

УДК 567.953(47)

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ТРЕМАТОЗАВРОИДНЫМ ЛАБИРИНТОДОНТАМ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ. 5. РОД THOOSUCHUS EFREMOV, 1940

© 2021 г. И. В. Новиков^{a, b, *}

^aПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, Россия

^bКазанский федеральный университет, Казань, Россия

*e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 08.10.2020 г.

После доработки 23.11.2020 г.

Принята к публикации 23.11.2020 г.

Приведены результаты ревизии и уточнен диагноз трематозавридного рода *Thoosuchus* Efremov, 1940, являющегося типовым для подсемейства *Thoosuchinae*. В его составе выделяются ранее установленные из рыбинского горизонта (нижний триас) *T. yakovlevi* и *T. tuberculatus*, а также описывается новый вид *T. abbasovi* sp. nov. Морфотип последнего характеризуется рядом апоморфных признаков, типичных для более поздних подсемейств трематозаврид — *Platysteginae* и *Trematosaurinae* (широко расставленные орбиты, отсутствие антеромедиального выступа *postorbitale*, суженная полость среднего уха, уплощенная депрессорная часть *lamina ascendens* и хорошая выраженность *crista posterior* на птеригоиде), что вполне согласуется с более поздним (слудкинским) возрастом нового вида.

Ключевые слова: нижний триас, трематозавроидные лабиринтодонты, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X21040115

Род *Thoosuchus* был установлен И.А. Ефремовым (1940) по неполному черепу, описанному ранее А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым (1936) как *Lyrocephalus acutirostris* Hartmann-Weinberg et Kusmin, и отнесен к семейству *Benthosuchidae*. Точные географическая и стратиграфическая привязки этой находки неизвестны. Ефремов указывает, что она была сделана В.А. Теряевым “не в коренном залегании” в “районе г. Устюжны близ с. Мышкино” (Ефремов, 1940, с. 6). Гартман-Вейнберг и Кузьмин также не приводят точные данные по местонахождению: “материал... был открыт... в районе Устюжна — Рыбинск, в конкреции плотного известкового мергеля розового цвета” (Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936, с. 75–76). Учитывая вышесказанное, представляется вполне очевидным, что указанный череп происходил из рыбинского горизонта (нижний триас), широко распространенного в Ярославском Поволжье и на прилегающих территориях. К сожалению, впоследствии типовым образец *Thoosuchus* (“*Lyrocephalus*”) *acutirostris* был утерян. К роду *Thoosuchus* Ефремовым также были отнесены все описанные ранее из нижнего триаса Европейской России (Рябинин, 1927; Кузьмин, 1935) виды рода *Trematosuchus* [*T. (?) yakovlevi* Riabinin и *T. weidenbaumi* Kusmin]

и фрагмент черепа (*Thoosuchus* sp.) из местонахождения Вахнево (Вологодская обл.).

Принадлежность *Thoosuchus* к *Benthosuchidae* впервые в научной литературе была подвергнута сомнению В.Г. Очевым (1966), который согласился с мнением М.А. Шишкина о принадлежности этого рода к *Trematosauridae*. Однако в вышедшем в 1968 г. каталоге пермских и триасовых тетрапод СССР (Каландадзе и др., 1968) *Thoosuchus* все еще был отнесен к бентозухидам, причем было высказано предположение о синонимичности всех трех вышеуказанных видов *Thoosuchus*. Частично к этому мнению позднее присоединился М.Ф. Ивахненко, который на основании изучения собранного в конце 1960-х гг. черепного материала по темносpondильным амфибиям из рыбинских отложений Ярославского Поволжья пришел к выводу о синонимичности *T. acutirostris* и *T. yakovlevi* (Ивахненко, 1971).

Детальному изучению представителей *Thoosuchus* (и семейства *Benthosuchidae*, в целом) была посвящена серия работ С.Н. Гетманова, опубликованных в течение десятилетия, начиная с конца 1970-х гг. В одной из первых его публикаций (Гетманов, 1979) приводится описание строения нижней челюсти *T. yakovlevi*, а также некоторых видов *Benthosuchus* [*B. sushkini* (Efremov) и *B. korobkovi* Ivachnenko] и *Wetlugasaurus* (*W. angustifrons* Riabi-

nin). Было отмечено значительное сходство нижней челюсти *Thoosuchus* с таковой представителей семейства *Trematosauridae*, и делается вывод о происхождении этого рода и типичных трематозаврид от “более фетализированных форм, чем *Benthosuchus* и капитозавроидные лабиринтодонты” (Гетманов, 1979, с. 113).

Следующая статья (Гетманов, 1981) была посвящена выяснению закономерностей роста черепа у бентозухид (включая *Thoosuchus yakovlevi*). В 1982 г. Гетманов разделяет семейство *Benthosuchidae* на два подсемейства — *Benthosuchinae* Efremov и новое *Thoosuchinae* Getmanov (Гетманов, 1982). В состав последнего, помимо *Thoosuchus*, были включены *Prothoosuchus* Getmanov (в качестве *nomen nudum*) и новый монотипичный род *Trematotegmen* Getmanov (*T. otschevi* Getmanov), занимающий, по мнению Гетманова, промежуточное положение между *Thoosuchus* и *Trematosaurus* Burmeister. Особый интерес представляет статья по результатам изучения индивидуальной изменчивости черепа бентозухид (Гетманов, 1986). В ней на массовом материале по *Thoosuchus yakovlevi*, а также *Benthosuchus korobkovi* и *B. sushkini* показано, что наиболее часто встречающиеся варианты изменчивости структур черепа у бентозухид относятся к признакам, отличающим капитозавроидов от трематозавроидов и показывающим пути становления плана организации трематозаврид.

В обобщающей монографии (Гетманов, 1989) приводятся новый вариант системы бентозухид в составе трематозавроидов, детальное описание их краниальной морфологии и анализируются эволюционные тенденции группы в целом. В частности, объем подсемейства *Thoosuchinae* расширен за счет двух новых родов: *Angusaurus* Getmanov [с двумя новыми видами: *A. dentatus* Getmanov и *A. succedaneus* Getmanov, а также формой, описанной ранее (Кузьмин, 1935) как *Trematosuchus weidenbaumi*] и неоднократно ранее упоминавшегося в специальной литературе (Шишкин, Очев, 1967; Гетманов, 1982) рода *Prothoosuchus* (с двумя новыми видами *P. blomi* Getmanov и *P. samariensis* Getmanov). Два новых вида описано и в составе рода *Thoosuchus* — *T. tardus* Getmanov и *T. tuberculatus* Getmanov.

