М. Б. ЕФИМОВ

ИСКОПАЕМЫЕ КРОКОДИЛЫ И ХАМПСОЗАВРЫ МОНГОЛИИ И СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ

ЗСБНХУ-ын ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ПАЛЕОНТОЛОГИЙН
ХУРЭЭЛЭН

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE USSR

PALEONTOLOGICAL
INSTITUTE

АКАДЕМИЯ НАУК МНР

ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ
ИНСТИТУТ

БНМАУ-ын ШИНЖЛЭХ
УХААНЫ АКАДЕМИ

ГЕОЛОГИЙН
ХУРЭЭЛЭН

ACADEMY OF SCIENCES
OF THE MPR

GEOLOGICAL
INSTITUTE

М.Б. ЕФИМОВ

ЗСБНХУ, БНМАУ-ын НУТГААС ОЛДДОГ ЭРТНИЙ МАТАР, ХАМПСОЗАВРУУД

МОНГОЛ-ЗӨВЛӨЛТИЙН ХАМТАСАРАН ПАЛЕОНТОЛОГИЙН ЭКСПЕДИЦИ

(Бутээл, цуврал, 36)

ЭРЛЭХ ЗӨВЛЕЛ

Р Барсболд, академич *Ь Лусанданзан*,
академич *Л П. Татаринов* (хариуцлагатай эрхлэгч),
Г А Афанасьева, И П Морозова, Л И Новицкая,
А П Расницын, В Ю Решетов, А Ю Розанов,
В А. Сысоев, Б А Трофимов

МОСКВА
"НАУКА" ХЭВЛЕЛИЙН ГАЗАР
1988

М.Б. ЕФИМОВ

ИСКОПАЕМЫЕ КРОКОДИЛЫ И ХАМПСОЗАВРЫ МОНГОЛИИ И СССР

СОВМЕСТНАЯ СОВЕТСКО-МОНГОЛЬСКАЯ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКАЯ ЭКСПЕДИЦИЯ

(Труды, вып. 36)

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

Р Барсболд академик АН МНР *Б Лусанданзан*,
академик АН СССР *Л П Татаринов* (ответственный редактор),
Г А Афанасьева, И П. Морозова, Л И Новицкая,
А П Расницын, В Ю Решетов, А.Ю Розанов,
В А Сысоев, Б А Трофимов

МОСКВА
"НАУКА"
1988

УДК 568.14 : 551.76.77 (574.5 + 591.9)

M.B. Efimov

THE FOSSIL CROCODILES AND CHAMPSOSAURIDES OF MONGOLIA AND USSR

THE JOINT SOVIET-MONGOLIAN
PALEONTOLOGICAL EXPEDITION
(TRANSACTIONS, vol. 36)

EDITORIAL BOARD;

R. Barsbold, academician *B. Luwsandansan,*
academician *L.P. Tatarinov* (editor-in-chief), *G.A. Afanasieva, I.P. Morozova, L.I. Novitskaya, A.P. Rasnitzyn, V.J. Reshetov, A.J. Rozanov, V.A. Sysoev, B.A. Trofimov*

М.Б. Ефимов. Ископаемые крокодилы и хампсозавры Монголии и СССР. – М.: Наука, 1988. – 108 с. – ISBN 5-02-004688-4.

Первая систематическая сводка по двум группам водных диапсид: крокодилам и хампсозаврам из мезозоя и кайнозоя Монголии и СССР. Описываются 32 вида, 23 рода, принадлежащих 13 семействам. Из них 28 видов, 12 родов и 2 семейства установлены автором. Подробно рассматриваются отдельные черты краниальной морфологии метамезозухий. Приводятся новые данные по зоогеографическим связям, стратиграфическому распространению, систематике и морфологической эволюции.

Для палеонтологов, герпетологов и геологов-стратиграфов.

Ил. 33. Библиогр.: 165 назв.

Рецензенты:

Э.А. ВАНГЕНГЕЙМ, Ю.М. ГУБИН, С.М. КУРЗАНОВ

Е $\frac{2002000000-422}{042(02)-88}$ 235-88-IV

© Издательство "Наука", 1988

ISBN 5-02-004688-4

ISSN 0320-2305

ВВЕДЕНИЕ

Нет сомнений в том, что рептилии занимали видное место в биоценозах мезозоя и кайнозоя северной половины Евразии. Однако роль многих полуводных групп, в частности крокодилов и хористодер, длительное время явно недооценивалась. Преобладавшее мнение о видимой морфологической "монотонности" и эволюционной "инертности" этих животных, подкрепленное фрагментарностью и неизученностью палеонтологического материала, стимулировало пессимистическое отношение к исследованиям. К тому же коллекции были рассредоточены по учреждениям многих городов и стран, данные о находках рассеяны по многочисленным источникам или вообще не публиковались, старые сведения не ревизовались, а часто были попросту забыты. Таким образом, господствовало весьма неясное представление о предмете изучения, особенно о материалах с территории СССР.

Значительно более исследованной оказалась территория Монголии, где длительное время целенаправленно работали крупные зарубежные или совместные международные экспедиции. Именно немногочисленные экземпляры из МНР на первом этапе стали естественным ядром "крокодилового" раздела в коллекциях Палеонтологического института АН СССР.

Позднее, в результате экспедиционных работ последних трех десятилетий, на территории СССР и МНР был открыт целый комплекс новых местонахождений, давших чрезвычайно богатый остеологический материал. И уже начальный этап изучения находок вместе с концентрацией старых данных показал необычайную пестроту и разнообразие вновь и вновь открываемых форм, сменявших друг друга во времени. Обнаруживались определенные закономерности морфологической эволюции животных, четче вырисовывались филогенетические и зоогеографические связи отдельных форм и групп, и к настоящему времени назрела естественная необходимость обобщения результатов исследований.

Предлагаемая работа является первой попыткой дать в общих чертах представление об эволюции двух отрядов полуводных хищных диапсид - крокодилов и хористодер (объединяемых по сходству экологии) - на территории СССР и Монголии. Рассматриваемые огромные временные (юра-неоген) и пространственные (СССР и МНР) диапазоны - очевидная база для выявления многих закономерностей адаптивной эволюции, филогении, миграционных контактов и экологических взаимоотношений. Относительно высокая частота встречаемости остатков водных диапсид в геологических образованиях различных возрастов и регионов - черта, усиливающая стратиграфическое, а известная стенобионтность животных - палеоклиматическое их значение. Все упомянутые аспекты исследования в той или иной степени затрагивают в работе, включающей, кроме того, систематическое описание 32 видов,

принадлежащих 23 родам и 13 семействам. Из них 28 видов, 12 родов и 2 семейства установлены автором.

Работа основана преимущественно на изучении коллекций Палеонтологического института АН СССР, частично - Института палеобиологии АН ГССР и Геологического института АН МНР. К сожалению, автор не имел возможности ознакомиться с некоторыми материалами, находящимися в Варшаве, Улан-Баторе и Нью-Йорке, многие сведения черпались непосредственно из устных сообщений или литературных источников, что в целом, однако, мало отразилось на полноте и характере работы.

Автор многим обязан ныне покойному А.К.Рождественскому, придававшему большое значение изучению меловых рептилий Евразии и впервые осуществившему наиболее значимые планомерные сборы остатков ископаемых крокодилов на территории СССР.

Автор искренне благодарен Р.Барсболду (ГИН АН МНР), Ю.М.Губину, С.М.Курзанову, И.М.Новодворской, В.Ю.Решетову, Н.С. Шевыревой (ПИН АН СССР), В.М.Чхиквадзе (Институт палеобиологии АН ГССР), передавшим свои сборы для изучения;Б.А.Борисову (ВСЕГЕИ), Н.Н.Иорданскому (ИЭМЭЖ АН СССР), М.Ф.Ивахненко (ПИН АН СССР), оказавшим консультативную помощь, и особенно научному руководителю академику Л.П.Татаринову, направлявшему и корректировавшему ход работы.

ГЛАВА I

КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ

КРОКОДИЛЫ (CROCODYLIA)

Естественно, первыми исследователями крокодилов были зоологи. Однако отдельные ископаемые остатки описывались даже ранее (Chapman, 1758; Welch, 1776), чем крокодилы были формально объединены в особую группу - Crocodylia (=Crocodili Gmelin). Вместе с тем их еще нередко сближали с другими диапсидами, в частности с лацертилиями, что, по-видимому, являлось отголоском номенклатуры системы К.Линнея: Crocodylus как фракция рода Lacerta. Ж.Кювье (Cuvier, 1808) уже подразделяет крокодилов на несколько морфологически различимых групп: Alligatores, Crocodiles, Gaviales, примерно соответствующих современным семействам Alligatoridae, Crocodylidae, Gavialidae. Фактически определялись три наиболее важные адаптивные ветви, легко различаемые по типу прикуса и дифференциации зубов. Ископаемые остатки крокодилов Кювье (Cuvier ,1808, 1824) относил к ныне живущим родам, что было очень характерно для исследователей того времени. В этот же период Кювье делает попытку идентифицировать, правда не всегда удачно, многие краниальные структуры крокодилов, в частности, элементы сосудистой (каротидная циркуляция) и сифональной (евстахиевы трубы) систем, объясняет характер замещения зубов, обосновывает соотношение отдельных костей. Позднее Р.Оуэн (Owen, 1850, 1860) во многом ревизует, корректирует и значительно дополняет результаты исследований Кювье, дифференцирует вслед за Меремом крокодилов от лацертилий, аргументируя остеологически дивергенцию архозавров (Thecodontia Оуэна) и лепидозавров, и предлагает разделить группу на три отряда, характеризуя каждый особым типом строения позвонков: Opistocoelia (опистоцельные предкрестцовые позвонки), Amphicoelia (амфицельные позвонки) и Procoelia (процельные позвонки). Несмотря на то что в своей системе Оуэн относил к крокодилам и некоторых ящеротазовых динозавров (Opisthocoelia) и не признавал эволюционного характера трансформации позвоночного столба, его "позвонковые" принципы систематики в основном были приняты и Т.Гексли (Huxley, 1875), включившего в состав отряда крокодилов группы Parasuchia (фитозавры), Mesosuchia (= Amphicoelia Оуэна) и Eusuchia (= Procoelia Оуэна). Однако Гексли, следуя эволюционному учению, пошел значительно дальше, выявив большое значение изменения позиции хоан и формы позвонков во времени для филогении и систематики ископаемых крокодилов. В итоге степень развития вторичного костного неба и форма позвонков явились одними из главных показателей эволюционного уровня.

Сходных принципов деления отряда придерживался и К.Циттель (Zittel, 1890), видевший к тому же в некоторых триасовых текодонтах, выделенных им в подотряд

Pseudosuchia (в составе Crocodylia), представителей базальной части филогенетического древа крокодилов. Однако лишь с открытием в начале века Notochampsa и Sphenosuchus, обладавших "прокрокодиловым" обликом, мнение о родстве и происхождении крокодилов от наземных предков - псевдозухий, в частности из группы сфенозухид, стало доминировать (Nopcsa, 1928; Huene, 1925, 1933; Broom, 1927). Это был один из важнейших этапов в поиске генеалогических корней отряда. В дальнейшем крокодилы рассматривались как вторично адаптированные к водному образу жизни четвероногие дериваты псевдозухий.

Формирование новой экологически полуводной группы было сопряжено с крупными морфологическими и функциональными преобразованиями в организме наземных "прокрокодилов".

Модификации подвергся прежде всего локомоторный аппарат: изменялись пропорции и позиции элементов конечностей и поясов, хвост превращался в основной орган движения в воде. Иногда полностью утрачивал свое значение и деградировал остеодермальный покров тела, с чем теряло свой смысл предложенное А.Блэйнвиллем общее наименование групп - Emydosauri (панцирные ящеры).

Морфологические изменения, отразившие особенности захвата пищи и дыхания в водной среде, выразились, с одной стороны, в утрате кинетизма базиптеригоидного комплекса и квадратума (монимостилия), что способствовало усилению жесткости челюстей и аддукторного механизма, а с другой - в развитии вторичного нёба (при сохранении терминального положения ноздрей), что отчасти отвечало сепарации дыхательного тракта.

Усиление остеодермального покрова крыши черепа шло параллельно утрате парности лобных и теменных костей. На фоне стабилизации квадратно-ушного региона происходила перестройка костной полости среднего уха, сифональной (пневматической), кровеносной и иннервирующей систем периотической области.

Возможно, деградация окологлазничных солевых желез (Broom, 1913; Ewer, 1965), утративших свое значение в пресноводной среде, привела к редукции предглазничных отверстий. Как альтернативный вариант - исчезновение предглазничных отверстий могло происходить при уменьшении площадей прикрепления передних порций птеригоидных мышц (Anderson, 1936) вследствие перегруппировки нагрузок челюстных аддукторов в процессе консолидации краниоквадратной области.

Возможно, ослабление обонятельной функции, свойственное вторично-водным формам, - причина перестройки (распада) костной основы сфенэтмоида. Дисфункция обоняния могла наступать вследствие длительных или частных погружений.

Параллельно выяснению вопроса о происхождении крокодилов как группы формировались представления о систематическом составе и филетических связях внутри подотряда мезозухий, стоящих в целом (по Гексли) на более высоком, чем протозухии, уровне организации. Мезозухий отличал необычайно широкий диапазон адаптивной радиации, охватывающий наземные, пресноводные и морские формы. Еще в прошлом веке морские крокодилы, первоначально сближавшиеся с гавиалами, выделяются в сем. телеозаврид и метриоринхид, короткомордые прибрежные и отчасти пресноводные мезозухии - в сем.атопозаврид и гониофолидид, а позднее возможные длиннорылые дериваты последних - в сем. фолидозаврид и конгозаврид (=диро-заврид). Мелкие наземные мезозухии,во многом унаследовавшие экологический и морфологический облик протозухий, обособляются в сем. либикозухид и нотозухид. Большое значение при систематической дифференциации мезозухий придавалось различиям в пропорциях черепа, размерах, озубленности челюстей, степени

редукции предглазничных окон и нижнечелюстных отверстий, относительной величины глазниц и височных окон, характере морфологической трансформации конечностей и поясов, развитию остеодермального покрова. Происходило становление системы основных морфологических признаков классификации ископаемых крокодилов. Вместе с тем филетические отношения между различными группами оставались еще недостаточно изученными.

Путаницу часто вносило и недопонимание значения адаптивного сходства. Так, длительное время короткомордые и длинномордые адаптации рассматривались как две дивергирующие с древнейших времен филетические линии (Cuvier, 1808; Zittel, 1890; Nopcsa, 1928). Л.Долло (Dollo, 1883) показал, что здесь нет прямой филетической преемственности и длиннорылые формы могли возникать на разных уровнях организации независимо как среди мезозухий, так и среди эузухий.

Уже с конца прошлого века осуществляются попытки выделить среди мезозухий предковую группу для настоящих крокодилов. Долло (1883) считал, что эузухии могли происходить от наиболее прогрессивных мезозухий типа Bernissartia (сем. Bernissartidae), описанной им из раннего мела Бельгии. С.В.Виллистон в раннемеловой Hylaeochampsa (сем. Hylaeochampsidae) видел уже базальную форму среди эузухий. Б.Нопча (Nopcsa, 1928) производил короткомордых и длинномордых эузухий от соответственно адаптированных представителей двух семейств мезозухий – гониофолидид и атопозаврид, допуская, таким образом, дифилетическое развитие эузухий, в частности крокодилид. Это была одна из последних попыток объяснить происхождение эузухий с позиций полифилии. Позднее лишь Кэлин (Kälin, 1955), сближая гавиалид с телеозавридами, выводил длиннорылых эузухий непосредственно из протозухид.

Все чаще возникала необходимость переработки, упорядочения систематики крокодилов и более четкого определения филогенетических связей отдельных ветвей и групп, число которых постоянно возрастало. К середине 30-х годов был предложен ряд классификационных схем, на основе ревизии которых Ч.Муком (Mook, 1934) была выработана очень ясная и устойчивая система крокодилов, получившая завершенный облик с открытием архаичного раннеюрского Protosuchus. Касаясь вопроса о происхождении крокодилов, Мук вслед за Нопчей (Nopcsa, 1928), Хюне (Huene, 1925, 1933) и Брумом (Broom, 1927) опять-таки высказал предположение об очень раннем (верхняя пермь–триас) отделении их от каких-то еще неизвестных сфенозухоидных псевдозухий. Мук предложил разделить отряд крокодилов на четыре подотряда: 1. Protosuchia (новый подотряд с сем. Protosuchidae), куда помещались самые примитивные крокодилы с зачаточным вторичным небом и многими унаследованными от псевдозухий признаками наземной адаптации. 2. Mesosuchia (с сем. Teleosauridae, Pholidosauridae, Atoposauridae, Goniopholididae, Notosuchidae, Dyrosauridae), включавшем как прибрежно-морские, так и пресноводные и полуназемные формы у которых в формировании вторичных хоан еще участвовали нёбные кости (близки к мезозухиям Т.Гексли). 3. Thalattosuchia (с сем. Metriorhynchidae) – представляющий высокоспециализированные морские формы с ластовидными передними конечностями и гетероцеркальным хвостовым плавником. 4. Eusuchia (с сем. Hylaeochampsidae, Gavialidae, Crocodylidae, Stomatosuchidae, Alligatoridae), объединяющем в основном пресноводные прогрессивные формы с процельным типом позвоночного столба и хоанами, всецело расположенными в области крыловидных костей (соответствует эузухиям Т.Гексли). Таким образом,

талаттозухии, несмотря на наличие основных мезозухидных признаков, становятся обособленной и равноправной (подотряд!) с мезозухиями группой. В отдельные подотряды позднее выделяются и Sebecosuchia (сем. Sebecidae, Baurusuchidae) - зифодонтные крокодилы наземной экологической ориентации и также мезозухоидного морфологического облика и Notosuchia (сем. Uruguajsuchidae, Notosuchidae) - мелкие наземные крокодилы Гондванского региона. Этим косвенно подвергается сомнению единство генеалогии мезозухий (в понимании Т.Гексли), что сохраняет свою актуальность и по сей день (Westphal, 1962; Antunes, 1967; Sill, 1968; Langston, 1973; Hecht et Tarsitano, 1983, 1984).

Классификационная схема Ч.Мука (в целом придерживавшегося монофилетического взгляда на эволюцию крокодилов) послужила каркасом для многих систем, предлагаемых позднее (Huene, 1956; Romer, 1956, 1966; Kuhn, 1968; Steel, 1973). Вместе с тем филогенетические воззрения позднейших исследователей имели и свои отличительные нюансы.

С середины нынешнего века наступил новый очень активный период исследования морфологии ископаемых крокодилов. Б.Кребс (Krebs , 1963), продолжая работы Б.Шеффера (Schaeffer, 1941) по изучению строения тарзальной области тетрапод, констатировал наличие особого типа интертарзального сустава - крокодилового, обнаруженного им также у ряда псевдозухий. Развивая учение о суставе и придавая этому огромное значение для разработки филогении и систематики низших тетрапод, Кребс (1974) предложил объединить Crocodylia и Pseudosuchia в единую группу Suchia. А.Р.Круикшенк (Cruikshank, 1979) обосновал возможность независимого формирования двух типов "крокодилового" сустава:нормального (выступ на таранной кости) и обращенного (выступ на пяточной кости). Ч.Чаттерджи (Chatterjee, 1982) развил адаптивные представления об эволюции сустава, строение которого модифицировалось в соответствии с изменением позиции конечностей. Решался вопрос о первичности или вторичности происхождения "полусовершенной" постановки конечностей у крокодилов. Чаттерджи (1982), следуя представлениям Р.А.Талборна (Thulborn, 1980) и отчасти корректируя поиск исходной для крокодилов группы, относил к псевдозухиям многих животных, обладавших, по его мнению, нормальным крокодиловым интертарзальным суставом и сходной постановкой конечностей: Parasuchia, Aetosauria, Rauisuchia. В свою очередь, упомянутые группы производились от эозухоидных предков с примитивным мезотарзальным суставом, возможно, близких Proterosuchia . Были выявлены закономерности независимого происхождения крокодилового сустава из мезотарзального в трех линиях и предложена новая классификация текодонтов, в которой предположительными сестринскими группами крокодилов могли рассматриваться этозавры и рауизухиды, обладавшие нормальным крокодиловым суставом. Чаттерджи (Chatterjee, 1982), обнаружил, что "крокодиловый" сустав фитозавров несколько ограничен в ротации и функционально значительно примитивнее нормального крокодилового, в какой-то степени приближаясь к протерозухоидному. В результате фитозавры, и ранее рассматриваемые как архаичные и весьма специализированные текодонты (Krebs. 1974), окончательно вышли из круга предков крокодилов.

Однако здесь следует отметить, что Г.С.Пол (Paul , 1984) подверг сомнению ценность использования характера строения тарзального сустава для выяснения филогенетических отношений между группами, ссылаясь на необратимость и сложность его многоразовой функциональной перестройки в процессе эволюции архозавров. Требуется, по-видимому, более тщательная гомологизация функционирующих элементов сустава.

Открытие в последние десятилетия многих архаичных триасовых "прокрокодилов" вызвало целый поток своеобразных филетических построений. Выделяются работы А.Д.Уокера (Walker, 1968, 1970, 1972, 1974), который в поиске морфологического обоснования родственных связей крокодилов особенно Sphenosuchus с птицами разработал новую классификационную схему отряда, сохранив предложенный ранее О.П.Хэйем обобщающий термин Crocodylomorpha. Отряд Crocodylomorpha состоит, по Уокеру, из трех подотрядов: 1. Crocodylia, куда входят инфраотряды Protosuchia (сохраняет при участии сем. Stegomosuchidae предковое для основной филетической линии положение), Mesosuchia, Eusuchia, Sebecosuchia (только Sebecidae) и Thalattosuchia; 2. Paracrocodylia с инфраотрядами Pedeticosauria, Baurusuchia, Hallopoda; 3. Erpetosuchia, включающий Erpetosuchus и Dyoplax. В этом Уокер близок Нопче, помещавшего эрпетозухид, правда наряду со сфенозухидами в подотряд Procrocodylia – базальную, по его мнению, группу филогенетического ствола крокодилов. Последний подотряд, впрочем, вскоре был исключен из состава крокодиломорфов (Walker, 1970), а с отнесением Proterochampsidae к примитивным фитозаврам (Walker, 1970) стал излишним и подотряд Archaeosuchia (параллельный Protosuchia), установленный ранее А.Ш.Ромером. Здесь уместно напомнить о роли группы протерохампсид в классификации В.Д.Силла (1967, 1968), допускавшего в связи с наличием двух исходных групп протозухий и дифилетическое происхождение мезозухий. Основной чертой, объединяющей два отряда крокодиломорфов, подчеркивал Уокер, является сходство в характере расположения костей, формирующих боковые височные окна и квадратно-отическую область и особенно контактах квадратума с черепом. В работах Уокера явно прослеживается склонность к обнаружению филогенетических параллелей в ранней эволюции крокодиломорфов. В этом смысле автор симпатизирует "дивергирующим" схемам филогении ранних крокодилов, вместе с тем придавая положению Paracrocodylia парафилетический оттенок. Позднее Уокер (Walker, 1985) подверг сомнению гипотезу совместного происхождения птиц и крокодилов.

Продолжая аргументировать филетические связи сфенозухид, птиц и крокодилов, в частности, находя многие птичьи признаки у позднетриасового "бегающего" крокодила Lesotosuchus, К.Н.Ветстоун и Р.И.Вайброу (Whetstone, Whybrow, 1983) предлагают несколько необычную схему дифференциации архозавров. Предполагается, что сфенозухиды являлись сестринской группой общего крокодилоподобного предка крокодилов и птиц. Все эти группы (однако в разных рангах) объединяются в новый таксон Nidosuchia в составе архозавров. Обосновывая свою точку зрения, авторы приводят ряд морфологических черт, среди которых можно отметить сходство в позиции и контактах квадратума с черепом, сходство в строении ушной области и топографии сифональной системы черепа у лесотозуха и птиц. Предполагается, что пневматизация черепа – одна из главных характеристик архаичных крокодилов, унаследованная от общего с птицами предка. Возможно, полости и сифоны – дериваты одинарной базикраниальной камеры, подобной у сфенозуха. Редукция стапедиальной артерии у крокодилов связывается с обособлением барабанной вырезки от орбит и височных окон и, как следствие, фиксации квадратума. Уже у лесотозуха отмечается субвертикальное положение слуховой косточки и косая позиция барабанной перепонки, что характерно и для эузухий. В системе Ветстоуна и Вайброу налицо парафилетический взгляд на положение отдельных компонентов группы крокодилов.

М.К.Хехт и С.Ф.Тарзитано (Hecht, Tarsitano, 1983), продолжая исследования пневматизации черепа крокодилов, начатые еще Р.Оуэном, Т.Гексли и рассматриваемую Де Беером (De Beer, 1937) как производное барабанной полости, обнаруживают у протозухий необычайную развитость сифональной системы квадратума, сопряженную с его множественной перфорацией. Состав группы и корректируется по этому признаку: Protosuchus, Orthosuchus, Hemiprotosuchus, Notochampsa, Platygnathus, Gobiosuchus. Сходное строение квадратума авторы находят и у нотозухий, что приводит к выводу о прямом родстве нотозухий и протозухий. Протозухии и нотозухии рассматриваются как единая филетическая линия, параллельная основному стволу, среди представителей которого не наблюдается гипертрофии сифональной системы квадратума. Дискутируется вопрос о положении барабанной перепонки, наличии ушной вырезки и возможности присутствия наружного ушного клапана у протозухий. Индикатором клапана считается нескульптированная площадка для прикрепления его связок на латеральном крае чешуйчатой кости. Барабанная перепонка или охватывала сзади почти весь квадратум, прикрывая дорсально сифональные отверстия и прикрепляясь латеральным краем к особому вертикальному гребню кости (Crush , 1984), или располагалась более локализованно - вне сифональных перфораций квадратума (Nash, 1975). Несмотря на то, что А.В.Кромптон и К.К.Смит (Cromptom, Smith, 1980) четко определяют "квадратно-чешуйчатое" положение барабанной перепонки у протозухий и их сходство в этом отношении с современными крокодилами, дискуссия по этому поводу явно не окончена.

В 1984 г. Р.И.Краш предложил очередную классификационную схему, для которой характерно большое число генеалогических ветвей крупного таксономического ранга на базальном этапе адаптивной радиации крокодилов. Отряд крокодилов подразделяется Крашем на шесть подотрядов: Triassolestia, Sphenosuchia, Protosuchia, Hallopoda, Mesosuchia, Eusuchia, четыре из которых объединяют только позднетриасовые архаичные формы. Вместе с тем кардинальная линия Protosuchia-Mesosuchia-Eusuchia, не рассматриваемая автором в деталях, сохраняет свое монофилетическое значение.

Характер филогенетических отношений мезозухий исследуют Хехт и Тарзитано (Hecht, Tarsitano, 1984). Ветвь Protosuchia-Notosuchia опять-таки рассматривается как боковая и тупиковая в эволюции крокодилов. Вместе с тем (и что особенно важно) инфраотряды Mesosuchia, в понимании Э.Буффето (Buffetaut, 1982) характеризуются как естественные самостоятельные группы, каждая из которых независимо (!) происходит от каких-то еще неизвестных примитивных форм. Таким образом, монофилетическое единство подотряда мезозухий, рассматриваемого как единое целое в большой сводке Буффето (1982), определенно подвергается сомнению. У Буффето подотряд мезозухий состоит из ряда морфологически и экологически четко различимых групп, объединяемых средней степенью развития вторичного костного нёба (мезозухии в смысле Т.Гексли) и общностью происхождения. Подотряд мезозухий Буффето подразделяет на пять инфраотрядов: Notosuchia (сем. Uruguaysuchidae, Notosuchidae, Libycosuchidae), объединяющих мелкие морфологически архаичные наземные формы, Thalattosuchia - - включивший, помимо метриоринхид, также и телеозаврид, родство с которыми, в частности, по дивергирующему характеру эволюции предлобных костей и остеодермального покрова было четко установлено автором классификации; Sebecosuchia - объединившим предполагаемых потомков нотозухий с редуцированным зуб-

ным рядом, куда вместе с себецидами включены и баурузухиды; новый инфраотряд Tethysuchia , в который вошли длиннорылые прибрежно-морские и наиболее поздние мезозухии неясного происхождения (дирозавриды в широком понимании). Вместе с тем позиция семейств Hsisosuchidae, Crocodyleimidae, Trematoshampsidae не определена в классификации Буффето (" incertae sedis ").

Центральное место в системе мезозухий Буффето занял инфраотряд Metamesosuchia (термин предложен еще И.В.Хулькэ), объединивший наиболее "прогрессивные" и в основном пресноводные формы (сем.Goniopholididae,Paralligatoridae, Atoposauridae, Pholidosauridae). Некоторые из "метамезозухий", в частности териозухиды (семейство отмечено еще И.Калином (Kaelin , 1955), обладавшие "полупроцельными" позвонками и "переходным" к эузухоидному типом строения вторичного нёба, рассматриваются как "протоэузухии", помещаясь уже в основание генетического ствола настоящих крокодилов. Таким образом, важнейшее значение в становлении эузухий придается собственно атопозавроидной ветви метамезозухий. В филогенетических построениях Буффето большую роль играют эколого-адаптивные характеристики групп.

С.Ф.Тарзитано (Tarsitano , 1985) тщательно исследует характер постнатальной "вертикализации" базикраниума и связанный с ней метаморфоз прилегающих элементов черепа у эузухий. Отмечается модификация системы базикраниальных воздушных синусов, смещение вектора сил челюстных аддукторов (в основном крыловидных мышц), обусловленное "вертикализацией". Обнаруживается, что среди крокодилов "вертикализация" базикраниума наиболее выражена у всех эузухий (вывод - монофилетический генезис), слабее у метамезозухий и себекозухий (только себециды). Вместе с тем у протозухий, нотозухий, баурузухий и талаттозухий базисфеноид практически горизонтальный. Баурузухиды сближаются с протозухиями. Примитивный характер первых, выраженный в положении эктоптеригоида в хоане, отмечал еще Уокер (Walker, 1970). Выводы С.Ф.Тарзитано о значительных различиях характера краниального метаморфоза у мезозухий еще более усилили полифилетическую концепцию их эволюции.

В настоящее время не подвергается сомнению монофилетическое происхождение лишь настоящих крокодилов. Вместе с тем исследования в последние 50 лет показали значительную адаптивную пестроту и в этой группе. Помимо известных и ранее представителей семейств крокодилид, аллигаторид и гавиалид, были обособлены в подсемейство своеобразные формы с зифодонтным типом зубов - пристихампсины (Kuhn , 1968), имевшие конвергентное сходство в этом отношении с некоторыми мезозухиями (хсизозухиды и себекозухии), большеротые неттозухины, а также стоматозухиды, характеризующиеся редукцией нижнечелюстных зубов и предполагаемым присутствием горлового мешка. Последние две группы не имели адаптивных аналогов среди протозухий и мезозухий.

Большой интерес вызывают новейшие биомеханические, гистологические и биохимические методы исследования эузухий. Биохимически, в частности корректируются полученные ранее данные о филетических отношениях "верхушечных" ветвей генеалогического древа крокодилов. Так, результатом работ по идентификации химического состава белков крови у томистомы и гавиала (Buffetaut , 1985) явилось обнаружение их близкого генетического родства. Однако неясное в этом случае положение Thoracosaurus, а также позднемеловых длиннорылых долихохампсид оставляет вопрос о происхождении гавиалоподобных форм открытым.

За последние десятилетия значительно продвинулись исследования зоогеографических, экологических, фаунистических, биостратиграфических и других аспектов эволюции крокодилов, отразившие их сложные взаимоотношения со средой и пространством.

Несмотря на то что к настоящему времени стало известно более 1200 ископаемых видов, многие вопросы систематики и филогении крокодилов представляются еще весьма спорными и недостаточно ясными. Конвергенция и параллелизмы, как и неполнота палеонтологической летописи, - основные причины часто имеющей место таксономической путаницы. Пестрота методических подходов в изучении ископаемого материала также вносит определенный диссонанс в выявление закономерностей эволюции группы, способствуя вместе с тем прогрессу науки.

История изучения ископаемых крокодилов с территории СССР большей частью сводится к констатации сведений об отдельных находках. По-видимому, первое сообщение об остатках ископаемого крокодила с территории СССР принадлежит А.С.Роговичу (1875), определившему из нижнеэоценовых голубых глин района г.Канева (Черкасская обл., УССР) различные части скелета "Crocodillus Spenseri" (ныне род Kentisuchus, pars). К сожалению, судьба этого материала туманна: возможно, он утерян во времена войн или, как считают некоторые исследователи (Дуброво, Капелист, 1979), все дело лишь в ошибочности определения систематической принадлежности. Однако, если остатки крокодила были определены А.С.Роговичем верно (изображения в работе нет), то можно было бы говорить о близости отдельных элементов нижнеэоценовых фаун "голубых глин" Центральной Украины и "лондонских глин" Англии.

В 1848 г. при прокладке железной дороги в окрестностях г.Курска В.А.Киприяновым (Kiprijanoff , 1883) было обнаружено богатое местонахождение рептилий альб-сеноманского возраста ("Северский остеолит"). Однако описанные оттуда и условно отнесенные к крокодилу (?!) "Poekilopleuron schmidti" остатки, как и следовало полагать, оказались фрагментами посткраниального скелета карнозавра (Рождественский, 1973). Крокодилы не были найдены и при позднейших работах на местонахождении (Л.А.Несов, устн.сообщ.).

Первые сведения об ископаемых крокодилах среднеазиатского региона были получены в результате экспедиций Г.Д.Романовского (1878). Им в основном из бассейна р.Сыр-Дарьи были собраны и определены: фрагмент черепной кости "Crocodilus sp." около Ак-Джара, в наносах Сыр-Дарьи, фрагмент зуба морского крокодила "Teleosaurus" (?) в пограничных известняковых юрско-меловых слоях в урочище Тугурек-Шивер Алайского хребта и зуб " Alligatur Darwini" (= Diplocydon) в олигоценовом (?) песчаниковом известняке предгорьев Кураминского хребта, близ станции Джерси. Геологическая и географическая привязка данных Г.Д.Романовского пространна, еще более сложным (в связи с фрагментарностью находок) является обоснование его систематических определений. Не касаясь здесь этих проблем, следует лишь отметить, что Г.Д.Романовский впервые указал на присутствие крокодилов в мезозое и палеогене Средней Азии и невольно обнаружил при этом родство некоторых азиатских и европейских форм, предвосхищая зоогеографические взгляды более позднего периода.

Накануне первой мировой войны при сборах палеонтологического материала, осуществлявшихся Геологическим комитетом, в маастрихтских морских известняках Крыма (Инкерман) были найдены два неполных черепа крокодила. Описывая по этим находкам новую форму, А.А.Борисяк (1913) сближал ее с западноевропей-

скими видами Thoracosaurus , констатируя тем самым фаунистические контакты Западной и Восточной Европы в конце позднего мела.

После 1913 г. наступил самый затяжной период в изучении ископаемых крокодилов с рассматриваемой территории. Вплоть до 70-х годов не описывается ни одной новой формы и лишь изредка публикуются весьма условные предварительные определения и сведения о находках. Можно отметить небольшую работу В.В.Кузнецова (1961), указавшего на присутствие эузухий в палеогене Зайсанской впадины. Значительным достижением можно считать издание "Основ палеонтологии", включившее систематический раздел, посвященный мировой фауне крокодилов.

Но главным результатом этого периода явилось расширение представлений о геологическом и географическом диапазоне эволюции крокодилов на территории СССР. Проводились целенаправленные экспедиционные исследования, были открыты многочисленные новые местонахождения, происходил сбор и концентрация палеонтологического материала (Рождественский, Хозацкий, 1967; Хозацкий, 1967), к изучению которого и приступил автор в 1974 г.

Впервые было достоверно установлено присутствие в мезозое и кайнозое СССР телеозаврид, атопозаврид, гониофолидид, шамозухид, крокодилид, пристихампсид, аллигаторид, некоторых гавиалид (Ефимов, 1975, 1978, 1976, 1982, 1984). Определился характер различий центральноазиатской (внутриматериковой) и среднеазиатской (прибрежно-морской) фаун крокодилов позднего мела. Среднеазиатский регион, доступный прибрежным миграционным потокам, отличался более разнообразной фауной крокодилов, в отдельных элементах сходной с североамериканской и центральноазиатской. Фауна же внутренних областей мелового Азиатского материка оказалась более замкнутой и монотонной. Были обнаружены также родственные связи юрских морских крокодилов Кавказа, Поволжья, Западной Европы, Америки и Африки (Ефимов, 1978 а, Очев, 1981).

Большой интерес вызвало изучение палеогеновой фауны крокодилов Зайсанской котловины (Ефимов, 1982, 1984), имеющей в целом близкие аналоги в фаунистических комплексах Западной Европы, Северной Америки, Китая и Индии. В эоцене-олигоцене Зайсана было установлено присутствие пристихампсид - своеобразной группы полуназемных эузухоидных зифодонтов, крокодилида-азиатозуха и трибонтного аллигаторида-"черепахоеда" - аллогнатозуха - весьма характерных для палеогеновых комплексов Лавразии (Berg, 1969; Kuhn, 1938), а также гавиалид (включая томистому), сохраняющихся в Юго-Восточной Азии до современности. Выявлена роль Зайсанской озерной впадины как одного из звеньев при евроазиатских миграциях амфибиотических форм (Ефимов, 1984).

С морфологической точки зрения наиболее интересными с территории СССР оказались местные эндемичные роды, не имеющие близких аналогов в фаунах других регионов земного шара (каратаузухус, кансайзухус, туранозухус), а также виды известных ранее родов, но различного эволюционного уровня, изучение которых дало почву для уточнения многих филетических, зоогеографических и биостратиграфических построений.

Особого внимания заслуживают работы Л.А.Несова (1973, 1977, 1981, 1983, 1985; Несов и др., 1987), собравшего и определившего остатки разнообразнейших организмов из мезозоя Средней Азии и Казахстана. Он значительно расширил ареал распространения и состав многих родов крокодилов (шамозуха, кансайзуха, таджикозуха, ардозуха, туранозуха), выявил новые интересные формы, подтвердил находками родственных родов и видов обнаруженную ранее близость фаунистичес-

ких комплексов мела Средней, Центральной Азии и Северной Америки, развил высказанные еще А.Ф.Соседко (1937) представления о прибрежно-лагунном характере захоронений мезозоя Средней Азии, открыл многие новые местонахождения ископаемых крокодилов. Очевидно, изучение материалов, собранных Л.А.Несовым и его коллегами (Черепанов, 1981), в значительной степени восполнят имеющиеся пробелы в эволюции ископаемых крокодилов с территории СССР. Вместе с тем фрагментарность остатков ископаемых крокодилов, по-видимому, еще длительное время будет основным препятствием исследованию.

Значительно полнее изучена фауна ископаемых крокодилов Монголии. Важной особенностью остеологического материала, собранного на территории Монголии, является его относительная полнота и хорошая сохранность, чему способствовали благоприятные условия захоронения в озерных внутриконтинентальных бассейнах.

Впервые остатки ископаемого крокодила на территории Монголии были собраны в 1923 г. участником третьей Азиатской экспедиции Американского музея Естественной истории В.Грэнжером. Изучение этой находки, происходящей из позднемеловых отложений местонахождения Баин-Дзак (Шабарак-Усу), дало повод Ч.Муку (Mook, 1924) вполне обоснованно высказать предположение о существовании в мелу Монголии особого семейства крокодилов, к которому и могла принадлежать описанная им новая форма Shamosuchus djadochtaensis. Последующие исследования полностью подтвердили это предположение: семейство шамозухид (=параллигаторид) являлось доминирующим в Центральной Азии на протяжении всего позднего мела.

Выдающихся результатов в исследовании Центральноазиатского региона достигла Монгольская палеонтологическая экспедиция АН СССР 1946-1949 гг. под руководством И.А.Ефремова. Раскопки верхнемеловых местонахождений Нэмэгэту и в Ширэгин-Гашунской впадине дали богатый материал по крокодилам, впоследствии послуживший основанием для установления двух новых видов, нового рода и нового семейства мезозухий - Paralligatoridae. Появилась интересная гипотеза о прямой филогенетической связи параллигаторид с аллигаторидами и, таким образом, о происхождении последних на Азиатском континенте Конжукова,1954). Однако гипотеза показалась неубедительной,и продолжают господствовать взгляды о североамериканском происхождении аллигаторид, подтвержденные целой эволюционной серией форм в позднем мелу и кайнозое Северной Америки (Mook, 1946; Erickson, 1972).

