, встречаемых в том же подсемействе у *Samarabatrachus* (противоположная модальность признака 16). Архаичное положение и строение *crista obliqua* птеригоида у селенокарин, отличающие их от двух других капитозавридных подсемейств (ветлугазаврин и партозухин) являются, несомненно, лишь показателем их эволюционного уровня (“грейд”) и не являются препятствием для изложенного представления. Сходное строение этой структуры отмечено у геологически одновозрастных (индских) лидеккеринид и вышеописанных трематозавроидов-сыртозухин, а также известно у ряда ювенильных форм среди других капитозавроидов (Shishkin, Rubidge, 2000).

Возвращаясь еще раз к происхождению одной из главных черт “капитозаврового” структурного плана (включение лобных костей в края орбит), напомним, что, по мнению многих исследователей (Watson, 1962; Очев, 1966; Maryńska, Shishkin, 1996; Shishkin et al., 1996), она возникала неоднократно в процессе эволюции от ринезухидного уровня. Достоверных свидетельств начала ее формирования среди самих позднепермских ринезухид не известно. Присутствие этой особенности (а также единого переднего небного отверстия) у голотипа южноафриканского *Muchoscephalus muchos*, показанное на рисунках Д. Уотсона (Watson, 1962, рис. 5 А, В), не подтверждено позднейшим переизучением этого образца (Shishkin, Rubidge, 2000).

Род *Syrtosuchus*, рассматриваемый нами как наиболее примитивный среди бентозухид и выделяемый в отдельное подсемейство последних — *Syrtosuchinae*, по мелкоячеистому характеру покровного орнамента (признак 19 в перечне, приведенном выше для селенокарин), строению и

положению *crista obliqua*, слабому развитию системы боковой линии (признак 20), а также по признакам, указанным выше как 2 и 4, показывает значительное сходство с обоими родами селенокарин. Это обстоятельство долгие годы служило причиной для отнесения фрагментарных остатков представителей всех этих трех родов (*Syrtosuchus*, *Selenocara*, *Samarabatrachus*), обнаруженных на одном стратиграфическом уровне, к одной и той же форме, помещавшейся в род *Wetlugasaurus* (*W. samarensis*: Сенников, 1981). Такая близость структурного плана делает вполне вероятным происхождение *Syrtosuchus* непосредственно от селенокарин. Среди последних при сегоднешнем уровне наших знаний наиболее близким к этой форме является род *Selenocara*. Важными специфическими чертами, дополнительно сближающими *Syrtosuchus* и *Selenocara* (в противовес *Samarabatrachus*), являются признаки 16 и 18. Кроме того, с учетом данных по нижней челюсти (пока не известной для *Samarabatrachus*) сходство первых двух родов проявляется еще и в положении *foramen chordae tympani* относительно наружного супраангулярного отверстия (признак 21) и в хорошей выраженности депрессорного желобка (признак 22).

Syrtosuchus, как наиболее архаичный и древнейший (позднеиндский: см. ниже) представитель бентозухид, является тем самым наиболее ранним из известных трематозавроидов. Рассматривавшийся ранее (Новиков, 2012) в качестве такового архаичный вид *Benthosuchus* (*B. gusevae*), происходящий из более высоких горизонтов нижнего триаса (каменная свита рыбинского горизонта), является уже вполне сложившимся бентозухидом, хотя также обнаруживает много общих черт с морфотипом *Selenocara* (например, признаки 1, 10, 18–21).

В связи с вышесказанным, представляется вполне вероятным происхождение обеих ветвей бентозухид (сыртозухин и бентозухин) от общего капитозавроидного морфотипа, представленного родом *Selenocara* или близкой к нему формой. Однако непосредственная филогенетическая преемственность *Syrtosuchus* и *Benthosuchus*, по нашему мнению, мало вероятна ввиду присутствия у первого из этих родов ряда специализированных черт (например, прямые боковые края черепа и сильная притупленность его переднего конца), не позволяющих вывести из него морфотип ранних представителей *Benthosuchus* (*B. gusevae*) и появляющихся в эволюции последнего рода несколько позднее (*B. sushkini* и *B. kogobkovi*).

В пределах Общего Сырта представители трех выше охарактеризованных родов совместно с редкими *Qantas* sp. (местонахождение Заплавное-

Сосновое IV), *Tupilakosaurus* sp. (Заплавное II) и неопределимыми до рода лонхоринхидами (*Cosgriffiinae* gen. indet. из местонахождения Никольское⁷ и *Lonchorhynchidae* gen. indet. из местонахождений Заплавное-Березовое, Заплавное-Сосновое II и Тупиковка: Новиков, 2013) составляют единый фаунистический комплекс тетрапод, обозначаемый нами по доминантным родам как “фауна *Selenocara-Syrtosuchus*”. Помимо темносpondильных амфибий, этот комплекс включает проколофона *Contritrosaurus* (?) sp. (местонахождение Никольское).