В 1997 и 2000 гг. выходят две очередные сводки, содержащие данные по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы. В первой из них (Ивахненко и др., 1997) подсемейство *Thoosuchinae* было включено в состав *Trematosauridae* Watson, причем типовой род подсемейства объединял три ранее установленных вида — *Thoosuchus yakovlevi*, *T. tuberculatus* и *T. tardus*. Этого же мнения до недавнего времени придерживался и автор настоящей статьи (Новиков, 2018). В другой монографии (Schoch, Milner, 2000) ранг тоозухин в

объеме, принятом ранее Гетмановым (1989), был повышен до уровня семейства, а род *Thoosuchus* был признан монотипичным (включал в себя только типовой вид). В этой же монографии к *Angusaurus succedaneus* был отнесен почти полный череп, происходящий из окрестностей Рыбинска и хранящийся в Государственном музее естественной истории Штутгарта (Германия) под номером SMNS 81782. Позднее этот образец был описан (Fernández-Coll et al., 2019) как *Angusaurus* cf. *tsylmensis* Novikov. Однако, по нашему мнению, он принадлежит *Thoosuchus* (*T. yakovlevi*), поскольку показывает характерные черты этого рода [относительно слабое посторбитальное удлинение крыши черепа (индекс $po = 2.0$; см. ниже), присутствие пяти–шести мелких зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, слабое каудальное распространение *frontalia* (которые не заходят за уровень задних краев орбит) и др.], причем по ряду других признаков [характеру покровной скульптуры крыши черепа, степени удлинения заглазничной кости, степени каудального распространения *frontalia* (до уровня задних краев орбит) и др.] рассматриваемый образец обнаруживает наибольшее сходство с *T. yakovlevi*. Более того, как отмечалось выше, окрестности Рыбинска являются типовой местностью именно для рыбинского по возрасту *T. yakovlevi*, тогда как более молодые отложения (слудкинский и устьмыльский горизонты), характеризующиеся присутствием *Angusaurus*, здесь отсутствуют.

Полученные за последние три десятилетия материалы по роду *Thoosuchus* из различных раннетриасовых местонахождений Московской синеклизы и Бузулукской впадины (сборы А.Г. Сенникова, М.А. Шишкина и автора), а также переизучение ранее полученного материала (в том числе, типового) из сборов И.А. Ефремова, Г.И. Блома, В.П. Твердохлебова, С.Н. Гетманова, Н.Н. Каландадзе и М.Ф. Ивахненко позволили провести ревизию рода, результаты которой приведены ниже. Ее значение определяется важностью выявления путей морфологических преобразований внутри этого рода (стоящего в основании радиации трематозавридных амфибий) и диверсификации трематозавроидов в целом, а также ролью его представителей для региональной биостратиграфии.

Одним из результатов ревизии является выделение нового представителя рода — *T. abbasovi* sp. nov. — на основе почти полного черепа, найденного автором в местонахождении Терновый (басс. р. Таволжанки, Самарская обл.). Находка была сделана в 2017 г. во время экспедиции Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН при поддержке ОАО “Оренбургэнерго”. Вмещающие костные остатки отложения здесь представлены аллювиальной толщей красно-бурых косослоистых песчаников с линзами и прослоями конгломератов

мощностью до 8 м, относящейся к мечетинской [ранее — кзылсайской (Решение..., 1982)] свите слудкинского горизонта (Кухтинов и др., 2016). Череп был найден в терминальной части разреза свиты, в самом верхнем прослое конгломерата, откуда ранее были определены остатки *Angusaurus* sp. и *Wetlugasaurus angustifrons* (Новиков, 2018).

В нижеприведенных диагнозах и описании видового состава рода *Thoosuchus*, помимо использованных нами ранее (Новиков, 2018, с. 33, рис. 1) характеристик-индексов [*chl* — удлинение хоаны (отношение длины хоаны к ее ширине), *io* — межорбитальное расстояние (отношение расстояния между центрами орбит и ширины черепа на этом уровне), *iprv* — удлинение межптеригоидных ям (отношение длины ямы к ее максимальной ширине), *lw* — удлинение черепа (отношение длины черепной крыши по саггитальной линии к максимальной его ширине), *po* — посторбитальное удлинение крыши черепа (отношение расстояний: от затылочного вреза до уровня середины орбит и до пинеального отверстия, соответственно), *por* — удлинение *postorbitale* (отношение максимальной длины кости к ее максимальной ширине), *prp* — пренариальное удлинение крыши черепа (отношение длины пренариального отдела к ширине черепа на уровне переднего края ноздрей), *pro* — преорбитальное удлинение крыши черепа (отношение расстояния от уровня середины орбит до переднего конца черепа к длине черепной крыши по саггитальной линии), *ps* — расширение тела *parasphenoideum* (отношение максимальной ширины и длины тела кости), *stl* — удлинение *supratemporale* (отношение длины кости к максимальной ее ширине)], вводятся новые: *og* — удлинение орбиты (отношение длины орбиты к расстоянию от затылочного вреза до уровня ее середины); *fral* — удлинение переднеглазничных отверстий (отношение длины отверстия к его ширине).

В статье упоминаются следующие сокращения организаций и учреждений: ПИН — Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН (Москва); РБМ — Рыбинский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник (Рыбинск); СГУ — Саратовский государственный ун-т им. Н.Г. Чернышевского (Саратов); ЦНИГР музей — Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (С.-Петербург); ЯГПУ — Ярославский государственный педагогический ун-т им. К.Д. Ушинского (Ярославль); AM — Австралийский музей (Сидней, Австралия); SMNS — Государственный музей естественной истории Штутгарта (Штутгарт, Германия); WAM — Музей Западной Австралии (Перт, Австралия).

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект № 20-05-00092), ОАО «Оренбургэнерго», г. Оренбург, а также за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному ун-ту для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности. Фотографии выполнены С.В. Багировым (ПИН).

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

СЕМЕЙСТВО TREMATOSAURIDAE WATSON, 1919

ПОДСЕМЕЙСТВО THOOSUCHINAE GETMANOV, 1982

Род *Thoosuchus* Efremov, 1940

Trematosuchus: Рябинин, 1927, с. 519; Кузьмин, 1935, с. 39.
Lyrocephalus: Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936, с. 76 (part.).