Несколько неожиданными явились находки Польско-Монгольской палеонтологической экспедиции 1965 и 1968 гг. на местонахождении Баин-Дзак. Отсюда были собраны череп и фрагменты скелета мелкого крокодила, названного Gobiosuchus и отличавшегося крайне примитивным строением нёба, облитерацией верхних височных окон и внешне напоминавшего крупную ящерицу, полностью, включая и конечности, закрытую костным щитковым панцирем. Х.Осмольска, изучавшая эту причудливую форму, сближала ее с протозухиями - древнейшими на Земле крокодилами, исчезнувшими еще в юре (Osmolska, 1972). Было установлено новое семейство Gobiosuchidae, близость которого к протозухиям впоследствии подтвердилась и общностью в строении сифональной системы квадратных костей (Hecht, Tarsitano 1983).

Наиболее полные и последовательные сборы на территории Монголии были осуществлены Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедицией АН СССР и АН МНР, функционирующей с 1969 г. Эти материалы послужили для ряда

исследований автора (1976, 1980, 1981, 1983). Морфологически аргументировалась идентичность родов Shamosuchus и Paralligator. Был значительно расширен видовой состав рода шамозух, что отчасти объяснялось высокой степенью дифференциации пресноводных бассейнов позднего мела Монголии. Были отмечены неизвестные ранее необычные морфологические черты шамозуха, возможно, присущие и другим метамозозухиям: окостеневающий сфенэтмоид, выраженная узость двухкамерного костного дна среднего уха, значительная открытость кранио-квадратного прохода и сепарация его трассы от квадратной кости, необычайная развитость зон прикрепления задних порций челюстных аддукторов, высокий уровень гомологии элементов сифональной системы черепа шамозухид и эузухий. Вместе с тем обнаружилась и относительная архаичность морфологии шамозуха, выводящая род из прямых предков аллигаторид, что отчасти подтвердило взгляды А.Ш.Ромера (Romer, 1956), сближавшего его с гониофолидидами. Морфологически шамозухиды, по-видимому, представляли собой переходный к эузухиям тип, отражая срединный уровень организации основного генеалогического ствола крокодилов, что само по себе оказалось весьма ценным для прогнозирования направления морфологической эволюции.

В отложениях джадохтского горизонта местонахождения Удан-Сайр был обнаружен новый вид гобиозуха (Ефимов, 1983), а также весьма необычная, по-видимому, аберрантная форма Artzosuchus brachycephalus предположительно родственная нотозухиям Гондванского региона.

Впервые на территории Монголии были собраны остатки представителя сем.крокодилид - Tzaganosuchus infansis, близкого по морфологии к некоторым видам рода Crocodylus. И уже совсем недавно (Ефимов, 1988) из нового позднеюрского местонахождения Шара-Тэг-Ула, в Юго-Западной Монголии, стала известна одна из форм рода Sunosuchus широко распространенного в ранней юре-раннем мелу Азиатского материка (Тайланд, КНР, МНР). Многие краниальные структуры сунозуха (уровень пневматизации, открытость кранио-квадратного прохода, двухкамерность дна среднего уха) оказались идентичными обнаруженным ранее у шамозуха и кансайзуха, что отчасти подтвердило единство генетического ствола метамезозухий.

Крайне интересными оказались и сборы 1987 г. на упомянутом местонахождении Шара-Тэг-Ула. Кроме аберрантных нотозухий и протозухий, остатки которых еще изучаются, здесь встречены мелкие крокодилы, занимающие, по-видимому, одно из центральных мест в филогенетическом древе мезозухий. Таков проблематичный нотозух - Shartegosuchus asperopalatum gen. et sp. nov.,отдельные черты морфологии которого проливают свет на пути эволюции ранних мезозухий и филетические связи их с протозухиями, что само по себе представляет исключительный интерес. Таким образом, последние находки прямо указали на то, что территория Монголии палеонтологически еще далеко не исчерпала себя.

ХОРИСТОДЕРЫ (Choristodera)

Хористодеры стали известны из Азии относительно недавно (Ефимов, 1975, 1979; Sigogneau-Russell, 1981), и начальный период их изучения всецело связан с Американо-Европейским регионом.

Более столетия назад, определяя разрозненные позвонки из верхнемеловых отложений Монтаны (США), Е.Д.Коп (Cope, 1884) установил новый подотряд прими-

тивных диапсид - Choristodera. Особо отмечая слабую связь невральных дуг с телами, отсутствие хордальных отверстий и раздельное окостенение крестцовых позвонков, исследователь интуитивно придавал этим признакам большое таксономическое значение. И когда на основании более полных сборов было выявлено своеобразие строения всего животного, названного Champsosaurus, то правомерность выделения семейства Champsosauridae, а также подотряда Choristodera не вызвала никаких сомнений в ученом мире. Годом позднее П.Жэрве (Gervais, 1877) установил новый род хампсозаврид из раннего эоцена Франции, назвав его Simoedosaurus. Однако, определяя посткраниальные остатки "симедозавра" из эоцена Эркелина в Бельгии и особо отмечая его гавиалообразную адаптацию, Л.Долло сомневался в самостоятельности нового рода, указывая на морфологическую его близость к хампсозавру. Вместе с тем Долло, как и Коп, подчеркивал необычность морфологии хористодер, возводя группу в ранг отряда (= Simoedosauria (Dollo, 1884)). Как было выяснено позднее в действительности в Западной Европе существовали оба рода хористодер, но форма из Эркелина принадлежала хампсозавру.

С самого начала хористодер чаще всего сближали с ринхоцефалами, но А.Ш.Ромер, указывая на отсутствие у них "клюва" и пинеального отверстия (имелась лишь депрессия на вентральной поверхности теменной кости, вмещавшая пинеальный орган), псевдоакродонтность зубов (коронки прирастали к краям челюстей, помещаясь, однако, в неглубоких "альвеолах") и развитие вторичного нёба - признаки, отмеченные еще Л.Долло - ввел хористодер в состав Eosuchia. В итоге группа заняла место среди примитивных диапсид неясного происхождения (Russell, 1956). В настоящее время принадлежность хористодер к эозухиям дискутируется ввиду выраженного своеобразия группы (Sigogneau-Russell, Efimov, 1984).

Р.Фокс (Fox, 1968) отметил у хампсозавра необычность сочетания крыши черепа диапсидного типа и мозговой коробки весьма архаичного строения, имеющей много общего с эндокранием котилозавроидных рептилий. По-видимому, эволюционный процесс затронул здесь в основном кости покровного происхождения, оставив структуры, окружающие мозг, почти в первобытном состоянии. Отмечалось, что водная адаптация - главное направление развития группы. Путем утраты кинетизма нёба и зарастания межптеригоидной ямы формировалась жесткая челюстная платформа, что способствовало лучшему захвату такой подвижной и скользкой добычи, какой являлась рыба. Водная специализация привела к удлинению рыла, увеличению числа зубов и развитию вторичного нёба. Морфо-функциональные исследования (Brown, 1905; Russell, 1956; Erickson, 1972, 1985) показали, что хампсозавриды вели придонный или "придоннопользующий" образ жизни, надолго погружаясь на дно водоема, где подстерегали добычу, нападая затем из засады. Этим и объяснялись уплощенная форма тела, подвижность шейного отдела позвоночника, своеобразный механизм реберной артикуляции (ригидность грудной клетки), связанный с дыхательной функцией и подводной стабилизацией тела, резко выраженное дорсальное положение глаз, видимо, обладавших бинокулярным эффектом зрения. Высказывались гипотетические предположения о связи с дыхательной функцией (подводное дыхание) пещеристых полостей, пронизывающих дистальные вздутые концы спинных ребер, возможно, служивших резервуарами для богатой кислородом среды и, таким образом, охранявшей животное от асфикции при погружении. Развитие хвоста как основного органа движения в воде, "полусиренное" состояние сочленения поясов конечностей и позвоночника, формирование плавательных перепонок на кистях и стопах, выраженная ригидность пальцевых фаланг, допускав-

шая использование конечностей как подводные рули, возникновение брюшного щита из гастральных ребер, гладкая сетчатая кожа с редкими чешуйками - признаки, дополняющие характеристику этих животных, шедших по пути водной специализации.

Было также установлено, что, несмотря на адаптивную близость к крокодилам, хампсозавриды занимали несколько иную экологическую нишу, чем объясняется и редкость их совместного захоронения.

Несомненный интерес вызвал и факт обнаружения симедозавра в Северной Америке, еще раз подтвердивший возможность взаимных миграций пресноводных амфибиотических форм между Северной Америкой и Европой в палеоцен-эоценовое время (Sigogneau, Baird, 1978).

Особенно туманной до последнего времени представлялась морфология и внешний облик симедозавра, несколько необычно по фрагментам реконструированного еще В.Лемуаном (Lemoine, 1884). Детальное изучение остатков этого рода было выполнено Д.Сигонье-Рассел и Д.Е.Расселом (Russel-Sigogneau, Russell, 1978, 1981), в результате чего еще четче определилась его самостоятельность. Были отмечены существенные различия между хампсозавром и симедозавром, относящимся к разным адаптивным линиям. Относительно длиннорылые хампсозавры обладали более выраженными признаками водной адаптации (высокая степень озубленности челюстей, гипертрофия зон прикрепления челюстных аддукторов с развитием так называемых посттемпоральных окон, "рыхлость" гленоидных поверхностей поясов и конечностей). Животные, по-видимому, все время проводили в водной стихии, выползая на берег лишь для откладывания яиц (Russell, 1956).

Короткомордые формы, такие, как симедозавр, имели более высокие череп и туловище, несколько более удлиненные конечности. Суставные поверхности конечностей были хорошо сформированы и отчасти отвечали функции наземного передвижения. Короткомордые хампсозавриды - более крупные животные, достигавшие трех метров в длину, с мощными челюстями. Они, по-видимому, могли охотиться на берегу, однако надо полагать, вода все же оставалась основной средой их обитания. К настоящему времени описано около 20 видов хампсозаврид, принадлежащих 7 родам, обнаружены многие своеобразные элементы их морфологии, выяснены некоторые аспекты физиологии и филетических отношений внутри группы. Однако вопрос о месте хористодер в системе, как и об их происхождении, пока остается открытым. Мало что дает и находка фрагментарных остатков проблематичного хампсозаврида Pachystropheus rhaeticus в позднем триасе Западной Европы, отношение которого к отряду до сих пор не совсем ясно.

Группа хористодер в целом морфологически компактна и эволюционно инертна, почему трудно уловить ее соотношение с другими рептилиями. Тем не менее находки раннемеловых форм в Монголии дают некоторое представление о ее медленном развитии во времени. Тем более, видимо, именно центральноазиатская ассоциация хампсозаврид явилась предковой для североамериканской и европейской.

История открытия хампсозаврид в Азии достаточно интересна. В конце июля 1949 г. небольшой отряд под руководством Я.М.Эглона (в составе Монгольской Палеонтологической экспедиции АН СССР) привез с нижнемелового местонахождения Хамарин-Хурал в Восточной Гоби остатки скелета "какого-то неизвестного крокодилообразного пресмыкающегося" (Рождественский, 1969. С.188). Это и была первая находка в Азии, к сожалению, определенная лишь 30 лет спустя (Ефимов, 1979).

С 1952 г. в печать проникали сведения о наличии хампсозаврид в мелу о-ва Тимор (Индонезия), видимо, случайные (Huene, 1956). В 1964 г, была описана верхняя челюсть хампсозаврида из мела Северного Китая первоначально ошибочно отнесенная к новому роду и виду крокодила из подсемейства торакозаврин (Young, 1964). Позднее оказалось, что типовой экземпляр состоял из двух гетерогенных частей, которые были разделены, и максиллярный фрагмент под новым видом и родовым именем Ikechosaurus sunailinae вошел в состав семейства хампсозаврид (Sigogneau-Russell, 1981).

Изучение монгольских хампсозаврид (Ефимов, 1975, 1979, 1983) подтвердило достаточно раннюю дивергенцию в развитии семейства, представленного и здесь относительно короткомордыми (Ikechosaurus) и длиннорылыми (Tchoiria) формами. Была отмечена близость чойрии к хампсозавру, предком которого она, по-видимому, и являлась (Ефимов, 1975, 1983). Архаичность чойрии подтверждалась наличием некоторых примитивных признаков морфологии: присутствием межптеригоидной ямы с широким выходом базисфеноида на ее задний край, меньшей степенью развития вторичного нёба, смещением челюстного сочленения назад, сохранением энтепикондилярного отверстия плечевой кости и др. Вместе с тем икехозавр из раннего мела местонахождения Хамарин-Хурал в МНР характеризовался морфологической близостью к симедозавру (высокие челюсти с мощными зубами, сформированные эпифизы конечностей, отсутствие замкнутого энтепикондилярного отверстия), хотя прямые родственные связи обоих родов требуют подтверждения в более идентифицируемых находках.

Были отмечены некоторые тафономические закономерности. В частности, захоронение остатков икехозавра в лингитоподобных сланцах может свидетельствовать о том, что животное, скорее всего, было обитателем озер и лесных болот. В отличие от икехозавра остатки чойрии найдены были в озерных песках, что полностью соответствует ее более высокому уровню водной специализации.

На территории Монголии были обнаружены и другие представители хампсозаврид, значительно уклоняющиеся в строении от известных видов чойрии и икехозавра. Таков Irenosaurus egloni, характеризующийся полным окостенением эпифизов, гипертрофией мышечных гребней плечевой кости и отсутствием энтепикондилярного отверстия. Предполагалась широкая специализация этого, по-видимому, очень подвижного животного (Ефимов, 1983). Еще большим морфологическим своеобразием, особенно в части опорно-двигательного аппарата, отличалась новая форма Khurendukhosaurus orlovi из того же нижнемелового местонахождения Хурэн-Дух (Sigogneau-Russell, Efimov, 1984). Соотношение хурэндухозавра с другими хампсозавридами еще не совсем ясно и, возможно, оно будет уточнено при изучении более полных материалов, находящихся в Геологическом институте АН МНР.

С территории СССР известна лишь одна проблематичная находка остатков хампсозаврида в альбских отложениях местонахождения Ходжакуль в Узбекистане (Несов, 1985), требующая, однако, более тщательной идентификации. Таким образом, Азиатский регион, откуда ранее не было известно находок хампсозаврид, в результате новейших раскопок оказался необычайно перспективным для поисков их остатков и выявления закономерностей ранней эволюции группы.

ГЛАВА II
К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР

В настоящей работе крокодилы и хористодеры рассматриваются как два отряда, принадлежащие к различным ветвям (подклассам) диапсидного ствола рептилий - Archosauria и Lepidosauria, которому в системе тетрапод иногда придается ранг класса (Ивахненко, 1987). Проблемы происхождения и ранней дихотомии диапсид выходят за рамки исследования, охватывающего относительно поздний (посттриасовый) этап их эволюции. Однако для большей ясности принимаемой в работе классификации здесь, возможно, следует напомнить, что генеалогические корни диапсид, по-видимому, исходят из группы палеозойских анапсид-капториноморф (Olson, 1962; Romer, 1967; Carroll, 1976, 1985), имевших монолитный акинетический череп. С резорбцией костной ткани в областях механического напряжения - "стрессовых зонах" обычно связывают формирование височных окон, на топографии которых собственно и зиждутся основные принципы классификации потомков капториноморф (Kuhn-Schnyder, 1980). Важнейшее значение при дифференциации диапсид придается также характеру внутрикраниального кинетизма, строению ушной области и степени редукции костей крыши черепа. По-видимому, базальной группой среди диапсид лепидозавровой ветви можно считать миллерозавров, уже обладавших нижними височными окнами и некоторой подвижностью квадратных костей и базиптеригоидного комплекса (Olson,1962). Вероятно, непосредственно от миллерозавров происходят эозухии - животные с двумя парами височных окон и частично унаследованным от миллерозавров кинетизмом базиптеригоидного и отико-квадратного регионов. Весьма ранними дериватами эозухий, по-видимому,являлись лацертилии, у которых усиление краниальной стрептостилии привело к утрате нижних височных дуг. Также от эозухий, вероятно, еще в карбоне, отделились архозавры (Carroll, 1976), в значительной степени отошедшие от лепидозавров как в морфологии (пневматизация черепа, разделение артериальных дуг, непарность копулятивного органа, модификация внутрикраниального кинетизма), так и в физиологии (метаболизм кальция в эмбриогенезе).

Адаптивная радиация ранних архозавров приводит к формированию группы текодонтов, одна из прогрессивных ветвей которых - псевдозухии - в триасе дает начало динозаврам, птерозаврам и рассматриваемым здесь в ранге отряда крокодилам.

Происхождение хористодер неясно, но древность их генеалогических корней очевидна. Весьма ранняя утрата подвижности квадратных костей сближает их с эозухиями, как и присутствие эпиптеригоидов и редуцированной межптеригоидной ямы, указывающих на былую подвижность базиптеригоидного сочленения (Fox, 1968). Вместе с тем весьма архаичное построение эндокрания, полное отсутствие интеркраниального кинетизма, редукция пинеального отверстия, сочетающиеся с наложением специфических черт водной специализации (развитие вторичного нёба, реберный "пахиостоз"), позволяют говорить о большей самостоятельности группы. Таким образом, обнаруживаемое родство крокодилов и хористодер косвенное и весьма отдаленное, что объясняется ранней дихотомией диапсидного ствола. Основанием для рассмотрения обеих групп в одной работе является сходство в направлении экологической адаптации, выразившейся у тех и других с переходом к жизни в водной среде.

Учитывая известные трудности систематики рептилий, что особенно касается высших таксономических единиц, мы принимаем несколько упрощенную классификацию, компромиссно объясняющую соотношение отдельных групп.

Отряд хористодер включает единственное семейство Champsosauridae, внутри которого различимы две, предположительно достаточно рано дивергировавшие адаптивные линии, характеризующиеся различной степенью проявления признаков водной специализации. Первую линию составляют роды Tchoiria и Champsosaurus, связанные прямым родством. Вторая линия включает роды Ikechosaurus и Simoedosaurus, которые, очевидно, ближе всего стоят к исходному, более короткомордому типу хористодер. Однако до сих пор неясная систематическая позиция раннемеловых монгольских Khurendukhosaurus и Irenosaurus, несущих морфологические черты обеих филогенетических линий, в значительной степени затрудняет упрощенное понимание дифилетического развития семейства. По-видимому, в хурэндухозавре и ирэнозавре нельзя видеть исходный или переходный тип между двумя филетическими линиями, разделение которых происходило значительно ранее начала мелового периода (Ефимов, 1975), возможно, еще в триасе, ибо позднетриасовый Pachystropheus уже несет определенные черты водной специализации (реберный "пахиостоз"). Возможно, новые находки позволят рассматривать две указанные филетические линии хампсозаврид в рамках отдельных подсемейств, выделение которых на данном этапе исследований представляется нецелесообразным.

Ранние крокодилы - протозухии- хорошо известны уже с позднего триаса. На роль предков протозухий претендует группа раузухид да и то, по-видимому, только ее ранние представители типа Mandasuchus. Поздние рауизухиды, ввиду наличия у них мощного крестца, состоящего из трех-четырех позвонков, являлись уже слишком специализированными формами, чтобы из них можно было непосредственно выводить протозухий.

Большую классификационную сложность представляет собой поиск демаркационного рубежа между псевдозухиями и ранними крокодилами, отдельные формы которых разными исследователями помещаются то в одну, то в другую группу (Mook, 1934; Romer, 1956; Steel, 1973; Crush, 1984; Walker, 1970). Важное значение при дифференциации псевдозухий и ранних крокодилов мы придаем структурным особенностям квадратно-отического региона, например контакту квадратума и проотики, уровню пневматизации черепа, характеру кинетизма. Утрата квадратной и базиптеригоидной подвижности, как и гипертрофированное развитие системы циркумцеребральных и периотических воздушных синусов, - характернейшие атрибуты ранних крокодилов. Такой подход не позволяет относить сфенозухий и собственно подотряд Parasrocodylia Walker (1970) к отряду крокодилов в принимаемом узком смысле, базальной группой среди которых следует считать протозухий.

Предполагается, что только со стабилизацией квадратно-отической и базиптеригоидной областей, что, возможно, явилось следствием перестройки аддукторного механизма челюстей, создавались условия к формированию единой сифональной системы черепа у крокодилов, жестко привязанной к определенным костным образованиям. Несколько отходя в сторону, здесь следует отметить, что на фоне коренных различий в кинетизме квадратно-отической области между крокодилами и птицами обнаруживается определенное их сходство в пневматизированности краниальных структур, чем отчасти объяснялось предполагаемое близкое родство этих групп. Однако очевидно, что исходная морфологическая позиция при форми-

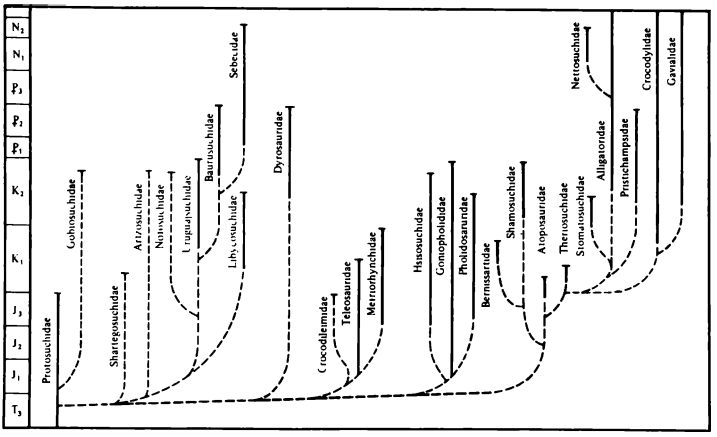
ровании периотических воздушных полостей у птиц была более примитивной, в чем они близки тероподам, значительно отошедшим от крокодилового ствола уже на уровне псевдозухий. Несмотря на наличие известных элементов гомологии, наблюдаемой при формировании сифональной системы черепа у птиц и крокодилов, у последних план развития костных каналов евстахиевых труб, гипофизарно-базикраниального прохода, воздушной квадратно-артикулярной связки весьма специфичен, что опять-таки связано с иным путем морфологической эволюции на базе полной стабилизации квадратно-ушного комплекса (Walker, 1985). Крупные различия обнаруживаются и в строении стопы.

Пока не совсем ясно значение базикраниального метаморфоза (Tarsitano, 1985) для выяснения вопроса о происхождении крокодилов. Рассматривая вертикализацию базикраниума как прогрессивный признак, мы должны искать предков крокодилов среди форм, обладавших горизонтальным базисфеноидом, или же признать, что в эволюции мог происходить и обратный процесс горизонтализации базикраниума, что маловероятно. Учитывая примитивную (горизонтальную) позицию базикраниума у протозухий и ряда мезозухий, предковое положение для них сфенозухид, в частности Sphenosuchus, обладавшего предположительно вертикальным базисфеноидом, исключается. Здесь можно отчасти согласиться с Уокером (Walker, 1970), признав наличие параллельных линий в ранней эволюции прокрокодилов, в частности присутствие линии паракрокодилов, рассматриваемых нами в составе Pseudosuchia.

Предполагается, что генеалогические корни филогенетического ствола Protosuchia-Mesosuchia-Eusuchia лишь косвенно связаны с группой сфенозухид и имеют более древнее продолжение. В этом смысле наиболее вероятными кандидатами в предки крокодилов, а именно протозухий, могли быть среднетриасовые рауизухии или близкие им группы. Большие различия в степени базикраниального метаморфоза среди мезозухий мы склонны рассматривать как проявление различного уровня организации отдельных инфраотрядов, а не как признак их полифилетического происхождения.

Не умаляя в целом значения различных имеющихся классификационных схем и филогенетических построений (см. Гл.I), в данной работе мы придерживаемся несколько ортодоксальной монофилетической концепции происхождения и эволюции отряда Crocodylia, близкой представлениям Ч.Мука (Mook, 1934) и Э.Буффето (Buffetaut, 1982). Отряд подразделяется на три подотряда: Protosuchia (в понимании Ч.Мука (Mook, 1934), Mesosuchia и Eusuchia (в понимании Т.Гексли (Hexley, 1875)). Основным отличительным признаком подотрядов остается уровень развития вторичного нёба. Естественна адаптивная неравномерность эволюции отдельных групп крокодилов, являющаяся причиной мозаичного проявления тех или иных морфологических признаков.

Уже древнейшие крокодилы - протозухии - по-видимому, спорадически склонялись к охоте за водными животными и амфибиотическому образу жизни, о чем свидетельствует появление зачаточного вторичного костного неба, способствовавшего при наличии кожной ротовой занавески лучшему разделению актов глотания и дыхания. Вместе с тем протозухии еще сохраняли практически вертикальную постановку и значительную длину конечностей, унаследованную от высших псевдозухий и, таким образом, обладали "бегающим" типом локомоторного аппарата. Утрата ключиц являлась следствием упрощения функций передних конечностей, выполняющих роль своеобразных подпорок (Schaeffer, 1941). Наблюдаемый в экстремальных условиях "галоп" у современных крокодилов, по-видимому,



Р и с. I. Филогенетические отношения основных групп крокодилов

может отражать один их способов наземного передвижения их отдаленных предков (Webb,1982). У протозухий часто сохранялось примитивное положение лобковой кости в вертлужной впадине - рудиментарный признак более "консолидированного" таза псевдозухий. Наследуют протозухии и парность лобных и теменных костей, швы между которыми полностью облитерируются у более поздних мезозухий. Саблевидность зубных коронок и наличие мощных клыковых вырезок на верхней челюсти - характернейшие унаследованные черты типично наземных хищников. У протозухий отмечается отсутствие ушной вырезки (Hecht, Tarsitano, 1983) и крайняя степень пневматизации периотической области. Косвенные признаки свидетельствуют о формировании защиты наружного уха (представленной у поздних крокодилов системой кожных клапанов) при погружении в воду. Барабанная перепонка у протозухий в сравнении с псевдозухиями заняла более медиальную позицию на чешуйчатой и квадратной костях. Для протозухий характерно отсутствие признаков "вертикализации" базикраниума (Tarsitano,1985), что закрепляет их примитивное положение в системе. Основная масса протозухий, составляющих семейство протозухид, исчезает уже в юре. Доживающие до позднего мела в замкнутых экологических рефугиумах Центральной Азии их отдельные представители, при всей сохранности примитивных черт, внешне значительно отличались от своих триасовых и юрских сородичей. Длительный и сложный путь медленной эволюции, тяжелейшая конкуренция со вновь возникающими группами животных придавали им облик угнетенных карликовых монстров, какими являются монгольский гобиозух с облитерированными верхними височными окнами и китайский элентозух со своеобразным строением зубной системы. Не желая расстаться с наземным образом жизни, унаследованным от предков, не имея возможности конкурировать с крупными наземными хищниками, поздние протозухии часто принимали экологический статус мелких ящериц, превалируя среди них мощной пассивной защитой в виде остеодермального покрова головы, туловища и конечностей. Родственные связи поздних протозухий ввиду их выраженной аберрантности не ясны, и они обычно выделяются в особые семейства. Некоторые прямые потомки протозухий, в частности, Shartegosuchus asperopalatum из поздней юры Монголии приобретают отдельные черты сходства с атопозавридами и гониофолидидами (закрытие предглазничных

окон и формирование подобия максиллярных депрессий), что может подтвердить принимаемое здесь предположение о непосредственном родстве протозухий с более прогрессивными группами крокодилов и с метамезозухиями в частности.

Протозухии, как и в системе Э.Буффето (Buffetaut, 1982), нами рассматриваются как исходная для мезозухий группа. У мезозухий, полностью перешедших к водному образу жизни, в значительной степени упростилась система сифональных полостей черепа, так совершенно развитая у наземных протозухий, и, возможно, игравшая резонаторную роль в приеме акустических сигналов на суше.

Систематика и филогения подотряда мезозухий детально разработана Э.Буффето (Buffetaut, 1982), разделявшего группу на 5 инфраотрядов (см.выше), что и принимается нами.

Возвращаясь к вопросу о происхождении мезозухий, следует опять-таки отметить, что единого мнения на этот счет в настоящее время не существует. Нередки предположения о полифилии группы. Однако часто представления о полифилии мезозухий основывались на недостаточной изученности типового рода протузухид – Protosuchus, тем более что длительное время это был единственный известный представитель семейства. Так, плохая сохранность первой находки не позволила выявить присутствие предглазничных окон у протозуха (Colbert, Mook, 1951), что заставило рассматривать этот род как аберрантный (вторичная резорбция предглазничных окон у более поздних мезозухий представлялась маловероятной). На этот признак указывали, в частности, Вестфаль (Westphal, 1962) и Антунес (Antunes, 1967), отрицая прямое родство протозухий с морскими крокодилами – талаттозухиями. Лишь совсем недавно, в связи с препаровкой новых материалов (Crompton, Smith, 1980) протозух обрел, наконец, типичную для протозухий позицию предглазничных окон.

Нет сомнения в том, что сам протозух, ввиду сравнительно позднего геологического возраста (юра), не мог являться предковой формой для мезозухий. Однако другие, возможно, еще не открытые представители этого древнего семейства, восходящего к середине триаса, несомненно близки к исходному морфологическому типу мезозухий.

Предположительно очень рано (?триас) выделяется группа морских крокодилов – талаттозухий, хорошо известных уже с низов юры. Крайняя степень выраженности признаков водной специализации, как и весьма раннее появление группы, часто служили основанием для предположений о самостоятельности ее происхождения. Однако, как показывают наши наблюдения, даже отмеченные ранее особенности строения кранио-квадратного прохода у представителей одной из групп метатозухий – телеозаврид (участие теменной кости, открытость канала) не являются только их специфической чертой. Подобное строение прохода свойственно и метамезозухиям, в частности шамозухидам, а обширность участия теменной кости в его конструкции у телеозаврид отражает лишь усиление стенок трассы височно-глазничной артерии, питавшей чрезвычайно гипертрофированные глубокие порции мышц височной группы. Некоторая открытость краниоквадратного прохода, отмечаемая Antunes (1967) у мистриозавтра – лишь архаичный признак, свойственный многим протозухиям и метамезозухиям. Сказанное выше объективно подтверждает глубокое единство если не всех, то по крайней мере упомянутых двух инфраотрядов мезозухий.

Возможно, ранние талаттозухии имели такую же высокую степень пневматизации черепных костей, как и протозухии, что отчасти подтверждается предположением

о принадлежности к этой группе своеобразного раннеюрского эупневматозуха (Crompton, Smith 1980), характеризующегося необычайно пневматизированным черепом.

Многие талаттозухии (метриоринхиды) обладали воздухоносными полостями, пронизывавшими и покровные кости черепа (лобные, носовые), а также тела позвонков, хотя в последнем случае полости, по-видимому, были заполнены жироподобной, функционально-гидростатической массой наподобие имеющейся в костях у китообразных. Очень высока степень гомологии отдельных периотических и циркумцеребральных пневматизированных полостей у талаттозухий и метамезозухий, опять-таки свидетельствующая о филетической близости упомянутых инфраотрядов мезозухий.

Уже ранние талаттозухии - телеозавриды - отличались высокой степенью адаптации к охоте за рыбой, что отразилось в превалирующем развитии зон прикрепления аддукторов височной группы, удлинении челюстей, резком увеличении числа зубов, приобретших остроконическую форму коронок. Вместе с тем телеозавриды еще несли, правда, в значительной степени ослабленные черты наземной специализации, указывающие на их происхождение: несколько укороченные, но обычного для наземных форм построения конечности, спинной и брюшной остеодермальный покров. Сохраняли телеозавриды и рудименты преорбитальных отверстий, через которые, возможно, иннервировалась и питалась дорсальная часть рыла (Antunes, 1967).

Отделившиеся от телеозаврид в середине юры метриоринхиды продолжали эволюционировать по пути приспособления к жизни в морской среде, в чем достигли уникальной степени специализации. Тело животных приобрело веретенообразную обтекаемую форму, полностью был утрачен остеодермальный покров туловища, конечности, особенно передние, приняли форму и строение ласт, сформировался гетероцеркальный хвостовой плавник. Присутствие функционально-гипобатиальной хвостовой лопасти, как и вертикальная позиция зигапофизов туловищных позвонков, свидетельствуют в пользу дельфиноподобной локомоции метриоринхид, в которой преобладали движения "выставания", свойственные китообразным. Как замечательный признак можно отметить адаптивное сходство в форме и позиции зубов (наклон вперед) у метриоринхид и косаток (Orca), что подтверждает хищнический образ жизни животных, часто нападавших на добычу, превышавшую размеры их собственного тела (Martill, 1986).

Предположительно метриоринхиды были живородящими морскими хищниками, не связанными с сушей и мигрировавшими параллельно рыбным косякам. Несмотря на адаптивный прогресс, даже поздние (меловые) талаттозухии еще сохраняли протозухоидную горизонтальную позицию базисфеноида и высокую степень пневматизации черепных костей.

Достаточно древней группой, возможно, связанной родством с телеозавридами (гомология вентральных депрессий базисфеноида), являлось сем. крокодилемид, единственный представитель которого известен из поздней юры Франции (Buffetaut, 1982).

Предположительно очень рано (?юра) обособляется группа длинномордых прибрежно-морских крокодилов - тетизухий, на терминальном этапе своей эволюции (эоцен) перешедших к пресноводному образу жизни. Филогенетические связи этой группы неясны (Buffetaut, 1982). Ранее татизухии сближались с талаттозухиями (Kuhn, 1968) на основании большей частью адаптивного сходства. Однако обнаруженные прогрессивные черты строения хоанальной области (выход птеригоида в передний край хоан) и базикраниума (признаки вертикализации базисфеноида)

заставляют признать филетическую близость тетизухий к метамезозухоидному стволу мезозухий. Примечательна в этом смысле позиция И.Кэлина (1955) и О.Куна (1968), считавших дирозаврид дериватами фолидозаврид, включаемых ныне (Buffetaut, 1979) и инфраотряд метамезозухий.

Чрезвычайную морфологическую близость к протозухиям обнаруживают представители инфраотряда нотозухий, по-видимому, еще в ранней юре отделившегося от протозухид и унаследовавших большую часть их примитивных черт. Нотозухии хорошо известны из меловых отложений Африкоюжноамериканской области и характеризуются очень мелкими размерами, грацильностью скелета и строением длинных конечностей "бегающего" типа. Нотозухии - прямые дериваты протозухид, что доказывается особенно ярко при сличении гипертрофированной воздухоносной системы периотической области тех и других (Hecht, Tarsitano, 1984). Для нотозухий, как и для протозухий, не был характерен метаморфоз базикраниума. Представители двух семейств нотозухий - уругвайзухиды и нотозухиды - еще сохраняли хорошо сформированные предглазничные окна. Утрата предглазничных отверстий (! максиллярные депрессии) либикозухидами (не включенными З.Гаспарини (1971) в состав нотозухий) труднообъяснима. Здесь лишь можно предположить, что либикозухиды достаточно обособленная группа, конвергентно приближенная к атопозавроидной линии. Находка позднеюрского шартегозуха, выделяемого нами в особое семейство, показала, что редукция предглазничных отверстий по типу формирования максиллярных депрессий - достаточно прогрессивная черта, указывающая, в частности, на общность направления морфологической эволюции предглазничной области у нотозухий и, видимо, генетически в основании связанных с ними метамезозухий.

Для большинства нотозухий свойственна редукция зубного ряда, почему они часто филетически связываются с себекозухиями - крупными наземными хищниками с зифодонтным типом зубных коронок. Нет сомнения в том, что ранние нотозухии обладали полной зубной системой, аналогичной имевшейся у протозухий. В этом отношении некоторый интерес представляет находка несомненно реликтового проблематичного нотозуха - арцозуха - в позднем мелу Монголии (Ефимов, 1983), имевшего нередуцированный зубной ряд.

Некоторые нотозухии (нотозух) обладали таким необычным признаком в строении нёба как передние нёбные отверстия. Здесь лишь важно отметить, что передние нёбные отверстия спорадически присутствуют и у представителей метамезозухий, в частности у эутретавранозуха и сунозуха, что косвенно подтверждает единство направления морфологической эволюции подотряда мезозухий.

Возможно, отдаленными родственниками нотозухий являлись и сенонские афроамериканские трематохампсиды, обладавшие редуцированными преорбитальными окнами и своеобразным кранио-мандибулярным сочленением, сформированным отчасти квадратно-скуловой и надугловой костями. Можно было бы с большой долей вероятности сближать трематохампсид с нотозуховым стволом, если бы подобное кранио-мандибулярное сочленение не было обнаружено также у себекозухий и тетизухий.

Возвращаясь к вопросу о происхождении себекозухий следует упомянуть, что среди мезозухий древнейшими зифодонтами были позднеюрские-позднемеловые хсизозухиды. Буффето (Buffetaut, 1982) сближал под вопросом хсизозухид с метамезозухиями. Однако некоторые исследователи видели в хсизозухе древнейшего из себекозухий (Langston, 1973). Но отсутствие наружного нижнечелюстного отверстия у хсизозухид заставляет тогда предположить вторичность появления его

у себекозухий. К тому же наличие крупных предглазничных окон скорее свидетельствует о близости хсизозухид к нотозухиям. В настоящее время можно лишь констатировать примитивную организацию хсизозухид и их известный аберрантный характер, не дающие возможности прямо связать происхождение себекозухий с хсизозухидами.

Происхождение себекозухий тесно связано с южноамериканским континентом, откуда они впоследствии расселились в Северную Америку, Европу, Северную Африку, а через Антарктиду (Buffetaut, 1982) достигают территории Австралии. Присутствие себекозухий в Азии до сих пор неясно.

Открытые в ?палеоцене Китая планокраниды, представленные Ли (Li, 1984) как новое семейство себекозухий, при ближайшем рассмотрении оказались очень близки зифодонтам эузухоидного типа - пристихампсидам (Molnar, 1978). Возможно, и проблематичный себекозух - ванозух (Wanosuchidae) из ?палеоцена Китая также не имеет отношения к себекозухиям, тем более что у него, как и у хсизозухид, отсутствует наружное нижнечелюстное отверстие. Ванозух предположительно относится нами к хсизозухидам, и в целом он, по-видимому, филогенетически ближе к метамезозухоидному, чем к себекозухоидному стволу мезозухий.

Инфраотряд себекозухий включает два семейства: себецид и баурузухид, отделившихся, по-видимому, в начале мела от нотозухий, в частности, от уругвайзухид, отдельные представители которого имели сходный характер (редукция, зифодонтность) зубной системы.

Э.Буффето (1982) считает баурузухид более специализированной группой, чем себециды, ссылаясь на крайне высокую форму черепа и степень редукции зубного ряда. Уокер же (Walker,1970) полагал, что баурузухиды - группа очень примитивной организации, заслуживающая выделения в отдельный инфраотряд, параллельный основному филогенетическому стволу крокодилов в подотряде Paracrocodylia. Несмотря на наличие аберрантных черт строения нёба баурузухид, здесь мы принимаем точку зрения Буффето, рассматривая баурузухид как родственников себекозухид. Для представителей обоих семейств характерны крупные размеры, узкая и высокая форма морды, сокращенное число зубов, саблевидность и пильчатость зубных коронок. Стройность и большая длина конечностей, как и некоторая редуцированность остеодермального покрова, хорошо дополняют облик этих, очевидно, хорошо бегающих полуназемных хищников. Спорность вопроса о наличии у себекозухий базикраниального метаморфоза пока не позволяет окончательно установить филетическую позицию группы среди других мезозухий.

По-видимому, еще в триасе от общего мезозухоидного ствола отделяется инфраотряд Metamesosuchia, представители которого уже с ранней юры обнаруживали обилие прогрессивных морфологических черт, частью свойственных и настоящим крокодилам - эузухиям. Это сходная "полусовершенная" постановка конечностей, почти полный метаморфоз (вертикализация) базикраниума, близкая степень развития (деградации) сифональной системы черепа. Вместе с тем относительно примитивное строение вторичного костного нёба (в формировании хоан еще участвовали нёбные кости) и амфицельность (платицельность) позвоночного столба свидетельствуют о срединном уровне организации метамезозухий, являвшихся связующим звеном между протозухиями и эузухиями.