Фауна *Selenocara-Syrtosuchus* целиком приурочена к верхней подсвите сухореченской свиты, выделенной В.П. Твердохлебовым (2014). Отложения этого интервала располагаются между нижнесухореченской подсвитой, содержащей раннеиндскую (грисбахскую) фауну *Tupilakosaurus*, и рыбинским горизонтом (каменноярская свита), охарактеризованным фауной *Benthosuchus* и сопоставляемым с нижней из раннеолекских аммонитовых зон *Flemingites flemingianus* (Лозовский, 1992; Новиков, Сенников, 2012; Lozovsky, Korchagin, 2013; Новиков, 2015). Ведущие элементы новой фауны известны единично или в различных сочетаниях из более чем 30 местонахождений на территории Самарской и Оренбургской областей. В других регионах Восточно-Европейской платформы ее присутствие пока не установлено, что, вероятно, связано с отсутствием отложений соответствующего возраста. В то же время, схожая ассоциация темносpondильных амфибий известна из миалиновых слоев (нижняя часть зоны *Anodontophora fassaensis*) формации Уорди Крик Восточной Гренландии (Nielsen, 1935; Säve-Söderbergh, 1935), имеющих динерский (позднеиндский) возраст (Vjerager et al., 2006). Чертами, сближающими эти два комплекса, являются присутствие рода *Selenocara* и лонхоринхид, при редкости (а в гренландской ассоциации – при полном отсутствии) остатков *Tupilakosaurus*. Эти параллели имеют решающее значение в установлении позднеиндского (динерского) возраста и для фауны *Selenocara-Syrtosuchus* (Новиков, 2015).

⁷ Точная стратиграфическая привязка находок костгриффин и *Syrtosuchus* (?) sp. в этом местонахождении (верхняя подсвита сухореченской свиты) не является достоверно установленной. Однако, по-нашему мнению, представляется маловероятным их приуроченность к низам разреза этого местонахождения, содержащим многочисленные остатки *Tupilakosaurus* sp. и относящимся несомненно к нижнесухореченской подсвите.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Нижнего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 375 с.
- Быстров А.П., Ефремов И.А. *Benthosuchus sushkini* Efr. – лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 1).
- Губин Ю.М. О систематическом положении и возрасте некоторых лабиринтодонтов из верхнепермских отложений Западного Приуралья // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 94–99.
- Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР // О лабиринтодонтах из эотриасовых отложений бассейна Верхней Волги. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 6–23 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 2).
- 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).
- Лозовский В.Р. Раннетриасовый этап развития Западной Лавразии. Автореф. дисс. ... д-ра геол.-минерал. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН, 1992. 51 с.
- Морковин Б.И. Асимметрия черепных структур у раннетриасовых лабиринтодонтов Восточно-Европейской платформы // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Тезисы конф. (Москва, 14–16 ноября 2012 г.). М.: ПИН РАН, 2012. С. 32–33.
- Новиков И.В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Притиманья // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 86–100.
- Новиков И.В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М.: Наука, 1994. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261).
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 2. *Trematosaurus galae* sp. nov.: морфология черепа // Палеонтол. журн. 2010. № 4. С. 94–104.
- Новиков И.В. Новые данные по триасовым темносpondильным амфибиям Общего Сырта // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Матер. конф., посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931–2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2011. С. 35–37.
- Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 4. Род *Benthosuchus* Efremon, 1937 // Палеонтол. журн. 2012. № 4. С. 68–79.
- Новиков И.В. Лонхоринхиды (*Amphibia*, *Temnospondyli*) в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы // Проблемы геологии Европейской России. Сб. научн. трудов Всеросс. научн. конф., посвященной 130-летию со дня рождения проф. Бориса Александровича Можаровского / Ред. Иванов А.В. Саратов: СГТУ, 2013. С. 148–155.