Thoosuchus: Ефремов, 1940, с. 13; Шишкин, 1964, с. 91; Каландадзе и др., 1968, с. 85; Ивахненко, 1971, с. 45; Шишкин, Лозовский, 1979, с. 202; Гетманов, 1989, с. 20; Новиков: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin et al., 2000, с. 50; Schoch, Milner, 2000, с. 107; Новиков, 2018, с. 83.

Volgasaurus: Romer, 1947, с. 211; Huene, 1956, с. 84.

Angusaurus: Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.); Fernández-Coll et al., 2019, с. 271 (part.).

Типовой вид — *Lyrocephalus acutirostris* Hartmann-Weinberg et Kuzmin, 1936; Ярославское Поволжье; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт.

Д и а г н о з. Череп мелких и средних размеров, удлинённый (индекс *lw* — более 1.3), относительно высокий. Щечная поверхность выпуклая. *Serptomaxillare* присутствует. *Frontalia* каудально распространяются не дальше заднего края орбит. Посторбитальное удлинение черепа умеренное (индекс *po* — 1.7–2.0). Заглазничная кость с антеролатеральным выступом в виде тупого угла. Хоаны удлинённые (индекс *chl* — не менее 2.0). Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от 5 до 12 мелких зубов. Тело парасфеноида слегка расширено (индекс *ps* — 1.25–1.6). На теле и небной ветви птеригоида шагренёв вдоволь края субтемпорального окна замещена покровной скульптурой. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный. Вершина межптеригоидного окна приближена к хоане, располагаясь на уровне ее заднего края или первого палатинного клыка. Скульптура покровных костей меняется от бугорчато-ячеистого типа до гребнисто-желобкового.

Медиальный отросток надугловой кости развит в различной степени. Зубной ряд на *intercornu* отсутствует. Задний отросток межключицы суженный.

Видовой состав. Кроме типового вида, *T. tuberculatus* Getmanov, 1989 из рыбинского горизонта Общего Сырта и Верхнего Поволжья и *T. abbasovi* sp. nov. из слудкинского горизонта Общего Сырта.

С р а в н е н и е. Отличается от другого рода тоозухин — *Prothoosuchus* Getmanov — большими

размерами, более вытянутым и высоким черепом, выпуклой щечной областью, большей степенью посторбитального удлинения черепа, меньшим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, присутствием антеролатерального выступа *postorbitale*, более слабым развитием шагрени на парасфеноиде и птеригоиде, более узким мечевидным отростком парасфеноида, присутствием медиального отростка надглазничной кости, отсутствием зубного ряда на *intercoronoideum*, а также формой заднего отростка межключицы.

З а м е ч а н и я. Ревизия оригинального материала по *Thoosuchus tardus*, описанного Гетмановым (1989), показала, что приведенные ранее для этой формы диагностические признаки (Гетманов, 1989, с. 23; Новиков, 2018, с. 88), отличающие ее от “очень близкого” *T. yakovlevi*, связаны либо с плохой сохранностью голотипа (узкая небная ветвь птеригоида, сильно выступающий ее наружный фланг, расширенное тело птеригоида), либо вообще не могут быть достоверно установлены (степень посторбитального удлинения крыши черепа и вытянутость *postorbitale*), либо известны как вариации у *T. yakovlevi* (сильно выпуклая депрессорная часть восходящей пластины *pterygoideum*).

***Thoosuchus yakovlevi* (Riabini, 1927)**

Trematosuchus (?) *yakovlevi*: Рябинин, 1927, с. 519, табл. 6, фиг. 1–3.

Lyrocephalus acutirostris: Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936, с. 76, табл. I, фиг. 1–3; табл. II, фиг. 1–3.

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

Thoosuchus yakovlevi: Каландадзе и др., 1968, с. 77 (part.); Ивахненко, 1971, с. 45 (part.); 1972, с. 98 (part.); Гетманов, 1989, с. 21, рис. 7, 166, 19, 31; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 21; Shishkin et al., 2000, с. 50, рис. 3.10; Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.), рис. 75, 76, табл. 5c.; Damiani, Yates, 2003, с. 333, рис. 1, 2; Новиков, 2018, с. 85, рис. 13, 14.

Thoosuchus tardus: Гетманов, 1989, с. 23, рис. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 1; Shishkin et al., 2000, с. 50; Новиков, 2018, с. 88, рис. 15.

Angusaurus succedaneus: Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.).

Angusaurus cf. tsylmensis: Fernández-Coll et al., 2019, с. 271, рис. 1–3.

Г о л о т и п – ЦНИГР музей, № 2169/1; фрагмент преорбитальной части черепа; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Кормица; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, рыбинская свита.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (до 25 см длиной) с выпуклой дорсальной поверхностью. Индексы: lw – 1.3–1.45; prn – 0.5–0.6; po – 1.9–2.0; por – 1.1–1.2; io – 0.59–0.62; fpal – 1.5–2.0; chl – 2.5–3.0; ipv – 3.4–3.9; ps – 1.35–1.6; or – 0.34–0.48. *Postorbitale* имеет антеромедиальный выступ. *Parietalia* не распространяются в межор-

битальный промежуток. Челюстные мышелки расположены близко к уровню затылочных. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от 5 до 10 мелких зубов. Передний край межптеригоидного окна несколько отстоит каудально от уровня заднего края хоаны; шов небной кости и сошника ориентирован под углом около 20° к оси черепа. Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида хорошо выражен; ее депрессорная часть выпуклая. Полость среднего уха относительно широкая; *crista praeotica* развита умеренно. *Crista obliqua* птеригоида круто ориентирована под углом 50° к горизонтальной плоскости; *crista posterior* слабо выражена. Флексора подглазничного желобка на слезной кости, как правило, хорошо выражена; скуловой желобок заметно смещается на *squamosum*; затылочная комиссура присутствует. Скульптура покровных костей состоит из типичных ячеек и желобков, разделенных гладкими и высокими гребнями.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Верхняя Волга, Волго-Вятское междуречье, Обский Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 3999/1) из местонахождения Шилиха-II (Нижегородская обл.); фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 4197/63) из местонахождения Каменный Яр II (Оренбургская обл.); фрагмент крыши черепа (экз. ПИН, № 4197/117) из местонахождения Каменный Яр-Сухушка (Оренбургская обл.); фрагменты преорбитальной (экз. ПИН, № 2429/2) и посторбитальной (экз. ПИН, № 2429/1) частей черепа из местонахождения Алексеевское (Самарская обл.); затылочная часть черепа (экз. ПИН, № 4000/1) и фрагмент посторбитальной части крыши черепа (экз. ПИН, № 4000/2) из местонахождения Горяиновка (Самарская обл.); отпечаток крыши черепа (экз. РМЗ, № НВФ-7031) из местонахождения Кештома (Ярославская обл.); почти полный череп (SMNS 81782) из окрестной г. Рыбинск (Ярославская обл.); фрагмент черепа (экз. ПИН, № 4001/1) из местонахождения Рыбинск (Ярославская обл.) и более 160 образцов (коллекции: ПИН, № 3200; РБМ; СГУ, № 10/34; ЯГПУ, № 1Т; АМ F98271 и WAM 96.8.1) из местонахождения Тихвинское (Ярославская обл.).