Среди метамезозухий различимы группы адаптивно сходные с некоторыми группами эузухий, т.е. метамезозухии, как и эузухии,дифференцировались в рамках вполне определенных приспособительных типов. Так, гонисфолидиды имели эколого-мор-

фологический статус крокодилид, шамозухиды и атопозавриды - аллигаторид, фолидозавриды - гавиалид. Очевидно, адаптивная радиация метамезозухий нащупывала те же самые экологические ниши, которые с вымиранием группы к концу позднего мела заняли представители эузухий.

Черты адаптивного сходства отдельных групп метамезозухий и эузухий часто становились основанием для предположений о непосредственной их филетической преемственности (Romer, 1956; Nopsca, 1928; Конжукова, 1954). С этой позиции иногда подвергалось сомнению монофилетическое происхождение эузухий.

В настоящей работе мы считаем сходные адаптации метамезозухий параллельными эузухоидным. В этом смысле гониофолидиды, шамозухиды и фолидозавриды рассматриваются как тупиковые ветви, не связанные прямым родством с конвергентно сходными группами эузухий.

Древнейшим семейством инфраотряда метамезозухий являются гониофолидиды, представители которых характеризовались относительной короткомордостью и присутствием так называемых "максиллярных депрессий" - своеобразных парных нескульптированных впадин на латеральных поверхностях челюстных костей. Топографически максиллярные депрессии не связаны с предглазничными отверстиями, но часто располагаются непосредственно под ними. Возможно, это рудиментарные полости железистых образований, первоначально генетически связанные с предглазничными. Вероятно, такой распад (раздвоение) структур предглазничной области можно связать с редукцией предглазничных отверстий, очень характерной для всех метамезозухий.

Уже некоторые ранние гониофолидиды (сунозух) обнаруживают тенденцию к длиннормордости, т.е. определенно рыбоядную специализацию, в чем эти формы приближаются к представителям другого семейства метамезозухий - Pholidosauridae. Фолидозавриды, являющиеся, по-видимому, прямыми дериватами гониофолидид - уже исключительно длиннорылые крокодилы, почему их иногда сближали с таллаттозухиями (Kuhn, 1968), имевшими к тому же сходное строение хоанальной области (широкие хоаны).

Прогрессивная эволюционная направленность характерна для представителей так называемого атопозавроидного ствола метамезозухий, в основании несомненно связанного с ранними гониофолидидами и нотозухиями (Buffetaut, 1982). Дифференциация этой части филогенетического древа мезозухий очень сложна. По-видимому, исходным типом для шамозухид, бернисcартид, а также гониофолидид могли быть формы, подобные атопозаврида м - известным из поздней юры мелким ящерицеобразным крокодилам с аллигатороподобным прикусом и редуцированными предглазничными отверстиями. С гониофолидидами их сближает слабое развитие спинного остеодермального покрова и почти полная редукция предглазничных отверстий. С другой стороны, обширность спинного панциря объединяет представителей семейств бернисcартид и шамозухид, различающихся тем не менее строением нёба, носовой перегородки, дифференциацией зубов и характером прикуса. Шамозухиды обладали своеобразным прикусом, аналогичным прикусу аллигаторид. Однако тип зубной дифференциации (наиболее велик 5-й максиллярный клык) достаточно примитивен и близок гониофолидидовому. Общей для всех метамезозухий является необычайно узкая форма хоан, задний край которых лишь немного не достигает отверстия гипофизарно-базикраниального канала.

Еще в юре от атопозаврид отделяются териозухиды, считающиеся в настоящее время прямыми предшественниками настоящих крокодилов. Териозухиды имели свое-

образную форму позвонков, часто трактуемую как "протопроцельную" (Buffetaut, 1982). Вместе с тем положение хоан у териозухид еще достаточно примитивно, хотя некоторая латеральная их расширенность - достаточно продвинутая черта. Мы всецело согласны с Э.Буффето (Buffetaut, 1982), считающего териозухид наиболее приемлемой группой для решения вопроса о происхождении эузухий, но условно относим их не к "протоэузухиям", а к инфраотряду метамезозухий. Выводя эузухий из териозухид, можно с большой долей вероятности относить рубеж становления эузухий к концу юры. (к примеру, в Австралии эузухии известны уже из самых низов нижнего мела).

Как известно, большинство мезозухий вымирает на рубеже мела и палеогена, сменяясь более прогрессивной фауной эузухий, обладавших процельным типом позвоночника и совершенным строением вторичного нёба. Для пояснения принимаемой в работе систематики и филогении эузухий, подразделяемых здесь на 6 семейств, следует отметить ряд закономерностей их адаптивной радиации.

Предполагается, что в ходе эволюции у крокодилов и среди эузухий в частности снижалась степень пневматизации костей циркумцеребральной и периотической областей черепа. Вследствие этого у более прогрессивных форм черты деградации отдельных полостей и синусов выражены четче. Следует лишь отметить, что наиболее резкие различия в пневматизации черепа отмечаются между хронологически далеко отстоящими группами, например между протозухиями и эузухиями. Различия же между метамезозухиями и их потомками - эузухиями менее существенны. Еще более тонкие нюансы отличают сифональные структуры различных семейств эузухий что объясняется их близким родством и единством происхождения. Вместе с тем и эти незначительные различия наблюдаются и рассматриваются нами как показатель эволюционного уровня представителей того или иного семейства эузухий.

Анализ сифональной системы квадратных костей позволяет предположить, что древнейшие эузухии должны были быть близки аллигаторидам, обладающим наиболее развитой и приближенным к мезозухоидному уровнем пневматизации черепа. Особенно это касается сохранения обоих костных синусов дна среднего уха и системы сифонов, соединяющих их между собой, с центральной полостью квадратума и его латеральным воздушным отверстием.

Следующей ступенью, по-видимому, являлись крокодилиды, у которых часто обнаруживается редукция переднего костного синуса среднего уха и, таким образом, канала, латерально соединяющего синусы между собой.

Последовательно к крокодилидам примыкают гавиалиды (в широком понимании - с торакозавринами, эутекодонтинами и долихохампсидами), в отдельных случаях теряющие и латеральный воздушный канал квадратной кости, и двухкамерность дна среднего уха. Подобный эволюционный ряд сохраняется и при разборе последовательности формирования прикуса.

Надо полагать, что наиболее примитивным прикусом (нижнечелюстные зубы ложились кнутри от верхнечелюстных) среди эузухий обладают аллигаториды, унаследовавшие его от потомков атопозаврид. Появление ямок для вхождения коронок противолежащих зубов характеризует следующую ступень эволюции прикуса - крокодилидовый прикус. Из крокодилидового прикуса естественно выводится гавиаловый, в терминальной стадии представленный формами с гипертрофированным ростом краев альвеол и резким увеличением числа зубов. Особый характер (зифодонтный) зубной системы имели полуназемные пристихампсиды, рассматриваемые здесь в ранге семейства. В целом эволюция эузухий представляется следующим образом.

По-видимому, еще в раннем мелу от териозухоидного ствола отделяется семейство аллигаторид, представленное формами с тенденцией к широкомордости и трибодонтности. Примерно в это же время от ранних аллигаторид, по-видимому, исходят крокодилиды, проявившие склонность к относительной длинномордости и гетеродонтности. От наиболее длиннорылых крокодилид, возможно, уже в конце раннего мела происходят гавиалиды, ранние формы которых были близки торакозавру и в целом характеризовались тенденцией к удлинению рыла, увеличению числа зубов и их изодонтности.

Вероятно, еще в мелу от крокодилид отделяется семейство пристихампсид, для представителей которого характерна вторичноназемная адаптация, что, в частности, отразилось в строении конечностей (стройные лапы с копытообразными когтевыми фалангами), приобретением относительно узкорылости и формировании режущего (зифодонтного) типа зубных коронок. Можно предположить более древним, чем обычно принято считать, происхождение пристихампсид, ибо характер прикуса несет некоторые примитивные (аллигаторные) черты (ямки кнутри от челюстных зубов) и всегда присутствует латеральное воздушное отверстие квадратума.

С наиболее широкомордыми позднемеловыми аллигаторидами, по-видимому, связаны происхождением стоматозухиды и близкие им египтозухиды, представители которых характеризовались редукцией остеодермального покрова и нижнечелюстных зубов. В конце палеогена от аллигаторид отделяются неттозухиды, обладавшие, как и первые, постхоанным гребнем.

По современным представлениям, гавиалиды происходят от крокодилид (Buffetaut, 1985), однако нюансы базальной радиации длиннорылых эузухий не совсем ясны. Уже из позднего мела известны крайне специализированные формы, такие, как долихохампса и торакозаврус. Все длиннорылые адаптации эузухий с увеличенным числом зубов мы рассматриваем в пределах семейства гавиалид, значительно шире понимая, таким образом, его систематический состав (= Gavialiformes, Хэя)

Э. Буффето (Buffetaut, 1985), анализируя биохимические характеристики современных форм, предлагает новую классификационную схему эузухий. Предполагается установить два новых надсемейства: Crocodyloidea, включающее крокодилид и гавиалид, и Alligatoroidea, включающее аллигаторид и неттозухид. Такой подход сразу же определяет очень древний уровень дивергенции аллигаторного и крокодилового стволов филогенетического древа эузухий. Не ставя целью переработку систематики настоящих крокодилов, мы принимаем несколько упрощенную классификационную схему, подразделяя подотряд только на семейства и опуская, возможно, существующие над- и подсемейственные уровни.

ГЛАВА III

ОСНОВНЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР НА ТЕРРИТОРИИ МОНГОЛИИ И СССР. МАТЕРИАЛ

В рассматриваемом регионе известно несколько десятков местонахождений водных диапсид, которые условно можно разбить на ряд генетически, стратиграфически, фаунистически или географически различимых групп (цифра соответствует номеру местонахождения на прилагаемом рис.2).

ЮРСКИЕ ЗАХОРОНЕНИЯ МОРСКОГО ГЕНЕЗИСА С ФАУНОЙ ТАЛАТТОЗУХИЙ В ПОВОЛЖЬЕ И НА СЕВЕРНОМ КАВКАЗЕ

С морскими глинистыми сланцами карахской свиты средней юры (нижний аален), вскрывающимися в бассейне р.Койсу (I) в Горном Дагестане, связано местонахождение древнейшего в СССР ископаемого крокодила рода Steneosaurus, из сем. телеозаврид (Ефимов, 1978, 1982), присутствие которого очень характерно и для эпиконтинентальных бассейнов Западной Европы тоар-ааленского времени. Два местонахождения остатков талаттозухий-метриоринхид, предположительно обитавших в открытых акваториях морей, известны в Среднем Поволжье - области широкого распространения морских глин и песков волжских ярусов верхней юры (титона). Таково местонахождение близ с.Городищи (2) в Ульяновской области, где разрозненные пиритизированные позвонки крокодилов были встречены В.М.Ефимовым (Устн.сообщ.) в глинах нижнего волжского яруса (зона Dorsoplanites panderi (Orb.)). Вероятно, с титонскими отложениями было связано затопленное ныне местонахождение на о-ве Хорошевский (3) в Саратовской области, представлявшее собой бечевник с намытыми р.Волгой из береговых обрывов остатками морских рептилий и, в частности, метриоринхид, сходных с Dakosaurus (Очев, 1981). По фауне талаттозухий позднеюрские местонахождения Среднего Поволжья родственны титон-неокомским местонахождениям Западной Европы.

Условно к этой группе можно отнести и забытое ныне местонахождение с проблематичным ? Teleosaurus sp. в урочище Тугурек-Шивер (4) в Киргизии (Романовский, 1878), геологическая и фаунистическая характеристики которого требуют тщательной проверки.

ЮРСКИЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ОЗЕРНОГО И ЛИМАННОГО ГЕНЕЗИСА С ФАУНОЙ МЕТАМЕЗОЗУХИЙ В СРЕДНЕЙ АЗИИ, КАЗАХСТАНЕ И МОНГОЛИИ

Близ с.Михайловка (5) в Южном Казахстане (хребет Каратау) обнажаются известковистые сланцы озерного типа, относимые к кабарастауской свите (?киммеридж) верхней юры. Кроме остатков рыб, амфибий, черепах, ящериц, птерозавров и птиц отсюда известен своеобразный мелкий крокодил Karatausuchus sharovi из сем. атопозаврид, обитавший на берегу пресноводного бассейна, правда, отличавшегося особым химизмом вод (Геккер, 1948; Раммельмейер, 1948; Ефимов, 1976). Озерный генезис захоронения в хребте Каратау резко отличает его от

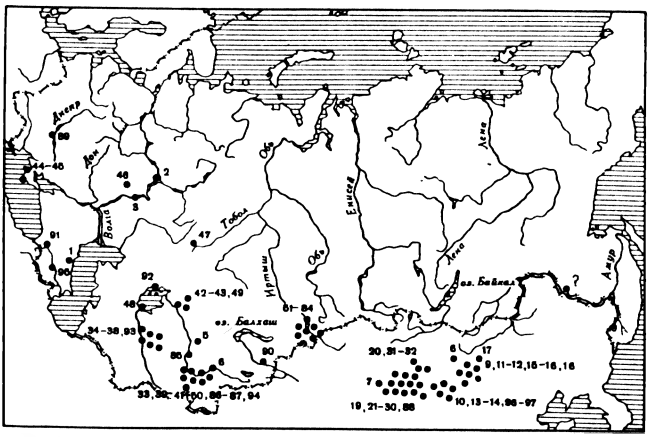
известных раннетитонских местонахождений Западной Европы (Золенгофен, Керин, Кельхайм), приуроченных к прибрежно-морским, лагунным фациям.

Одно из богатейших местонахождений позвоночных юры Средней Азии известно близ г.Ташкумыр (Сарыкамышсай (6) в Киргизии) (Рождественский, Хозацкий, 1967; Казнышкин, 1985; Несов, 1985). Вскрывающиеся здесь гравелиты и песчаники балабансайской свиты (келловей) верхней юры являются отложениями селемутьевых потоков, впадавших в солоноватоводный водоем (?лиман). Помимо остатков рыб, земноводных, ящериц, черепах, птерозавров и динозавров в местонахождении встречены не определенные точнее кости крокодилов из сем. гониофолидид (? Sunosuchus).

К пресноводно-озерному типу, по-видимому, следует относить и пестроцветную песчано-глинистую проловиальную толщу цаганцабского горизонта (верхняя юра-нижний мел), обнажающуюся в окрестностях горы Шара-Тэг-Ула (7) в Гэби-Алтайском аймаке МНР и сопоставимую по возрасту с породами серии Хукоу в Северном Китае. Это осадки северного побережья единого водного бассейна, большей частью располагавшегося южнее, на территории КНР. Фаунистическая общность бассейна подтверждается и находками близких видов рода Sunosuchus:S.shartegensis в МНР и S.miaoi в Китае (Ефимов, 1988). В местонахождении встречены также остатки необычного нотозуха - Shartegosuchus asperopalatum, черепах, лабиринтодонтов, рыб.

РАННЕМЕЛОВЫЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ОЗЕРНОГО ГЕНЕЗИСА ЦЕНТРАЛЬНОЙ И ЮГО-ВОСТОЧНОЙ МОНГОЛИИ С ФАУНОЙ ХОРИСТОДЕР

Крупнозернистые пески и песчаники озерно-проловиального типа, относимые к хухтэкскому горизонту (дзунбаинская свита, апт-альб) нижнего мела с фауной рыб, черепах, динозавров и хампсозаврид Tchoiria namsarai, Irenosaurus Eglani, Khurendukhosaurus orlovi, вскрываются на местонахождении Хурэн-Дух (8) в Средне-Гобийском аймаке. Здесь типичны захоронения "на месте" (Новодворская, 1974), т.е. без значительного переноса и перемыва костных остатков. Предположительно отложения дзунбаинской свиты могут быть сопоставимы в возрастном отношении с "лиманными" толщами нижней части ходжакульской свиты



Р и с. 2. Местонахождения ископаемых крокодилов и хористодер на территории Монголии и СССР

(верхний альб), развитыми в пределах Каракалпакской АССР, откуда предварительно также определены остатки хампсозаврид (Несов, 1985).

Близ развалин монастыря Хамарин-Хурал (9) в Восточно-Гобийском аймаке верхние горизонты дзунбаинской (? сайншандинской) свиты представлены лигнитоподобными сланцами, из которых собраны остатки динозавров (игуанодонтид) и фрагменты посткраниального скелета крупного хампсозаврида Ikechosaurus magnus (Рождественский, 1969; Ефимов, 1979, 1983). Предположительно это отложения обширного бассейна с заболоченными берегами, простирающегося и на территорию Внутренней Монголии (КНР), где также встречены остатки близкого вида икехозавра (Sigogneau-Russell, 1981).

РАННЕ-ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ОЗЕРНО-ПРОЛЮВИАЛЬНОГО ГЕНЕЗИСА С ДОМИНИРУЮЩЕЙ ФАУНОЙ ШАМОЗУХИД В МОНГОЛИИ

Местонахождения крокодилов мелового возраста приурочены большей частью к песчано-глинистым толщам, представляющим собой продукты выноса водотоков, часто временных, аккумулировавшие на дне озерных бассейнов и проток (Верзилин, 1978; Щувалов, Чхиквадзе, 1974; Сочава, 1975; Щувалов, 1975; Мартинсон, 1982; Osmolska, 1980). Несколько иным генезисом выделяются отложения джадохтского горизонта, формировавшиеся отчасти с преобладанием процессов береговой абразии.

По Р.Барсболду (1983), суммировавшему сведения о биостратиграфии континентального мела гобийской части МНР, интересующий нас геологический интервал времени представлен рядом последовательных горизонтов, объединяющих соответствующие свиты: хухтэкский (апт-альб), сайншандинский (альб-сеноман), баянширэнский (сеноман-турон), джадохтский (коньяк-нижний кампан), нэмэгэтский (средний кампан-маастрихт). Во всех перечисленных горизонтах встречены остатки представителей рода шамозух, обитавшего в озерно-болотистых биотопах, и лишь джадохтский характеризуется присутствием и экзотических форм из сем.гобиозухид и арцозухид, что отчасти объясняется размывом в это время более высоких участков суши - зон обитания этих экологически наземных ящерицеподобных животных.

Из песков хухтэкского горизонта (дзунбаинская свита, апт-альб) местонахождения Хойластын-Худук (10) в Восточно-Гобийском аймаке известны остатки древнейшего в Монголии представителя рода шамозух (Shamosuchus sp.). Шамозух встречен также в отложениях (?) сайншандинской свиты местонахождения Хамарин-хурал-2 (11) в Восточно-Гобийском аймаке, баянширэнской свиты местонахождений Хонгил-Цав (12) (S.major), Амтгай (13) (S.ulgicus), Байшин-Цав (14) (S. cf. ulgicus), Баин-Ширэ (15) (S. sp), Хара-Хутул (16) (S. cf. major), Бага-Таряч (17) (S. sp.), Джибхаланту-Ула (18) (S. sp.) в Восточно-Гобийском аймаке, местонахождения Ширэгин-Гашун (19) (S.gradilifrons) в Южно-Гобийском аймаке.

Отдельные виды шамозуха (S. ulgicus, S.cf.ulgicus) из баянширэнского горизонта Монголии обнаруживают морфологическое сходство с формами из тайкаршинской пачки (верхний турон-коньяк) Средней Азии (S.borealis), что дает основание подтвердить верхнетуронский возраст по крайней мере верхней части баянширэнского горизонта, вскрывающейся на местонахождения Амтгай и Байшин-Цав.

Фауна джадохтского горизонта Южной Монголии (Южно-Гобийский аймак) характеризуется присутствием шамозухов S .djadochtaensis, S. sp. (местонахождения Баин-Дзак (20) и Хермин-Цав (21), гобиозухид Gobiosuchus kielanae (Баин-Дзак), G . parvus (Удан-Сайр (32), G.sp. (Тугрикийн-Ширэ: 31) а также проблематичного нотозуха Artzosuchus brachycephalus (Удан-Сайр). Фаунистические компоненты, присущие джажохтскому горизонту Южной Монголии, известны и из тайкаршинской пачки позднего мела Узбекистана (верхний турон-коньяк), почему базальную часть джадохтского горизонта (джадохтской свиты) можно сближать с верхами коньякского яруса по европейской шкале.

Фауна крокодилов нэмэгэтского горизонта (верхний кампан-маастрихт) состоит исключительно из шамозухид, остатки которых известны из местонахождений Баян-Цаган (22) (Shamosuchus sp.) в Баян-Хонгорском аймаке, Цаган-Ула (23) (S . sp.), Гурилин-Цав (24) (S . sf. ancestralis), Ногон-Цав (25) (S . tersus), Нэмэгт (26) (S., ancestralis), Улан-Булак (27) (S. ulanicus), Улан-Хушу (28) (S, sf.ulanicus), Бамбу-Худук (29) (S.cf. ulanicus), Алтан-Ула-2(30) (S.cf. ancestralis)в Южно-Гобийском аймаке. В пределах нэмэгэтского горизонта Р.Барсболдом была установлена терминальная для позднего мела ногонцавская свита, выделяющаяся присутствием достаточно прогрессивной формы шамозуха - S.tersus

Биостратиграфическая корреляция отложений нэмэгэтского горизонта (по фауне крокодилов) с одновозрастными толщами других регионов Азии затруднена, ибо ареал расселения вымирающих к концу позднего мела шамозухид в сеноне уже резко сокращается и они не встречаются за пределами Центральной части материка. Однако сохраняется ценность группы для уточнения местных стратиграфических построений в пределах Монголии и Синьцзяна (КНР).

РАННЕ-ПОЗДНЕМЕЛОВЫЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ЛИМАННОГО, ДЕЛЬТОВОГО И ОЗЕРНОГО ГЕНЕЗИСА ЗАПАДНОГО ПОБЕРЕЖЬЯ АЗИАТСКОЙ СУШИ (СРЕДНЯЯ АЗИЯ И КАЗАХСТАН) С ФАУНОЙ ПРОТОЗУХИЙ, НОТОЗУХИЙ, МЕТАМЕЗОЗУХИЙ И РАННИХ ЭУЗУХИЙ

Как и в Монголии, для континентальных фаунистических комплексов мела Средней Азии и Казахстана очень характерно присутствие рыб, черепах, амфибий, лепидозавров, птерозавров, а также млекопитающих.

Остатки неопределенных мезозухий встречены в пестроцветных глинистых осадках пресноводного бассейна, вскрывающихся на местонахождении Килодзин (33) в Киргизии и относимых к верхней части аламышикской свиты (верхний альб). Хронологически ей соответствуют нижние горизонты ходжакульской свиты Каракалпакии, где также встречены неопределенные остатки метамезозухий (Несов, 1973; Несов и др., 1987).

Из позднего альба-сеномана местонахождений Ходжакуль (34), Шейхджейли (35) (верхняя часть ходжакульской свиты) и Челпык (36) (нижняя часть бештюбинской свиты (сеноман-ранний турон) в Каракалпакии известны остатки представителей инфраотряда метамезозухий из сем. Goniopholididae и Schamosuchidae (Несов, 1977, 1981; Несов и др., 1987).

Комплекс крокодилов, состоящий из S.borealis (шамозухиды), Artzosuchus sp. (арцозухиды), Gobiosuchus sp. (гобиозухиды), Turanosuchus sp. (гониофолидиды), Tadzhikosuchus sp. (крокодилы) и неопределенных териозухид (?), характеризует лиманно-аллювиальные отложения тайкаршинской пачки (верхний турон-

коньяк) позднего мела, песчано-глинистые слои которой обнажаются в местонахождениях Центральных Кызылкумов (Узбекская ССР): Джара-Кудук (37) и Итемир (38) (Соседко, 1937; Рождественский, 1964; Несов, 1981, 1985; Несов и др., 1987).

Выше говорилось о возможности стратиграфической корреляции тайкаршинской пачки Узбекистана и отдельных горизонтов позднего мела Монголии. Следует лишь подчеркнуть, что фауна крокодилов этого возрастного интервала в Среднеазиатском регионе значительно разнообразнее, что явилось следствием пестроты как экологических, так и тафономических условий западного побережья мелового Азиатского материка. Так, Л.А.Несов и др. (1987) полагают, что в зону захоронений попадали не только формы, жившие непосредственно в области дельт и прибрежных лиманов, но и животные, обитавшие в экосистемах водотоков, располагавшихся на более высоких участках суши, обогащая ориктоценотические комплексы низин.

Раннесантонские пестроцветные пески и глины яловачской свиты с фауной гониофолидид Kansajsuchus extensus, K. sp., крокодилид Tadzhikosuchus macrodentis, T.neutralis шамозухид Schamosuchus sp. вскрываются в местонахождениях Кансай (39), Кизыл-Булак (40), Исфара (41), располагающихся в Ферганской депрессии.

Одновозрастные слои яловачской толщи бостобинской свиты с фауной гониофолидид Turanosuchus aralensis шамозухид Shamosuchus sp. крокодилид Tadzhikosuchus sp. обнажаются в местонахождениях Шах-Шах (42) и Байбише (43) в Восточном Приаралье (Рождественский, Хозацкий, 1967; Рождественский, 1977; Шилин Романова, 1978; Ефимов, 1975, 1982, 1988; Несов, 1981, 1985; Несов и др., 1987). Значительную роль в формировании раннесантонский отложений Средней Азии и Казахстана играли речные водотоки.

ЗАХОРОНЕНИЯ ПРИБРЕЖНО-МОРСКОГО ГЕНЕЗИСА С ФАУНОЙ ТОРАКОЗАВРОВ В МААСТРИХТЕ КРЫМА

Известны два местонахождения крокодилов рода Thoracosaurus из сем. гавиалид: в каменоломнях близ пос. Инкерман (44) (T.borissiaki и у с.Скалистое (45) (T.sp.) (Борисяк, 1913; Ефимов, Чхиквадзе, 1987). Тафономически крымские местонахождения близки известным захоронениям торакозавров в сеноне Западной Европы и Северной Америки.

Можно отметить ряд местонахождений мелового возраста, присутствие остатков крокодилов в которых требует подтверждения.Это местонахождение на р.Сердобе (46) в Пензенской области, откуда М.Павловой определены остатки ребер крокодила (?) (Книга коллекций ПИН АН СССР), на р.Аят (47) у пос.Журавлёвского в Кустанайской области (Рождественский, Хозацкий, 1967), у пос.Муйнак (48) в Каракалпакии, у г.Балгинбай (49) в Приаралье, "близ Ак-Джара" (50) в Приташкентских Чулях (Романовский, 1878), в районе г.Благовещенска.

ПАЛЕОГЕНОВЫЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ОЗЕРНО-ПРОЛЮВИАЛЬНОГО ГЕНЕЗИСА В ЗАЙСАНСКОЙ КОТЛОВИНЕ

Местонахождения крокодилов в Зайсанской котловине достаточно хорошо изучены с геологической и фаунистической точек зрения (Лавров, Ерофеев, 1958; Борисов, 1963; Толстикова, 1976; Габуния, 1970, Габуния и др. 1983; Чхиквадзе, 1973; Шевырева, 1976; Сычевская, 1986; Ефимов, 1982; 1984). В пределах палео-

гена в бассейне палеозайсанского озера констатируется ряд фаунистических комплексов (ассоциаций) крокодилов, сменяющих друг друга во времени.

Наиболее древний комплекс, состоящий исключительно из полуназемных зифодонтов - пристихампсид Pristichampsus birjukovi, P.kusnetzovi - характеризует отложения чакпактасской свиты (стратиграфическое подразделение по схеме Б.А.Борисова (1963), представленной в местонахождении Можжевельник (51) на р. Калмакпай темными глинами с линзами песков. По присутствию пристихампсид чакпактасский комплекс отчасти сопоставим с более фаунистически пестрыми комплексами позднего палеоцена Китая (Гуандунь), нижнего-среднего эоцена Западной Европы (Гейзельталь, Мессель, Дормааль) и среднего эоцена Северной Америки (формация Бриджер), наиболее соответствуя, по-видимому, ранне-среднеэоценовому стратиграфическому интервалу.

Чакпактасский фаунистический комплекс крокодилов контрастирует с последующим обайлинским, состоящим из ряда форм экологически весьма отдаленных друг от друга, что, возможно, является следствием неоднородности обайлинской свиты, датируемой обычно нижним-средним эоценом. Поэтому термин "обайлинский комплекс" лишь условно принимается как единый.

В местонахождении Стена (52) на р.Калмакпай встречены остатки Asiatosuchus sp.(сем.крокодилид) Allognathosuchus isolatus, Sajkanosuchus sp. (сем.аллигаторид) и Dollosuchus zajsanicus (сем.гавиалид). Плохоопределимые остатки, принадлежащие представителям упомянутых родов, обычны для толщи коричневых глин обайлинской свиты, вскрывающихся в местонахождениях Ядро (53) на р.Аксыр; на р.Улькен-Уласты (54); у сопки Особой (55) и местонахождении Черная Банка (56) на р.Чай-Булак; Верхние Сарчи (57) и Сухое Русло (58) на р.Карасу; на правобережье р.Обайлы (Sajkanosuchus ckhikvadzei) (59). Сходство в строении зубных коронок (слабо выраженная трибодонтность) у зайсанского Allognathosuchus isolatus и A.woutersi из нижнего эоцена местонахождения Дормааль в Бельгии (Buffetavt, 1985), а также у A. chungii из (?) палеоцена Наньси (КНР) позволяет говорить по крайней мере о нижнеэоценовом возрасте базальных слоев обайлинской свиты. Однако присутствие длиннорылого Dollosuchus zajsanicus (род типичен для среднего эоцена Западной Европы) заставляет признать более широкий геологический интервал формирования свиты: ранний-средний эоцен. Биостраграфические корреляции между различными горизонтами обайлинской свиты по фауне крокодилов вполне возможны, однако требуют более диагностируемых сборов.

По-видимому, непосредственным преемником обайлинского фаунистического комплекса является саргамысский, характеризующийся сходной композицией форм. Отдельные зубы представителей "обайлинских" родов встречены в отложениях саргамысской свиты (средний эоцен) на местонахождениях Булат (60) и Черный Трионикс (61) на р.Аксыр.

Фаунистически единым представляется аксыр-кустовский комплекс с доминированием гавиалид (торакозаврин), близких верхнеэоценовым-нижнеолигоценовым формам из Файума в Египте. Экспансия гавиалид обнаруживается достаточно четко уже с раннеаксырского времени (нижнеаксырская подсвита аксырской свиты), что определенно связано с расширением Джунгарского озерного бассейна к рубежу эоцена и олигоцена. Примечательно, что нижнеаксырские слои заключают, кроме гавиалид, также и остатки представителей других семейств, известных из саргамысской и обайлинской свит. И лишь со среднеаксырского времени в разрезах встречаются исключительно остатки гавиалид.

Фрагментарные остатки гавиалид встречены в отложениях нижнеаксырской подвиты (верхний эоцен) на местонахождениях Балдыс (62) на р.Калмакпай; Тагви (63), Копролитовая Горка (64) и Надина Горка (65) на р.Аксыр; на р.Конур-Кура (66); Ермек (67) в предгорьях хребта Манрак; Могила Султана (68) на приобережье сухого русла Кайрактас; на р.Акколке (69), и р.Аккезень (Аккезень-2) (70) в Кендерлыкской мульде; Череп (71) и Экибас (72) у родн. Булкаир; у пос. Сарчи (73: Сарчи I,2, Ю.Сарчи); Невидная (74) на р.Карасу; Красные Ворота (75) в междуречье Кусто и Кызылкаин; в долине р.Ошиганды (76: Ошиганды I и 3), а также в районе г.Чакельмес (77), Тюбики-I (78) и Тузкабак-4 (79) у оз.Тузкабак.

Остатки, принадлежащие крокодилам рода Tomistoma, известны из отложений среднеаксырской подсвиты на р.Аккезень (Аккезень-3) (80) (T. borisovi), верхнеаксырской подсвиты местонахождений у родн.Булкаир (81), кустовской свиты на местонахождении Плешь (82) в междуречье Кусто и Кызылкаин, а также в урочище Киинкериш (Кораблик (83) и Сопка А (84) на северном берегу оз.Зайсан).

Переход от аксырской к вышележащей буранской свите фациально характеризуется признаками неустойчивого гидродинамического режима (Толстикова, 1980; Сычевская, 1986), что вкупе с климатическими ухудшениями (похолодание и аридизация), вероятно, и привело к вымиранию крокодилов в Зайсанской котловине на этом временном рубеже.

ПАЛЕОГЕН-НЕОГЕНОВЫЕ ЗАХОРОНЕНИЯ ПРЕИМУЩЕСТВЕННО ЛИМАННОГО И ОЗЕРНОГО ГЕНЕЗИСА С ФАУНОЙ ЭУЗУХИЙ В МОНГОЛИИ, СРЕДНЕЙ АЗИИ, КАЗАХСТАНЕ, В ЗАКАВКАЗЬЕ И НА УКРАИНЕ

Близ пос.Джилга (85) в Южном Казахстане в прибрежно-морских песках раннего эоцена (? позднего палеоцена) отмечены находки зубов гавиалид (торакозаврин). Гавиалид Ferganosuchus planus известен также из лагунных алевролитов алайского яруса (средний эоцен) местонахождений Андарак-I (86) и Андарак-2 (87) в Киргизии (Геккер и др., 1962; Решетов и др., 1978; Ефимов, 1982; Ефимов, Чхиквадзе, 1987). Примечательно, что по адаптивным особенностям морфологии зубов среднеэоценовый Ferganosuchus является более продвинутым (редукция сагиттальных килей), чем гавиалид-доллозух из обайлинской свиты Зайсанской котловины.

Нарандулакская свита (верхний палеоцен-нижний эоцен) Южной Монголии выделяется присутствием представителя сем. крокодилид Tsaganosuchus infansis, остатки которого встречены в отложениях озерно-пролювиальной толщи (пачка Бумбан) на местонахождении Цаган-Хушу (88) в Южно-Гобийском аймаке (Бадамгарав, Решетов, 1985; Ефимов, 1983).

Пока не подтверждена находка остатков крокодила рода Kentisuchus в нижнеэоценовых болотных глинах окрестностей г.Канева (89) (Болтышская депрессия) на Украине (Рогович, 1875). Плохоопределимые остатки крокодилов известны также из песков актауской свиты (нижний олигоцен) предгорий Актау: Кзылмурун (90), в Южном Казахстане (? Crocodylus), а также из позднего олигоцена местонахождения Бенара (91) в Грузии (? Diplocynodon ? Crocodylus) (Баженов, Костенко, 1961; Чхиквадзе, 1973). Стратиграфически наиболее поздняя находка крокодила, принадлежащего виду Diplocynodon kintyktchensis, происходит из байгубекского разреза (средний миоцен) местонахождения Кинтыкче (92) в Северном Приаралье (Бендукидзе, Чхиквадзе, 1976). Приаральская форма диплоцинодона близка известным видам из миоцена Центрального бассейна Франции.

Нуждаются в ревизии сведения о находках остатков крокодилов в палеогеновых

отложениях близ пос.Айтым (93) в Южном Казахстане, "близ ст.Джерси" (94) в Узбекистане, в позднем сармате местонахождения Эльдари (95) в Грузии и нижнем олигоцене местонахождений Хоэр-Дзан (96) и Эргилийн-Дзо (97) в Монголии (Хозацкий, 1967; Романовский, 1878; Конжукова, 1954).

МАТЕРИАЛ

Изучались в основном краниальные остатки крокодилов и хористодер. Наиболее полные материалы, происходящие из местонахождений МНР, были переданы в ПИН АН СССР руководителями работ и сотрудниками гобийских отрядов Совместной Советско-Монгольской палеонтологической экспедиции Р.Барсболдом, Ю.М.Губиным, И.М.Новодворской, С.М.Курзановым, В.Ю.Решетовым (кол.ПИН АН СССР, № 3104, 3140-3142, 3386, 4171, 4216, 3458, 3726, 3905), в значительной мере дополнив сборы Монгольской палеонтологической экспедиции 1946-1949 гг. под руководством И.А.Ефремова (кол.ПИН АН СССР № 551, 554, 559). В кол.ПИН АН СССР были включены и фрагментарные сборы геологов Г.Г.Мартинсона, А.В.Сочавы, В.Ф.Шувалова, работавших на территории МНР.

Значительную ценность для исследований показали материалы, собранные палеонтологическими экспедициями А.К.Рождественского, И.М.Новодворской, Н.С.Шевыревой, А.Г.Шарова на территории СССР (кол. ПИН АН СССР № 327, 2229, 2399, 2585, 3727, 4018, 4249, 4250). Эти сборы также были дополнены материалами, поступавшими от Г.Г.Мартинсона, Н.Н.Верзилина, Б.А.Борисова, А.Б.Сочавы, Л.А.Несова.

Коллекция по ископаемым крокодилам из палеогена Зайсанской котловины была предоставлена в ПИН АН СССР В.М.Чхиквадзе (кол.института Палеобиологии АН ГССР, № 6-12, 7-1, 7-4). Были привлечены к изучению также отдельные экземпляры из фондов музея ЦНИГР (№ 3373), Грозненского нефтяного института, института Зоологии АН КазССР (№ 3/1), Геологического института АН МНР (ПСТ/10-22,23) и других учреждений, а также сборы автора с территории МНР и СССР.

ГЛАВА IV
ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР

Миграции стенобионтных амфибиотических форм, какими являлись крокодилы и хористодеры, в значительной степени подчинялись гидрологическим, орографическим и климатическим условиям. Особую роль играли конкурентная (перенаселение, присутствие экологических соперников) и трофическая (наличие пищи) зависимости.

Доюрская история рассматриваемых групп на территории СССР и МНР не освещена палеонтологическим материалом. Зарождение отряда крокодилов нередко связывают с триасом гондванского региона (Sill,1968), фауна которого и позднее, вплоть до кайнозоя, отличалась известной архаичностью и эволюционной инертностью в отличие от прогрессивного, галопирующего ее развития в Лавразийской области. Вместе с тем уже находки позднетриасовых форм показывают определенную их дисперсность (обе Америки, Африка, Китай), что в значительной степени затрудняет поиски района становления отряда.

Достаточно ясно с раннемелового времени прослеживается экспансия группы хористодер, исходящая из единого центральноазиатского центра. Однако генеалоги-

ческие корни хористодер, несомненно, значительно древнее и "центр" их формирования не обязательно располагался в Центральной Азии (например, европейская локализация находок проблематичного триасового хампсозаврида Pachystrepheus rhaeticus).

Представляется возможным в данной работе рассмотреть поэтапно историю расселения крокодилов и хористодер, анализируя фаунистические ассоциации в пределах геологических отделов.

Средняя юра. Вдоль обширного южного побережья Евразийского материка, изобиловавшего заливами и островами, всецело в пределах тропической климатической зоны (Синицын, 1967) расселялись представители древнейшего семейства морских крокодилов - телеозавриды. Сформировавшись, по-видимому, в береговой зоне эпиконтинентальных морей Западной Европы еще на рубеже юры и триаса, телеозавриды уже в раннем аалене достигают побережий Кавказа (Steneosaurus sp.), а затем и Китая (Peipehsuchus).

Поздняя юра. Ареал телеозаврид значительно расширяется, охватывая побережья тропических морей Северной Америки, Южной Америки, Африки. Предположительно населяют они в это время и прибрежные зоны Средней Азии (Киргизии) и Центрального Китая (Романовский, 1878; Liu, 1961).

В области Атлантического бассейна (Западная Европа, Америка) наблюдается расцвет группы крайне специализированных талаттозухий - метриоринхид - очевидных дериватов телеозаврид. До времени полного вымирания в конце раннего мела метриоринхиды, следуя за обширной бореальной морской трансгрессией, достигали пределов Восточной Европы, о чем свидетельствуют находки их разрозненных остатков в подзнеюрских глинах Поволжья. Экологически метриоринхиды были менее привязаны к морским побережьям, чем телеозавриды, и обитали, по-видимому, в открытых акваториях морей. Миграционная мобильность талаттозухий являлась причиной почти одновременного появления очень близких форм в весьма отдаленных регионах земного шара.

Поздняя юра - время распространения атопозаврид - мелких ящерицеобразных крокодилов, помещаемых иногда вместе с териозухидами в основание филогенетического ствола эузухий. Значительного разнообразия атопозавриды достигли в зоне прибрежных лагун и лиманов Западной Европы (Wellnhofer, 1971) и лишь один вид, принадлежащий роду Karatausuchus, выходит за пределы их обычного ареала, доминируя в зоне пресноводных озерных бассейнов Южного Казахстана. Освоение каратаузухом необычного для атопозаврид экологического биотопа - основная причина формирования и его особых морфологических черт, что в значительной степени затрудняет выяснение его филетических связей с западноевропейскими представителями семейства.