- Новиков И.В. О возрасте раннетриасовой фауны *Tupilakosaurus* Восточной Европы // Изв. ВУЗов. Геол. и разведка. 2015. № 5. С. 8–13.
- Новиков И.В., Сенников А.Г. Биостратиграфия триаса Общего Сырта по тетраподам // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. Вып. 5. М.: РАЕН, 2012. С. 89–103.
- 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.
- Рябинин А.Н. *Wetlugasaurus angustifrons* nov. gen., nov. sp. из нижнего триаса Ветлужского края // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. 1930. Т. 8. С. 49–71.
- Сенников А.Г. Новый ветлугазавр из бассейна реки Самары // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 143–148.
- Твердохлебов В.П. Новые свиты нижнего триаса на юго-востоке Волго-Уральской антеклизы как отражение цикличности посткризисного развития экосистем региона // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборн. трудов Всеросс. научн. конф., посвященной памяти проф. Виталия Георгиевича Очева / Ред. Иванов А.В. Саратов: СГТУ, 2014. С. 148–155.
- Шишкин М.А. Подотряд *Stereospondyli* // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83–112.
- 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.
- Bjerager M., Seidler L., Stemmerik L., Surlyk F. Ammonoid stratigraphy and sedimentary evolution across the Permian–Triassic boundary in East Greenland // Geol. Mag. 2006. V. 143. P. 635–656.
- Bjerring H.C. The question of the Eotriassic tetrapod genus *Wetlugasaurus* in Greenland and thoughts on the fossa coniformis entopterygoidea // Medd. Grønland. 1997. № 34. P. 1–24.
- Damiani R.J. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodontosauroids (*Temnospondyli*: *Stereospondyli*) // Zool. J. Linn. Soc. 2001. V. 133. P. 379–482.
- 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.
- Lozovsky V., Korchagin O. The Permian ended with the impact of a “Siberia” comet on Earth // Bull. New Mexico Mus. Natur. History and Sci. 2013. № 60. P. 224–229.
- Maryńska T., Shishkin M.A. New cyclosoaurid (*Amphibia*: *Temnospondyli*) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids // Pr. Muzeum Ziemi. 1996. № 43. P. 53–82.
- Nielsen E. The Permian and Eotriassic vertebrate bearing beds at Godthaab Gulf (East Greenland) // Medd. Grønland. 1935. V. 98. № 1. P. 1–111.
- Säve-Söderbergh G. On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland // Medd. Grønland. 1935. V. 98. № 3. P. 1–211.
- Schoch R.R. The Capitosauria (*Amphibia*): characters, phylogeny, and stratigraphy // *Palaeodiversity*. 2008. № 1. P. 189–226.
- Schoch R.R., Milner A.R. *Stereospondyli* // Encyclopedia of Paleoherpétology. Pt 3B. München: Pfeil, 2000. 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, 2000. P. 35–59.
- Shishkin M.A., Rubidge B.S. A relict rhinesuchid (*Amphibia*: *Temnospondyli*) from the Lower Triassic of South Africa // *Palaeontology*. 2000. V. 43. № 4. P. 653–670.
- Shishkin M.A., Rubidge B.S., Hancox J., Welman J. Re-evaluation of *Kestrosaurus* Houghton, a capitosaurid *temnospondyl* amphibian from the Upper Beaufort Group of South Africa // *Russ. J. Herpetol.* 2004. V. 11. № 2. P. 121–138.
- Shishkin M.A., Rubidge B.S., Kitching J.W. A new lydekkerinid (*Amphibia*, *Temnospondyli*) from the Lower Triassic of South Africa: implications for evolution of the early capitosauroid cranial pattern // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1996. V. 351. P. 1635–1659.
- Warren A.A., Hutchinson M.N. A new capitosaurid amphibian from the Early Triassic of Queensland, and the ontogeny of the capitosaur skull // *Palaeontology*. 1988. V. 31. Pt 3. P. 857–876.
- Watson D.M.S. The evolution of the labyrinthodonts // *Phil. Trans. Roy. Soc. London. B*. 1962. V. 245. № 723. P. 219–265.
- Welles S.P., Cosgriff J. A revision of the labyrinthodont family *Capitosauridae* and a description of *Parotosuchus peabodyi*, n. sp. from the Wupatki Member of the Moenkopi Formation of Northern Arizona // *Univ. Calif. Publ. Geol. Sci.* 1965. V. 54. P. 1–148.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 2. *Syrtosuchus samarensis* (Sennikov, 1981), голотип ПИН, № 4627/1, неполный череп: 1 – сверху, 2 – снизу. Оренбургская обл., Курманаевский р-н, местонахождение Шулаевка; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты. Обозначения: th – tuberculum hyoideum, остальные см. на рис. 1, 2. Длина масштабной линейки 10 мм.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1, 2. *Syrtosuchus morkovini* sp. nov., голотип ПИН, № 4513/36, задняя половина черепа: 1 – сверху, 2 – снизу. Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты. Обозначения: st – sulcus temporalis, остальные см. на рис. 1, 2. Длина масштабной линейки 10 мм.

New Temnospondyl Amphibians from the Basal Triassic of the Obshchii Syrt Highland, Eastern Europe

I. V. Novikov

Two new genera (monotypic *Samarabatrachus* gen. nov. (*S. bjerringi* sp. nov.) and *Syrtosuchus* gen. nov. (including *S. samarensis* (Sennikov, 1981) and *S. morkovini* sp. nov.) and a new species of the genus *Selenocara* Bjerring (*S. rossica* sp. nov.) are described based on revision of the original material of the form previously known as *Wetlugasaurus samarensis*. The genera *Selenocara* and *Samarabatrachus* gen. nov. positioned at the base of adaptive radiation of Triassic capitosaurids are combined into a new subfamily, Selenocarinae subfam. nov. The genus *Syrtosuchus* gen. nov., which is undoubtedly a derivative of early capitosaurids (*Selenocara* or a closely related genus), shows some typical benthosuchid features and is assigned to a separate benthosuchid subfamily, Syrtosuchinae subfam. nov. The diagnoses of the genera *Wetlugasaurus* Riabinin and *Selenocara* are amended. For the territory of the Obshchii Syrt Highland, the genera *Selenocara*, *Samarabatrachus* gen. nov., and *Syrtosuchus* gen. nov. are regarded as key members of a separate Early Triassic tetrapod assemblage (*Selenocara*–*Syrtosuchus* Fauna), which is intermediate between the *Tupilakosaurus* and *Benthosuchus* faunas and dated Late Induan (Dienerian).

Keywords: Temnospondyli, tetrapod faunas, Lower Triassic, Eastern Europe