***Thoosuchus tuberculatus* Getmanov, 1989**

Thoosuchus tuberculatus: Гетманов, 1989, с. 25, рис. 9; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 2; Shishkin et al., 2000, с. 50; Новиков, 2018, с. 88, рис. 16.

Thoosuchus yakovlevi: Milner, Schoch, 2000, с. 107 (part.).

Г о л о т и п – ПИН, № 4197/1; череп без нариальной области; Оренбургская обл., Сорочин-

ский р-н, местонахождение Каменный Яр VI; нижний триас, рыбинский горизонт, верхняя подсвита каменноярской свиты.

Диагноз. Череп мелких размеров (до 9 см длиной) с выпуклой дорсальной поверхностью. Индексы: $po = 1.7$; $por = 0.8$; $io = 0.64$; $ipv = 3.4$; $ps = 1.35-1.4$; $or = 0.5$. Parietalia распространяются в межорбитальный промежуток почти на треть его длины. Челюстные мышелки заметно отстоят каудально от уровня затылочных. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками 10–12 мелких зубов. Межптеригоидные окна распространяются вперед до уровня задних краев хоан (в связи с чем шов palatinum и vomer укороченный и ориентирован под углом $45^{\circ}-50^{\circ}$ к оси черепа). Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида хорошо выражен; ее депрессорная часть выпуклая. Полость среднего уха относительно широкая; crista praeotica развита умеренно. Crista obliqua птеригоида полого ориентирована под углом 20° к горизонтальной плоскости; crista posterior слабо выражена. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный. Смещение sulcus jugalis на squamosum минимально; задняя комиссура не выражена. Ячейки и желобки скульптуры покровных костей очень маленькие и узкие, разделяющие их гребни несут хорошо выраженные бугорки.

Сравнение. Отличается от *T. yakovlevi* меньшими размерами, меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, большим передним распространением parietalia, большим каудальным удалением челюстных мышелков от уровня затылочных, более расширенной формой postorbitale, более передним положением переднего края межптеригоидных окон (и, соответственно, более коротким и поперечно ориентированным контактом vomer-palatinum), более пологой ориентировкой crista obliqua, более латеральным положением задней части скулового желобка, отсутствием задней комиссуры и характером покровной скульптуры.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Общ. Сырт и Верхнее Поволжье.

Материал. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 5016/1) из местонахождения Красные Пожни (Костромская обл.).

Thoosuchus abbasovi Novikov, sp. nov.

Табл. X, фиг. 1 (см. вклейку)

Название вида — в честь кристаллографа Аббасова Эльшада Иншалла оглы.

Голотип — ПИН, № 4362/24, почти полный череп; Самарская обл., Борский р-н, басс. р. Та-

волжанки, местонахождение Терновое; нижний триас, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

Описание. Череп мелких размеров (до 14 см длиной), сильно вытянутый (индекс lw — не менее 1.7), с заметно удлинённым пренариальным (индекс prn — не менее 1.0) отделом, вогнутыми боковыми краями и уплощенной дорсальной поверхностью; индекс $po = 1.77$. Челюстные мышелки расположены близко к уровню затылочных. Орбиты относительно маленькие (индекс $or = 0.38$), широко расставлены (индекс $io = 0.72$), со слабо конвергирующими вперед осями и слегка приподнятыми задними краями. Пинеальное отверстие округлое (диаметр — 0.4 см), располагается на уровне середины длины parietalia. Система боковой линии развита не полно; затылочная комиссура отсутствует, передняя комиссура слабо выражена. Супраорбитальный желобок прослеживается до центра окостенения postorbitale, где он соединяется с височным. Слезная и скуловая флексуры сглажены. Скуловой желобок на большей части своего протяжения располагается ниже шва squamosum — quadratojugale и достигает его лишь в своей задней части, образуя пологую дугу, обращенную к центру окостенения squamosum. Височный желобок доходит до границы с tabulare. Преобладающая скульптура дорсальной поверхности черепной крыши мелкоячеистая, состоит из округлых и вытянутых ямок с бугорками в местах пересечения разделяющих их гребней. Переднечелюстные отверстия и хоаны сильно вытянуты (индексы: $fpal = 3.5$; $chl = 3.0$); ширина разделяющей переднечелюстные отверстия перегородки почти в 1.5 раза превосходит таковую отверстий. Постфенестральные зубные ряды параллельны, состоят из 8 мелких зубов (три — на правой половине черепа и пять — на левой) и незначительно заходят в межхоанальное пространство. Парахоанальные зубные ряды слабо изогнуты в плане, окаймляют внутренние края хоан. Межптеригоидные окна относительно узкие (индекс $ipv = 4.4$); их вершины располагаются на уровне первого палатинного клыка. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками шестнадцать мелких зубов.