Примечательны фаунистические связи между внутриконтинентальными пресноводными бассейнами Азии. Представители рода Sunosuchus из сем. гониофолидид (древнейшего среди метамезозухий), с раннеюрского времени населявшие водоемы Юго-Восточной Азии, к рубежу поздней юры и раннего мела появляются уже на территории Северного Китая, Монголии (Young, 1948; Ефимов, 1988) и, по-видимому, Средней Азии. Подобные миграции рыбоядных форм подтверждают наличие обширной цепи озерно-речных систем Азии, располагавшейся всецело в пределах тропического климатического пояса. Отдельные элементы фауны крокодилов поздней юры Азии (Goniopolis)свидетельствуют о миграционных контактах с Северной Америкой и Западной Европой.

На рубеже юры и мела в Монголии формируется своеобразный фаунистический комплекс мелких наземных крокодилов, состоящий из крайне архаичных форм, близких протозухиям (Shartegosuchus, Notosuchia indet). Этот факт заставляет рассматривать Азию как возможный центр радиации нотозухий. Однако пока неясно, где и как рано дивергировали азиатская и гондванская ветви нотозухий и насколько они филетически близки.

Ранний мел. По-видимому, ранний мел - время становления более дифференцированной позднемеловой фауны крокодилов Азии и вместе с тем необычно бедное их ископаемыми остатками, почему здесь преемственность юрской и меловой фаун выражена недостаточно четко.

Из апт-альбских отложений Монголии и Средней Азии уже известны ранние шамозухиды, возможно, еще в поздней юре выделившиеся из атопозавроидного ствола и образовавшие особую (местами доминирующую) эндемичную для Азии группу. Уже в конце раннего мела явно прослеживается фаунистическая общность Среднеазиатского и Центральноазиатского регионов. Но вместе с тем происхождение меловых биоценозов Средней, а возможно, и Центральной Азии иногда связывается с гипотетическим фаунистическим комплексом южного побережья азиатской суши.

Яркой чертой конца раннего-начала позднего мела Центральной Азии является формирование здесь своеобразной ассоциации хампсозаврид, представленной несколькими родами (Tchoiria, Irenosaurus, Khurendukhosaurus, Ikechosaurus) достаточно широкого экологического диапазона. И,видимо, именно в Азии (Монголия, Северный Китай, ?Средняя Азия) следует искать истоки позднемеловых-палеоценовых комплексов хампсозаврид Северной Америки и Западной Европы. В начале позднего мела, по-видимому, вследствие некоторой аридизации климата и увеличения солености водоемов Центральноазиатского региона, хампсозавриды, вымирая здесь, полностью уступают свою экологическую нишу крокодилам.

Поздний мел. В пресноводных биотопах центральной части Азиатского материка (Монголия, Северный Китай) формируется замкнутый фаунистический комплекс, в котором на протяжении всего отдела доминирует эндемичное для Азии сем.шамозухид. Предполагается, что шамозухиды исторически происходят от позднеюрских атопозаврид Среднеазиатского региона и формирование их морфологически аллигатороподобного облика было всецело связано с переходом к обитанию в пресноводных водоемах, что требовало узкой специализации и меньшей биологической активности. В Средней Азии относительно архаичные мезозухии - шамозухиды уже к сенону практически исчезают, не выдерживая конкуренции с "прогрессивными" приспособленными к обитанию в прибрежно-морских областях гониофолидидами и появляющимися здесь эузухиями. В Центральной же Азии, не имея экологических конкурентов, представители группы доживают до самого конца мела,и лишь ухудшение климата и гидрологического режима бассейнов приводят шамозухид к полному вымиранию. Постепенное угнетение группы во времени характеризуется все меньшей долей пожилых особей в популяциях (наглядно - в ориктоценозах), отражавшее напряжение конкуренции за основную пищу крокодилов - рыбу, обострившуюся при сокращении площади водоемов. Несмотря на бедность родового состава (один род) шамозухид, в Монголии констатируется обилие видов, формировавшихся в многочисленных, частью замкнутых озерных впадинах, разделенных непреодолимыми для крокодилов горными массивами.

Среди позднемеловых фаунистических комплексов Монголии ярко выделяется джадохтский (середина позднего мела), характеризующийся присутствием, помимо ша-

мозухид, архаичных форм. Это представители древнейшей группы протозухий (обычно неизвестной за пределами юры) - гобиозухиды (Gobiosuchus), а также аберрантных нотозухий (Artzosuchus) - вероятных потомков позднеюрских нотозухий Монголии. Следует отметить, что с открытием протозухоидного Edentosuchus в мелу Китая (Young, 1973) Центральная Азия этого периода может рассматриваться как своеобразный рефугиум архаичных крокодилов, чудом сохранившихся здесь на протяжении длительного отрезка времени, чему, по-видимому, благоприятствовал "застойный", инертный характер всего фаунистического комплекса. Примечательно, что большинство элементов джадохтского фаунистического комплекса Монголии (на уровне родов) имели своих аналогов в меловой фауне Средней Азии, где они известны из несколько более древных горизонтов, что может быть объяснимо направлением расселения.

Более пеструю и, очевидно, миграционно более активную зоогеографическую область представляло собой западное побережье позднемелового Азиатского материка занимавшего приблизительно полосу от Тургайской до Ферганской депрессии. В этом регионе, всецело располагавшемся в пределах тропического пояса, преобладали ландшафты прибрежных равнин, дельт и опресненных лиманов, частью открытых для миграционных потоков, связывавших Азию с Западной Европой и Северной Америкой. Из представителей архаичных групп, не доживших до конца периода, здесь встречались гониофолидиды (Kansajsuchus, Turanosuchus), шамозухиды (Shamosuchus), гобиозухиды (? Gobiosuchus), арцозухиды (Artzosuchus), фолидозавриды (?). Вместе с тем в отличие от исключительно архаичной по составу фауны крокодилов внутриматериковой части Азии, в прибрежных западных районах уже встречались представители настоящих крокодилов (Eusuchia). Это Tadzhikosuchus из сем. крокодилид, по-видимому, родственный позднемеловому североамериканскому Leidyosuchus, а также неопределенные мелкие формы, возможно, близкие териозухидам и аллигаторидам. Вероятно, миграционные контакты между Азией и Северной Америкой осуществлялись через Среднеазиатский регион, а территория Центральной Азии представляла собой своеобразный "котел" с монотонным фаунистическим комплексом крокодилов, коллапсировавшим к концу позднего мела. Таким образом, история расселения крокодилов в мелу Азии представляется в развитии двух основных фаунистических потоков (однако не обязательно односторонних): из гипотетического южноазиатского центра (палеогеографически приближенного к среднеазиатскому) один поток связывал Среднюю Азию и Северную Америку, территории которых достигали, по-видимому, лишь эузухии; поток, состоящий исключительно из представителей архаичных групп (метамезозухий, нотозухий, протозухий), ответвляясь близ территории Средней Азии, уходил во внутриконтинентальные области Центральной Азии, где, как уже говорилось выше, утратив внешние связи к середине позднего мела, формировал замкнутую ассоциацию крокодилов.

Совершенно иной зоогеографический район располагался в южных областях европейской части СССР (Крым), пределов которых в маастрихте достигали крокодилы рода Thoracosaurus - типичные обитатели побережий и островов сенонских морей Северной Америки, Западной Европы и Северной Африки. Таким образом, конец позднего мела в южной части территории СССР (Черноморско-Среднеазиатский регион), как и в Западной Европе, характеризовался превалированием в фауне крокодилов представителей наиболее высокоорганизованной их группы - эузухий.

Палеоцен-ранний эоцен. Кайнозойский этап на рассматриваемой территории (СССР и МНР) - время исключительного доминирования эузухий. Лишь в южных рай-

онах Азии (побережья моря Тетис: Бирма, Пакистан) вплоть до позднего эоцена расселялись представители самых поздних на Земле мезозухий - тетизухий, проникших сюда из Северной Африки.

Очень рано (танет-ипр) на территорию Средней Азии и Южного Казахстана, вероятно, из Средиземноморья мигрируют гавиалины (торакозаврины), доживающие здесь до раннего олигоцена. В Монголии (верхний палеоцен-нижний эоцен) вслед за полным вымиранием мезозухий ограниченное время доминируют крокодилиды рода Tzaganosuchus . Несмотря на то что происхождение цаганозуха неясно - это один из древнейших достоверных представителей крокодилид Азии. По-видимому, цаганозух - самый поздний крокодил Монголии, ибо сведения о находках в олигоценовых отложениях (Эргилийн-Дзо, Хоэр-Дзан) пока не подтверждены. Характерно преобладание остатков ювенильных особей цаганозуха в местонахождении Цаган-Хушу, что отражает неблагоприятную обстановку терминального этапа-расселения крокодилов на территории Монголии.

Эоцен. Расширение области тропического климата и сохранение обширных континентальных связей в пределах Лавразии в значительной степени активизировали фаунистические контакты и внутри рассматриваемого региона. Эоцен достаточно полно фаунистически охарактеризован в Восточном Казахстане. В Зайсанской котловине выявлен ряд фаунистических комплексов крокодилов. Самый древний из них - чакпактасский (нижний-средний эоцен) - характеризуется исключительным преобладанием пристихампсид (Pristichampsus birjukovi, P. kuznetzovi). Следующий за ним обайлинский (?нижний-средний эоцен) показывает значительную фаунистическую неотроту: Asiatósuchus sp. (крокодилиды), Allognathosuchus isolatus, Sajkanosuchus ckhikvadzei (аллигаториды), Dollosuchus zajsanicus (гавиалиды). Непосредственную преемственность с обайлинским обнаруживает и саргамысский комплекс (верхний эоцен) со сходным фаунистическим составом.

Анализируя упомянутые фаунистические комплексы, можно явно увидеть близость их к известным палеоцен-эоценовым комплексам Западной Европы, Северной Америки, Китая, Индии и Северной Африки, входящих в одну зоогеографическую (голарктическую) область. Вместе с тем генезис каждого из комплексов определенно не связан с каким-либо единым центром, и они формировались в процессе интенсивного фаунистического обмена. Многие компоненты эоценовых комплексов Зайсанской котловины имеют, по-видимому, азиатское происхождение. Так, из позднего палеоцена Китая происходят, вероятно, древнейшие представители родов пристихампса и азиатозуха, расселившихся впоследствии через Зайсанский регион в Европу, Северную Африку и Северную Америку. С контактом индийского субконтинента с Азией, имевшим место в среднем эоцене, пристихампсиды проникают и на территорию Индии и Пакистана. С другой стороны, представители рода аллогнатозухус, появляясь в позднем мелу Северной Америки, в палеоцене уже достигают Европы и Азии. Палеоцен-эоценовый этап являлся очень активным временем географической радиации эузухий, что было прямым следствием почти полного исчезновения мезозухий, освободивших большинство экологических ниш.

Видное место в эоценовых фаунистических комплексах Евразии занимали гавиалиды (включая торакозаврин). В частности, они известны из среднего эоцена Киргизии (Ferganosuchus) и среднего верхнего эоцена Зайсанской котловины (Dollosuchus, Tomistoma). Происхождение торакозаврин ранее связывалось с территорией Китая (Young, 1964), откуда известна древнейшая проблематичная форма Eotomistoma multidentata (pars). Однако более вероятно, что становление гавиалид происхо-

дило на побережьях Атлантического бассейна, где уже в позднем мелу встречались формы, показывающие крайнюю степень длиннорылой специализации (Thoracosaurus, Dolichochampsa).

В дальнейшем шла экспансия гавиалид на восток и в палеоцен-эоцене они уже были известны в Средней Азии и Китае. Но, по-видимому, современная Индо-Малайская ассоциация гавиалид была следствием вторичной интродукции из верхнеэоценового Североафриканского центра (Файум). Таким образом, отделившись от общего эузухоидного ствола еще в раннем мелу, гавиалиды затем дали ряд миграционных ветвей: в Европу и Азию (филетическая линия с Thoracosaurus-Tomistoma) на юг Южной Америки (линия с Dolichochampsa), в Средиземноморье и Южную Азию (собственно линия Gavialis).

Олигоцен. С конца эоцена (нижнеаксырское время) до начала олигоцена включительно (среднеаксырское-кустовское время) в Зайсанской котловине доминировали представители рода Tomistima относимого к специализированным рыбоядным формам, что вполне отвечало усиливавшейся обводненности бассейна (трансгрессия Джунгарского озера). В более позднее время крокодилы вследствие неустойчивости гидродинамического режима озера и климатических ухудшений (Сычевская, 1986) уже не встречались в Восточном Казахстане. Смещение ареала гавиалид к югу соответствовало сдвигу границ тропического и субтропического климатических поясов, имевшему место в середине олигоцена (Синицын, 1968). Вместе с тем вплоть до миоцена гавиалиды еще встречались в Северной Африке, Западной Европе, в плиоцене достигли Японии, Тайваня и Микронезии, но до современности сохранились исключительно в индомалайском регионе. По-видимому, раннеолигоценовые гавиалиды (томистома) Зайсанской котловины могли быть прямыми потомками более ранних (эоценовых) форм этого района. Однако относительная изолированность Зайсанского бассейна явилась препятствием дальнейшего их расселения, почему гавиалиды Зайсана не могут рассматриваться как прямые предки современных гавиалид Южной Азии - представителей южноазиатского миграционного потока, двигавшегося начиная с позднего эоцена из Северной Африки через Аравию, Ирак и Пакистан(Tchernov, 1986). Обнаруженная в настоящее время генетическая близость томистомы и гавиала потребует, вероятно, коренной перестройки систематики и филогении гавиалоподобных форм, что, очевидно, отразится и на понимании их происхождения и расселения.

Из раннего олигоцена Южного Казахстана известны плохо определимые остатки крокодила, обнаруживающие некоторое сходство с Crocodylus sp. из одновозрастных отложений Китая (Гуанси), что заставляет предположить зоогеографические связи олигоценовых крокодилид Китая и Средней Азии. Вторичная интродукция крокодилов в Среднюю Азию и Казахстан из районов Южной Азии вследствие активизировавшегося передне-южноазиатского орогенеза (пиренейская фаза) стала невозможной, и местные ассоциации оказались в своеобразных замкнутых экологических "ловушках". Вместе с тем, по-видимому, сохраняются контакты между Средней Азией и Европой вдоль побережий Арало-Черноморского бассейна (Паратетиса), что косвенно подтверждают проблематичные находки зубов диплоцинодона(?) - "самого позднего европейского аллигатора" в олигоцене Приташкентских Чулей и Закавказья (Бенара). Правда, в последнем случае это может быть и Crocodylus (Ефимов, Чхиквадзе, 1987).

Миоцен - терминальный этап существования крокодилов на территории СССР. Если присутствие Diplocynodon в Северном Приаралье еще говорит определенно с

фаунистических связях внутри паратетической области и благоприятных условиях для обитания крокодилов, то более поздние по возрасту находки уже требуют тщательной ревизии. Исключение, по-видимому, представлял лишь Черноморский регион, где представители рода Diplocynodon доживают до плиоцена (Болгария).

Таким образом, усиление континентальности климата с выраженным понижением зимних температур уже в конце эоцена привело к исчезновению крокодилов на территории Монголии. В юго-западных областях СССР крокодилы продолжали расселяться, по-видимому, вплоть до плиоцена, однако и здесь климатические условия становились все более и более неблагоприятными: значительно сократился необходимый для инкубации теплый период; зимой водоемы покрывались льдом, что препятствовало нормальному прохождению жизненного цикла этих крупных пойкилотермных рептилий и привело к вымиранию их на территории СССР.

ГЛАВА V
СИСТЕМАТИКА

ПОДКЛАСС Archosauria Cope, 1869

О Т Р Я Д Crocodylia Gmelin, 1788

ПОДОТРЯД Protosuchia Mook, 1934

С е м е й с т в о Gobiosuchidae Osmolska, 1972

Род Gobiosuchus Osmolska, 1972

Gobiosuchus parvus Efimov, 1983

Рис. 3, а,б,в

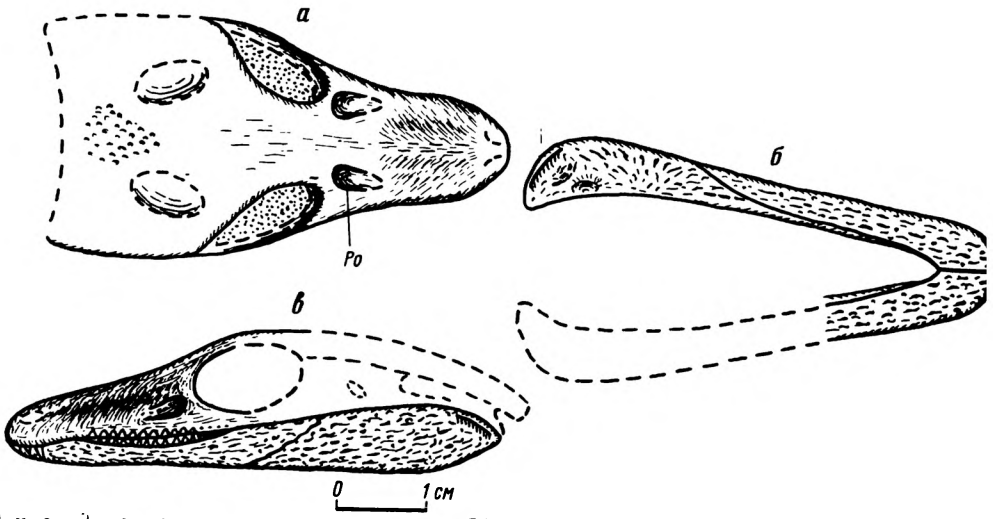
G.parvus: Ефимов, 1983, с.91-92, рис. 9.

Г о л о т и п - ГИН АН МНР, ПСТ 10/22; череп с нижней челюстью; МНР, Удан-Сайр; верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Верхние височные депрессии косо расположены относительно оси черепа. Внутренние края орбит несколько приподняты. Задние отростки чешуйчатых костей короткие. Теменная кость несет легкую ячеистую скульптуру.

О п и с а н и е. Очень мелкие животные с предположительной длиной тела 60-80 см. Орбиты огромные, сублатеральной позиции. Верхние височные окна облитерированы, неглубокие овальные депрессии на их месте пересечены швами костей крыши черепа. Предглазничные ямы каплевидной формы. Теменные и лобные кости парные. Наружные ноздри разделены. Краниальная пластина плавно понижается к затылку. Заостренная кпереди морда относительно высока, с крутыми латеральными поверхностями. Прикус аллигаторного типа. Зубы расположены тесно друг к другу и имеют острые конические коронки. Характерны ямки в предчелюстных костях, вмещавшие передние дентальные зубы и клыки. Просматриваются 6 предчелюстных, 36 челюстных и более 40 нижнечелюстных зубов. Выражено латеральное зияние средней части зубного ряда при смыкании челюстей. Квадратные кости пневматизированы. Задняя высокая часть нижней челюсти винтообразно повернута вовнутрь. Нижнечелюстной симфиз короткий, плоский. Характерны скульптированные образования: бугор и депрессия на нижней поверхности надугловой кости и выдающийся продольный гребень вдоль верхне-латерального края надугловой кости. Сочленовный отросток не развит. Нет наружного нижнечелюстного отверстия.



Р и с. 3. Gobiosuchus parvus Efimov, 1983; голотип - ГИН АН МНР, ПСТ № 10/22, МнР, Удан-Сайр; верхний мел, джадохтский горизонт; череп:

а - сверху, б - снизу, в - сбоку

Условные обозначения к рис. 3-33: A,A-I, B,B-I - гребни квадратной кости; ap - передние небные отверстия; as - передний синус костного дна среднего уха; ps - задний синус костного дна среднего уха; ch - хоаны; cq - краниоквадратный канал; e - гипофизарно-базикраниальный канал; Fa - воздушные отверстия квадратной кости; mxd - максиллярная депрессия; po - предглазничная яма; Sph - сфенэтмоид; csa - передний полукружный канал; I-XII - отверстия для черепно-мозговых нервов

С р а в н е н и е. Отличается от G.kielanae приподнятостью внутренних краев орбит, косым расположением верхних височных впадин, укороченностью задних отростков чешуйчатых костей, рельефом крыши черепа и более мелкими размерами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. МНР, Удан-Сайр; верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

Gobiosuchus kielanae Osmolska, 1972

Рис.4

G.kielanae : Osmolska, 1972, p.41-47, p.I.5-6; Ефимов, 1983, с.90, рис.8.

Г о л о т и п - Z.Pal.No Mg.R -II/67; череп и разрозненные остатки скелета; МНР, Баин-Дзак; верхний мел, сантон-нижний кампан, джадохтский горизонт.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Внутренние края орбит опущены. Верхние височные впадины расположены продольно оси черепа. Задние отростки чешуйчатых костей удлинены и дорсальные поверхности их несут волнистый рельеф.

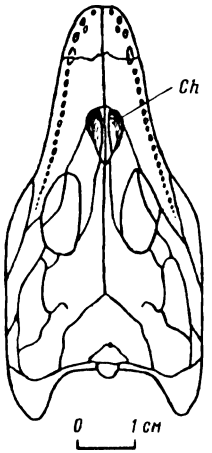
С р а в н е н и е. См. сравнение с G. parvus.

Р а с п р о с т р а н е н и е. МНР, Баин-Дзак; верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

Gobiosuchus sp.

М а т е р и а л. Остеодермальный покров с фрагментами посткраниального ске-

Р и с. 4. Gobiosuchus kielanae Osmolska, 1972; голотип. Z.Pal. N R-11/67; череп снизу (по Osmolska, 1972)



лета в естественном сочленении. Экз. № 88 аймачного краеведческого музея г.Далан-Дзадагада, МНР.

О п и с а н и е. Дорсальная часть костного панциря состоит из мелких, хорошо скульптированных прямоугольных щитков (8 рядов) с выраженными продольными гребешками. По мере перехода на проксимальные участки конечностей (вплоть до кистей и стоп) щитки уменьшаются в размере и принимают субтреугольную или овальную форму.

С р а в н е н и е. Характер остеодермального покрова, как и малые размеры животного, позволяют относить его к роду Gobiosuchus.

З а м е ч а н и я. Мелкие остеодермы, возможно, принадлежащие одному из видов гобиозуха (сборы Л.А.Несова), встречены также в отложениях тайкаршинской пачки (турон-коньяк) верхнего мела Кызылкумов (Джара-Кудук), что значительно расширяет ареал рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. МНР, Тугурек-Ширэ; верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

ПОДОТРЯД Mesosuchia Huxley, 1875

Инфраотряд Notosuchia Gasparini, 1971 (sensu Buffetaut, 1962)

С е м е й с т в о Artzosuchidae Efimov, fam. nov.

Artzosuchinae : Ефимов, 1983, с.92-93.

Т и п о в о й р о д - Artzosuchus Efimov, 1983. Поздний мел Монголии и ?Средней Азии.

Д и а г н о з. Очень мелкие, крайне широкоголовые формы. Череп низкий. Плоскость краниальной пластины плавно опущена сзади и с боков. Верхние височные окна маленькие, серповидные. Заглазничные дуги, резко расширяющиеся вниз, глубоко погружены. Задние края орбит сильно вогнуты: возможно присутствие элементов костного века. Боковые затылочные кости выступают назад в виде острого нависающего горизонтально гребня. Полого лежащие, широкие фланги крыловидных костей широко расставлены и значительно смещены вперед. Нижняя челюсть с массивным плоским симфизом, большим овальным наружным отверстием, несколько сдвинутым назад, и спирально повернутыми вовнутрь задними широкими концами. Зубной ряд не укорочен, задние нижнечелюстные зубы с острыми коническими коронками.

С о с т а в. Один род Artzosuchus. Верхний мел Монголии и ?Средней Азии.

С р а в н е н и е. Отличаются от Urugvaysuchidae, Notosuchidae и Libycosuchidae еще большей широкоголовостью и выраженной покатостью краев краниальной пластины, узостью верхний височных окон, присутствием затылочного гребня, формой заглазничных дуг, задним положением наружного нижнечелюстного отверстия и, главное, отсутствием признаков редукции зубного ряда, что совершенно необычно для известных нотозухий.

З а м е ч а н и я. Ранее (Ефимов, 1983) автор сближал арцозуха с гобиозухидами, условно рассматривая роды Gobiosuchus и Artzosuchus как представи-

телей двух разных подсемейств нотозухий. Основанием для этого было отсутствие сведений о перфорации верхних височных окон у арцозуха. Новые данные позволяют отделить род от семейства гобиозухид в самостоятельную группу. Однако введение нового семейства Artzosuchidae в состав инфраотряда нотозухий все-таки сохраняет некоторую условность, ибо до сих пор неясна позиция хоан у арцозуха. Таким образом, арцозухиды занимают в настоящее время "плавающее" систематическое положение; не исключена близость семейства к подотряду протозухий, являющихся непосредственными предками нотозухий.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел (коньяк-кампан) Монголии и ?Средней Азии.

Род Artzosuchus Efimov, 1983

Artzosuchus: Ефимов, 1983, с.92-93.

Т и п о в о й в и д - A.brachycephalus Efimov, 1983, верхний мел, сантон средний кампан, джадохтский горизонт; МНР, Удан-Сайр.

Д и а г н о з. Что и для семейства.

С о с т а в. 1-2 вида (см. "Замечания").

З а м е ч а н и я. О присутствии остатков арцозуха в турон-коньякских отложениях Центральных Кызылкумов (тайкаршинская пачка) сообщает Л.А.Несов (1985) Позднее (Несов и др., 1987) появились сомнения в полной идентичности монгольского и среднеазиатского материала. Возможно, форма из Кызылкумов принадлежит близкому к арцозуху роду.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел Монголии и ?Средней Азии.

Artzosuchus brachycephalus Efimov, 1983

Рис.5, а. б, в, г

Artzosuchus brachicephalus: Ефимов, 1983, с.92-93, рис.10.

Г о л о т и п - ГИН АН МНР, ПСТ № 10/23; неполный череп с нижней челюстью; МНР, Удан-Сайр; верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

М а т е р и а л. Голотип.

З а м е ч а н и я. В настоящее время из поздней юры Монголии стали известны формы, морфологически чрезвычайно приближенные арцозуху. Они обладали элементами костного века и аналогами передних нёбных отверстий, свойственных известным нотозухиям. Вероятно, изучение этих необычных животных определит более четко систематическое положение арцозуха.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт; МНР, Удан-Сайр.

С е м е й с т в о Shartegosuchidae Efimov, fam.nov.

Т и п о в о й р о д - Shartegosuchus gen.nov.. Верхняя юра (?ранний мел) Юго-Западной Монголии.

Д и а г н о з. Мелкие короткомордые формы с крупными орбитами. Небо скульптировано. Хоаны (?) на границе небных и крыловидных костей. Характерна огромная премаксиллярно-небная фонтанель (?хоана). Предглазничные ямы имеют вид "максиллярных депрессий". Наружная ноздря парная. Присутствуют задний и передний элементы костного века. Подглазничные окна широко расставлены. Нижнечелюстной симфиз широкий. Наружное отверстие нижней челюсти щелевидное. Прикус аллигаторного типа; нет вырезки для вхождения 4-го нижнечелюстного клыка. Кости крыши черепа и нижней челюсти превосходно скульптированы.

С о с т а в. Один род.

С р а в н е н и е. Отличаются от представителей известных семейств нотозухий скульптированностью нёба, наличием единой премаксиллярно-небной фонтанели, непрободенностью предглазничных ям (кроме либикозухид), крайней узостью наружного нижнечелюстного отверстия и очень малыми размерами.

З а м е ч а н и я. Шартегозухиды - весьма своеобразная группа, отличительные признаки которой едва ли можно трактовать однозначно. Например, скульптурой неба шартегозухиды напоминают некоторых протозухид, в частности протозуха (Crompton, Smith, 1980). Если же премаксиллярно-нёбную фонтанель рассматривать как гомолог передних нёбных отверстий, то обнаружится близость группы к нотозухиям, у которых, однако, отверстия парные. Для протозухий и нотозухий обычны и развитые у шартегозухид окостенения века. Максиллярные депрессии шартегозуха можно рассматривать как рудименты предглазничных ям. Однако закрытый тип отверстий обычно не характерен для нотозухий и протозухий. Депрессии подобного строения не известны и у атопозаврид. Возможно, здесь мы имеем дело с одной из стадий редукции предглазничных ям. Щелевидность наружного отверстия нижней челюсти заставляет лишь условно сближать шартегозухид с нотозухиями, как и относительно слабое участие пластинчатых костей в симфизе. Нет у шартегозухид и выраженной "клыковости", столь характерной для протозухий. Таким образом, чрезвычайно своеобразный набор признаков придает группе особый статус предположительно семейственного ранга и филогенетически можно рассматривать шартегозухид как промежуточное звено между протозухиями, с одной стороны, и нотозухиями и метамезозухиями - с другой. Вероятно, шартегозухид следует помещать в самом основании генеалогического древа мезозухий близ точки дивергенции метамезозухий, нотозухий и протозухий. Лишь положение вторичных хоан заставляет относить шартегозухид к инфраотряду Notosuchia. Однако впадина, рассматриваемая нами как хоаны, может оказаться и их имитацией наподобие "фальшивых хоан", отмечаемых у Orthosuchus (Nash, 1968). В этом случае "максиллярная фонтанель" может представлять собой действительное отверстие вторичной костной хоаны, а постпалатинная щель - гипофизарно-базикраниальный канал, что являлось бы крайне примитивным признаком. Мозаичный характер морфологии шартегозухид, совмещавших признаки протозухий, нотозухий и метамозозухий, может служить веским доводом в пользу единства происхождения мезозухий как дериватов протозухий.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя юра (?нижний мел) Юго-Западной Монголии.

Род Shartegosuchus Efimov, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от местонахождения Шара-Тэг-Ула.

Т и п о в о й в и д - S. asperopalatum sp. nov. ; верхняя юра (?нижний мел), титон-валанжин, цаганцабский горизонт; МНР, Шара-Тэг-Ула.

Д и а г н о з. Что и для семейства.

С о с т а в. Один вид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя юра (?нижний мел) Юго-Западной Монголии.

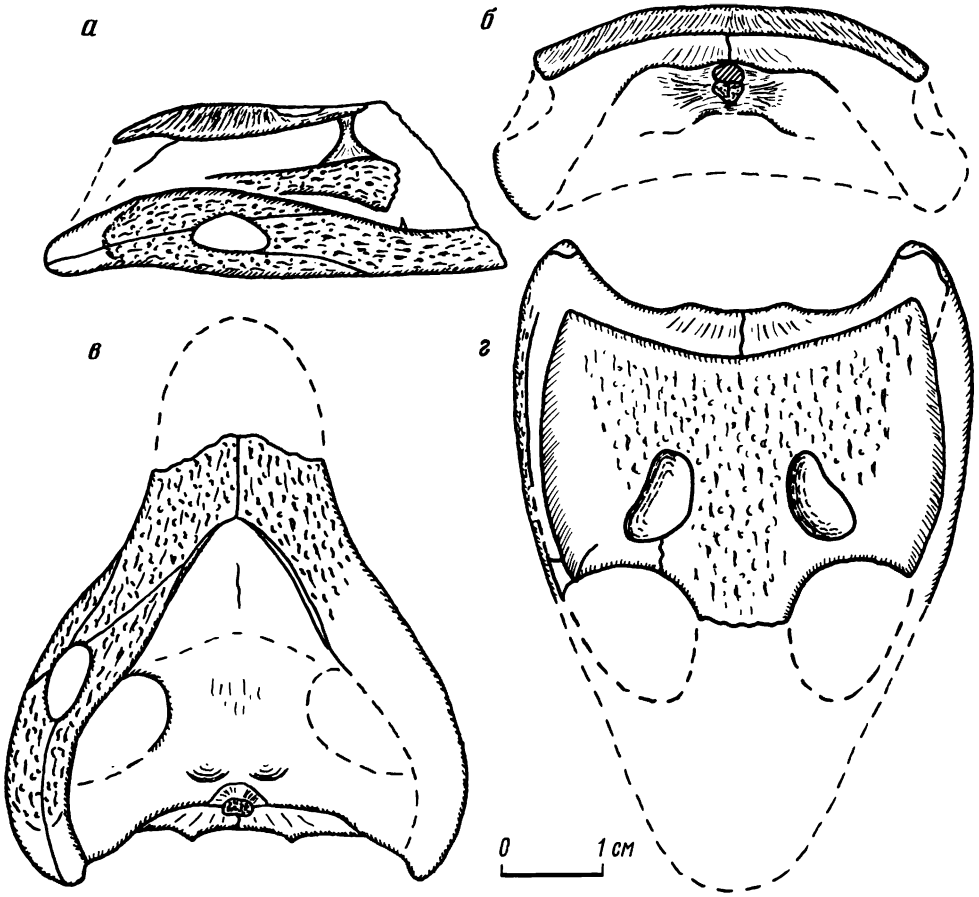


Рис. 5. Artzosuchus brachycephalus Efimov, 1983; голотип - ГИН АН МНР, ПСТ № 10/23. МНР, Удан-Сайр; верхний мел, джадохтский горизонт; череп:
а - сбоку, б - сзади, в - снизу, г - сверху

Shartegosuchus asperopalatum sp. nov.

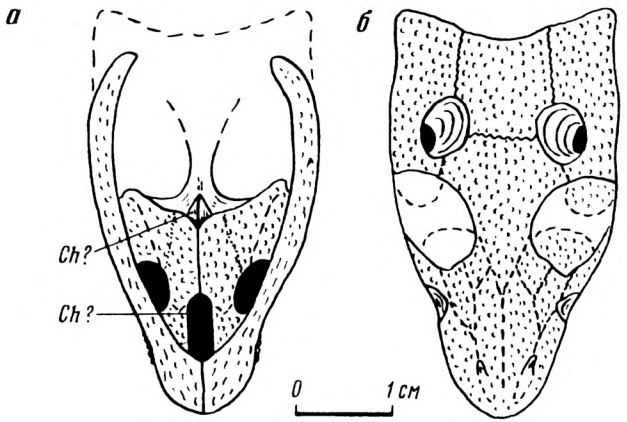
Рис.6, а, б

Название вида от asperum (лат.) - шершавый и palatum (лат.) - нёбо.

Голотип - ПИН, № 4171-2; неполный деформированный череп с нижней челюстью; МНР, Шара-Тэг-Ула; верхняя юра (?нижний мел), титон-валанжин, цаганцабский горизонт.

Материал. Голотип.

Описание. Реконструируемая длина черепа около 4 см. Череп сильно деформирован дорсовентрально, почему трудно установить его истинную высоту. Широкая и короткая морда, огромные орбиты и относительная массивность краниальной пластины - характернейшие признаки ювенильности особи. Однако развитость мелкоячеистого рельефа костей крыши черепа, проявляющегося обычно на относительно поздних стадиях онтогенеза, говорят об обратном - о ее половозрелости.



Р и с. 6. Shartegosuchus asperopalatum gen. et sp. nov.; голотип - ПИН АН СССР, № 4171/2, МнР, Шара-Тэг-Ула; верхняя юра-нижний мел, цаганцабский горизонт; череп:

а - снизу; б - сверху

В области орбит видны обломки костного века, состоявшего, как и у протозухий и нотозухий, из двух элементов: более мощного переднего - примыкавшего к переднемедиальному краю орбиты и меньшего заднего - контактировавшего со своеобразной фасеткой заглазничной кости. Элементы костного века скульптированы.

Предглазничные ямы имеют вид глубоких расширяющихся вниз нескульптированных впадин, нижние края которых формируют выемки непосредственно на лабиальных поверхностях челюстных костей. Таким образом, по местоположению и структуре предглазничные ямы шартегозуха более близки максиллярным депрессиям гониофолидид (Buffetaut,1982), чем обычно прободенным окнам нотозухий или протозухий. Исключением может явиться возможное родство с либикозухидами, обладавшими максиллярными депрессиями (Stromer, 1914).

В передней части рыла сохранились медиально разделенные широкими носовыми костями продолговатые, замкнутые сзади депрессии, которые можно рассматривать как каудальные продолжения носовых отверстий, прободающих нёбо только в передней части.

Нёбо совершенно необычного строения. Передняя часть его расщеплена вытянутой продольно фонтанелью. Неясно, гомологична ли эта фонтанель передним нёбным отверстиям нотозухий и гониофолидид, у которых они сообщались непосредственно с носовыми ходами (Langston,1973), или это аналог обычно непарного премаксиллярного отверстия, у современных крокодилов затянутого мембраной. Возможно также, что фонтанель является костной хоаной.

Собственно хоаны (?) занимают своеобразную позицию сзади выемчатого края нёбных костей и, таким образом, латеральная их часть формируется крыловидными костями, что характерно лишь для самых прогрессивных мезозухий. Хоана очень маленькая, ромбовидной формы и разделена продольно костной перегородкой. Вместе с тем резкий ступенеобразный подъем свода нёба на границе нёбных и крыловидных костей заставляет предположить наличие объемистой воздушной околохоанной пахузи. Функционально такое нависание нёбных костей над передним краем хоаны может отвечать костному основанию кожной занавески, отделявшей дыхательный тракт от ротовой полости. Видимые части (нижняя челюсть в окклюзии) нёбной поверхности челюстных, нёбных и боковых крыловидных костей покрыты бугорчато-

ячеистой скульптурой, напоминающей скульптуру покровных костей крыши черепа. Широко расставленные и несколько опущенные фланги птеригоидов представляли площадки для задних порций одноименных мышц.

Вентральная поверхность базикраниума на данном экземпляре не сохранилась, и можно лишь предположить (по позиции хоан и затылка), что стадия метаморфоза (вертикализации) основания черепа была на таком же уровне, как у протозухий и нотозухий. Это предположение подкрепляет близкое к базальному положение шартегозухид в системе.

Нижняя челюсть грацильного построения, с узким серповидным наружным отверстием. Коронки зубов гладкие, круглого сечения.

Учитывая несовершенную сохранность описываемого экземпляра и наличие в процессе препаровки других материалов (сборы 1987 г.), здесь мы ограничились лишь кратким описанием формы, в дальнейшем требующей самого тщательного изучения.

Распространение. Верхняя юра (?нижний мел), титон-валанжин, цаганцабский горизонт; МНР, Шара-Тэг-Ула.

ИНФРАОТРЯД Thalattosuchia Fraas, 1901

Семейство. Teleosauridae Geofroy, 1831

Род Stenosaurus Geoffroy, 1825

Stenosaurus sp.

Рис.7

Stenosaurus sp.: Ефимов, 1982, с.147, рис.2г.

Материал. Череп в кол. музея Грозненского нефтяного института.

Описание. Узкорылая форма. Верхние височные ямы огромные, продольновытянутые, угловых очертаний. Носовые кости образуют характерный пережим на контакте с предлобными.

Сравнение. По адаптивным особенностям строения верхних височных окон наша (возможно, новая) форма является более продвинутой, чем, например, S. bollensis из тоара ФРГ. Вместе с тем в конфигурации краниальной пластины она обнаруживает сходство с верхнеюрскими видами стенеозавра, в частности с S. larteti и S. edwardsi.

Распространение. Дагестанская АССР, Койсу; средняя юра, нижний аален, карахская свита.

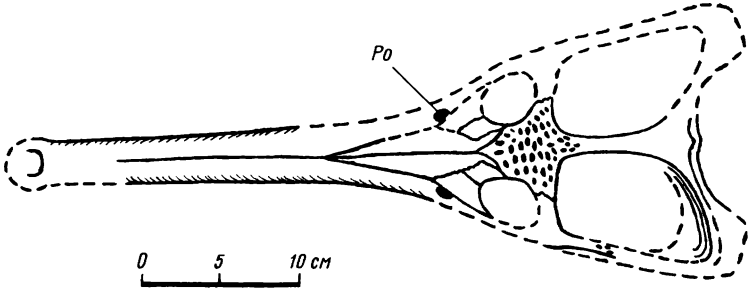


Рис. 7. Steneosaurus sp.; экз. из кол. Грозненского нефтяного института. Дагестанская АССР, Койсу; средняя юра, нижний аален, карахская свита; череп: вид сверху

Семейство Metriorhynchidae Fitzinger, 1843
Metriorhynchidae gen. et sp. indet

С территории СССР известны только фрагментарные материалы из двух местонахождений Поволжья. Об одной из находок происходящей из верхней юры (?) окрестностей г.Хвалынска (Хорошевск) упоминяет В.Г.Очев (1981): "Здесь имеются две кости довольно крупных морских, видимо, юрских крокодилов, подобных Dakosaurus Это заднетуловищный позвонок ... и характерное широкое пятое метатарзале...". В.М.Ефимов (устн. сооб.) собрал в верхнеюрских морских глинах у с.Городищи в Ульяновской области разрозненные зубы и платиамфицельные туловищные позвонки с длинными невральными дугами, напоминающие позвонки метриоринхид, родов Metriorhynchus и Dakosaurus.