Praemaxillaria сохранились не полностью (отсутствуют их самые передние части), в связи с чем вычислить точную величину индекса пренариального удлинения не представляется возможным. Медиальный и латеральный отростки дорсального отдела praemaxillare, ограничивающие ноздрю спереди, развиты в равной степени и составляют почти половину длины ее края. Дорсальная поверхность кости покрыта ячеисто-бороздчатой скульптурой и несет три желобка сенсорной системы — sulcus supraorbitalis, s. infraorbitalis и commissura anterior, которые сходятся в центре

окостенения кости, причем последние два желобка выражены слабо. На вентральной поверхности сохранившейся части *praemaxillare* зубной ряд включает в себя 16 зубов (в том числе альвеолы) со сдвинутыми продольно основаниями; задние 13 из них — мелкие, одинаковые по размеру; постепенное увеличение размера зубов в ряду отмечено с уровня переднего края переднечелюстного отверстия. Заднемедиальные отростки небной пластины *praemaxillaria*, образующие переднюю часть относительно широкой перегородки между сильно вытянутыми переднечелюстными отверстиями, удлиненные (их длина составляет 2/3 таковой переднего небного отверстия). *Fossa subrostralis media* продольно овальная, заходит своей задней четвертью на заднемедиальные отростки. Латерально от этой ямки на каждой из сторон черепа располагается одинарное питающее отверстие, аналогичное описанному у *Trematosuchoides africanus* Novikov¹ (Shishkin, Welman, 1994, с. 44), двум отверстиям — у *Trematosaurus galae* Novikov (Новиков, 2010, с. 96) или несколькими (трех—пяти) — у *Platystega depressa* Wiman (Säve-Söderbergh, 1936, табл. 11, рис. 1).

Maxillare образует на небной поверхности среднюю треть внешнего края хоаны и не расширяется на этом уровне. Зубной ряд кости состоит из постепенно уменьшающихся каудально зубов с вытянутыми поперечно основаниями. В плане *nasalia* не заходят в пренаринальный отдел. Треугольное в плане *septomaxillare* присутствует на обеих сторонах черепа и образует постеролатеральный край ноздри, составляя около 1/4 длины ее края. *Lacrimale* несет участки супраорбитального и инфраорбитального желобков; последний — со слабо выраженной *flexura lacrimonalis*. Задний край *lacrimale* отстоит от уровня переднего края орбиты на расстояние, почти равное длине орбиты.

Парные *praefrontalia*, *frontalia* и *parietalia* располагаются асимметрично: левые из них заметно сдвинуты вперед относительно правых. *Praefrontale* сильно вытянуто продольно (его длина вдвое превышает таковую орбиты), достигает впереди уровень вершины межптеригоидного окна. Участок супраорбитального желобка на дорсальной поверхности кости пересекает ее медиальный край в средней его части. На вентральной поверхности *praefrontale* в районе центра окостенения располагаются несколько отверстий (*foramina supraorbitalia*) для сенсорных ответвлений лицевого нерва. Несколько отверстий этого же нерва отмечены на *postfrontale* и *postorbitale*. *Frontalia* не протягиваются каудально дальше уровня задних краев орбит. Латеральная граница *postfrontale*

(шов с *postorbitale*) прямолинейна, как у более поздних трематозавридов — платистегина *Angusaurus tsylmensis* Novikov и трематозаврин *Trematosaurus Burmeister* и *Trematosuchus Watson* (Новиков, 1990, рис. 3, а; 2010, рис. 1, в; Shishkin, Welman, 1994, рис. 1А; Schoch, 2019, рис. 2, 4, 5, 6А, В). Задний конец кости слабо вклинивается между *parietale* и *supratemporale*, образуя угол, близкий к прямому. Прослеженный на *postfrontale* участок супраорбитального желобка прерывается на незначительном расстоянии в районе центра окостенения кости. *Postorbitale* сужено (индекс *por* — 1.45), с антеролатеральным выступом в виде тупого угла; распространяется каудально за уровень пинеального отверстия. *Jugale* низкое, с пологой орбитальной вырезкой, расположенной в средней части длины кости; дополнительные желобки системы боковой линии (*sulci supramaxillares*) на дорсальной поверхности кости не выражены. *Parietalia* постепенно суживаются кпереди в плане от уровня пинеального отверстия. *Supratemporale* сильно вытянуто продольно (индекс *stl* — 1.8). На вентральной поверхности черепной крыши по теменным и лобным костям проходят два хорошо выраженных продольных гребня (*cristae orbitotemporale*), ограничивающих отпечаток орбитотемпорального отдела эндокrania.

Squamosum несет слабо развитую *crista falci-formis*, которая выражена только в области депрессорной части кости. Поверхность ушного отдела *lamina parapterygoidea*, образующего боковую стенку полости среднего уха, ориентирована под прямым углом к дорсальной поверхности кости, что отличает примитивных трематозавридов — тоозухин и платистегин — от более продвинутых трематозаврин, у которых эти две поверхности образуют тупой угол. *Quadratojugale* относительно узкое, крупное параквадратное отверстие целиком находится в его пределах. *Postparietale* одинаково вытянуто как продольно, так и поперечно. Латеральный край кости (шов с *tabulare*) ориентирован постеромедиально, показывая слабое сужение кости назад. Супраокципитальный отросток слегка оттянут назад, его затылочная поверхность слегка уплощена. Скульптура на *tabularia* мелкоячеистая, концы их “рогов” обломаны. *Crista tabularis externa* на парокципитальном отростке заостренная, но не высокая (как у других тоозухин и платистегин, но в отличие от трематозаврин), а *crista terminalis*, ограничивающая сзади полость среднего уха, слабо выражена.

Vomer относительно узкое; его ширина на уровне середины хоаны равна ширине последней. Латеральный (*processus lateralis*) и медиальный (*processus fenestralis anterior*) отростки, разделенные вырезкой для переднечелюстного отверстия, развиты одинаково. На вентральной поверхности

¹ Первоначально (Shishkin, Welman, 1994) типовой образец этой формы был описан как *Trematosuchus sobeyi* (Haughton).

кости вдоль межсошникового шва имеется небольшое возвышение, протягивающееся от уровня переднего края хоан до заднего края передне-небных отверстий. Задняя треть этого возвышения несет два параллельных постфенестральных зубных ряда. Несколько позади и медиальнее второго сошниковых клыка на уровне переднего края хоанальной вырезки располагается выходное отверстие для ветви небного нерва. Парахоанальные зубные ряды на сошниках слегка вогнуты в плане, располагаются близко к краю хоаны; наиболее полно сохранившийся ряд на левом сошнике состоит из 19 (включая ямки) мелких зубчиков. Задние отростки сошников простираются каудально на расстояние трети длины межптеригоидных окон, их основания слегка расширены и уплощены вентрально.

Антеромедиальный (сошниковый) отросток palatinum несет два—три задних зуба парахоанального ряда. Антеролатеральный отросток кости, ограничивающий хоану постеролатерально, хорошо развит, образуя 1/3 длины ее латерального края. Позади двух постхоанальных клыков на palatinum располагаются три—четыре слегка укрупненных (по сравнению с зубами на прилегающей части maxillare) зубчика. Зубной ряд на ectopterygoideum включает (спереди назад) три—четыре мелких зуба, два клыка и 35—40 мелких и уменьшающихся назад зубчиков.

Шагреновое поле занимает три четверти вентральной поверхности небной ветви pterygoideum, распространяясь медиально до края межптеригоидного окна, и переходит каудально на тело кости, где постепенно суживается, протягиваясь вдоль птериго-парасфеноидного шва. Узкие латеральные участки небной ветви и тела кости покрыты ямчато-бороздчатой скульптурой, которая распространяется на квадратную ветвь, образуя на ней четко ограниченную выступающую площадку. Изгиб дорсального контура восходящей пластины птеригоида слабый, ее депрессорная часть уплощена. Полость среднего уха суженная и ограничена антеромедиально сильно развитым и заостренным каудально гребнем (crista praeotica), длина костного дна полости составляет менее половины длины птериго-парасфеноидного шва. Crista posterior на квадратной ветви птеригоида хорошо выражена. Lamina anterior несет относительно глубокую дорсальную вырезку. Crista obliqua ориентирована под углом 40° к горизонтальной плоскости.

Parasphenoideum имеет слабо расширенное, трапециевидное тело (индекс ps — 1.25) со слабо-вогнутыми боковыми краями. Вентральная поверхность кости поперечно вогнута, шагреновое поле на ней распространяется каудально до уров-

ня задней трети длины тела кости. Мускульные гребни слабо развиты, ориентированы поперечно и не соединяются; lamina posterior хорошо выражена. Шагреновое поле заходит на основание мечевидного отростка в виде приподнятого клина на треть длины межптеригоидного окна. Нескульптурированная часть мечевидного отростка относительно широкая, с округлым в сечении вентральным килем. Желобок для небной вены хорошо выражен и протягивается вдоль птериго-парасфеноидного шва.

Tuberculum hyoideum на quadratum умеренно развито. Exoccipitale и basioccipitale неразличимо срастаются. Нижнеушной отросток exoccipitale хорошо выражен, отогнут латерально и не достигает параптеригоидного гребня. В основании парокципитального отростка на границе его латеральной и затылочной поверхностей располагается крупное отверстие яремного канала. Stapes имеет массивное и округлое в сечении основание, хорошо выраженную и заостренную crista obliqua и очень маленькое отверстие для стапедиальной артерии.

Размеры в см. Максимальная ширина черепа — 7.2; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до уровня середины орбит — 3.9; расстояние по осевой линии от затылочного вреза до пинеального отверстия — 2.2; длина орбиты — 1.5; максимальная длина передне-небного отверстия — 1.1, его ширина — 0.32; длина хоаны — 1.2, ее максимальная ширина — 0.4; максимальная длина межптеригоидной ямы — 5.9, ее максимальная ширина — 1.3.

Сравнение. От всех видов рода отличается уплощенностью черепной крыши, сильно расставленными и маленькими орбитами, строением полости среднего уха, уплощенностью депрессорной части lamina ascendens, лучшей выраженностью crista posterior на птеригоиде, более вытянутыми межптеригоидными окнами (и, соответственно, более вытянутым черепом) и телом парасфеноида, расширенной нескульптурированной частью мечевидного отростка и более латеральным положением sulcus jugalis. От T. yakovlevi новый вид также отличается меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, сильно вытянутыми передними небными отверстиями и пренариальным отделом, прямолинейными очертаниями латеральной границы postfrontale, более широким мечевидным отростком парасфеноида, отсутствием затылочной комиссуры и мелкоячеистым характером преобладающей скульптуры дорсальной поверхности черепной крыши, а от T. tuberculatus — положением челюстных мышечков близко к уровню затылочных, более вытянутой заглазничной костью, более круто ориенти-

рованной *crista obliqua*, меньшим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками и более каудальным положением вершин межптеригоидных окон.

З а м е ч а н и я. Одними из характерных особенностей новой формы являются относительно маленькие размеры орбит и сильно удлинённый пренариальный отдел. В этой связи следует отметить, что описанный выше череп, судя по размерам и хорошо различимым швам, принадлежал молодой особи, поэтому у более взрослых форм эти признаки, вероятно, будут проявляться сильнее. Основаниями для такого предположения являются известные случаи относительного удлинения пренариального отдела черепа и уменьшения размеров орбит у трематозаврид в онтогенезе, описанные как в ряде публикаций (Новиков, 2007, 2010; Schoch, 2019), так и отмеченные нами при изучении материала по *Thoosuchus yakovlevi*.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

В историческом развитии трематозаврид выделяются две радиации (Новиков, 2018). Одна из них — радиация *Prothoosuchus*—*Trematosaurus* — объединяет подсемейства *Thoosuchinae* (роды *Prothoosuchus* и *Thoosuchus*), *Platysteginae* Schoch et Milner (роды *Platystega* Wiman, *Trematotegmen* и *Angusaurus*), *Lyrocephaliscinae* Kuhn (под *Lyrocephaliscus* Kuhn) и *Trematosaurinae* Watson (роды *Trematosaurus*, *Tematosuchus*, *Inflectosaurus* Shishkin и *Trematosuchoides* Novikov), включает в себя, в числе других, наиболее примитивные морфотипы и известна, в основном, из нижнего триаса Восточной Европы. Эндемичное подсемейство *Thoosuchinae*, первое появление представителей которого (*Prothoosuchus* sp.) датируется поздним индом (Новиков, 2018), является наиболее архаичным и ранним в этой радиации (и среди трематозаврид, в целом). Примитивность тоозухин проявляется в таких признаках, как слабо развитая посторбитальная зона роста черепной крыши, длинные постфенестральные зубные ряды, большое количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, расширенное тело парасфеноида, изогнутость *lamina ascendens* в дорсальном плане, слабое развитие (или отсутствие) медиального отростка *supraangulare* нижней челюсти и др.