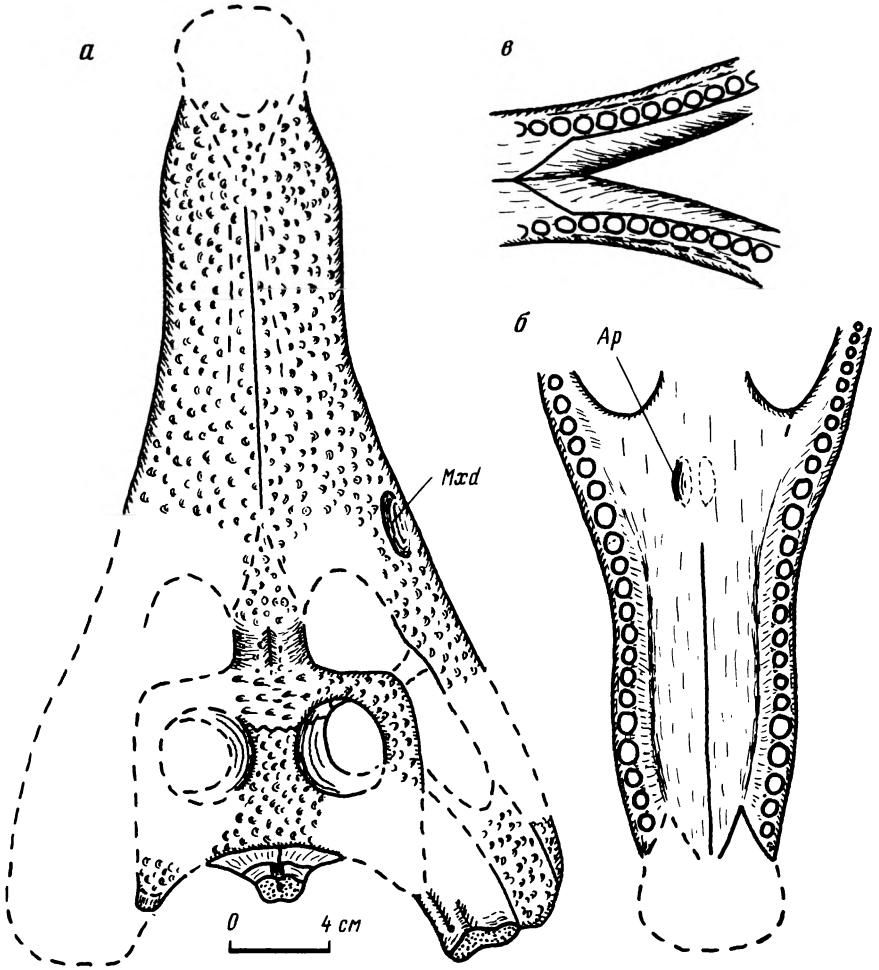
ИНФРАОТРЯД Metamesosuchia Hulke, 1878
Семейство Goniopholididae Cope, 1875
Род Sunosuchus Young, 1948
Sunosuchus shartegensis Efimov, 1988
Рис.8, а,б,в
Sunosuchus shartegensis Ефимов, 1988

Голотип - ПИН, № 4171-1; неполный деформированный череп с нижней челюстью; МНР, Шара-Тэг-Ула; верхняя юра (?нижний мел), титон-валанжин, цаганцабский горизонт.

Материал. Голотип.

Диагноз. Пластинчатые кости в области симфиза вплотную прилегают к альвеолярному каналу.

Описание. Сужающаяся вперед морда слегка вогнутая дорсально, образует два плавных горизонтальных фестона. Лабиальные края продольно вытянутых максиллярных депрессий сглажены. Нёбо латерально резко ограничено от альвеолярных рядов глубокими желобами нёбных артерий. Свод его несколько приподнят в области продольно вытянутых "передних нёбных отверстий". Каудальные края лобной кости отчасти формируют зоны прикрепления порций M. adductor externus и крайне прогрессивная (передняя) позиция лобной кости, показанная Яном (Young, 1948) у S .miaoi, очевидно, неверна. Медиальные участки боковых затылочных костей сферически вогнуты, формируя зоны прикрепления прямых мышц головы, хорошо развитых у длиннорылых форм. Разлом мозговой коробки демонстрирует типичную для метамезоухий систему воздушных пазух и сифонов, причем основание черепа уже прошло стадию "вертикализации" (Tarsitano,1985). В сравнении с протозухиями, пневмосистема базикраниальной области сунозуха несет явные черты деградации: выражена спонгиозность утолщенной задней стенки базиокципитале, относительно малы размеры центральных воздушных синусов базиокципитале и базисфеноида, в значительной степени упрощено строение латеральных. Топография сифональной системы сунозуха близка к наблюдаемой у настоящих крокодилов. Каждый ромбоидальный синус имеет несколько ответвлений. Первое - верхне медиальное - направляется в сторону поперечно расширяющегося кверху 8-образному в горизонтальном сечении центральному синусу базиокципитале. Второе - переднее, довольно широкое ответвление, образуя горбообразный вертикальный изгиб, заканчивается почти глухим карманом под костным каналом внутренней сонной артерии. Упомянутый карман через крошечное отверстие непосредственно сообщался с полостью центрального продольно-овального синуса базисфеноида. Щели парных евстахиевых каналов очень узки.



Р и с. 8. Sunosuchus shartegensis Efimov, 1988; голотип - ПИН АН СССР, № 4171/1, МНР, Шара-Тэг-Ула; верхняя юра-нижний мел, цаганцабский горизонт; череп с нижней челюстью:

а - сверху, б - снизу, в - нижнечелюстной симфиз сверху

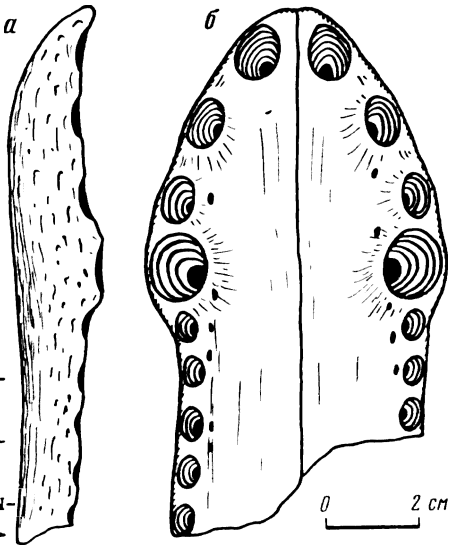
С центральным синусом базисфеноида латерально связаны серповидные на горизонтальном разломе вертикальные ответвления воздушных синусов птеригоидов. Центральные синусы базисфеноида и базиокципитале сообщаются через узкую горловину, сформированную костным пережимом на границе упомянутых костей.

На вентральных поверхностях теменной и верхнезатылочной костей просматриваются две обширные сферические впадины, разделенные медиальным костным гребешком и соответствующие дорсальным ответвлениям трансверзального синуса, соединяющего обе полости среднего уха. Округлые дорсальные синусы проотик спереди сообщаются узкими протоками с воздушными полостями латеросфеноидов.

Костное дно среднего уха узкое, двухкамерное. Краниоквадратный проход замкнут лишь в передней части и, широко зияя сзади, переходит в желоб, ведущий в сторону вагусного отверстия. Область слияния мышечных гребней А и В - I на квадратной кости (по Иорданскому, 1964) уплощена, причем сам гребень В сгла-

Р и с. 9. Turanosuchus aralensis Efimov, 1988; голотип - ПИН АН СССР, № 2229/507. Казахская ССР, Шах-Шах; верхний мел, бостобинская свита; нижнечелюстной симфиз:

а - сбоку, б - сверху



жен. Пластинчатая кость вплотную примыкает латерально к зубному ряду, и альвеолы в постсимфизной области расположены в едином канале. Щелевидное наружное нижнечелюстное отверстие смещено к верхнему краю челюсти. Дорсальная поверхность надугловой кости - зона прикрепления M. add. ext. superficialis - уплощена. На медиальной поверхности надугловой кости, над аддукторной впадиной, виден выступающий вовнутрь бугор, служивший базисом для части основного сухожилия (Stem tendon).

С р а в н е н и е. Положением сплениале вплотную к зубному ряду отличается от S. miaoi из раннего мела Китая и S. thailandicus из ранней юры Таиланда.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздняя юра-ранний мел (цаганцабский горизонт) Юго-Западной Монголии (Шара-Тэг-Ула).

Род Turanosuchus Efimov, 1988

Turanosuchus : Ефимов, 1988.

Т и п о в о й в и д - T. aralensis Efimov, 1988; верхний мел Казахстана и Средней Азии.

Д и а г н о з. Нижнечелюстной симфиз удлинен до уровня 8-го зуба и имеет вытянутую и сильно уплощенную переднюю часть. Альвеола четвертого нижнечелюстного клыка очень велика, и ее края резко выступают дорсально и латерально. Небольшие и неглубокие альвеолы 5-9 зубов сближены. Вертикальная ундуляция постсимфизной части челюсти не выражена. Прикус крокодилового типа.

С о с т а в. Один вид (см. "Замечания" к виду).

С р а в н е н и е. Отличается необычайной вытянутостью и уплощением передней половины нижнечелюстного симфиза и резким усилением четвертых нижнечелюстных клыков.

З а м е ч а н и я. Систематическая позиция туранозуха может вызывать дискуссию. Возможна близость его к фолидозавридам. Не исключено и родство туранозуха с Kansajsuchus из одновозрастных отложений Ферганы, также имеющего крокодилидовый характер прикуса.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Поздний мел Казахстана и Средней Азии.

Turanosuchus aralensis Efimov, 1988
Рис.9а, б

Turanosuchus aralensis : Ефимов, 1988

Г о л о т и п - ПИН, № 2229/507; нижнечелюстной симфиз; Казахская ССР, Шах-

Шах; верхний мел, нижний сантон, бостобинская свита.

М а т е р и а л. Голотип, а также фрагментарные остатки той же локализации (экз. № 2229/501-505), частично относимые ранее (Ефимов, 1975) к K.borealis.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

З а м е ч а н и я. Возможно, близкими видами следует считать и так называемые длиннорылые формы, находки которых известны из ряда верхнемеловых местонахождений Средней Азии (Несов, 1973, 1981).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, нижний сантон, бостобинская свита; Приаралье, Шах-Шах.

Род Kansajsuchus Efimov, 1975

Kansajsuchus : Ефимов, 1975, с.147, рис.1.

Т и п о в о й в и д - K.extensus Efimov, 1975; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита; Таджикская ССР, Кансай.

Д и а г н о з. Относительно узкомордый гониофолидид. Прикус как у Crocodylus. Предчелюстные кости смыкаются позади ноздри. Нет предглазничных ям. Нет наружного нижнечелюстного отверстия. Характерно развитие гребней в предглазничной области. Зубные коронки с грубым рельефом. Брюшной остеодермальный покров с овальными щитками.

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Отличается от известных родов семейства наличием развитого прикуса (глубокие хорошо сформированные ямки между альвеолами), отсутствием предглазничных ям, грубостью рельефа зубных коронок, развитием гребней предглазничной области, признаками редукции брюшного остеодермального покрова.

З а м е ч а н и я. Формирование сходного с Crocodylus прикуса несомненно является признаком эволюционной продвинутости, сближающим кансайзуха с крокодилидами. У кансайзуха выражены и признаки экспансии дорсального остеодермального покрова туловища за счет увеличения числа продольных рядов пластин (у гониофолидид только два ряда), а также деградации брюшного покрова, выразившейся в появлении овальных остеодерм, что также не характерно для гониофолидид. Все это заставляет рассматривать кансайзуха как аберрантный род, адаптивно уклонившийся в сторону крокодилид. Можно предположить, что эволюция среднеазиатских метамезозухий шла по двум основным направлениям, первое из которых привело к формированию группы шамозухид, адаптивно приблизившейся к аллигаторидам, а второе - к обособлению части семейства гониофолидид, представители которого, в частности кансайзух, конвергентно приняли облик крокодилид. Вероятно, тяготение предков шамозуха к болотным биотопам, а предков кансайзуха к речным и послужило толчком для экологической и морфологической дивергенции обеих групп (Ефимов, 1975).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел Средней Азии.

Kansajsuchus extensus Efimov, 1975

Рис.10а,б; 11,а,б

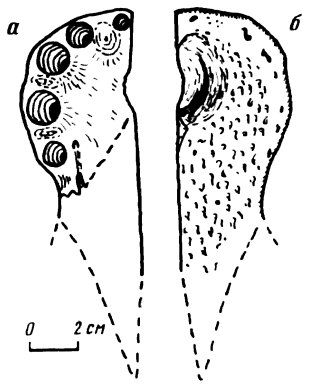
Г о л о т и п - ПИН, № 2399/301 - правая предчелюстная кость; Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, отдельные кости черепа, зубы, остеодермы, позвонки той же локализации: экз. № 302-355 в кол. ПИН, № 2399.

Предположительно к данному виду принадлежит задняя часть черепа (экз. ПИН, № 2399/308), частично вскрытая при препаровке. Переднелатеральные отростки

Р и с. 10. Kansajsuchus extensus Efimov, 1975; голотип - ПИН АН СССР, № 2399/301. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, яловачская свита, правая предчелюстная кость:

а - снизу, б - сверху

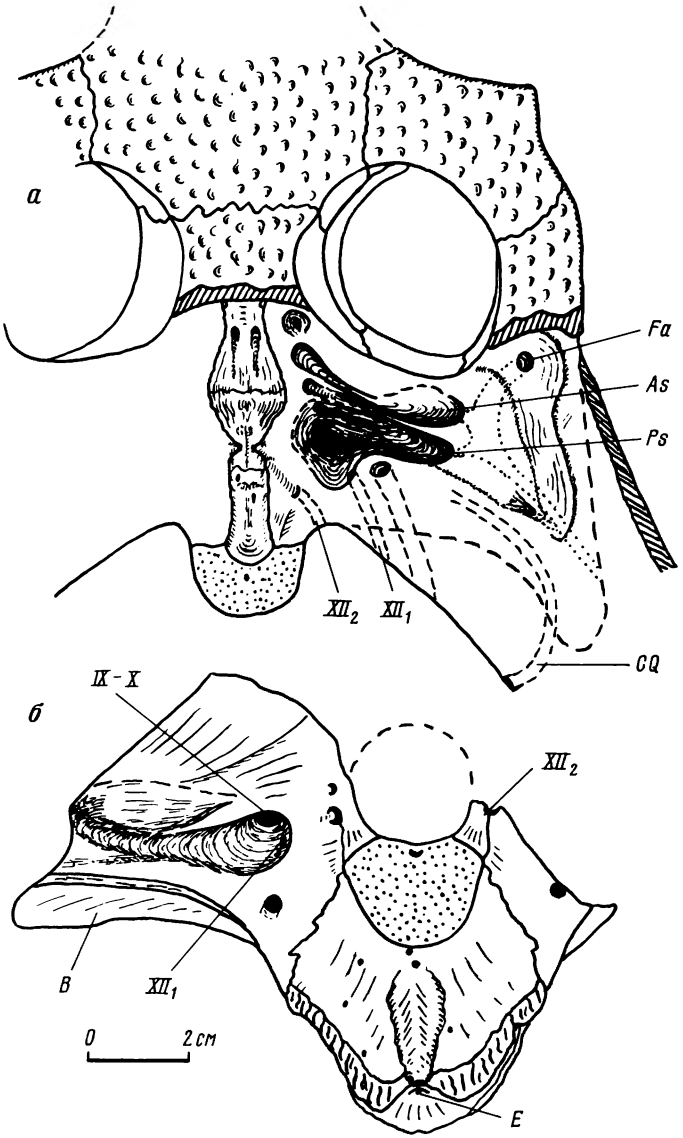


латеросфеноидов узкие и суставные фасетки, подпирающие снизу заглазничные кости, малы по площади. На нижнебоковых поверхностях латеросфеноидов видны раздваивающиеся кверху тупые гребешки - зоны прикрепления мышечных связок M. add. ext. profundus. Один из упомянутых гребешков - латеральный - направляется вдоль края верхнего височного окна и непосредственно сливается с гребнем А-I (по Иорданскому, 1964). Медиальный гребешок переходит на костный мостик латеросфеноида, латерально ограничивающий щель глазничной ветви тройничного нерва.

В верхнебоковой стенке вырезки тройничного нерва, почти на границе проотики и квадратума, видно круглое отверстие, направленное вверх, и имеющее продолжение в виде двух желобков. Первый непосредственно сливается с восходящим желобком гиомандибулярной ветви лицевого нерва (?анастомоз); второй - менее четкий - прослеживается вдоль передней стенки костной полости среднего уха. Возможно, здесь лежали ветви одной из мозговых артерий, в частности, A. rhombecephalis. Хопсон (Hopson, 1979) предполагает прохождение через упомянутое отверстие "неидентифицируемой" ветви тройничного нерва.

Касаясь строения периотической области, можно указать на наличие огромных сферических воздушных синусов в области передней части теменной кости, нисходящие латеральные ответвления которых в виде воронок прободают тело проотики над вырезкой тройничного нерва. Со своей стороны каждая воронка проотики имеет узкий сифон, посредством которого она сообщается с воздушной полостью латеросфеноида. Медиальнее упомянутых воздухоносных воронок, на разрушенной поверхности проотик, видны вертикально вытянутые, червеобразные ампулы передних полукружных каналов. Каудальнее выхода тройничного нерва плоскость проотики пронзает канал лицевого нерва, трасса гиомандибулярной ветви которого прослеживается по косовосходящему желобку, направленному в сторону краниоквадратного отверстия. Желоб нёбной ветви лицевого нерва нисходит через район птериго-базисфеноидного синуса. Латеральнее точки ветвления лицевого нерва видно маленькое отверстие, соединяющее воздушные полости проотики и латеросфеноида.

Костная полость среднего уха сужается книзу, почему оба поперечных синуса его дна очень узки. Передний и задний синусы дна среднего уха разделены костной перегородкой. Задний синус медиально переходит в щель, ведущую под изгибающимся кверху костным каналом внутренней сонной артерии, непосредственно к ромбоидальному синусу. Передний синус имеет свое топографическое продолжение в лежащем медиальнее птериго-базисфеноидном вертикальном сифоне. Парные ев-



Р и с. II. Kansajsuchus extensus Efimov, 1975; экз. ПИН АН СССР, № 2399/308. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, яловачская свита; задняя часть черепа: а - вид сверху на разломе, б - вид сзади

стахиевы каналы, открывающиеся дорсально в ромбоидальных синусах, крайне узки. Необыкновенно сужены и вертикальные каналы, соединяющие медиально ромбоидальные синусы с центральным синусом базиокципитале и передние каналы, выходящие к центральному синусу базисфеноида. Между тем полости ромбоидальных синусов достаточно обширны, хорошо развиты и их дорсальные ответвления в область опистотик. Хорошо сформированы и каплевидные в плане птериго-базисфеноидные синусы, по передним стенкам которых из области проотик нисходили тонкие небные стволы лицевого нерва. Примечательно, что ростр базисфеноида не имеет в своем теле воздухоносных полостей.

Костное ложе мозга в области базиокципитале необыкновенно узкое, желобообразное. Вперед, к уровню заднего края ромбоидальных синусов, оно еще более сужается, ограничиваясь латерально костными выростами для связок оболочек продолговатого мозга.

Зияющий сзади желоб каждого краниоквадратного канала рассекает надвое парокципитальный отросток и раздваивается. Восходящий желоб, вмещавший височно-глазничную артерию и вену, уходит в сторону заднего края верхнего височного окна. Второй желоб, вмещавший боковую вену головы, полого нисходит по передней плоскости опистотики в сторону преддверия. Достаточно рельефно выступают латеральные ругозистые гребни задней поверхности базиокципитале - зоны прикрепления прямых передних мышц головы. Гребень атлантозатылочной связки непомерно широк. В медиальной части вагусной впадины видны два мелких отверстия, принадлежащие, по-видимому, выходящим веточкам подъязычного нерва. Важной особенностью прохождения медиальных веточек подъязычного нерва, являющейся, несомненно, примитивным признаком, есть проникновение его трассы через полость воздушного синуса опистотики.

Топография аддукторных гребней квадратума сходна с описанной у шамозуха (Ефимов, 1983). Гребень А-I непосредственно продолжает вниз вертикальную заднемедиальную стенку верхнего височного окна, в заднем углу которого он наиболее велик. Резко понижаясь назад, гребень А-I перерастает в уже менее четкий гребень А, идущий на некотором расстоянии вдоль шва с квадратоюгале. Необыкновенно резкий гребень В, появляясь ниже и спереди входного отверстия внутренней сонной артерии, протягивается вдоль квадратума назад, навстречу каудальному концу гребня А.

Квадратные кости пронизаны целой системой воздушных каналов и синусов. Так, следуя вперед по воздушному каналу, соединяющему нижнюю челюсть и квадратум, обнаруживаем несколько его разветвлений. Первое, наиболее дорсальное, имеет выход непосредственно в заднебоковом углу ушной вырезки. Второе ответвление продолжается несколько вниз и медиально сливается с обширной двухкамерной внутриквадратной воздушной полостью, соединенной спереди с проходом, открывающимся на переднелатеральной стороне кости под барабанной перепонкой. Внутриквадратные полости медиально сообщаются и с каждым из костных синусов дна среднего уха, прободая каналами их латеральные стенки.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, нижний сантон, яловачская свита; Ферганская депрессия.

С е м е й с т в о **Atoposauridae Gervais, 1871**

Род **Karatausuchus Efimov, 1976**

Karatausuchus: Ефимов, 1976, с.126.

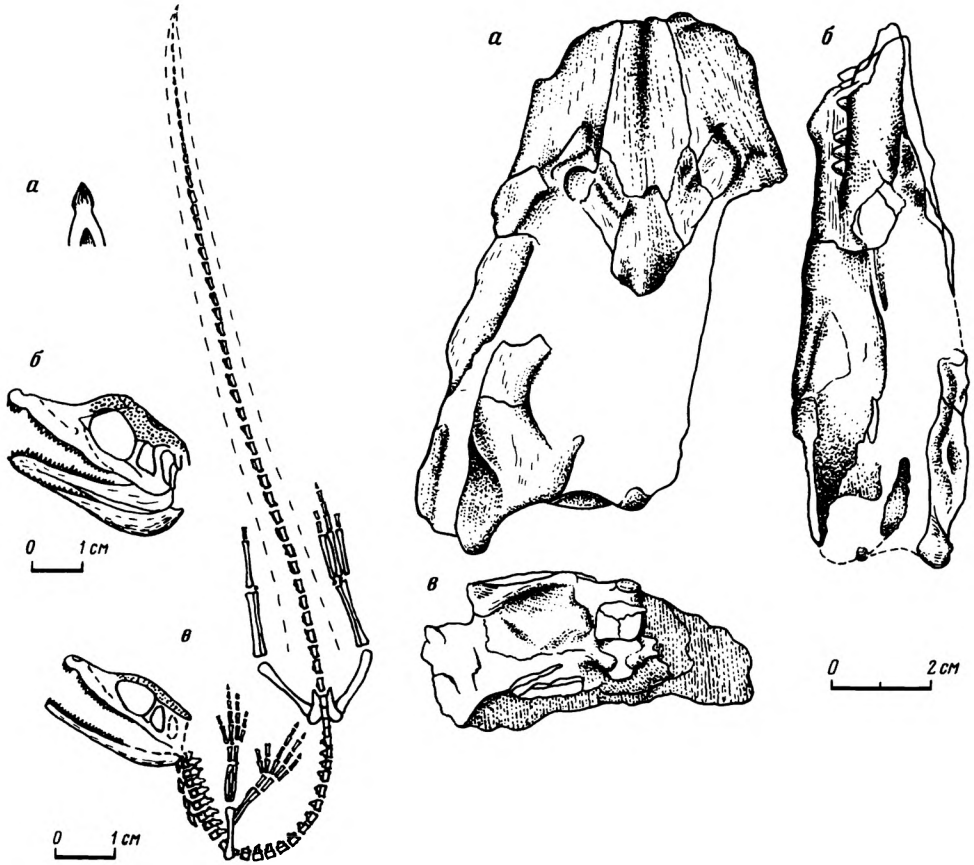
Т и п о в о й в и д - **K.sharovi Efimov**, 1976, верхняя юра Южного Казахстана (Михайловка).

Д и а г н о з. Фронтальная часть черепа крутая. Зубов более 90. Прикус аллигаторного типа. Нет остеодермального покрова (?).

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Отличается от известных родов крутолобостью, значительно большим числом зубов и их дифференциацией, а также отсутствием остеодермального покрова (кроме **Atoposaurus**).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя юра Южного Казахстана.



Р и с. I2. Karatausuchus sharovi Efimov, I976; голотип - ПИН АН СССР, № 2585/I. Казахская ССР, Михайловка; верхняя юра, карабастауская свита;

а - максиллярный зуб, б - череп сбоку, в - скелет с черепом, восстановленным от деформации

Р и с. I3. Shamosuchus djadochtaensis Mook, I924; голотип - AMNH, № 6412. МНР, Баин-Дзак; верхний мел, джадохтский горизонт; неполный череп с нижней челюстью:

а - сверху, б - сбоку, в - сзади (по Mook, I924)

Karatausuchus sharovi Efimov, 1976

Рис.I2, а,б,в

Karatausuchus sharovi: Ефимов, I976, с.I26-I28, рис.I.

Голотип - ПИН, № 2585/I, раздавленный скелет с противоотпечатком; Казахская ССР, Михайловка; верхняя юра, киммеридж, карабастауская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

О п и с а н и е. Взрослая особь. Череп высокий. Орбиты огромные, сублатеральной позиции. Рыло очень короткое, заостренное; резко переходит к крутой фронтальной части черепа. Заглазничные дуги тонкие. Предчелюстных зубов 4 (?5), челюстных 2I (?22) на каждой половине челюсти. Характерен фестон на границе предчелюстной и челюстной кости. Нижнечелюстных зубов 48. Нижняя челюсть тонкая. Угловая кость сзади плавно закруглена. Засочленовный отросток хорошо развит. Шейных позвонков 9, туловищных I7, крестцовых 2, хвостовых 46. Харак-

терна относительная развитость голени в сравнении с бедром, что типично для хорошо бегающих форм. Вероятная фаланговая формула кисти - 23443, а стопы 2344. В хвостовой части нашего экземпляра просматриваются неясные очертания, возможно, принадлежащие остаткам рогового покрова.

Распространение. Южный Казахстан, хребет Каратау, Михайловка; верхняя юра, киммеридж, карабастауская свита.

Семейство Shamosuchidae Efimov, 1983

Paralligatoridae : Конжукова, 1954, с.172; Ефимов, 1981, с.26.

Shamosuchidae: Ефимов, 1983, с.78.

Типовой род - Shamosuchus Mook, 1924, нижний-верхний мел Монголии, Средней Азии, Казахстана и Северного Китая.

Диагноз. Относительно короткомордые формы. Орбиты намного больше верхних височных окон. Передние отростки носовых костей полностью разделяют наружную ноздрю. Хоаны узкие, желобообразные, с продольной костной перегородкой. Небные кости формируют лишь самый передний край хоан. Прикус аллигаторного типа: 4-й нижнечелюстной клык входил в ямку в верхней челюсти. Предчелюстных зубов 5, челюстных 19-21, нижнечелюстных 24-26 в каждой половине челюстей. Задние нижнечелюстные зубы с булавовидной коронкой "давящего типа".

Характерно развитие системы гребней на костях крыши черепа и нижней челюсти. Сохраняется окостенение мезэтмоида. Квадратная кость не участвует в формировании стенок краниоквадратного прохода. Базикраниум вертикальный. Наружное нижнечелюстное отверстие отсутствует. Пластинчатые кости достигают симфиза. Хорошо развит спинной (более 4 продольных рядов пластин) и брюшной остеодермальный покров.

Состав. Один род.

Сравнение. Близки к гониофолидидам и бернисcартидам, отличаясь от представителей обоих семейств типом прикуса. Кроме того, от гониофолидид шамозухид отличает присутствие носовой перегородки и высокий уровень развития дорсального остеодермального покрова. Бернисcартиды же в сравнении с шамозухидами обладали совершенно отличной зубной дифференциацией (присутствие "псевдомоляра", выраженная трибодонтность) и иным строением нёба. Известную близость обнаруживают шамозухиды с некоторыми атопозавридами, вместе с тем резко отличаясь от последних большими размерами и обширностью остеодермального покрова.

Распространение. Верхи нижнего-верхний мел Монголии, Северного Китая, Средней Азии и Казахстана.

Род Shamosuchus Mook, 1924

Shamosuchus: Mook, 1924, p.1-5; Ефимов, 1983; с.79.

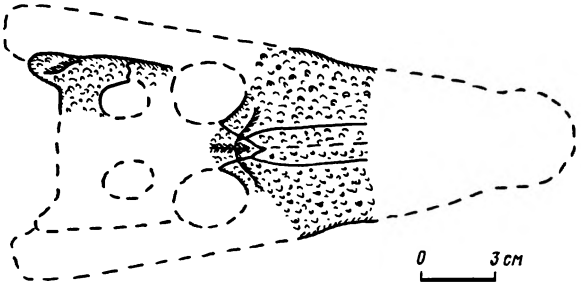
Paralligator: Конжукова, 1954, с.172-178; Ефимов, 1981, с.26.

Типовой вид - S. djadochtaensis Mook, 1924; МНР, Южно-Гобийский аймак, Баин-Дзак (Шабарак-Усу); верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

Диагноз. Что и для семейства.

Состав. Более 10 видов.

Распространение. Верхи нижнего-верхний мел Монголии, Северного Китая, Средней Азии и Казахстана.



Р и с. 14. Shamosuchus djadochtaensis Mook, 1924; возможная реконструкция черепа по типовому экземпляру

Shamosuchus djadochtaensis Mook, 1924

Рис.13,а,б,в; 14

Shamosuchus djadochtaensis: Mook, 1924, p.1-5; Ефимов, 1983, с.79.

Г о л о т и п – AMNH, № 6412; неполный череп с нижней челюстью; МНР, Южно-Гобийский аймак, Баин-Дзак (Шабарак-Усу); верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт.

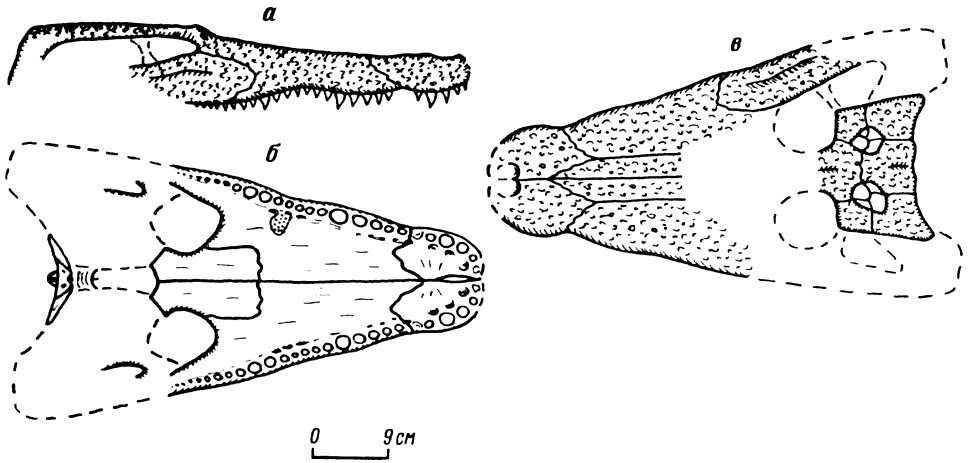
М а т е р и а л. Кроме голотипа, вероятно, к данному виду можно отнести и фрагментарные остатки черепа и посткраниального скелета из джадохтского горизонта местонахождения Хермин-Цав (кол.ПИН, № 3142/501).

Д и а г н о з. Размеры малые. Чешуйчатая кость с косым гребнем на дорсальной поверхности своего заднего отростка; формирует заднемедиальный край верхнего височного окна. Продольный гребень лобной кости горбообразно воздымается кпереди. Предглазничные гребки нечеткие, извилистых очертаний.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов небольшими размерами, неразвитостью предглазничных гребней, необычностью выхода чешуйчатой кости в заднемедиальный угол верхнего височного окна. Возможно, S. djadochtaensis ближайший родственник S.ancestralis, имевшего сходную конфигурацию лобного гребня.

З а м е ч а н и я. Существует точка зрения о принадлежности S. djadochtaensis к настоящим крокодилам (Buffetaut, 1982) и, таким образом, отрицающая идентичность родов Shamosuchus и Paralligator. Подобный взгляд, по-видимому, основывается на "прогрессивном" положении задней стенки хоан, сохранившейся на типовом экземпляре. Аналогичное строение хоаны стало известно у "параллигатора" только с открытием его новых форм (Ефимов, 1979). Однако при этом обнаружились крайне примитивные (мезозухоидные) морфологические черты передней части хоанальной области, в формировании которой принимали участие и нёбные кости. Для всех "параллигаторов" характерно развитие костных гребней в предглазничной и межглазничной области, субтреугольная форма коронок средних челюстных зубов, отсутствие наружного нижнечелюстного отверстия, т.е. комплекс признаков, отмеченный у Shamosuchus еще Ч.Муком (Mook, 1924) (см.историю проблемы: Ефимов, 1983).

Имеются и небольшие замечания к изображению типового экземпляра в статье Ч.Мука (Mook, 1924). Так, предлобные и слезные кости показаны необычно короткими, что явно противоречит общим пропорциям крыши черепа. Швы проведены по участкам предглазничной области, где наиболее развиты гребневидные образования, вуалировавшие положение границ костей. По-видимому, слезные кости имели иные очертания: они более вытянуты в длину и входят в контакт с носовыми.



Р и с. I5. Shamosuchus major (Efimov, 1981); голотип - ПИН АН СССР, № 3726/50I. МНР, Хонгил-Цав; верхний мел, баяншиpэнский горизонт; череп:
а - сбоку, б - снизу, в - сверху

Возможно, также неверно считать медиальный слом левой чешуйчатой кости ее швом с теменной. Существует и предположение о близости шамозуха к гобиозухидам, основанное на якобы отсутствии "крокодилового" рельефа черепных костей. Но, как указывал М.Хехт (устн.сооб.), череп типового экземпляра шамозуха несет типичный для крокодилов ямчатый рельеф покровных костей, а изображение при описании голотипа было дано в характерной для Ч.Мука манере, часто не показывавшем на рисунке банальный рельеф остеодерм, очень сходный у всех крокодилов.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сантон-средний кампан, джадохтский горизонт; МНР, Баин-Дзак, Хермин-Цав (?).

Shamosuchus major (Efimov, 1981)
Рис.I5,а,б,в

Paralligator major: Ефимов, I98I, с.26-27, рис.I.
Shamosuchus major: Ефимов, I983, с.80-8I, рис.2.

Г о л о т и п - ПИН, № 3726/50I; неполный череп, тело атланта, остеодермы пожилой особи; МНР, Хонгил-Цав; верхний мел, сеноман-коньяк, баяншиpэнский горизонт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3726/502, 503 - фрагменты крыши черепа и верхней челюсти той же локализации.

Д и а г н о з. Очень крупная форма. Морда короткая, массивная, нерезко сужающаяся кпереди. Фестоны челюстей плавные. Покровная скульптура костей черепа очень грубая, гребнисто-ругозистая. Задние отростки предчелюстных костей широко соприкасаются позади ноздри. Краниальная пластина относительно мала, гребни на ее дорсальной поверхности, кроме продольных лобного и теменного, сглажены. Верхние височные окна и нёбные отверстия угловатых очертаний. Характерно строго поперечное положение переднего шва нёбных костей с челюстными.

О п и с а н и е. Можно отметить прогрессивные черты кровоснабжения верхней челюсти, хорошо просматриваемые на ее разломе. Питание зубного ряда у шамозуха осуществлялось, как и у аллигаторид, веточками верхнеальвеолярной артерии,

входное отверстие которой видно на заднем крае медиальной поверхности челюстной кости. Совершенно идентично расположены и отверстия для анастомозов верхнеальвеолярной артерии с нёбной: первое - несколько медиальнее зубного ряда на поверхности нёба, второе - на границе предчелюстной и челюстной кости, третье - у заднего края ноздри. Внутренняя челюстная вена, как и у эузухий, распадаясь на множество ветвей и образуя сплетения, была тесно связана с многочисленными синусами, помещавшимися в костных пазухах челюстной кости, латеральнее носового прохода.

Сравнение. Отличается от других видов огромными размерами, малой величиной краниальной пластины, формой верхних височных окон и небных отверстий, широким медиальным контактом предчелюстных костей.

Замечания. Вероятно, многие из диагностических признаков вида на самом деле являются признаками возрастными, а именно характерными для пожилого возраста. Отмечено (Kalin, 1933), что в процессе старения рост лицевой части черепа значительно опережает рост структур, связанных с эндокранием, почему краниальная пластина в глубокой старости относительно невелика. В пожилом возрасте рельеф костей черепа из мелкоячеистого трансформируется в грубый ячеисто-гребнистый, вместе с тем сглаживаются характерные гребни, возможно, игравшие в репродуктивный период роль половых индикаторов.

Распространение. Верхний мел, сеноман-коньяк, баянширэнский горизонт; МНР, Хонгил-Цав, Хара-Хутул (?), Хамарин-Хурал (?).

Shamosuchus gradilifrons (Konzhukova, 1954)
Рис. 16, а,б,в.

Paralligator gradilifrons: Конжукова, 1954, с.172-181.
Shamosuchus gradilifrons: Ефимов, 1983, с.81-82.

Голотип - ПИН, № 554-1; череп с нижней челюстью; МНР, Ширэгин-Нашун; верхний мел, саноман-коньяк, баянширэнский горизонт.

Материал. Кроме голотипа, черепные и посткраниальные фрагменты той же локализации (экз. ПИН, № 554/2-5; 501, 502).

Диагноз. Морда короткая, с заметным дорсальным прогибом (? деформация) и нерезким фестоном на границе челюстных и предчелюстных костей. Наружная ноздря широкая, несколько открытая вперед. Желоб между вагусным и краниоквадратным отверстиями не выражен. На латеральной поверхности надугловой кости, близ контакта ее с сочленовной, типично прирастание мощной гребневидной остеодермы. Промежуток между верхними височными окнами велик.

Сравнение. Отличается от других видов значительным дорсальным прогибом морды, открытостью вперед широкой наружной ноздри, большим расстоянием между верхними височными окнами, отсутствием желоба от краниоквадратного прохода к вагусному отверстию. Первоначально латеральный остеодермальный гребень надугловой кости считался специфической чертой S.gradilifrons. Спорадически обнаруживаемый теперь у других видов шамозуха он, по-видимому, являлся чертой полового диморфизма.