Среди тоозухин трематозавровые черты наиболее ярко проявляются у типового рода. Это выражается в таких его отличиях от *Prothoosuchus*, как более удлинённая посторбитальная область черепной крыши, меньшее количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, более узкий мечевидный отросток пара-

сфеноида и присутствие медиального отростка надугловой кости. При этом виды *Thoosuchus* обнаруживают различную степень выраженности типичных трематозавровых признаков. Наиболее примитивным в этом отношении является *Thoosuchus tuberculatus*, обнаруживающий ряд черт, сближающих его с капитозавридным морфотипом (относительно слабое посторбитальное удлинение крыши черепа, укороченность заглазничной кости, полого ориентированная *crista obliqua*, мелкоячеисто-бугорчатый тип скульптуры, слабое развитие системы боковой линии).

Морфотипы двух других видов *Thoosuchus* (*T. yakovlevi* и *T. abbasovi* sp. nov.) являются более продвинутыми в сторону трематозавровой организации, характеризуясь такими апоморфными признаками, как заметно вытянутая форма *postorbitale*, распространение *frontale* до уровня задних краев орбит и круто ориентированная *crista obliqua*. Кроме того, каждый из этих видов дополнительно показывает и другие продвинутые черты, многие из которых типичны для более поздних трематозавридных подсемейств *Platysteginae* и *Trematosaurinae*. Так, типовой вид характеризуется дальнейшим удлинением посторбитального отдела и сильной дифференциацией зубной системы (значительным увеличением эктоптеригоидных клыков), а *T. abbasovi* sp. nov. — широко расставленными орбитами, отсутствием антеромедиального выступа *postorbitale*, суженной полостью среднего уха, уплощённостью депрессорной части *lamina ascendens* и хорошим развитием *crista posterior* на птеригоиде. С другой стороны, новый вид обладает и рядом плезиоморфных признаков (положение задней части *sulcus jugalis* ниже чешуйчатой кости, отсутствие затылочной комиссуры и мелкоячеистый характер преобладающей скульптуры дорсальной поверхности черепной крыши), которые подчеркивают мозаичный характер его морфотипа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гартман-Вейнберг А.П., Кузьмин Ф.М. Нижнетриасовые стегоцефалы СССР. *Lyrocephalus acutirostris* nov. sp. // Проблемы палеонтологии. Т. 1. М.: Изд-во МГУ, 1936. С. 75–84.
- Гетманов С.Н. О строении нижней челюсти раннетриасовых лабиринтодонт // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 106–114.
- Гетманов С.Н. О некоторых закономерностях роста черепа у бентозухид // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 110–116.
- Гетманов С.Н. Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 103–108.
- Гетманов С.Н. О характере индивидуальной изменчивости черепа у бентозухид в связи с развитием трема-

- тозаврового плана организации // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 81–91.
- Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).
- Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.–Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 156 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.10. Вып. 2).
- Ивахненко М.Ф. Новые данные по раннетриасовым лабиринтодонтам Русской платформы (о видовом составе рода *Thoosuchus*) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. Вып. 6. С. 145–146.
- 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., Татаринцев 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. Нижнетриасовые стегоцефалы северной части Окско-Цнинского вала // Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва. 1935. Т. 10. С. 39–48.
- Кухтин Д.А., Ярошенко О.П., Шишкин М.А. и др. Актуализированная стратиграфическая схема триасовых отложений Прикаспийского региона. М.: ВНИГНИ, 2016. 36 с.
- Новиков И.В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Притиманья // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 87–100.
- 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.
- Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).
- Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. 184 с.
- Решение Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (Саратов, 1979 г.). Л.: ВСЕГЕИ, 1982. 64 с.
- Рябинин А.Н. *Trematosuchus* (?) *yakovlevi* nov. sp. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска // Изв. Геол. ком-та. 1927. Т. 45. С. 519–528.
- Шишкин М.А. Подотряд *Stereospondyli* // Основы палеонтологии: земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83–112.
- Шишкин М.А., Лозовский В.Р. Лабиринтодонт из триаса Южного Приморья // Докл. АН СССР. 1979. Т. 246. № 1. С. 201–205.
- Шишкин М.А., Очев В.Г. Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген–неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 74–82.
- Damiani R., Yates A. The Triassic amphibian *Thoosuchus yakovlevi* and the relationships of the *Trematosauroida* (*Temnospondyli*: *Stereospondyli*) // *Rec. Austral. Mus.* 2003. V. 55. № 33. P. 331–342.
- Fernández-Coll M., Arbez T., Bernardini F., Fortuny J. Cranial anatomy of the Early Triassic trematosaurine *Angusaurus* (*Temnospondyli*: *Stereospondyli*): 3D endocranial insights and phylogenetic implications // *J. Iber. Geol.* 2019. V. 45. P. 269–286.
- Huene F. von. *Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden*. Jena: G. Fischer Verl., 1956. 716 s.
- Romer A.S. Review of the *Labyrinthodontia* // *Bull. Mus. Comp. Zool.* 1947. V. 99. № 1. P. 3–368.
- Säve-Söderbergh G. On the morphology of Triassic stegcephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the *Labyrinthodontia* // *Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl. Ser. 3.* 1936. Bd 16. № 1. P. 1–181.
- Schoch R.R. Osteology of the temnospondyl *Trematosaurus brauni* Burmeister, 1849 from the Middle Buntsandstein of Berburg, Germany // *Palaeodiversity*. 2019. V. 12. P. 41–63.
- Schoch R.R., Milner A.R. *Stereospondyli* // *Encyclopedia of Paleoherpitology*. 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* / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 35–59.
- Shishkin M.A., Welman J. A new find of *Trematosuchus* (*Amphibia*, *Temnospondyli*) from the *Cynognathus* Zone of South Africa // *Palaeontol. Afr.* 1994. V. 31. P. 39–49.

Объяснение к таблице X

Фиг. 1. *Thoosuchus abbasovi* sp. nov., голотип ПИН, № 4362/24, почти полный череп; Самарская обл., Борский р-н, бассейн р. Таволжанки, местонахождение Терновый; нижний триас, слудкинский горизонт, мечетинская свита: 1а – сверху, 1б – снизу, 1в – сзади.

Обозначения: cf – *crista falciformis*, ch – *choana*, co – *crista obliqua*, cp – *crista posterior*, cpro – *crista praeotica laminae ascendens*, Ecpt – *ectopterygoideum*, Ex – *exoccipitale*, F – *frontale*, fpa – *foramen palatinum anterior*, pc – *processus cultriformis parasphenoidei*, Pf – *postfrontale*, Pl – *palatinum*, Pmx – *praemaxillare*, Po – *postorbitale*, Pp – *postparietale*, Prf – *praefrontale*, Ps – *parasphenoideum*, Pt – *pterygoideum*, sio – *sulcus infraorbitalis*, Smx – *septomaxillare*, sso – *sulcus supraorbitalis*, st – *sulcus temporalis*, T – *tabulare*, V – *vomer*.