Замечания. Вследствие плохой сохранности и значительной деформации (трещиноватости) лицевой части черепа типового экземпляра первоначально изображенный рисунок швов между отдельными костями (Конжукова, 1954), очевидно, неверен. В частности, было указано на отсутствие контакта между носовыми и слезными костями - характернейший признак аллигаторид. К тому же лобная кость

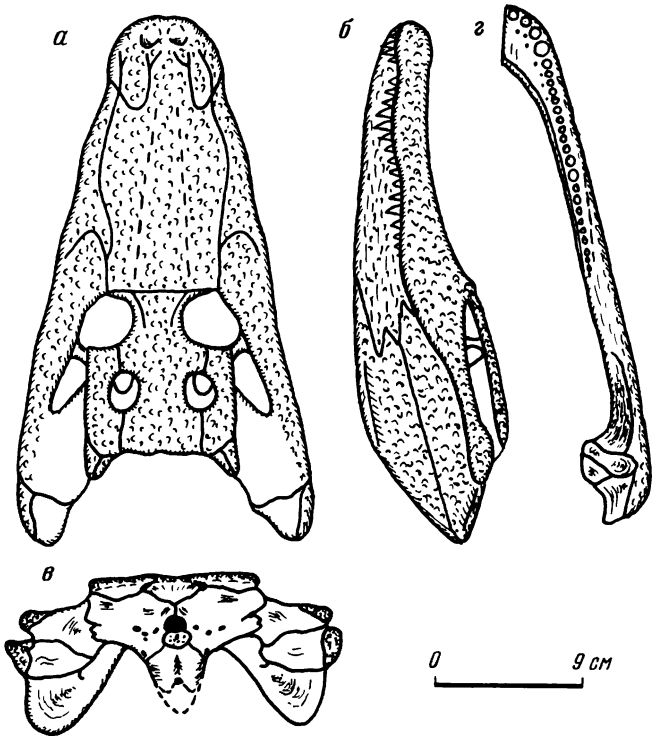


Рис. 16. Shamosuchus gradilifrons (Konzhukova, 1954); голотип - ПИН АН СССР, № 554/I. МНР, Ширэгин-Гашун; верхний мел, баяншиpэнский горизонт; череп:
а - сверху, б - сбоку, в - сзади, г - правая ветвь нижней челюсти сверху

показана полностью изолированной от верхних височных окон - стандартное положение для эузухий. Шов скуловой кости с челюстной изображен совершенно необычным. Отмеченные черты указывали на некоторую "прогрессивность" морфологии параллигаторид (шамозухид), что и послужило почвой для рождения гипотезы о непосредственном родстве параллигаторид и аллигаторид.

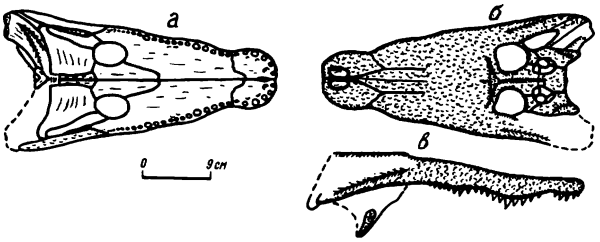
Попытки детальной прорисовки швов крыши черепа типового и других экземпляров шамозуха показали, что слезные кости имеют контакт с носовыми, а лобная участвует в формировании верхних височных окон. В итоге отпали важные диагностические признаки, указывающие на прямое родство с аллигаторидами, отмеченные черты, скорее, говорят о некоторой архаичности формы, морфологически приближая шамозуха к представителям более древних групп метамезозухий, в частности к гониофолидидам и атопозавридам.

Распространение. Верхний мел, сеноман-коньяк, баяншиpэнский горизонт; МНР, Ширэгин-Гашун.

Shamosuchus ulgicus (Efimov, 1981)
Рис. I7, а, б, в

Paralligator ulgicus	Ефимов, I98I, с. 27-28, рис. 2.
Shamosuchus ulgicus;	Ефимов, I983, с. 83-84, рис. 4.

Голотип - ПИН, № 3458/50I, неполный череп с нижней челюстью; МНР, Амтгай; верхний мел, сеноман-коньяк, баяншиpэнский горизонт.



Р и с. 17. Shamosuchus ulgicus (Efimov, 1981); голотип - ПИН АН СССР, № 3458/501. МНР. Амтгай; верхний мел, баянширеэнский горизонт; череп:
а - снизу, б - сверху, в - сбоку

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3458/502 - фрагменты черепа из баянширеэнского горизонта местонахождения Байшин-Цав.

Д и а г н о з. Череп относительно узкий, почему все его элементы несколько вытянуты. Фестончатость челюстей в вертикальной плоскости хорошо выражена. Краниальная пластина сужена спереди и сзади. Гребни на лобной, скуловых, чешуйчатых предлобных костях резкие. Предглазничный гребень, разделенный поперечной бороздой, необычайно велик, ступенеобразен.

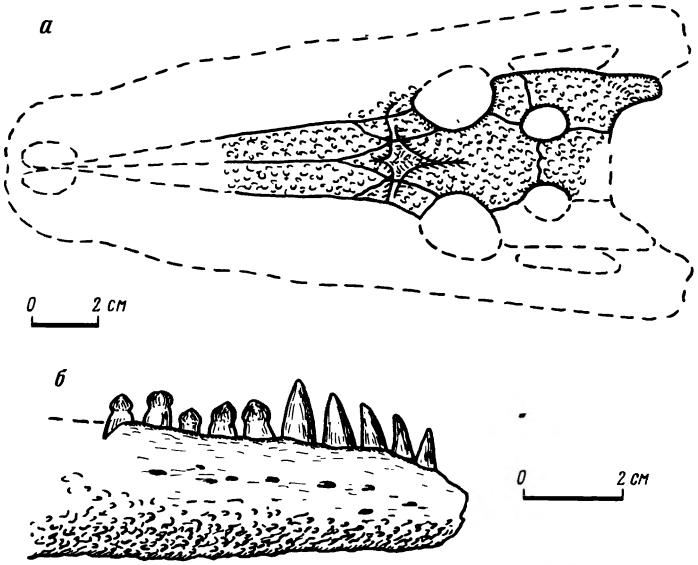
С р а в н е н и е. Отличается от других видов узкой формой черепа и его элементов, четкой вертикальной фестончатостью челюстей, конфигурацией краниальной пластины, своеобразным усилением отдельных гребней крыши черепа, особенно предглазничного.

О п и с а н и е. В результате анализа системы костных гребней на вентральной поверхности квадратной кости, к которым крепились сухожилия "задних челюстных аддукторов" (по Iordansky, 1964), получены некоторые сведения об особенностях мышечно-челюстного аппарата шамозухид.

Четко выделяются гребни А и В. Гребень А, начинаясь у верхнего края выходного отверстия тройничного нерва (здесь его слабое возвышение, вероятно, соответствует А-I), протягивается вверх, а затем резко назад вдоль шва с квадратноскуловой костью и, постепенно увеличиваясь, сливается с гребнем В-I, образуя при встрече с ним мощный костный бугор. Гребень В, являясь непосредственным продолжением острого каудального края восходящей пластины крыловидной кости, идет вдоль квадратной к ее заднелатеральному концу и, не достигнув его, сливается с гребнем А. Гребень В намного превышает по размерам гребень А и А-I.

Такого сильного развития гребней квадратной кости не наблюдается ни у кого из эузухий, что определенно указывает на большую пропорционально силу задних порций челюстных аддукторов у метамезозухий. Сила этих мышц подтверждается и развитием гребня Х на переднем продолжении нисходящего отростка сочленовной кости - зоны прикрепления сухожилий на нижней челюсти.

Замечательна некоторая общность в развитии гребней (а следовательно, и мышц) у шамозухид и гониофолидид. Возможно, у короткомордых метамезозухий (в отличие от эузухий) большая часть нагрузки при смыкании челюстей ложилась на "задние челюстные аддукторы" и задние крыловидные мускулы (у шамозуха хорошо обособлены площадки для их прикрепления на восходящих латеральных краях нижней челюсти). Возможно, это связано с некоторым ослаблением передних крыловидных мышц вследствие своеобразного положения хоан и небных отверстий у мезозухий (Dollo,1883). Меньшее, чем у шамозухид, развитие гребня В и, таким обра-



Р и с. I8. Shamosuchus ancestralis (Konzhukova, 1954); голотип - ПИН АН СССР, № 55I/29. МНР, Нэмэгэту; верхний мел, нэмэгэтский горизонт; фрагменты черепа: а - часть крыши черепа сверху, б - средняя часть нижней челюсти сбоку

зом, внутренней порции заднего аддуктора у гониофолидид (он почти равен по величине гребню А) - следствие большего развития аддукторов височной группы, судя по увеличению площади зон их прикрепления в верхних височных окнах. Несколько ослабленным у шамозухид был депрессор нижней челюсти, на что указывает небольшая площадь засочленовного отростка и отсутствие выраженной двураздельности его дорсальной поверхности.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, сеноман-коньяк, баянширэнский горизонт; МНР, Байшин-Цав и Амтгай.

Shamosuchus ancestralis (Konzhukova, 1954)
Рис. I8, а, б,

Paralligator ancestralis: Конжукова, I954, с. I8I, рис. 8-9.

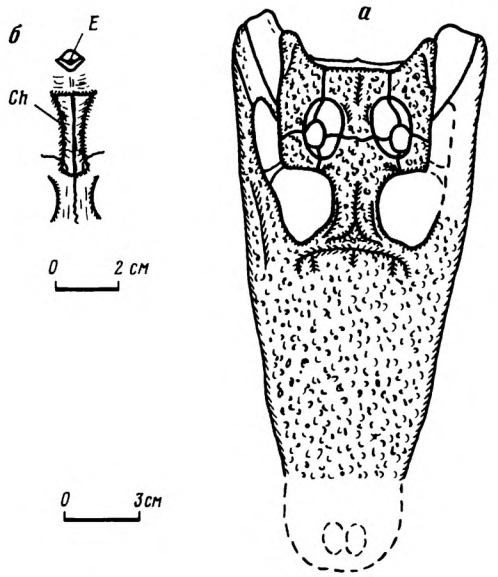
Shamosuchus ancestralis: Ефимов, I983, с. 84-85, рис. 5.

Г о л о т и п - ПИН, № 55I-2I-I, фрагмент крыши черепа; МНР, Нэмэгэту; верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 55I-29-(2-I58) - фрагментарные черепные и посткраниальные остатки той же локализации, а также фрагменты черепных костей экз. ПИН, № 42I6/300, 30I, 302 из местонахождения Гурилин-Цав.

Д и а г н о з. Верхние височные окна очень малы, круглой формы. Продольный гребень лобной кости горбообразно поднимается кпереди и расширяется сливаясь с предглазничными гребнями. Медиальные края орбит опущены. Задний отросток чешуйчатой кости разделен дорсально глубоким косым желобом. Характерны ругозостные выросты на латеральной поверхности нижней челюсти.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов круглой формой верхних височных окон и их малыми размерами, горбообразным обликом межглазничного гребня



Р и с. I9. Shamosuchus ulanicus Efimov, 1983; голотип - ПИН АН СССР, № 3I40/502. МНР, Улан-Булак; верхний мел, нэмэгэтский горизонт; череп:
а - сверху, б - хональная область снизу

(кроме S. djadochtaensis), опущенностью латеральных краев лобной кости, наличием борозды на чещуйчатой кости (у других видов здесь гребень), ругозистостью поверхностной скульптуры нижней челюсти.

З а м е ч а н и я. От представителей этого вида известно множество остеодермальных щитков, что позволяет достаточно полно охарактеризовать строение обширного костного панциря животного. По степени развития остеодермального покрова шамозухиды близки к бернисартидам, но значительно уклоняются от гонифолидид, панцирь которых, особенно спинной, был очень узок (всего два ряда пластин). Замечательной чертой шамозуха можно считать и остеодермальный покров конечностей, охватывавший даже проксимальные отделы стоп и кистей. Этим он напоминает гобиозуха.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт; МНР, Нэмэгэту, Алтан-Ула (?), Гурилин-Цав.

Shamosuchus ulanicus Efimov, 1983

Рис. I9, а,б

Shamosuchus ulanicus: Ефимов, I983, с. 85-86, рис. 6.

Г о л о т и п - ПИН, № 3I40/502, неполный деформированный череп и разрозненные части посткраниального скелета; МНР, Улан-Булак; верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагменты черепных костей из нэмэгэтского горизонта местонахождений Улан-Хушу, Бамбу-Худук (экз. ПИН, № 3905/50I) и Цаган-Хушу (экз. № 3I40/50I).

Д и а г н о з. Фестончатость морды практически не выражена. Верхние височные окна сближены и сильно вытянуты. Нижние и верхние края скуловых костей

гребнеобразно приподняты. Необыкновенно четко и полно развита система гребней в предглазничной и межглазничной областях, на теменной, чешуйчатых, скуловых и угловых костях. Усилен II-й верхнечелюстной зуб. Передний край хоаны округлый.

О п и с а н и е. У типового экземпляра прекрасно сохранилась хоанальная область. Хоана занимает положение, типичное для метамезозухий, но с некоторыми особенностями строения. В плане - это узкое желобообразное углубление, почти целиком расположенное в зоне крыловидных костей. Лишь передний край формируется нёбными костями, слегка заходящими на латеральные покатые стенки хоаны. Если передний край хоаны относительно округл, то задний совершенно прямой и сформирован крутой вертикальной стенкой крыловидной кости. Хоана разделена продольно костной пластинкой, протягивающейся от ее заднего края далеко вперед, разделяя носовой проход.

Имеющиеся фрагментарные части посткраниального скелета по морфологии мало отличимы от таковых эузухий. Признаком более наземного образа жизни предков шамозухид является отмечаемый на нашем экземпляре относительно малый (в сравнении с эузухиями) угол разворота (винтообразности) бедренной кости (50°), что свидетельствует о переходной позиции конечностей у метамезозухий, эволюционирующей от протозухий к эузухиям.

На дорсальной поверхности черепа описываемого вида как и на других экземплярах шамозухид видна отчётливая система глубоких желобков (рис. I6а) - след контактов чешуй рогового покрова.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов особой полнотой развития системы гребней на крыше черепа, вытянутостью верхних височных окон, формой скуловой кости (кроме S.ancestralis), усилением I1-го, а не I2-го, как у других видов, верхнечелюстного зуба, округлостью переднего края хоан.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт; МНР, Улан-Булак, Улан-Хушу, Бамбу-Худук.

Shamosuchus tersus Efimov, 1983

Рис.20,а,б,в; 2I,а,б; 22

Shamosuchus tersus: Ефимов, I983, с.87-89, рис.7

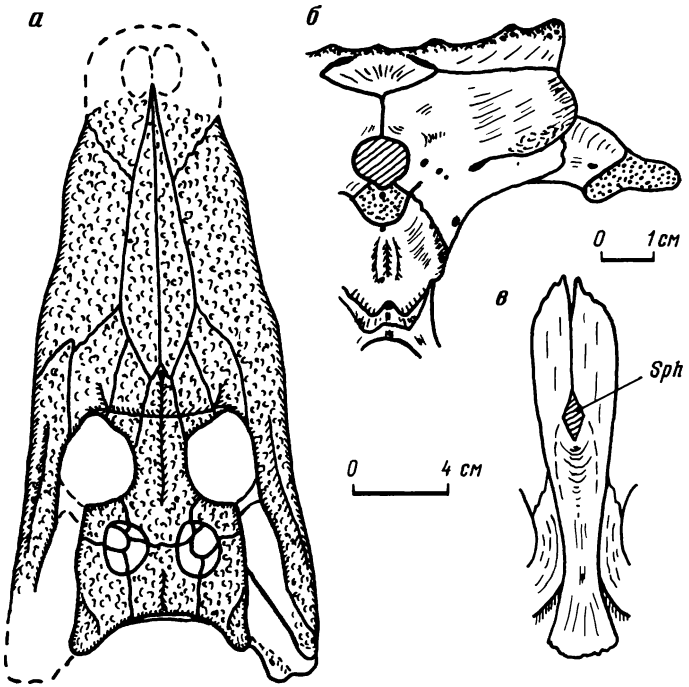
Г о л о т и п - ПИН, № 3I4I/50I, неполный череп; МНР, Ногон-Цав; верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагменты черепных костей и посткраниальных скелетов экз. ПИН, № 3I4I/502 и 503 той же локализации.

Д и а г н о з. Череп грацильный, с сильно уплощенной мордой и нерезко выраженными фестонами челюстей. Коронки задних зубов не булавовидны. Задний край хоаны округлый.

О п и с а н и е. Морда имеет легкий дорсальный прогиб. Слезная кость протягивается далеко вперед на контакт с носовой. В полости кости, от переднего края орбиты, виден расширяющийся вперед слезный канал, открытый снизу близ границы с носовой костью. От выходного отверстия канала и далее вперед по вентральной поверхности носовой кости идет желоб, вероятно, принадлежащий латеральной носовой артерии, уходящей в сторону ноздри.

Медиальнее к слезной примыкает предлобная кость, и на дорсальной поверхности обеих, у переднемедиального края орбиты, формируется площадка, пронизанная



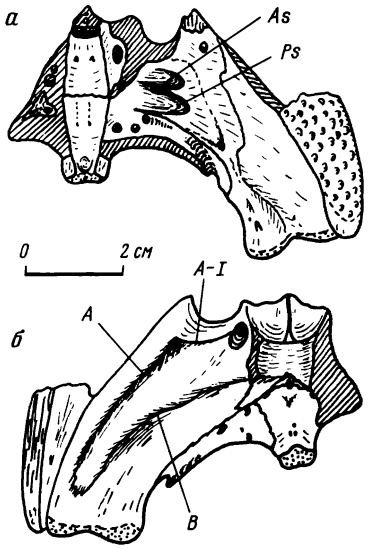
Р и с. 20. Shamosuchus tersus Efimov, 1983; голотип - ПИН АН СССР, № 3141/502. МНР. Ногон-Цав; верхний мел, нэмэгэтский горизонт; череп:
а - сверху, б - сзади, в - межглазничная область крыши черепа снизу

множеством сосудистых отверстий и ограниченная спереди и латерально костными гребешками.

Лобная кость несет невысокий продольный гребень, протягивающийся через всю ее дорсальную поверхность. Ослабленные гребни присутствуют на чешуйчатых и теменной костях. У дорсолатерального края верхнезатылочной кости видна низкая посттемпоральная щель, в формировании которой участвуют также боковая затылочная и чешуйчатая кости. Небезынтересно, что вдоль дна посттемпоральной щели виден направленный вперед желоб, предположительно связанный с сосудистым ответвлением височно-глазничной артерии, проходящей у заднего края верхнего височного окна. Возможно, это рудиментарный артериальный анастомоз, уже отсутствующий у современных крокодилов, посттемпоральные отверстия которых завуалированы жироподобной массой. Непосредственно под затылочным мыщелком видны два небольших и одно крупное отверстия кровеносных сосудов, каналы которых пронзают кость, выходя на дне мозговой коробки и, таким образом, возможно, принадлежа к ветвям парных артерий medullae oblongatae lateralis.

Общая конфигурация затылочно-базисфеноидной области и положение гипофизарно-базикраниального отверстия парных и евстахиевых каналов свидетельствуют о высокой степени метаморфоза базикраниума, особенно характерного для настоящих крокодилов (Tarsitano, 1985). Таким образом, метамезозухии в этом отношении самая прогрессивная филетическая ветвь мезозухий, что подтверждает их предковое для эузухий положение в системе.

Касаясь строения воздушно-сифональной системы черепа шамозуха, можно отме-



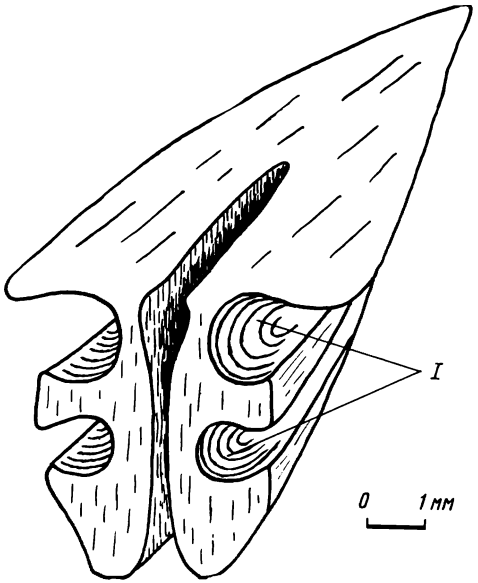


Рис. 21. Shamosuchus tersus Efimov, 1983; голотип - ПИН АН СССР, № 3441/501. МНР, Ногон-Цав; верхний мел, нэмэгэтский горизонт; череп:

а - горизонтальный разлом церебрально-ушной области, б - квадратная кость снизу

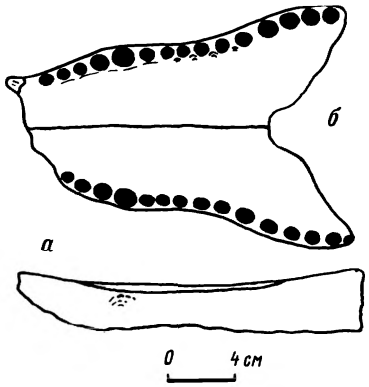
Рис. 22. Shamosuchus tersus Efimov, 1983; голотип ПИН АН СССР, № 3141/501. МНР, Ногон-Цав; верхний мел, нэмэгэтский горизонт; сфенэтмоид спереди

тить высокую степень сходства таковой с имеющейся у гониофолидид, а также эузухий, в частности у аллигаторид. Вместе с тем размеры отдельных полостей у шамозуха более велики, что особенно касается периотической области и квадратума.

Боковая затылочная кость с коротким околозатылочным отростком, латерально расширяющаяся часть которого значительно оттесняет чешуйчатую кость вверх. Входные отверстия внутренних сонных артерий расположены относительно низко, ниже затылочного мыщелка и на значительном удалении от вагусного отверстия (в сравнении с эузухиями). Отверстие основного ствола подъязычного нерва занимает стандартное положение латеральнее большого затылочного отверстия. Канал языкоглоточного нерва, дающего анастомоз с лицевым (и sympaticus) прослеживается в костном канале у передней стенки опистотики. Медиальнее этого канала видно отверстие евстахиевой трубы, вливающейся в полость ромбоидального синуса.

От вагусного отверстия, в сторону кранио-квадратного прохода прослеживается глубокий желоб, ограниченный сверху ругозистым поднятием для прикрепления большой косой мышцы головы. В формировании краниоквадратного прохода, во всяком случае его костной стенки, не участвует квадратная кость. Канал открыт сзади на большом протяжении и только в передней части замыкается вследствие срастания восходящего и нисходящего отростков боковой затылочной кости.

По строению внутреннего уха, пропорциям его полостей и положению полукружных каналов шамозух близок к эузухиям. Среднее же ухо имеет свои особенности. Слуховое отверстие косое. Барабанная полость латерально ограничена резким продольным возвышением квадратной кости. Отпечаток на месте барабанной перепонки



Р и с. 23. Shamosuchus borealis (Efimov, 1975); экз. ПИН АН СССР, № 327/721. Узбекская ССР. Джара-Кудук; верхний мел, тайкаршинская пачка; фрагмент морды:

а – сбоку, б – снизу

говорит, что форма ее приближалась к каплевидной, вытянутой к заднему краю. Судя по положению костного основания, дистальный конец слуховой косточки занимал более каудальное положение, чем у эузухий. На дне барабанной полости видны два поперечно вытянутых костных синуса, разделенных перегородкой. Передний из них, располагаясь у вертикальной передней стенки квадратной кости, соединяется с воздушным каналом, имеющим выход на латеральной поверхности кости. Очень глубоко сидящий задний синус формирует собственно костное дно среднего уха и продолжается медиально в сторону овального окна.

Две воздушные полости квадратума у шамозуха значительно объемнее, чем у эузухий. Кроме того, широкими сифонами они связываются между собой, с каждым из костных синусов среднего уха и с латеральным отверстием квадратума. При этом у шамозухид уже не наблюдается перфораций кости, очень характерной для протозухий. Одной из отличительных черт строения шамозуха представляется окостенение мезэтмоида, не сохраняющееся у эузухий. По структуре это вполне самостоятельная кость, расположенная на уровне переднего края орбит и соединенная швом с вентральной поверхностью лобной кости. Неизвестно, достигала ли нисходящая часть мезэтмоида дорсальной поверхности неба, или этот промежуток оставался хрящевым. Расположение этой вертикально стоящей кости в области отхождения двух пар обонятельного нерва и разветвлений продольного венозного синуса отражено на строении ее латеральных поверхностей. Глубокие парные каналы на латеральных сторонах костного мезэтмоида, по-видимому, являются отпечатками путей прохождения дорсальной и вентральной пар обонятельного нерва. Исходя из размеров каналов, можно предположить, что дорсальная пара имела более мощные стволы. Допустимо также предположение о прохождении здесь восходящей ветви тройничного нерва.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов грацильностью черепа, невыраженностью челюстных фестонов, присутствием переднего продолжения лобного гребня (кроме S.ancestralis) и округлой формой заднего края хоаны.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, верхний кампан-маастрихт, нэмэгэтский горизонт; МНР, Ногон-Цав.

Shamosuchus borealis (Efimov, 1975)

Рис.23, а,б,

Kansajsuchus borealis: Ефимов, 1975, с.148-149, рис.2.

Shamosuchus occidentalis: Ефимов, 1982, с.149-150, рис.2б.

Г о л о т и п - ПИН, № 327/702; фрагмент лобной и предлобных костей; Узбекская ССР, Джара-Кудук; верхний мел, верхний турон-коньяк, тайкаршинская пачка.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагменты черепов и посткраниальные остатки той же локализации (экз. ПИН, № 327/701-714,721).

Д и а г н о з. Морда относительно резко сужается вперед. Фестончатость верхней челюсти хорошо выражена в горизонтальной плоскости. Носовые кости возвышаются вдоль медиальной линии морды; вентральный прогиб максиллярной ее части отсутствует. Межглазничный гребень лобной кости очень низкий.

С р а в н е н и е. Отличается отсутствием вертикального прогиба морды, медиальной приподнятостью носовых костей, выраженной горизонтальной фестончатостью верхней челюсти, слабостью межглазничного гребня.

З а м е ч а н и я. Как было показано Л.А.Несовым (1987), S. borealis и S. occidentalis имеют одну и ту же географическую и геологическую локализацию, что, возможно, предполагает идентичность этих форм. Учитывая трудности сопоставления известных фрагментарных остатков из местонахождения Джара-Кудук, здесь мы условно принимаем точку зрения Л.А.Несова, сохранив для вида название старшего синонима.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний мел, верхний турон-коньяк, тайкаршинская пачка; Узбекская ССР, Джара-Кудук.

ПОДОТРЯД Eusuchia Huxley, 1875

С е м е й с т в о Alligatoridae Gray, 1844 (sensu Kalin, 1940)

Род Allognathosuchus Mook, 1921

Allognathosuchus isolatus (Efimov, 1984)

Рис.24, в,г

Manracosuchus isolatus: Ефимов, 1984, ст.71-72, табл.II, рис.2.

Г о л о т и п - ИП АН ГССР, № 7-I-101, постсимфизная часть правой зубной кости. Восточно-Казахстанская обл., Стена (р.Калмакпай); нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

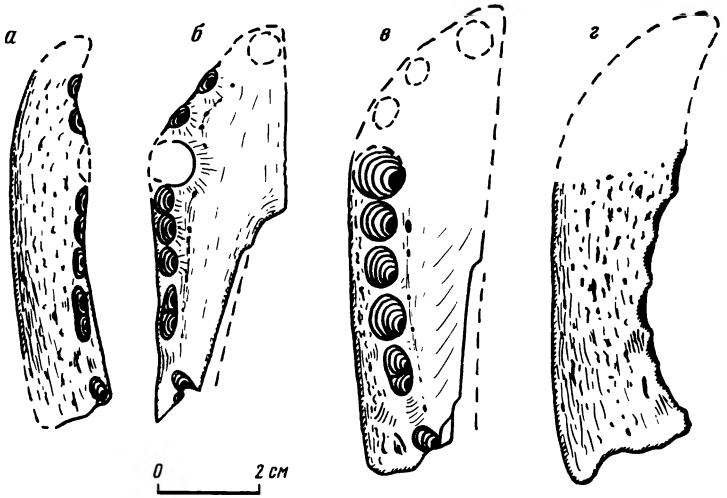
М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент нижней челюсти, № 7-I-103, отдельные зубы и щитки панциря той же локализации.

Д и а г н о з. Размеры средние. Нижнечелюстной симфиз широкий и массивный. Резко выражена ундуляция нижней челюсти в области 6-9 зубов. Круглые альвеолы 4-7-го нижнечелюстных зубов сближены, а 8-я располагается обособленно или (экз. № 7-I-103) представлена слившейся парой. Позади этой пары (или 8-й альвеолы) - диастема. Меккелев желоб глубокий и узкий. Только нижняя пластина сплениале достигает симфиза. Восходящий отросток сплениале ступенеобразно врезается в дентале, предположительно занимая высокую позицию, как у A. (=Eoalligator) chunii из (?) палеоцена Китая.

Вентральная сторона симфиза в области расхождения ветвей нижней челюсти несет нескульптированную срединную депрессию для прикрепления связок подбородочно-язычного мускула. Зубы задних отделов челюстей имеют укороченные булавовидные коронки. Осетодермальные пластины спинного панциря продольно вытянуты.

С р а в н е н и е. Незначительное участие сплениале (только нижней пластины) в симфизе и наличие диастемы в средней части зубного ряда - главные отличительные признаки вида.

З а м е ч а н и я. Ранее (Ефимов, 1983) отмечалась морфологическая близость A. isolatus к третичным кайманам и современному Osteolaemus tetraspis



Р и с. 24. Симфизная часть левой зубной кости двух представителей сем. Alligatoridae; а-б - Sajkanosuchus ckhikhvadzei Efimov, 1984, голотип - ИН АН ГССР, № 7-4-101. Восточно-Казахстанская обл., р.Обайлы (Основное); обайлинская свита:

а - сбоку, б - сверху; в-г - Allognathosuchus isolatus (Efimov, 1984): экз. ИП АН ГССР, № 7-1-103. Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай (Стена); обайлинская свита:

в - сверху, г - сбоку

Анализ новых материалов, в частности показывающих неустойчивый характер зубной дифференциации данной формы, позволяет сближать ее с представителями рода аллогнатозух, входящего в особую фракцию крокодилов-"черепахоедов", которой иногда придавался ранг самостоятельного семейства. Состав рода понимается нами очень широко, слагаясь из видов его младших синонимов: Caimanosuchus Kuhn, 1938; Eocenosuchus Kuhn, 1938; Hasiacosuchus Weitzel, 1935; Eoalligator Young, 1964; Manracosuchus Efimov, 1984.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточно-Казахстанская область, р.Калмакпай, Стена; нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

Род Sajkanosuchus Efimov, 1984

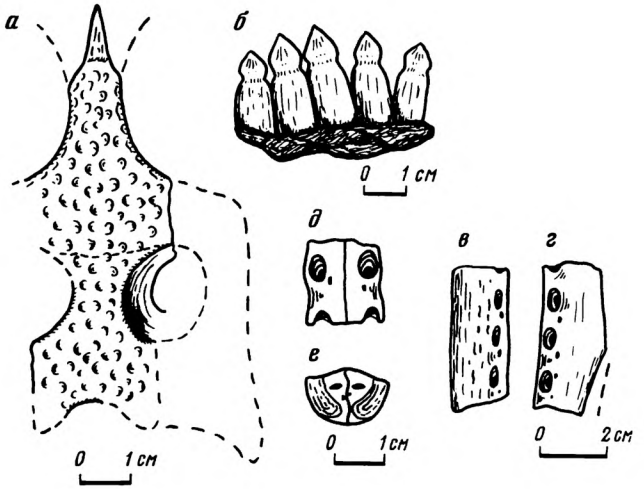
Sajkanosuchus: Ефимов, 1984, с.72-73.

Т и п о в о й в и д - S. ckhikvadzei Efimov, 1984. Восточно-Казахстанская обл., р.Обайлы; нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

Д и а г н о з. Нижнечелюстной симфиз широкий. Пластинчатая кость не достигает его заднего края. Плоский меккелев желоб закрыт в передней части нисходящим отростком зубной кости и каудально разделен продольным гребешком. Альвеолы овальные; между 9-й и 10-й располагается косая диастема, латеральный край которой образует выемку для вхождения верхнечелюстного клыка. Медиальные края 4-7-й альвеол круто приподняты. Ундуляция нижней челюсти в постсимфизной части незначительна.

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Возможно, близок к аллагнатозуху, отличаясь закрытым типом прохода меккелева желоба в симфиз, что вообще-то характерно лишь для некоторых третичных кайманоидов (Eocaiman). Отсутствие контакта пластинчатых костей с симфизом также ставит сайканозуха особняком среди одновозраст-



Р и с. 25. Фрагменты черепов зузухий:

а – Diplocynodon kentyktshensis sp. nov. голотип – ИП АН ГССР. № 6-12-I. Казахская ССР, Кинтыкче; средний миоцен; фрагмент крыши черепа сверху;

б – Pristichampsus Kuznetzovi sp. nov.экз. ин-та Зоологии КазССР, № 3/I. Восточно-Казахстанская оол., р.Калмакпай; чакпактасская свита; фрагмент задней части зубной кости изнутри;

в-г – Dollosuchus zajsanicus (Efimov, 1982);голотип – ИП АН ГССР. № 7-I-102. Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай (Стена); обайлинская свита; фрагмент симфизной части левой ветви нижней челюсти:

в – сбоку, г – сверху;

д-е – Tomistoma borisovi sp. nov.: голотип – ПИН АН СССР, № 4018/I. Восточно-Казахстанская обл., р.Конур-Кура; нижнеаксыирская подсвита аксыирской свиты; фрагмент средней части нижней челюсти:

д – сверху, е – в сечении

ных представителей семейства. В этом отношении сайканозух чрезвычайно продвинутая форма.

З а м е ч а н и я. Диастемы между нижнечелюстными зубами, отмечаемые у сайканозуха, более характерны для представителей семейства крокодилид и лишь изредка наблюдаются у отдельных кайманов (Jacaretinga, Xenosuchus, Allognathosuchus). Вероятно, это следствие особого направления в формировании прикуса, при котором усиление челюстных клыков требовало более широкой расстановки нижнечелюстных зубов в этой области. Сходные морфологические девиации очень характерны для крайне короткомордых форм, таких, как кайманы и остеолемус, даже не связанных близким родством.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний-средний эоцен Зайсанской котловины.

Sajkanosuchus ckhikvadzei Efimov, 1984

Рис. 24, а,б

Sajkanosuchus ckhikvadzei:Ефимов, 1984, с.73-74, рис.3 а,б.

Г о л о т и п – ИП АН ГССР, № 7-4-101; симфизная часть левой зубной кости. Восточно-Казахстанская обл., р.Обайлы (Основное); нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, предположительно сайканозуху принадлежат зубы с овальными коронками из одновозрастных толщ местонахождений на р.Аксыир.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточно-Казахстанская обл., р.Обайлы; нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

Род Diplocynodon Pomel, 1847

Diplocynodon kintyktshensis sp. nov.

Рис.25,а

Г о л о т и п - ИП АН ГССР, № 6-I2-I; фрагмент краниальной пластины; Казахская ССР, Северное Приаралье, Кинтыкче; средний миоцен.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, спинная остеодерма той же локализации (экз. № 6-I2-3).

О п и с а н и е. Размеры средние. Лобная кость резко сужается вперед у шва с предлобными, образуя вертикальную ступеньку у переднего края орбит. Латеральные края кости лишь слегка приподняты. Задний край теменной кости несет широкую овальную вырезку для вхождения верхнезатылочной. Спинная остеодерма прямоугольной поперечно вытянутой формы с пологим саггитальным гребешком и нескульптированной площадкой для сочленения.

С р а в н е н и е. Близок к миоценовым формам Западной Европы, в частности к D.gracilis и D. rateli отличаясь наличием предглазничной ступеньки и более широкой вырезкой для супраокципитале на теменной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний миоцен Северного Приаралья (Кинтыкче).

С е м е й с т в о Pristichampsidae Kuhn, 1968 (nom transl. ex. Pristichampsinae Kuhn, 1968)

Род Pristichampsus Gervais, 1853

Pristichampsus birjukovi sp. nov.

Рис.25 а,б,в,г.

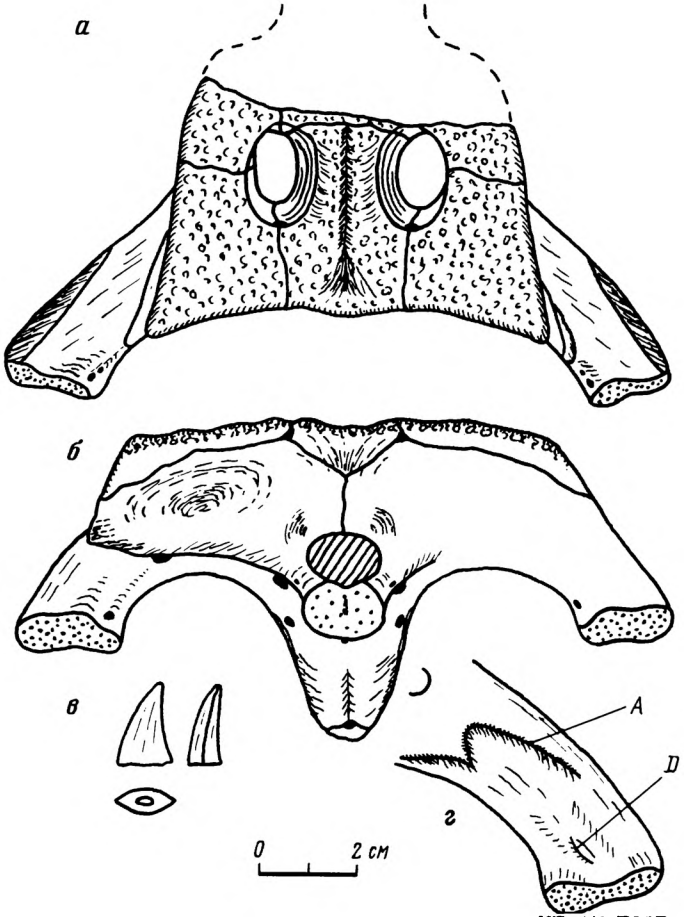
Н а з в а н и е в и д а - в честь палеонтолога М.Д.Бирюкова.

Г о л о т и п - ИП АН ГССР, № 7-OI-I; задняя часть черепа. Восточно-Казахстанская обл., Можжевельник (р.Калмакпай); нижний-средний эоцен, чакпактасская свита.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, отдельные зубы, позвонки и остеодермы той же локализации (кол. ИП АН ГССР, № 7-OI).

О п и с а н и е. Размеры средние. Краниальная пластина несет в межглазничной области продольную желобообразную депрессию, вдоль дна которой возвышается невысокий саггитальный гребень. Медиальные края верхних височных окон гребнеобразно приподняты. Характерна выраженная вертикальность зон прикрепления порций внешних аддукторов нижней челюсти в верхних височных окнах, обусловленная узостью последних - следствие режущей биомеханики челюстей.

Крыша черепа нависает над сильно вогнутой затылочной областью, где топографически выделяются зоны прикрепления отдельных мышц: депрессоров нижней челюсти (глубокая впадина на границе чешуйчатой и боковой затылочной кости), глубокой порции прямой задней мышцы головы (нижний валикообразный край упомянутой впадины) и поверхностной порции прямой задней мышцы головы (парные субтреугольные депрессии на задней поверхности верхнезатылочной кости). Выступающий назад горизонтальный гребень, появляющийся над вагусным отверстием, и латерально переходящий в небольшую ругозистость под краем заднего отростка чешуйчатой кости - стандартная зона отхождения большой косой мышцы головы (собственно от гребня) и поперечной порции длиннейшей мышцы головы (от ругозистости на латеральном крае парокципитального отростка).



Р и с. 26. Pristichampsus birjukovi sp. nov.;голотип - ИП АН ГССР. Восточно-Казахстанская обл., Можжевельник (р.Калмакпай); чакпактасская свита; задняя часть черепа сверху:

а - сверху, б - сзади, в - зуб сбоку, сзади и в сечении, г - левая квадратная кость снизу

Квадратные кости необычно широко расставлены назад. Мыщелки рассечены косыми депрессиями, причем медиальные, повернутые вовнутрь их края, несколько выступают вентрально. Большим своеобразием отличается топография гребней для прикрепления фасций задних челюстных аддукторов (по Иорданскому, 1964). Так, резкий гребень В, начинающийся еще на крыловидной кости, близ гипофизарно-базикраниального отверстия. изгибается дугообразно вверх и назад, продолжаясь на латеральной поверхности квадратума. При переходе на вентральную поверхность кости гребень В резко оканчивается коротким острым выступом. Латеральнее упомянутого выступа видна глубокая выемка, задний, а затем и латеральный край которой перерастает в тонкий и относительно короткий гребень А, проходящий на некотором расстоянии вдоль шва с квадратноскуловой костью. Гребень Д имеет вид небольшого косо расположенного валика близ депрессии на каудальном крае вентральной поверхности квадратума. Возможно, латерально ограничивающее депрессию пологое продольное возвышение - след редуцированного гребня В-I. Реконструируемая на основе анализа зон прикрепления челюстных аддукторов мышечная

система полностью соответствует хищному облику животного, обладавшего режущим типом челюстей.