Длина масштабной линейки 1 см.

New Data on Trematosauroid Labyrinthodonts of Eastern Europe: 5. Genus *Thoosuchus* Efremov, 1940

I. V. Novikov^{1, 2}

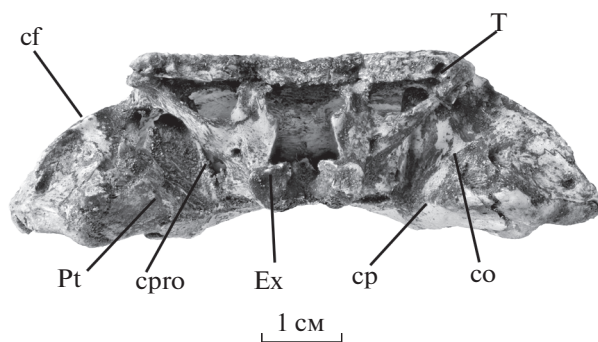
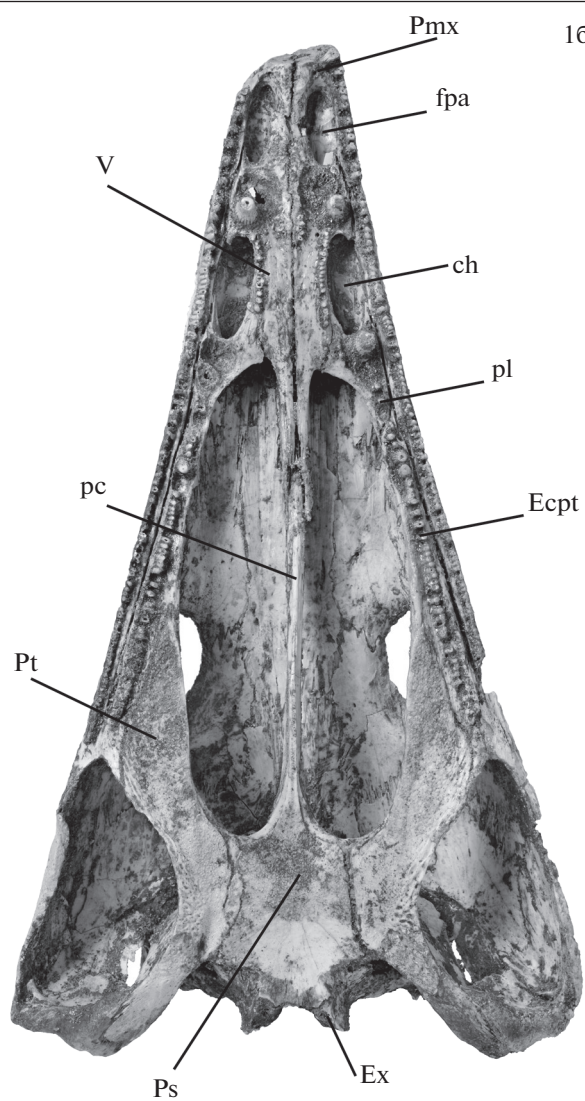
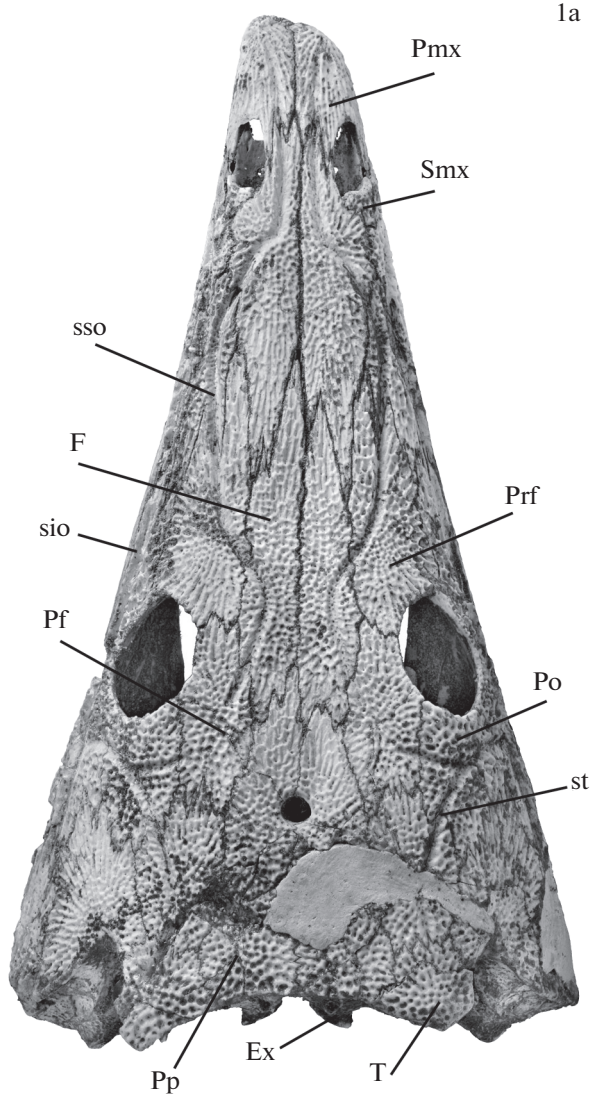
¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

²*Kazan Federal University, Kazan, Russia*

The trematosaurid genus *Thoosuchus* Efremov, 1940, which is the type genus for the subfamily Thoosuchiinae, is revised and its diagnosis is emended. This genus includes *T. yakovlevi* and *T. tuberculatus* previously identified from the Rybinskian horizon (Lower Triassic, Lower Olenekian), and a new species *T. abbasovi* sp. nov. The morphotype of the latter is characterized by a number of apomorphic characters typical of the later subfamilies of trematosaurids — Platysteginae and Trematosaurinae (widely spaced orbits, the absence of an anteromedial projection of the postorbital, a narrowed middle ear cavity, a flattened depressive part of the lamina ascendens, and a good expression of the crista posterior on the pterygoid) which is quite consistent with the later (Sludkian) age of the new species.

Keywords: trematosaurid temnospondyls, Early Triassic, Eastern Europe

1a



1b