Наличие обширной двухкамерной барабанной полости, соединяющейся широким сифоном с латеральным воздушным отверстием квадратума, свидетельствует о некоторой близости (морфологической) к аллигаторидам. От вагусного отверстия прослеживается желобок, ведущий к щелевидному краниоквадратному проходу, от которого, в свою очередь, назад, вдоль квадратума, идет небольшой гребешок, видимо отделявший трассу уходящей к нижней челюсти барабанной струны. Медиальнее и несколько кпереди от воздушного отверстия квадратума (for. aereum) видно крошечное отверстие, в котором иногда видят обособленный проход барабанной струны, что представляется маловероятным.

Выходы небных ветвей лицевого нерва, как и у других эузухий, располагались в задней части широких лакун миодома, на границе крыловидных костей и основания ростра базисфеноида, вентрально срастающегося с птеригоидом. Задние поверхности упомянутых лакун - стандартные зоны прикрепления нижних депрессоров глазных яблок.

На горизонтальном разломе основания мозговой коробки ромбоидальные синусы имеют вид 8-образных полостей, разделенных пережимами отростков базисфеноида и базиокципитале. Характерны длинные и узкие передние ответвления ромбоидальных синусов, симметрично уходящих в сторону внутреннего уха. Задняя стенка базиокципитале утолщена и спонгиозна, что сближает пристихампсид с крокодилидами, имеющими сходный уровень развития (деградации) сифональной системы базикраниума. Это подтверждает вторичность полуназемного образа жизни пристихампсид.

Зубы из передних отделов челюстей со слегка косыми, саблевидно загнутыми вовнутрь и назад латерально уплощенными коронками, имеющими зазубренные (6 в I мм) сагиттальные кили. Боковые поверхности коронок гладкие или (у больших зубов) покрыты редкими плоскими гранями. Коронки зубов из задних отделов челюстей субтреугольной формы, сильно сжаты латерально.

Для имеющихся туловищных позвонков характерна слабая степень процельности, что определенно может указывать на некоторую функциональную ригидность позвоночного столба.

Отдельные спинные остеодермы отличаются расплывчатой звездоподобной формой, говорящей об их диффузной рассеянности по поверхности туловища. Таким образом, дорсальный панцирь пристихампсид определенно нес черты редукции, что опять-таки можно связать с наземной специализацией, предполагавшей активизацию метаболизма покровов тела.

С р а в н е н и е. Отличается от среднеэоценовых P. geiseltalensis, P. rolinati, P. vorax более широкой краниальной пластиной, укороченностью задних отростков чешуйчатых костей, узостью верхних височных окон (кроме P. vorax), наличием сагиттальной депрессии теменной кости (кроме P. geiseltalensis), более широкой расстановкой квадратных костей. Кроме того, от P. vorax отличается отсутствием латеральной приподнятости чешуйчатых костей, своеобразием топографии мышечных гребней на квадратной, в частности их смещением на проксимальную область кости. От палеоценовых видов рода "Planocrania" из Китая новая форма отличается более низкой церебральной частью черепа.

З а м е ч а н и я. Как видно из сравнения, к роду Pristichampsus мы относим 3 рода зифодонтов эузухоидного уровня, обнаруживающих близкое родство (Boverisuchus, Weigeltisuchus, Planocrania).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний-средний эоцен, чакпактасская свита Зайсанской котловины.

Pristichampsus kuznetzovi sp. nov.
Рис.25,б

Н а з в а н и е в и д а - в честь палеонтолога В.В.Кузнецова.

Г о л о т и п - Ин-т зоологии КазССР, № 3/I; фрагмент зубной кости; Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай; ?чакпактасская свита (экземпляр найден на осыпи).

М а т е р и а л. Голотип.

О п и с а н и е . Задняя высокая часть челюстной кости несет укороченные зубы, имеющие копьевидные, сжатые с боков коронки и резкие сагиттальные кили. Наличие легких продольных морщинок на латеральных поверхностях коронок и вместе с тем отсутствие столь характерных для пристихампсид зубчиков на сагиттальных килях - возможно, признаки молодости особи. Однако отсутствие данных об онтогенетическом метаморфозе зубного рельефа у пристихампсид позволяет воздержаться от полной идентификации описываемой формы с P.birjukovi sp. nov.

С р а в н е н и е. Отличается отсутствием зазубренности сагиттальных килей зубных коронок.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай; Стена; нижний-средний эоцен, ?чакпактасская свита.

С е м е й с т в о Crocodylidae Cuvier, 1807 (sensu Kalin, 1940)

Род Tadzhikosuchus Efimov, 1982

Tadzhikosuchus: Ефимов, 1982, с.103.

Т и п о в о й в и д - T. macrodentis Efimov, 1982. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита.

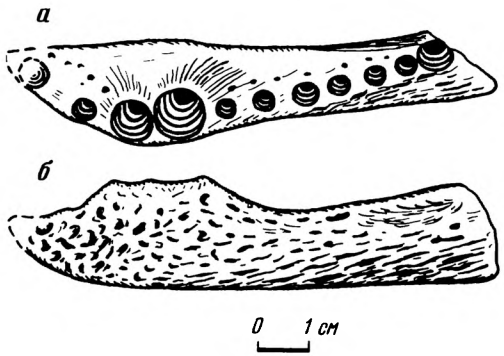
Д и а г н о з. Размеры небольшие. Альвеолы 3-4 нижнечелюстных клыков сближены и необычайно велики; края их сильно приподняты над дорсальной поверхностью челюсти. Альвеолы 5-10 зубов, расположенные в ундулирующем участке зубной кости, чуть сжаты с боков. Пластинчатые кости входят в симфиз.

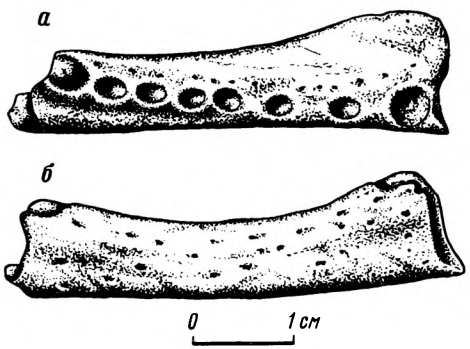
С о с т а в. 2 вида.

С р а в н е н и е. Отличается от известных родов необычайно сильным развитием пары нижнечелюстных клыков. От третичного Diplocynodon(Северная Америка, Северная Африка, Евразия) таджикозуха отличает также примитивное (спленциальное) строение нижнечелюстного симфиза, отсутствие приподнятости альвеолы первого нижнечелюстного зуба и косая ориентация зубного ряда в области 4-11-го зубов. В отличие от наиболее близкого рода Leidyosuchus в частности, от L. sternbergi из верхнего мела Северной Америки, у таджикозуха более укороченный относительно зубного ряда нижнечелюстной симфиз и более мощный I-й зуб. Кроме того, у лейдиозуху отсутствует четкая совместная приподнятость краев альвеол спаренной пары нижнечелюстных клыков, столь характерная для таджикозуха.

З а м е ч а н и я. Происхождение крокодилов со сближенными альвеолами 3-го и 4-го нижнечелюстных зубов, превращенных в клыки, не совсем ясно. Спаренная клыковая пара спорадически, по-видимому, конвергентно появляется у представителей весьма отдаленных групп. Наиболее полно упомянутый признак проявился у третичного Diplocynodon вероятно, унаследовавшего его от каких-то меловых предков (? Prodiplocynodon).

С другой стороны, формы с подобным строением нижней челюсти встречались





Р и с. 27. Tadzhikosuchus macrodentis Efimov, 1982, голотип – ПИН АН СССР, № 2399/457. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, яловачская свита; симфизная часть левой зубной кости:

а – сверху, б – сбоку

Р и с. 28. Tadzhikosuchus neutralis sp. nov.; голотип – ПИН АН СССР, № 2399/458. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, яловачская свита; фрагмент правой зубной кости:

а – сверху, б – сбоку

среди позднемеловых представителей семейства крокодилид, выделяемых Нопчей (Nopsca, 1928) в особую группу – Leidyosuchinae. Лейдиозухины считались древнейшими среди короткомордых крокодилид и совмещали в себе морфологические признаки как крокодилид, так и аллигаторид либо отражали ранний этап дихотомии обоих семейств, который и сейчас еще недостаточно освещен палеонтологическим материалом. Согласно классификации И. Калина (1955), двуклыковые формы, близкие лейдиозуху, куда мы относим и таджикозуха, следует относить к семейству крокодилид, поглотившему и группы лейдиозухин.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Коньяк-нижний сантон Средней Азии и Казахстана.

Tadzhikosuchus macrodentis Efimov, 1982

Рис. 27, а, б

Tadzhikosuchus macrodentis: Ефимов, 1982, с. 104, рис. 1а, б.

Г о л о т и п – ПИН, № 2399/457; фрагмент левой зубкой кости. Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Края альвеол спаренных нижнечелюстных клыков резко приподняты. Нижнечелюстной симфиз сужен, альвеолы круглые.

С р а в н е н и е. См. "Сравнение" с T. neutralis sp. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Фергана; нижний сантон, яловачская свита.

Tadzhikosuchus neutralis sp. nov.

Рис. 28, а, б

Н а з в а н и е в и д а – от neutralis (лат.) – средний.

Г о л о т и п – ПИН, № 2399/458; фрагмент правой зубной кости; Таджикская ССР, Кансай; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

Описание. Мелкая форма. Несколько расширенный нижнечелюстной симфиз достигает уровня 5-го зуба. Альвеолы 5-10-го зубов сильно сжаты с боков; между ними видны неглубокие впадинки для вхождения челюстных зубов. Меккелев желоб узкий. Альвеолы спаренных нижнечелюстных клыков гипертрофированы незначительно.

Сравнение. Отличается от T. macrodentis меньшими размерами, слабой степенью развития альвеол спаренных нижнечелюстных клыков, более широким симфизом и латеральным сжатием альвеол 5-10-го зубов.

Распространение. Таджикская ССР, Фергана; верхний мел, нижний сантон, яловачская свита.

Tadzhikosuchus sp.

Материал. Отдельные зубы в колл. ПИН, № 2229.

Описание. Коронки зубов остроконические, гладкие, с двумя выдающимися сагиттальными килями.

Сравнение. Поскольку строение зубов таджикозуха неизвестно, а обнаруженные проявляют сходство с гладкими зубами верхнемелового североамериканского лейдиозуха, предположительно родственного таджикозуху, то можно с известной долей вероятности относить подобные зубы к одному из его видов.

Распространение. Казахская ССР, Северо-Восточное Приаралье, Шах-Шах; нижний сантон, бостобинская свита. Зубы подобного строения встречены также в верхнетурон-коньякских отложениях Центральных Кызылкумов (Джара-Кудук), откуда известна и челюсть, определенная как челюсть таджикозуха (Несов, 1985).

Род Tzaganosuchus Efimov, 1983

Tzaganosuchus: Ефимов, 1983, с.93.

Типовой вид - T. infansis Efimov, 1983. МНР, Южно-Гобийский аймак, Цаган-Хушу; верхний палеоцен-нижний эоцен, наранбулакская свита, пачка Бумбан.

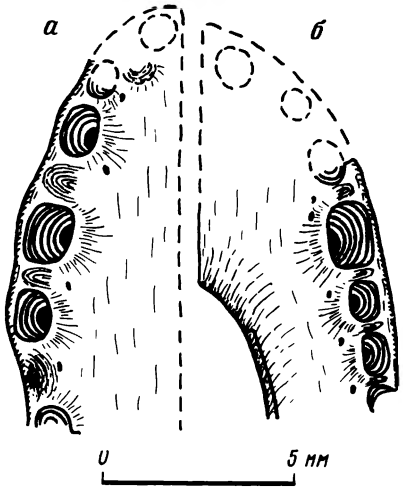
Диагноз. Предчелюстная часть рыла удлинена. Альвеолы 4-7-го нижнечелюстных зубов сильно сближены и поперечно сжаты. Пластинчатые кости не участвуют в построении симфиза. Щитки спинного панциря продольно вытянуты; сочленовные площадки на их передних краях отделены глубокой бороздой. Латеральные щитки эллипсовидные. Коронки зубов двухкилевые с отчетливым продольным рельефом в виде струек и гребешков.

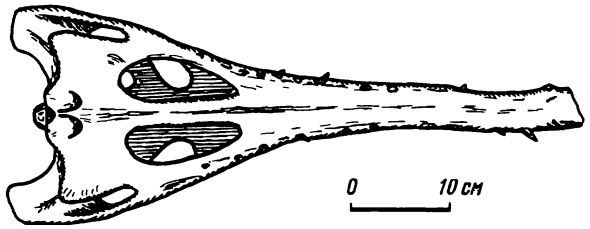
Состав. Один вид.

Сравнение. Наиболее близок к Crocodylus отличаясь от его одновозрастных представителей значительным отдалением пластинчатой кости от симфиза и необычной вытянутой формой прямоугольных спинных остеодерм.

Замечания. Систематическое положение, происхождение и филогенетические связи нового рода, как и вообще раннекайнозойских крокодилид Азии, не совсем ясны. Некоторый свет на эти вопросы может пролить изучение одновозрастных крокодилов Зайсанской котловины, близких цаганозуху по уровню организации. Возможно, в палеогене Зайсана и Южной Монголии будут встречены общие формы.

Распространение. Поздний палеоцен-ранний эоцен Южной Монголии.





Р и с. 29. Tzaganosushus infansis Efimov, 1983; МНР, Цаган-Хушу; палеоцен-эоцен, наранбулакская свита, пачка Бумбан

а - голотип - ПИН АН СССР, № 3104/7, фрагмент правой предчелюстной кости снизу; б - экз. ПИН АН СССР, № 3104/8, фрагмент правой зубной кости сверху

Р и с. 30. Thoracosaurus borissiaki sp. nov.; голотип - ЦНИГР музей, № 3373. Крымская обл., Инкерман; верхний мел, маастрихт; череп снизу

Tzaganosuchus infansis Efimov, 1983

Рис.29, а,б

Tzaganosuchus infansis: Ефимов, 1983, с.93.

Г о л о т и п - ПИН, № 3104-7; фрагмент правой предчелюстной кости ювенильной особи; МНР, Цаган-Хушу; верхний палеоцен-нижний эоцен, наранбулакская свита, пачка Бумбан.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, экз. ПИН, № 3104-8-II - фрагмент нижней челюсти, отдельные зубы, остеодермы той же локализации, что и голотип. По-видимому, к описываемому виду следует отнести и фрагментарные остатки, относимые ранее к Alligator sp. (Ефимов, 1976); экз. ПИН, № 3104/2-6.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний палеоцен-нижний эоцен Южной Монголии.

Род Asiatosuchus Mook, 1940

Asiatosuchus sp.

М а т е р и а л. Отдельные зубы в колл. ИП АН ГССР, № 7-01.

О п и с а н и е. Зубы из задних отделов челюстей имеют низкие, поперечно сжатые субтреугольные коронки овального поперечного сечения. Латеральные поверхности коронок, разделенные четкими сагиттальными килями, несут легкие продольные грани, покрытые мелкой перемежающейся морщинистостью.

С р а в н е н и е. По форме и рельефу зубные коронки напоминают таковые представителей рода азиатозуха из раннего-среднего эоцена Западной Европы.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай, Стена; нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

С е м е й с т в о Gavialidae Adams, 1854 (sensu Gavialiformes Hay, 1930)

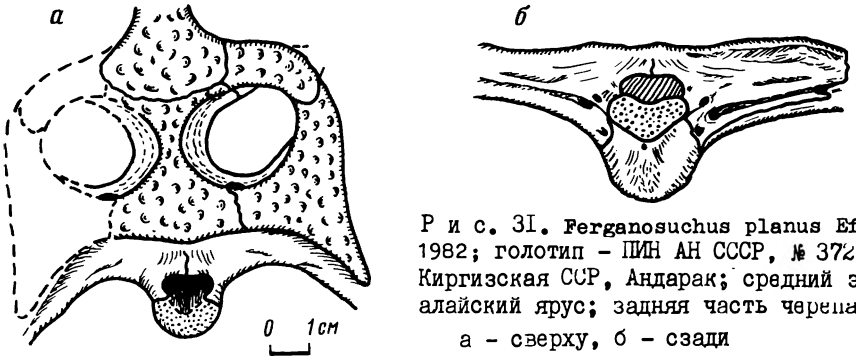
Род Thoracosaurus Leidy, 1852

Thoracosaurus borissiaki sp. nov.

Рис. 30

Thoracosaurus "cf" macrorhynchus: Борисяк, 1913, с.555.

Н а з в а н и е в и д а - в память академика А.А.Борисяка, впервые давшего морфологическое описание формы.



Р и с. 31. Ferganosuchus planus Efimov. 1982; голотип - ПИН АН СССР, № 3727/I. Киргизская ССР, Андарак; средний эоцен, алайский ярус; задняя часть черепа: а - сверху, б - сзади

Г о л о т и п - ЦНИГР музей, кол. № 3373 (каталогизационный номер 709); неполный череп; Крымская обл., Инкерманские каменоломни; верхний мел, маастрихт.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Размеры средние. Верхние височные окна круглые. Гребень атлантозатылочной связки на задней поверхности основной затылочной кости полулунной формы, без продолговатых отростков. Латеральные края подглазничных отверстий округлые.

О п и с а н и е. См.: Борисяк, 1913, с.555-558.

С р а в н е н и е. Наиболее близок к T. macrorhynchus из маастрихта Южной Франции, отличаясь круглой формой верхних височных окон, топографией затылочных гребней базиокципитале, округлостью латеральных краев подглазничных отверстий, отсутствием своеобразного вентрального "киля" в основании базиокципитале, хотя последний мог быть и разрушен на данном экземпляре.

З а м е ч а н и я. Фрагментарные остатки, принадлежащие, вероятно, этому виду, собраны в маастрихтских отложениях в карьере близ с.Скалистого в той же Крымской области.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Крымская обл., верхний мел, маастрихт.

Род Ferganosuchus Efimov, 1982

Ferganosuchus: Ефимов, 1982, с.147.

Т и п о в о й в и д - F. planus Efimov, 1982. Киргизская ССР, Андарак; средний эоцен, алайский ярус.

Д и а г н о з. Череп очень низкий в церебральной области. Затылок сильно скошен, т.е. наклонен вперед. Затылочный мыщелок и канал мозга уплощены. Вентральный перегиб (flexura ventralis) костного дна продолговатого мозга очень мягкий. Верхнезатылочная кость не выходит на дорсальную поверхность крыши черепа. Характерна гипертрофия горизонтальных костных гребешков на боковых затылочных костях, как зон прикрепления больших косых мышц головы. Зубы с круглой острой коронкой, покрытой резкими продольными ребрышками; сагиттальные кили их не выражены.

С о с т а в. 1-2 вида.

С р а в н е н и е. Очень близок к томистоме, отличаясь крайним уплощением церебральной части черепа (? деформация), необычайной скошенностью затылочной области (в известной степени характерной для длиннорылых форм торакозавроидной линии), отсутствием выхода верхнезатылочной кости на дорсальную поверх-

ность черепа, развитием гребней больших косых мышц головы, невыраженностью сагиттальных килей зубных коронок.

З а м е ч а н и я. Морфология собранных на местонахождении Андарак-2 новых материалов, принадлежащих ферганозуху, не подтвердила предполагаемую его близость к аллигаторидам (Ефимов, 1982). Это особенно относится к строению зубов, обнаруживающих большое сходство с зубами длиннорылых форм типа томистомы. Близкие ферганозуху зубы собраны также в палеоцен-раннеэоценовых песках местонахождения Джилга в Южном Казахстане, что может указывать на большую древность рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. ?нижний-средний эоцен Ферганы и ?Приташкентских Чулей.

Ferganosuchus planus Efimov, 1982

Рис.31,а,б

Ferganosuchus planus: Ефимов, 1982, с.147-148, рис.1 а,б.

Г о л о т и п - ПИН, № 3727/1, задняя часть черепа; Киргизская ССР, Андарак; средний эоцен, алайский ярус.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, позвонки, остеодермы и отдельные зубы той же локализации.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Средний эоцен Киргизии.

Род **Dollosuchus Swinton, 1937**

Dollosuchus zajsanicus (Efimov, 1982)

Рис.25, в, г

Asiatosuchus zajsanicus: Ефимов, 1982, с.148-149, рис.2а.

Asiatosuchus sp.: Ефимов, 1983, с.70, фиг.1.

Г о л о т и п. - ИП АН ГССР, № 7-1-102; фрагмент симфизной части левой зубной кости; Восточно-Казахстанская обл., р.Калмакпай, Стена; нижний-средний эоцен, обайлинская свита.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Нижнечелюстной симфиз удлиненный, с далеко расставленными овальными альвеолами зубов. Плоские ямки, вмещавшие кончики коронок челюстных зубов, смещены к латеральному краю дентале. Меккелев желоб широкий, и пластинчатая кость (судя по положению площадки налегания) формировала заднюю часть симфиза, что характерно для длиннорылых форм. Сохранившийся зуб с четкими продольными ребрышками-гранями и отчетливыми сагиттальными килями.

С р а в н е н и е. Отличается от Dollosuchus dixoni из среднего эоцена Марансарта и Бельгии более грубой струйчатостью зубной эмали и менее четкими ямками для вхождения коронок противолежащих зубов на дентале.

З а м е ч а н и я. Ранее (Ефимов, 1982, 1983) D. zajsanicus сближался с родом Asiatosuchus и особенно с одним из его видов - A.nanlingensis из ?палеоцена Китая, имеющим также чрезвычайно узкий нижнечелюстной симфиз. Форма симфиза у азиатских видов азиатозуха очень вариабельна. Так, в частности, тесное расположение альвеол в симфизной области у типового A. grangeri из верхнего эоцена Ирдын-Манги (КНР) резко контрастирует с расставленностью альвеол у ?палеоценового A. nanlingensis Значительные диастемы между альвеолами имеет и A. sp. из эоцена Испании, близкий уже к типично европейским формам. Плохая сохранность типового экземпляра рода - A.grangeri - затрудняет к тому же установление истинных пропорций симфиза.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний-средний эоцен Зайсанской котловины.

Род Tomistoma Muller, 1846

Tomistoma borisovi sp. nov.

Рис.25, д, е

Н а з в а н и е в и д а – в честь геолога Б.А.Борисова.

Г о л о т и п – ПИН, № 4018/I – фрагмент средней части нижней челюсти; Восточно-Казахстанская обл., р.Конур-Кура; верхний эоцен, нижнеаксырская подсвита аксырской свиты.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагментарные материалы из местонахождений нижнеаксырского возраста в Зайсанской котловине: фрагмент нижней челюсти из местонахождения на р.Аккезень (экз. № 4250/I), фрагмент квадратной кости из местонахождения Тагви на р.Аксыр (экз. № 4249/I), отдельные зубы той же локализации.

О п и с а н и е. Средняя узкая часть нижней челюсти представлена сросшимися дентале; дорсальная поверхность ее выпукла по сагиттальной линии. Альвеолы направлены резко вперед; между ними видны легкие депрессии для вхождения челюстных зубов. Желоба альвеолярных артерий медиально сближены и смещены дорсально.

Овальные альвеолы средней части верхней челюсти широко расставлены и направлены несколько вперед; латеральные их края резко приподняты над поверхностью челюсти. Альвеолы разделены глубокими вырезками, показывающими своеобразие прикуса данного вида томистомы (как у эутекодона).

Для квадратной кости характерно выраженное косое расположение глубоко двураздельного суставного мыщелка и сглаженность дорсального гребня. На вентральной поверхности кости просматривается извилистое уплощенное валикообразное возвышение, соответствующее мышечному гребню В и В-I (В – с каудальным продолжением), а также ругозистость Д (по Иорданскому, 1964). Топография гребней задних челюстных аддукторов демонстрирует некоторое сходство с гавиалами, что крайне интересно в свете новых представлений о генетической близости к ним рода томистома (Buffetaut, 1985).

Первый хвостовой позвонок имеет двояковыпуклую форму (опистопроцельный), что очень характерно для представителей торакозавроидной филетической линии. Дорсальные остеодермы субпрямоугольной формы с сильно уплощенным сагиттальным гребнем; некоторые с плохо сформированной контактной площадкой и округленными углами.

Зубы из передних отделов челюстей с высокой стройной коронкой округлого сечения. Кроме сагиттальных килей поверхность коронки лишь в исключительных случаях несет легкие продольные грани, но обычно она совершенно гладкая и инкрустирована лишь сетью продольных трещинок. Коронки задних зубов низкие, субтреугольные, сжатые латерально:рельеф их аналогичен рельефу коронок передних зубов.

С р а в н е н и е. Отличается от известных видов почти полным отсутствием рельефа зубных коронок (кроме сагиттальных гребней) и своеобразием мышечных гребней на вентральной поверхности квадратума, что в целом приближает описываемую форму более к гавиалу, чем к томистоме.

З а м е ч а н и я. Можно лишь предположить, что поздние "томистомины" частично адаптировались в той же нише, что и гавиалы, почему обнаруживаемое у

них конвергентное сходство с последними можно рассматривать как прогрессивный признак.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний эоцен Зайсанской котловины. Плохо определимые остатки, по-видимому, принадлежащие гавиалидам (?томистома), встречаются в Зайсанской котловине вплоть до верхов кустовской свиты, т.е. уже в раннеолигоценовых толщах.

Подкласс Lepidosauria Haeckel, 1868 (sensu Watson, 1957)

О Т Р Я Д Choristodera Cope, 1876 (suborder)

С е м е й с т в о Champsosauridae Cope, 1884

Род Tchoiria Efimov, 1975

Tchoiria: Ефимов, 1975, с.85.

Tchoiria: Ефимов, 1983, с.72.

Типовой вид - T.namsarai Efimov, 1975; нижний мел, апт-альб; хухтэкский горизонт; МНР, Хурэн-Дух.

Д и а г н о з. Череп низкий. Межптеригоидная яма большая, удлиненная, с острым передним краем; базисфеноид формирует всю ее заднюю часть, выходя на латеральные стороны короткими отростками. Хоаны открываются на расстоянии одной трети полной длины черепа от кончика рыла. Челюстное сочленение располагается на уровне затылочного. Около 300 челюстных зубов. Нижнечелюстной симфиз в четверть длины челюсти. Энтепикондилярное отверстие располагается на самом крае плечевой кости.

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Наиболее близок к хампсозавру, отличаясь более коротким рылом, наличием обширной межптеригоидной ямы, слабым развитием вторичного костного нёба, укороченностью нижнечелюстного симфиза, смещением челюстного сочленения, большим числом зубов и присутствием энтепикондилярного отверстия плечевой кости.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, апт-альб Центральной Монголии.

Tchoiria namsarai Efimov, 1975

Рис. 32, а,б,в,г

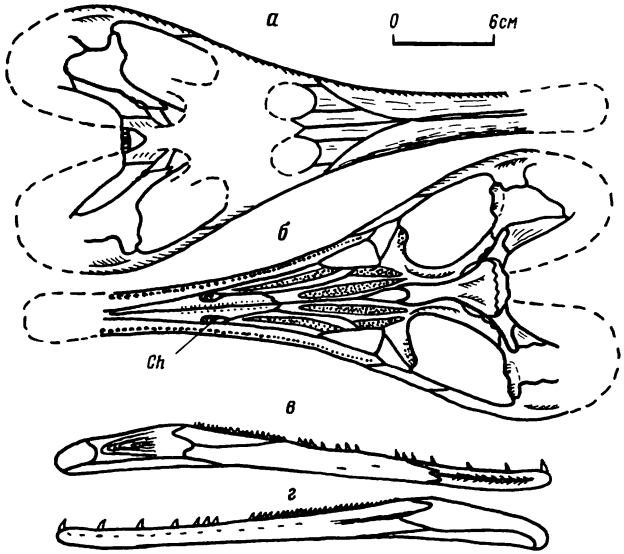
Tchoiria namsarai: Ефимов, 1975, с.83-93.

Г о л о т и п - ПИН, № 3386/1; неполный череп, передняя часть посткраниального скелета. Нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт; МНР, Хурэн-Дух.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагменты посткраниального скелета, экз. № 3386/4.

О п и с а н и е. Узкорылая форма с крайне гипертрофированными зонами прикрепления челюстных аддукторов височной группы (здесь мы приводим лишь краткое описание некоторых структур, неразличимых на рисунке; более полное описание см: Ефимов, 1985, с.85-93).

Р.Фокс (Fox, 1968) показывает между передней ушной, чешуйчатой, квадратной, крыловидной, теменной и задней ушной костями небольшую косточку - "неоморф", формирующую весь передний край птеригоквадратного отверстия. По его мнению, она является самостоятельным элементом черепа, возникшим для усиления связи между птеригоквадратом и мозговой коробкой. На нашем экземпляре "неоморф" также присутствует, но имеет четко выраженные швы только с крыловидной и квадратной костями. Контакт с ушными костями неясен, а граница с надвисочной слабо прослеживается только на одной половине черепа. Поэтому,



Р и с. 32. Tchoiria namsarai Efimov, 1975; голотип - ПИН АН СССР, № 3386/I. МНР, Хурэн-Дух; нижний мел, хухтэкский горизонт; череп:
а - сверху, б - снизу; левая ветвь нижней челюсти:
в - изнутри, г - снаружи

возможно, "неоморф" является частью одной из ушных костей или, скорее всего, надвисочной кости, поверхностно обособившейся от нее вследствие развития желобов глазнично-височной артерии, идущих от краниоквадратного отверстия. От упомянутого отверстия пролеживается также небольшой, но четкий желобок, идущий к вырезке тройничного нерва. Фокс (Fox, 1968) предполагает здесь прохождение его мандибулярной ветви. "Неоморф" обнаружен также у симедозавра (Russell-Sigogneau, Russell, 1978).

В средней узкой части базисфеноида, над вентро-латеральными гребнями видны входные отверстия ?видиевых каналов. Каждый канал начинается глубоким желобком, в задней части которого располагается входное отверстие церебральной ветви сонной артерии, уходящей сквозь толщу кости вперед и круто вверх, а далее впереди - входное отверстие небной артерии, идущей практически горизонтально.

Передние ушные кости формируют переднебоковые стенки мозговой коробки, контактируя сверху с теменными и верхнезатылочной, снизу с базисфеноидом и крыловидными, а сзади с задними ушными, надвисочными и квадратными костями. Расселл (Russell, 1956) рассматривал переднюю ушную кость как эпиптеригоид, но Фокс (Fox, 1968) полностью отверг это положение, находя в кости отпечатки переднего и части горизонтального полукружных каналов, а также их ампул. Кроме того, далеко впереди вырезки тройничного нерва Фокс обнаружил тонкий палочковидный эпиптеригоид, наклоненный вперед на 45° и, таким образом, находящийся в естественном положении. На нашем образце эпиптеригоиды не сохранились, но на дорсальной поверхности крыловидных костей, с обеих сторон от заднего края межптеригоидной ямы, имеются большие серповидные углубления, сходные и по форме и по положению с фасетками эпиптеригоидов современных ящериц.

Нёбные зубы очень мелкие, до I-2 мм высотой. Они, как и челюстные, сидят в неглубоких ямках, поверхность их покрыта грубыми продольными струйками эмали, а вершинки относительно сильно загнуты назад. В полости пульпы небные зубы несут такую же складчатость дентина, как и у челюстных зубов, но стенки последних относительно тоньше.

Блок гастральных ребер сохранился в естественном сочленении. Каждое ребро состоит из трех элементов: среднего и двух латеральных. Средний элемент обычно массивнее латеральных и представляет собой костный стержень овального поперечного сечения, заостряющийся на обоих концах. От передней, центральной части среднего элемента, в обе стороны отходят параллельные ему отростки. Иногда отростки отходят и от задней части элемента, но тогда они имеют неправильную форму и невелики. Отростки обычно тонкие и не достигают дистальных концов среднего элемента. С каждой стороны к дистальным концам (фасеткам) среднего элемента причленяются длинные и тонкие латеральные элементы, дистальные части которых слегка изогнуты вверх. Таким образом, брюшные ребра образовывали довольно плотную и не совсем ригидную костную корзину, поддерживавшую и бронировавшую брюшную полость животного.

Плечевая кость массивная, с расширенным дистальным и округлым проксимальным эпифизами. Энтепикондилярное отверстие щелевидное, смещено к краю кости, отделяясь лишь тонкой костной перемычкой. Эктепикондилярное имеет вид глубокого желобка. Дельтопекторальный гребень узок в средней части кости и расширяется к ее проксимальному концу. Кость перекручена так, что проксимальный эпифиз повернут к плоскости дистального на 45°.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел Центральной Монголии, Хурэн-Дух.

Род Irenosaurus gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а - от районного центра Ирэн близ местонахождения Хурэн-Дух.

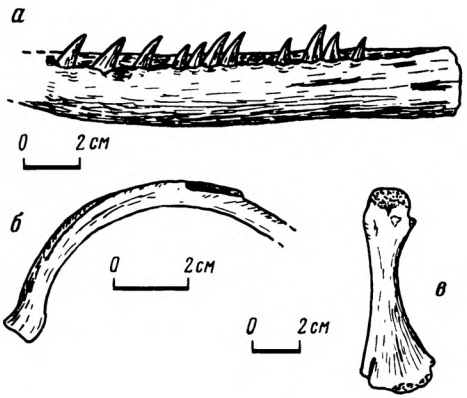
Т и п о в о й в и д - Irenosaurus egloni (Efimov, 1983), нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт; МНР, Средне-Гобийский аймак, Хурэн-Дух.

Д и а г н о з. Размеры небольшие. Головка плеча овального сечения. Наружная бугристость - зона отхождения сухожилий коракоидно-плечевого и грудного мускулов, обособлена от головки и выступает как массивное субтреугольное возвышение. Дельтовидный гребень, появляясь кпереди от наружной бугристости, отдает продолжение вдоль всего передненижнего края кости вплоть до уровня эктепикондилярного желоба. Собственно место отхождения дельтовидного мускула имеет вид небольшого ругозистого гребешка в проксимальной трети кости. Внутренняя бугристость, служившая областью прикрепления широчайшего мускула спины, выступает в виде тонкого отростка, отделенного глубокой депрессией от суставной поверхности головки.

Четко выражены и разделены пережимами мыщелки уплощенного дистального эпифиза плечевой кости. Над ульнарным надмыщелком выступает тонкий отросток для локтевого сгибателя кисти. Подобный отросток для сухожилий супинатора кисти имеется и на противоположном крае кости. Над радикальным надмыщелком нависает костный гребешок для прикрепления разгибателей кисти. Эктепикондилярный желоб открыт. Нет никаких следов энтепикондилярного отверстия.

С о с т а в р о д а. Один вид.

С р а в н е н и е. По-видимому, наиболее близок икехозавру, представлявше-



Р и с. 33. Фрагменты скелета хампсозавра. Ikechosaurus magnus (Efimov, 1979); голотип - ПИН АН СССР, № 559/501. МнР, Хамарин-Хурал; нижний мел, хухтэкский горизонт:

а - фрагмент нижней челюсти снаружи. Khurenodukhossaurus orlovi Sigogneau-Russell et Efimov, 1984: голотип - ПИН АН СССР, № 3386/3. МнР, Хурэн-Дух; нижний мел, хухтэкский горизонт:

б - туловищное ребро сбоку. Irenosaurus egloni (Efimov, 1983); голотип - ПИН АН СССР, № 3386/2. МнР, Хурэн-дух; нижний мел, хухтэкский горизонт:

в - плечевая кость

му "наземную" филетическую линию хампсозаврид Азии, отличаясь вместе с тем незамкнутостью эктепикондилярного отверстия и гипертрофированным развитием и сепарацией зон прикрепления мышечных сухожилий на плечевой кости (особенно бугристостей).

З а м е ч а н и я. Значительные морфологические различия в строении плечевых костей ирэнозавра и представителей известных родов хампсозаврид, по-видимому, следствие более значительных нагрузок, падавших на конечности животного. Морфофункциональный анализ реконструируемой мышечной системы плеча дает основание полагать, что ирэнозавр был животным достаточно широкой специализации. Он, по-видимому, мог хорошо передвигаться по берегу и в то же время быть отличным пловцом. Удивляет не столько мощное развитие зон прикрепления мышц, приводящих в движение плечо (дельтовидной, грудной, коракоидно-плечевой, подлопаточной и широчайшей спины), сколько развитие надмыщелков, связанных с мышцами предплечья и кисти. Это указывает на горизонтальное положение плеча у ирэнозавра и свидетельствует о значительной амплитуде движений кистей и стоп.

Тождественные морфологические различия в строении плечевых костей отмечены и у хампсозавра (Brown, 1905), что также объяснялось с экологической точки зрения. Тенденция к укреплению зон прикрепления мышц и эпифизов сопрягалась с некоторым укорочением рыла и возрастанием высоты черепа, т.е. девиацией в сторону более наземных короткорылых форм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт Центральной Монголии.

Irenosaurus egloni (Efimov, 1983)

Рис. 33, б

Tchoiria egloni: Ефимов, 1983, с.72

Г о л о т и п - ПИН, № 3386/2, фрагменты посткраниального скелета; МНР, Хурэн-Дух; нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, апт-альб Центральной Монголии (Хурэн-Дух).

Род Ikechosaurus Sigogneau-Russell, 1981

Ikechosaurus magnus (Efimov, 1979)

Рис.33, а

Tchoiria magna : Ефимов, 1979, с.56

Ikechosaurus magnus : Ефимов, 1983, с.71.

Г о л о т и п - ПИН, № 559/501, разрозненные остатки посткраниального скелета и нижней челюсти; МНР, Хамарин-Хурал; нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт.

М а т е р и а л. Голотип.

Д и а г н о з. Крупный хампсозаврид. Нижняя челюсть относительно высокая с крутым латеральным краем и резким изгибом ветвей, расходящихся в стороны. Зубные коронки сильно сжаты у основания в переднезаднем направлении, вследствие чего ячейки выпавших зубов, плотно прижатые друг к другу, вытянуто-овальные. Зубные коронки с четкими продольными струйками эмали и выдающимися сагиттальными гребнями.

Эктепикондилярному каналу плечевой кости соответствует глубокий желоб, который спереди открывается узким отверстием. Энтепикондилярное отверстие незамкнуто. Присутствует лишь небольшой выступ, вероятно, несший отросток, ограничивающий снизу энтепикондилярный проход.

С р а в н е н и е. Отличается от I. sunailinae из мела Китая более округлой формой зубных "альвеол".

З а м е ч а н и я. Как известно, у хампсозавра, симедозавра и ирэнозавра энтепикондилярное отверстие плечевой кости отсутствует, а эктепикондилярное часто не замыкается. У чойрии эктепикондилярный канал замкнут, у хурэндухозавра имеет вид глубокого желоба, не закрытого с внешней стороны. Энтепикондилярный проход всегда замкнут у чойрии, ограничен костными отростками у икехозавра, а в некоторых случаях на кости нет никаких его следов, как, например, у хурэндухозавра, ирэнозавтра и на правом плече типового экземпляра Ikechosaurus magnus. Таким образом, ясно, что энтепикондилярное отверстие, служившее для прохождения плечевой артерии и медиального нерва и отсутствующее у позднемеловых и третичных хампсозаврид полностью теряет свою функциональную роль уже среди раннемеловых форм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, апт-альб Юго-Восточной Монголии.

Род Khurenduknosaurus Sigogneau-Russell of Efimov, 1984

Khurendukhosaurus: Sigogneau-Russell et Efimov, 1984.

Т и п о в о й в и д - K. orlovi Sigogneau-Russell et Efimov, 1984. Нижний мел, апт-альб; МНР, Хурэн-Дух.

Д и а г н о з. Размеры средние. Шейные ребра уплощены в переднезаднем направлении, как у хампсозавра, и несут продольный острый гребешок. Спинные ребра изогнуты значительно сильнее, чем у чойрии, и дистальный "пахистоз" их не выражен. Характерно полное сращение коракоида и лопатки. Коракоид с инфрагленоидным бугром.

Горизонтальные ветви межключицы полностью перекрыты вентрально ключицами. Вертикальные ветви кости более выпуклы вентрально, чем дорсально. Головка плеча несколько пролонгируется вдоль кости как у симедозавра. Нет энтепикондилярного отверстия. Невральные дуги позвонков прочно срастались с телами: шов между ними не различим. Характерно наличие больших узких площадок на задних поверхностях грудных ребер - вероятных зон прикрепления межреберной мускулатуры.

С о с т а в. Один вид.

С р а в н е н и е. Отличается от известных родов полным срастанием невральных дуг с телами позвонков, иной конфигурацией костей плечевого пояса и ребер, присутствием своеобразных обширных мышечных фесеток на грудных ребрах (кроме симедозавра), отсутствием энтепикондилярного отверстия (от чойрии).

З а м е ч а н и я. Хурэндухозавр резко отличается от других родов прочным срастанием невральных дуг с телами позвонков. А ведь этот признак вообще не характерен для известных представителей семейства, и у Копа (Cope, 1876) шов между телами позвонков и невральными дугами был одним из основных критериев при выделении группы хористодер. Вытянутая и сжатая форма позвоночного столба, укороченные ключицы и крутой изгиб спинных ребер характерны только для этого необычного животного. Отсутствие реберного "пахиостоза" (здесь - дистальное вздутие) и развитие фасеток межреберной мускулатуры сближает хурэндухозавра с наземной филетической линией хампсозаврид.

Хурэндухозавр обладал несколько удлиненным, относительно высоким телом и консолидированным позвоночным столбом. Необычная подвижность шейного отдела, отмеченная для хампсозавра (морфологически это боковая скошенность сочленовных поверхностей тел позвонков) дополнялась здесь увеличением длины шеи. Развитие межреберной мускулатуры, возможно, говорит об активизации дыхательной функции. По-видимому, это было животное достоточно гибкое и юркое, способное перебегать из водоема в водоем. Как хищник оно, очевидно, было более активным, нежели хампсозавр - подводный охотник из засады.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний мел, апт-альб Центральной Монголии.

Khurendukhosaurus orlovi Sigogneau-Russell et Efimov, 1984

Рис.33, в

Khurendukhosaurus orlovi: Sigogneau-Russell et Efimov, 1984

Голотип - ПИН, № 3386/3, фрагменты посткраниального скелета: шейные и спинные ребра, фрагмент ключицы, межключица, лопатки и коракоиды, плечевая кость; МНР, Хурэн-Дух; нижний мел, акт-альб, хухтэкский горизонт.

М а т е р и а л. Фрагменты посткраниального скелета, экз. № 3386/6 той же локализации, что и голотип.

О п и с а н и е. Поперечные отростки межключицы короткие; продольный отросток сужен у основания и значительно изгибается дорсально. Сочленовная поверхность ключиц прикрывает всю вентральную сторону поперечных отростков межключицы. Массивные ключицы укорочены. Гленоидные поверхности скапуло-коракоидного комплекса хорошо оформированы, что допускало большую подвижность в плечевом суставе.

Плечевая кость с эктепикондилярным желобом. Дистальный эпифиз кости лишь слегка уплощен и надмыщелки его практически не расчленены.

Туловищные позвонки со слившимися диапофизами и парапофизами и ребра этого отдела одноголовчаты. Остистые отростки позвонков дорсально ругозисты, расширены и уплощены. Эта особенность говорит о сильном развитии поперечно-остистых

мышц и сухожилий, консолидирующих позвоночный столб. По-видимому, вдоль хребта располагался такой же кожный спинной гребень, наличие которого предполагается у хампсозавров.

Грудные ребра без дистального вздутия - "пахиостоза"; тупой край их мог иметь хрящевое продолжение.

Головка бедра массивная, овального сечения. Чрезвычайно развит трохантер. Он обособлен от головки и выступает как мощный продольный гребень с ругозистой поверхностью.

Распространение. Нижний мел, апт-альб, хухтэкский горизонт Центральной Монголии.

ГЛАВА VI

НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ МЕТАМЕЗОЗУХИЙ

Инфраотряд метамезозухий - достаточно компактная группа, по уровню организации занимающая промежуточное положение между протозухиями и эузухиями. Позиция метамезозухий в центре основного филогенетического ствола крокодилов позволяет рассматривать отдельные морфологические структуры в их развитии во времени. Таким образом, они представляются не как статичные образования, а как находящиеся на определенном (мезозухоидном) этапе развития. При этом выявляются вполне определенные закономерности морфологической эволюции, дающие возможность использовать их для филогенетических построений.

Окостенение мезэтмоида. Обонятельные тракты современных крокодилов обычно заключены в хрящевые или перепончатые ткани. Обнаруженное у шамозухид вертикальное костное образование в области ветвления обонятельных нервов, латеральных носовых артерий и продольного венозного синуса вплоне соответствует рудименту окостенений этмосфеноидного комплекса (см. рис.22). Указанная структура вряд ли появляется у шамозухид случайно. Можно предположить, что у древних крокодилов - протозухий - окостенение сфенэтмоида было более полным, но в процессе эволюции у мезозухий сохранилась только его мезэтмоидная часть, а у эузухий окостенение исчезает полностью, т.е. процесс распада костного сфенэтмоида можно было бы связать с постепенной "амфибизацией" образа жизни крокодилов. Такое предположение оказалось бы верным в случае обнаружения окостенений сфенэтмоида у примитивных крокодилов или же у псевдозухий. Однако подобного рода костные структуры у них неизвестны. Поэтому единственным аргументом в защиту предлагаемой гипотезы является фактор трудности обнаружения костных образований этмоидальной области.

Располагаясь на вентральной поверхности передней части лобной кости, сфенэтмоид сам по себе не доступен для наблюдения без вскрытия крыши черепа и лишь на разломе можно обнаружить это небольшое костное образование. Также фрагментарный материал, в частности неассоциированная лобная кость, часто не показывает присутствия сфенэтмоида, ибо он легко отделялся от кости, не имея с ней прочного шовного контакта. Нет сомнения, что только при учете всех особенностей расположения и сохранности костного сфенэтмоида можно надеяться на обнаружение его у других групп мезозухий и протозухий. И лишь в этом случае

можно будет сделать определенные выводы о причинах и направлении распада костной основы сфенэтмоида, используя этот процесс для выяснения нюансов филогенетических отношений среди крокодилов.

Метаморфоз базикраниума. Как показал Тарзитано (Tarsitano, 1985), у современных крокодилов в постнатальном периоде развития основание мозговой коробки принимает субвертикальное положение, что приводит к модификации системы базикраниальных воздушных синусов, изменению позиции прилежащих частей птеригоидов и основной затылочной кости. Метамезозухии резко выделяются среди мезозухий наличием подобного метаморфоза базикраниума,что несомненно подтверждает их предковое для эузухий положение. Таким образом, "вертикализация" базикраниума наследуется настоящими крокодилами непосредственно от метамезозухий.

Метаморфоз базикраниума, по-видимому, нельзя связать с развитием вторичного костного нёба, ибо он наблюдается также и у терапод. По-видимому, толчком к метаморфозу базикраниума могла быть перестройка аддукторного механизма челюстей, обнаруживаемая в перемещении зон прикрепления мышц. Последовательность процесса прослеживается при сличении форм с различной степенью краниального метаморфоза. В ходе филогенеза птеригоиды как бы "наваливаются" спереди на базисфеноид, причем фланги их постепенно усиливаются и смещаются назад.

Так, на первом этапе (в частности, у ряда псевдозухий) в конструкции, еще допускающей некоторую подвижность базиптеригоидного сочленения, усилия крыловидных мышц не могли влиять на позицию базисфеноида. Горизонтальный базисфеноид широко вклинивается в межптеригоидную яму, подразделяя ее своим ростром на две половины. В дальнейшем при закрытии межптеригоидной ямы сомкнувшиеся и усилившиеся как база для прикрепления мышц птеригоиды непосредственно оказывали механическое давление на базисфеноид, допуская горизонтальное положение лишь его передней ростровой части. Основная масса тела базисфеноида уже занимала субвертикальную позицию. Для этой стадии характерно упрочение краниоквадратного контакта, который у теропод и птиц и в дальнейшем еще сохраняет некоторую подвижность. Подобное положение часто трактовалось как исходное для птиц и крокодилов. На следующем этапе, характеризующем отделение крокодилов от псевдозухий, происходит явное усиление монимостилии и, как следствие этого, усиление аддукторов, прикреплявшихся к квадратуму. При этом у ранних крокодилов-протозухий базисфеноид еще сохраняет субгоризонтальное положение, вклиниваясь между отростками птеригоидов. Это состояние в целом наследуется нотозухиями и талаттозухиями. Но для этой стадии, что очень важно, еще характерно переднее положение флангов птеригоидов, особенно ослабленных у талаттозухий.

У метамезозухий дальнейшее усиление задних челюстных аддукторов (см. ниже) способствовало более выраженному смещению флангов птеригоидов назад, что в значительной степени изменило вектор усилия соответствующих мышц и привело к давлению на базисфеноид, вынудив кость принять вертикальное положение. Таким образом, различия в степени метаморфоза у различных групп крокодилов вполне объяснимы с позиции последовательной трансформации аддукторного механизма и их, по-видимому, нельзя рассматривать как признаки глубокой полифилии отряда (Tarsitano, 1985). Это лишь вполне определенные ступени морфологической эволюции отряда, указывающие скорее на единство его филогенеза.

Пневматизация черепа. Среди современных крокодилов сифональные структуры черепа ярче выражены у молодых особей. У взрослых животных пневмосистема базикраниума, особенно квадратума, несет явные черты деградации. Пневматизация

черепа у метамезозухий по степени развития очень близка к наблюдаемой у эузухий, за исключением некоторых нюансов, о которых здесь следует особо упомянуть. Это прежде всего касается элементов, уже не обнаруживаемых у эузухий и, по-видимому, унаследованных метамезозухиями непосредственно от протозухий. Хорошо известно, что протозухии обладали самой совершенной пневмосистемой черепа. В процессе эволюции по мере перехода крокодилов к водному образу жизни многие костные синусы и сифоны, сливаясь, в целом уменьшались в числе и объеме, костные перегородки между ними становились толще и ткани окружавших костей приобретали выраженную спонгиозность. Проходил процесс модификации или, лучше сказать, деградации пневмосистемы черепа, уже у ряда мезозухий достигший крайне высокой степени. Отдельные сосуды и нервы, проходящие у протозухий через полости воздушных синусов, у эузухий в связи с сокращением объема синусов образовывали проходы уже в толще костей. Это прежде всего касается трасс 9-I2-х пар головных нервов. У метамезозухий, в частности у сунозуха, наблюдается прохождение 9-I0-х нервов через пространство ромбоидального синуса. Подобное состояние, по-видимому, непосредственно унаследовано от протозухий и известно также у проблематичного протозухида - зупневматозуха (Crompton, Smith, I980). Более того, у кансайзуха и передние ветви нервов I2-й пары пересекают воздушную полость вертикального ответвления ромбоидального синуса. У современных крокодилов пути прохождения упомянутых нервных стволов отделены костной тканью от полости ромбоидального синуса и его ответвлений. Отмеченная закономерность преобразования трасс головных нервов подтверждает связующее положение метамезозухий между протозухиями и эузухиями.

Костное дно среднего уха у метамезозухий явно двураздельно и формируется двумя поперечными костными карманами, разделенными перегородкой.

Гомологичные синусы (правда, несколько иной формы) хорошо развиты у аллигаторид и последовательно теряют свою двураздельность у крокодилид и гавиалид. Оба синуса собственно формируются квадратной костью и имеют сифональные связи с ее воздушными полостями. По-видимому, имеющиеся у метамезозухий в стенках и внутри квадратума воздушные полости - лишь рудиментарные остатки мощнейшей сифональной системы квадратума протозухий (Hechtet Tarsitano I983). В процессе эволюции полости квадратума деградировали, перфорации затянулись костной тканью, что, по-видимому, могло быть следствием формирования ушной вырезки (отсутствует у протозухий) и медиального смещения барабанной перепонки, уже у метамезозухий непосредственно прилегающей к вадратуму. Сохранившиеся отверстия и карманы квадратума оказались всецело в полости среднего уха. Характерно, что воздушный канал между полостью среднего уха и нижней челюстью у метамезозухий топографически уже не был связан с внутриквадратными полостями и имел самостоятельное входное отверстие в заднелатеральном углу барабанной полости (как у эузухий). Передний синус костного дна среднего уха через узкий латеральный канал соединялся с обширной круглой внутриквадратной полостью, которая посредством аналогичного сифона открывалась на латеральной поверхности кости в виде бокового воздушного отверстия квадратума, лежащего обычно под барабанной перепонкой. Упомянутая внутриквадратная полость узким сифоном, направленным назад, соединялась с еще одной полостью в задней своей части, принимающей медиально сифон, отходящий от заднего синуса костного дна среднего уха. Таким образом, у метамезозухий функционировала своеобразная система сообщающихся полостей квадратума, связанных с полостью среднего уха. Можно с некоторой до-

лей уверенности предположить акустическую (резонансную) и компенсационную (связь через ромбовидный синус с глоткой) роль пневмосистемы периотической области, унаследованную метамезозухиями от наземных предков - протозухий.

У современных крокодилов сифональная система периотической области представлена в несколько деградированном виде в сравнении с метамезозухиями. Полости квадратума занимают меньший объем, часто редуцируется один из синусов костного дна среднего уха, почему оно приобретает однокамерное строение; в терминальной стадии закрывается боковое воздушное отверстие квадратума. Однако общая картина редукции сифональной системы показывает, что исходным типом вполне можно считать протозухоидный, переходным метамезозухоидный и конечным эузухоидный. Единство эволюции сифональной системы - еще одно подтверждение монолитности отряда крокодилов.

Гипертрофия задних челюстных аддукторов. Для метамезозухий очень характерно весьма совершенное развитие гребней для прикрепления задних челюстных аддукторов на вентральной поверхности квадратных костей. Не касаясь здесь топографии гребней (см. описание Shamosuschus ulgicus в гл.У), следует отметить, что такой степени высоты и резкости зоны прикрепления задних аддукторов не достигают ни в одной другой группе крокодилов. Причины такого развития задних аддукторов челюсти, по-видимому, кроются в необычном соотношении сил всего комплекса челюстных аддукторов метамезозухий. Следует предположить, что подобное гипертрофированное развитие задних аддукторов нижней челюсти было унаследовано метамезозухиями непосредственно от протозухий. Однако прямых данных об этом пока нет. Но у нотозухий - прямых дериватов протозухий - все-таки отмечена явная гипертрофия гребней задних челюстных аддукторов (Buffetaut, 1976), хотя и не достигшая той степени (разрыв и нерезкость гребней), которая характерна для метамезозухий. Таким образом, представляется вероятным, что уже протозухии в связи со стабилизацией квадратума получили жесткую платформу для прикрепления задних аддукторов, чего не имели их непосредственные предки - псевдозухии. Метамезозухии подхватили этот вариант морфологической эволюции и достигли совершенства в превалирующем развитии задних челюстных аддукторов. Совершенно иным путем пошло развитие талаттозухий, использовавших в основном аддукторную силу "височных мышц" (гигантские зоны прикрепления в расширенных верхних височных окнах). Отделившиеся от метамезозухий эузухии вследствие каудального смещения хоан, получили усиление зон для прикрепления птеригоидных мышц (Dollo, 1883), принявших на себя дополнительные нагрузки при окклюзии челюстей, допустив тем самым ослабление задних аддукторов. Таким образом, эузухии уже не обладают "задними челюстными аддукторами" той силы, какая наблюдалась у метамезозухий, что и сказалось в деградации зон их прикрепления на вертикальной поверхности квадратума. Гипертрофия зон прикрепления задних аддукторов нижней челюсти у метамезозухий - лишь определенная эволюционная стадия модификации аддукторного механизма, через которую прошли крокодилы. Примечательны в этом отношении наблюдения П.Додсона (Dodson, 1975) над перестройкой аддукторного механизма в процессе ранних стадий онтогенеза у крокодилов.

Предглазничные ямы и максиллярные депрессии. Предглазничные ямы обычно редуцируются у метамезозухий, в редких случаях сохраняясь в виде точечных отверстий впереди слезных костей. У гониофолидид, кроме того, выражены своеоб-

разные нескульптированные впадины на латеральных краях челюстных костей, топографически оторванные от предглазничных отверстий и называемые максиллярными депрессиями. Такое положение максиллярных депрессий и предглазничных отверстий отмечено нами у сунозуха. У шамозухид полностью редуцируются как предглазничные отверстия, так и максиллярные депрессии.

Максиллярные депрессии иногда связывают с местоположением желез (Langston, 1973), которые некоторыми исследователями помещались и в предглазничных ямах (Broom, 1913). Если предположить, что предглазничные окна и максиллярные депрессии действительно вмещали железы типа солевыводящих, то остается непонятным видимый разрыв предглазничных и максиллярных их долей. Некоторый свет на происхождение предглазничных структур, по-видимому, проливает характер их расположения у шартегозуха из поздней юры Монголии. Несмотря на то что шартегозух относится нами к нотозухиям, филогенетически он несомненно близок к той точке радиации мезозухий, на которой разошлись нотозухии и метамезозухии. Предглазничные ямы шартегозуха почти закрытого типа, т.е. не имеют отверстий, прободающих крышу черепа. Такая позиция окон сходна с наблюдаемой у аберрантного нотозуха Libycosuchus, которому приписывается наличие максиллярных депрессий (Stromer, 1914). У шартегозуха предглазничные ямы, расширяясь, непосредственно переходят в область максиллярных депрессий, формируя характерные выемки на лабильных поверхностях челюстных костей. Можно предположить, что такая позиция предглазничных ям была исходной для метамезозухий. Затем, вследствие редукции долек желез, располагавшихся в предглазничных ямах, происходило топографическое смещение основной массы железы к лабиальному краю челюсти, где и формировался карман, собственно и называемый максиллярной депрессией. При таком положении протоки железы могли открываться непосредственно близ угла рта. Питание в данном случае "максиллярной железы" у шартегозуха и гониофолидид смогло еще осуществляться веточками небной артерии, выходящими через крошечное отверстие впереди слезной кости. В дальнейшем у высших метамезозухий солевыводящую функцию принимают на себя железы основания языка (как у современных крокодилов) и следы предглазничных желез полностью исчезают. Таким образом, трансформация структур предглазничной области у крокодилов представляла собой последовательный процесс, который предположительно можно связать с распадом грозди предглазничных солевыводящих желез.

Отмеченные закономерности присущи как метамезозухиям, так и нотозухиям, что не подтверждает особый филогенетический статус последних. Скорее всего, метамезозухии и нотозухии - дериваты одной общей группы крокодилов, приближенной протозухиям. Дальнейшая эволюция метамезозухий была прямо прогрессивной, у нотозухий же она носила явно инадаптивный характер, что способствовало увеличению диапазона морфологических различий к терминальному этапу существования обеих групп.

Редукция посттемпоральных отверстий. У современных крокодилов посттемпоральные отверстия обычно затянуты жироподобной массой. У одного из поздних метамезозухий - шамозуха - вполне различимы несколько сосудистых желобков, пересекающих дорсальную поверхность верхнезатылочной кости и связывающих трансверзальный воздушный синус и канал височно-глазничной артерии с посттемпоральным отверстием. Можно лишь предположить, что у архаичных крокодилов посттемпоральные отверстия несли все-таки какую-то функцию, в частности через них могли происходить трофические связи периотической и затылочных областей. Косвенно

подтверждением этому могут быть значительные размеры посттемпоральных отверстий у псевдозухий, например у сфенозуха. Редукция посттемпоральных отверстий произошла у крокодилов достаточно рано и ее степень может быть показателем эволюционного уровня лишь при сличении самых архаичных представителей группы.

Модификация краниоквадратного прохода. По-видимому, лишь со стабилизацией квадратума и полным его срастанием с парокципитальным отростком опистотики краниоквадратный проход получил облик приближенный к тому, который мы имеем у эузухий. Вместе с тем от протозухий к эузухиям трасса краниоквадратного прохода в значительной степени преобразовывалась, что в целом выражалось в степени его замкнутости. У псевдозухий краниоквадратный проход был полуоткрытого типа, т.е. на значительном протяжении он не был заключен в костную основу. Такое положение прямо являлось следствием стрептостилии. Следы этого морфологического этапа обнаруживаются даже у высших метамезозухий, в частности, у шамозухид, краниоквадратный канал которых, широко зияя сзади, лишь в передней части замкнут крошечными отростками опистотики и квадратума. Более того, у шамозухид, как, по-видимому, и у протозухий (например, у эупневматозуха), трасса канала располагалась всецело в пределах парокципитального отростка. У эузухий прочно сросшиеся квадратум и парокципитальный отросток формируют длинный и узкий проход, вмещающий также и барабанную струну. Интересно, что у шамозухид желобок барабанной струны был еще тесно связан с квадратной костью и значительно отделен от прохода височно-глазничной артерии. В процессе эволюции краниоквадратного прохода трассы барабанной струны и височно-глазничной артерии сближались. Таким образом, модификация краниоквадратного прохода в целом сказалась в постепенном его замыкании, связанном с консолидацией парокципитального отростка и квадратума, который в терминальной стадии также формировал его стенку. Степень замкнутости краниоквадратного прохода вполне может быть индикатором эволюционного уровня.

Таким образом, отмеченные морфологические черты метамезозухий, с одной стороны, можно считать унаследованными от протозухий, а с другой - явившимися исходными для настоящих крокодилов - эузухий. Единство направления морфологической эволюции различных групп крокодилов в целом является подтверждением монофилетического их происхождения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучение ископаемых крокодилов и хористодер с территории Монголии и СССР еще далеко от завершения. Вместе с тем уже на данном этапе виден определенный прогресс. В фаунистическом отношении рассматриваемые регионы оказались ничуть не беднее других областей Земного шара, чего нельзя было сказать десятилетие назад. Вероятно, Азия была одним из основных центров формирования отряда хористодер и здесь же, возможно, происходило становление самой прогрессивной группы мезозухий - метамезозухий, эволюция которых впоследствии привела к настоящим крокодилам. Территорию Монголии и СССР теперь можно рассматривать как очень важное звено межконтинентальных миграций амфибиотических форм, несмотря на обилие эндемичных групп даже семейственного ранга. Появилась явная возможность использовать находки водных диапсид для стратиграфических корреляций континентальных отложений. Превосходные остеологические материалы по группе метамезозухий дали возможность осветить многие вопросы морфологии крокодилов, проследить этапы их морфологической эволюции. Это в целом укрепило монофилетическую концепцию их происхождения.

Еще не обработанные сборы самых последних лет дают основание надеяться на выявление многих неясностей эволюции обеих групп водных диапсид, что, несомненно, послужит весомым вкладом в палеонтологические исследования.

ЛИТЕРАТУРА

Бадамгарав Д., Решетов В.Ю. Палеонтология и стратиграфия палеогена Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1985. 104 с. (Тр.ССМПЭ; Вып.25).

Бажанов В.С., Костенко Н.Н. Геологический разрез Джунгарского Актау и его палеозоологическое обоснование // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука. 1961. Т.3. С.47-52.

Барсболд Р. Хищные динозавры мела Монголии. М.: Наука, 1983. 117 с. (Тр. ССМПЭ; Вып.19).

Бендукидзе О.Г., Чхиквадзе В.М. Предварительные результаты изучения ископаемых рептилий, амфибий и птиц Тургая и Устюрта // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1976. Т.51, № 5. С.156.

Борисов Б.А. Стратиграфия верхнего мела и палеоген-неогена Зайсанской впадины // Тр. ВСЕГЕИ. Н.С. 1963. Т.94. С.11-75.

Борисяк А.А. Об остатках крокодила из верхнемеловых отложений Крыма // Изв. имп. Акад.наук. 1913. Т.7, № 10. С.555-558.

Верзилин Н.Н. Генезис верхнемеловых отложений Южной Монголии на основе тафономических наблюдений // Вестн. ЛГУ. Геология. География. 1978. № 12. С.11-25.

Габуния Л.К. Среднеэоценовая фауна млекопитающих Зайсанской котловины // Докл. на сес. Межвед. комис. по стратиграфии палеогена. Л., 1970. С.11-15.

Габуния Л.К., Гуреев А.А., Ефимов М.Б. и др. Фауна палеогена Зайсанской котловины // Тр. ВСЕГЕИ. Н.С. 1983. Т.322. С.98-115.

Геккер Р.Ф. Каратауское местонахождение фауны и флоры юрского возраста. М., Наука. 1948. (Тр. ПИН АН СССР; Т.15, вып.1).

Геккер Р.Ф., Осипова А.И., Бельская Т.Н. Ферганский залив палеогенового моря Средней Азии. М.: Изд-во АН СССР, 1962. Т.1. 335 с.

Дуброво И.А., Капелист К.В. Каталог местонахождений третичных позвоночных УССР. М.: Наука, 1979. 155 с.

Ефимов М.Б. Позднемеловые крокодилы Средней Азии и Казахстана // Палеонтол. журн. 1975а. № 3. С.146-149.

Ефимов М.Б. Хампсозаврид из нижнего мела Монголии // Ископаемая фауна и флора Монголии. М.: Наука, 1975б. С.84-93. (Тр. ССМПЭ; Вып.2).

Ефимов М.Б. Древнейший крокодил с территории СССР // Палеонтол. журн. 1976а. № 1. С.126-128.

Ефимов М.Б. Первая находка аллигатора (Crocodylia) в раннем палеогене Монголии // Палеонтология и биостратиграфия Монголии. М.: Наука, 1976б. С.105-106. (Тр.ССМПЭ; Вып.3).

Ефимов М.Б. Надотряд Crocodylia // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, 1978а. С.53-57.

Ефимов М.Б. Обзор ископаемых крокодилов СССР // Бюл.МОИП. Отд.геол. 1978б. Т.53, № 3. С.157.

Ефимов М.Б. Чойрия (Champsosauridae) из раннего мела Хамарин-Хурала, МНР // Фауна мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1979. С.56-57 (Тр.ССМПЭ; Вып.8).

Ефимов М.Б. О параллигаторидах Монголии и СССР // Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977-1978 гг. М.: Наука, 1980. С.103.

Ефимов М.Б. Новые подзнемеловые параллигаторы Монголии // Ископаемые позвоночные Монголии. М.: Наука, 1981. С.26-28. (Тр. СМПЭ; Вып.15).

Ефимов М.Б. Новые ископаемые крокодилы с территории СССР // Палеонтол. журн. 1982а. № 2. С.146-150.

Ефимов М.Б. Первые находки остатков зифодонтных крокодилов на территории СССР // Бюл. МОИП. Отд.геол. 1982б. Т.57, № 3. С.121-122.

Ефимов М.Б. Двуклыковый крокодил из верхнего мела Таджикистана // Палеонтол. журн. 1982в. № 4. С.115-116.

Ефимов М.Б. Хампсозавриды Центральной Азии // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983а. С.67-75. (Тр.ССМПЭ; Вып.24).

Ефимов М.Б. Обзор ископаемых крокодилов Монголии // Ископаемые рептилии Монголии. М.: Наука, 1983б. С.76-96. (Тр.ССМПЭ; Вып.24).

Ефимов М.Б. Ископаемые крокодилы Зайсанской котловины // Флора и фауна Зайсанской впадины. Тбилиси: Мецниереба, 1984. С.67-76.

Ефимов М.Б., Чхиквадзе В.М. Обзор находок ископаемых крокодилов СССР // Изв. АН ГССР. Сер. биол. 1987. Т.13, № 3. С.200-207.

Ефимов М.Б. Об ископаемых крокодилах Монголии и СССР // Ископаемые рептилии и птицы Монголии. М.: Наука, 1988. С.82-86. (Тр.ССМПЭ; Вып.34).

Ивахненко М.Ф. Пермские парарептилии СССР. М.: Наука, 1987. 160 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т.223).

Казнышкин М.Н. Новые сведения о позднеюрских черепахах Северной Ферганы // Вопр. герпетологии. 1985. № 6. С.91-92.

Конжукова Е.Д. Новые ископаемые крокодилы из Монголии. 1954. С.172-193. (Тр. ПИН АН СССР; Т.48).

Кузнецов В.В. Крокодилы нижнего палеогена Зайсанской котловины // Материалы по истории фауны и флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1961. Т.3. С.177-179.

Лавров В.В., Ерофеев В.С. Стратиграфия третичных толщ Зайсанской впадины // Вестн. АН КазССР. 1958. № 11. С.68-82.

Мартинсон Г.Г. Позднемеловые моллюски Монголии. М.: Наука, 1982. 81 с. (Тр. ССМПЭ; Вып.17).

Несов Л.А. Раннемеловой фаунистический комплекс рептилий Средней Азии // Вопр. герпетологии. 1973. № 3. С.130-131.

Несов Л.А. Черепахи и некоторые другие рептилии мела Каракалпакии // Там же. 1977. № 4. С.155-156.

Несов Л.А. Амфибии и рептилии в экосистемах мела Средней Азии // Вопр. герпетологии. 1981. № 5. С.91-92.

Несов Л.А. Новые данные о позвоночных позднего мезозоя СССР // Там же. 1985а. № 6. С.148-149.

Несов Л.А. Закономерности исторических преобразований экосистем приморских низменностей Средней Азии и Казахстана // Становление и эволюция континентальных биот. Л.: Наука, 1985б. С.53-54. (Тез.докл. XXXI сес. ВПО).

Несов Л.А., Головнева А.Б. Изменения комплексов позвоночных сеномана-сантона (поздний мел) Кызылкумов // Палеонтология и эволюция биосферы. Л.: Наука, 1983. С.126-134. (Тр.XXУ сес. ВПО).

Несов Л.А., Казнышкина Л.Ф., Черепанов Г.О. Динозавры, крокодилы и другие архозавры позднего мезозоя Средней Азии и их место в экосистемах // Теоретические и прикладные аспекты современной палеонтологии. Л.: Наука, 1987. С.46-47. (Тез.докл. XXXIII сес. ВПО).

Новодворская И.М. Тафономия местонахождения нижнемеловых позвоночных Хурэн-Дух, МНР // Фауна и биостратиграфия континентального мезозоя и кайнозоя Монголии. М.: Наука, 1974. С.305-313. (Тр.ССМПЭ; Вып.1).

Очев В.Г. Морские крокодилы в мезозое Поволжья // Природа. 1981. № 5. С.103.

Раммельмейер Е.С. Моллюски из мезозойских озерных отложений хребта Каратау // Тр. ПИН АН СССР. 1948. Т.15, вып.1.С.99-101.

Решетов В.Ю., Шевырева Н.С., Трофимов Б.А., Чхиквадзе В.М. Позвоночные местонахождения Андарак-2: (Средний эоцен) // Бюл. МОИП. Отд.геол. 1978. Т.3, № 4. С.151-152.

Рогович А.С. Исследование формации бурового угля Киевской губернии // Зап.Киев. о-ва естествоиспытателей. 1875. Т.4, вып.1. С.46-49.

Рождественский А.К. Новые данные о местонахождениях динозавров на территории Казахстана и Средней Азии // Научн.тр. Ташк. ун-та. Геология. 1964. Вып.234. С.227-241.

Рождественский А.К. На поиски динозавров в Гоби. М.: Наука, 1969, 291 с.

Рождественский А.К. Изучение меловых рептилий в России // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С.90-99.

Рождественский А.К. Кансайское местонахождение меловых позвоночных в Фергане // Ежегодник ВПО. Л.: Наука, 1977. С.235-247.

Рождественский А.К., Хозацкий Л.И. Позднемезозойские наземные позвоночные азиатской части СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С.82-92.

Романовский Г.Д. Материалы для геологии Туркестанского края. СПб., 1878. Вып.1. 167 с.

Синицын В.М. Введение в палеоклиматологию. М.: Наука, 1967. 232 с.

Соседко А.Ф. Кладбище позвоночных в центре пустыни Кызыл-кум // Соц.наука и техника. 1937. № 1. С.106-111.

Сочава А.В. Стратиграфия и литология верхнемеловых отложений Южной Монголии // Стратиграфия мезозойских отложений Монголии. Л.: Наука, 1975. С.113-183. (Тр. СМИГЭ; Вып.13).

Сычевская Е.К. Пресноводная палеогеновая ихтиофауна СССР и Монголии. М.: Наука, 1986. 156 с. (Тр. СМПЭ; Вып.29).

Толстикова Н.В. Стратиграфическое расчленение палеоген-неогеновых континентальных отложений Зайсанской впадины по двустворчатым моллюскам // Докл. АН СССР. 1971. Т.197, № 3. С.667-670.

Хозацкий Л.И. Кайнозойские наземные пресмыкающиеся азиатской части СССР // Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений азиатской части СССР. Л.:"Наука",1967.С.215-218.

Черепанов Г.О. О строении мозговой коробки мелового крокодила из группы Mesosuchia // Вопр. герпетологии. 1981. № 5. С.148-149.

Чхиквадзе В.М. Новые данные о третичных черепахах Грузии // Сообщ. АН ГССР. 1973а. Т.69, № 3. С.745-748.

Чхиквадзе В.М. Третичные черепахи Зайсанской котловины. Тбилиси: Мецниереба, 1973б. 100 с.

Шевырева Н.С. Палеогеновые грызуны Азии. М.: Наука, 1976. 115 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т.158).

Шилин П.В., Романова Э.В. Сенонские флоры Казахстана. Алма-Ата: Наука, 1978. 176 с.

Шувалов В.Ф., Чхиквадзе В.М. Бамбу-Худук - новое крупное местонахождение верхнемеловых черепах на юго-западе Монголии // Сообщ. АН ГССР. 1974. Т.76, № 2. С.481-484.

Шувалов В.Ф. Стратиграфия мезозоя Центральной Монголии // Стратиграфия мезозойских отложений Монголии. Л.: Наука, 1975. С.50-112.

Anderson H.T. The jaw musculature of the Phytosaur, Machaeroprosopus // J. Morphol. 1936. Vol. 59, N 3. P. 549-587.

Antunes M.T. Um Mesosuquiano de Liásico de Tomar (Portugal) // Mem. Serv. geol. Port. 1967. N 13. P. 53-66.

Beer G. de. The development of the vertebrate skull. Oxford: Univ. press, 1937. 552 p.

Berg D.E. Characteristic crocodiles of the Paleogene in Europe // Mém. Bur. rech. géol. et minières. 1969. Vol.69. P. 73-75.

Broom R. On the South-African pseudosuchian Euparkeria and allied genera // Proc. Zool. Soc. London. 1913. P. 619-633.

Broom R. On Sphenosuchus and the origin of the crocodiles // Ibid. 1927. P. 359-370.

Brown B. The osteology of Champsosaurus Cope // Mem. Amer. Mus. Natur. Hist. 1905. Vol.9, pt 1. P. 1-26.

Buffetaut E. Der Land-Krokodilier Lybycosuchus Stromer und die Familie Libicosuchidae (Crocodylia, Mesosuchua) aus der Kreide Afrikas // Mitt. Bayer. Staatssamml. Paläontol. Hist. Geol. 1976. Bd.16. S. 17-28.

Buffetaut E. The evolution of Crocodilia // Sci. Amer. 1979. Vol. 241. P. 129-144.

Buffetaut E. Radiation évolutive, paléoécologie et biogéographie des crocodiliens mésosuchiens // Mem. Soc. géol. France. N.S. 1982. N 142. P. 1-88.

Buffetaut E. Les crocodiliens de l'Eocene inférieur de Dormaal (Brabant, Belgique) // Bull. Soc. belge geol. 1985a. Vol. 94, fasc. 1. P.51-59.

Buffetaut E. The place of Gavialis and Tomistoma in Eusuchian evolution: A reconciliation of palaeontological and biochemical data // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1985b. N 12. S. 707-716.

Carroll R.L. Eosuchians and the origin of Archosaurs // Athlon. Essays. Palaeontol. Honour L.S. Russell. Roy. Ontario Mus. 1976. P. 58-79.

Carroll R.L. Evolutionary constraints in aquatic diapsid reptiles // Spec. Pap. Palaeontol. 1985. N 33. P. 145-155.

Chapman W. An account of the fossile bones of the Allegator, found on the sea-shore near Whitby in Yorkshire // Philos. Trans. Roy. Soc. London. 1758. Vol. 50. P. 688-691.

Chatterjie S. Phylogeny and classification of thecodontian reptiles // Nature. 1982. Vol. 295. P. 317-320.

Colbert E.H. The eustachian tubes in the Crocodilia // Copeia. 1946. N 1. P. 12-14.

Colbert E.H., Mook C.C. The ancestral crocodilian protosuchus // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1951. Vol. 97, art. 3. P. 1-182.

Cope E.D. On some extinct reptiles and batrachia from the Judith River and Fox Hills beds of Montana // Proc. Acad. Natur. Sci. Phila. 1876. P. 340-359.

Cope E.D. The Choristodera // Amer. Natur. 1884. N 18. P. 815-817.

Crompton A.W., Smith K.K. A new genus and species of crocodilian from the Kayenta formation (? Late Triassic) of Northern Arizona // Aspects Vertebr. Hist. Mus. N. Aris. 1980. P. 193-217.

Cruch P.J. A leta upper triassic sphenosuchid crocodilian from Wales // Paleontology. 1984. Vol. 27, pt 1. P.131-157.

Cruickshank A.R.I. The ankle joint in some early archosaurs // S. Afr. J. Sci. 1979. Vol. 75. P. 168-178.

Cuvier G. Sur les ossements fossiles de crocodiles, et particulièrement sur ceux des environs du Havre et de Honfleur, avec des remarques sur les squelettes des sauriens de la Thuringe // Ann. Mus. hist. natur. Paris, 1808. Vol. 12. P. 73-110.

Cuvier G. Ossemen Fossiles // Paris, 1824. Vol. 5, pt 2. P. 13-173.

Dodson P. Functional and ecological significance of relative growth in alligator // J. Zool. 1975. N 175. P. 315-355.

Dollo L. Première notes sur les Crocodiliens de Bernissart // Bull. Mus. hist. natur. Belg. 1883. Vol. 2. P. 309-338.

Dollo L. Première note sur le Simoedosaurien d'Erquelinnes // Ibid. 1884. Vol. 3. P. 151-186.

Erickson B.R. Albertochampsa langstoni, gen. et sp. nov., a new alligator from the Cretaceous of Alberta // Sci. Publ. Mus. Minn. N.S. 1972a. Vol. 2, N 1. P. 1-13.

Erickson B.R. The lepidosaurian reptile Champsosaurus in North America // Monogr. Sci. Mus. Minn. 1972b. Vol. 1. P. 1-91.

Erickson B.R. Aspects of some anatomical structures of champsosaurs (Reptilia: Eosuchia) // J. Vertebr. Palaeontol. 1985. Vol. 5, N 2. P. 111-127.

Ewer R.F. The anatomy of the thecodont reptile Euparkeria capenz sis Broom // Philos. Trans. Roy. Soc. London B. 1965. Vol. 248. P. 379-435.

Fox C.R. Studies of Late Cretaceous vertebrates. 1. The braincase of Champsosaurus Cope // Copeia. 1968. N 2. P. 100-109.

Gasparini Z.B. Los Notosuchia del cretaceo de America del como un nuevo infraorden de los Mesosuchia (Crocodilia) // Ameginiana. 1971. Vol.8, N 2. P. 83-103.

Gervais P. Enumération de quelques ossements d'animaux vertébrés recueillis aux environs de Reims par M.Lemoine // J. Zool. 1877. Vol. 6. P. 1-75.

Hecht M.K., Tarsitano S.F. On the cranial morphology of the Protosuchia, Notosuchia and Eusuchia // Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1983. N 11. S. 657-668.

Hecht M.K., Tarsitano S.F. The Mesosuchia - a question or monophyly // Third symp. mesoz. terr. ecosyst.: Short pap. Tübingen, 1984. P.105-110.

Hopson J.A. Paleoneurology // Biology of the Reptilia. L.; N.Y.: Acad. press, 19 9. Vol. 4. P. 39-146.

Huene F. Die Bedeutung der Sphenosuschus Gruppe fur den Ursprung der Krokodile // Ztschr. induct. Abstamm. und Vererbungsl. 1925. Bd.38, H. 4. S. 307-325.

Huene F. Ein Versuch zur Stammgeschichte der Krokodile // Cbl. Mineral., Geol. u. Paläontol. Abt. B. 1933. S. 577-585.

Huene F. Palaeontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 716 S.

Huxley T.H. On Stagonolepis robertsoni and on the evolution of the Crocodilia // Quart. J. Geol. Soc. London. 1875. Vol. 31. P. 423-438.

Iordansky N.N. The jaw muscles of the crocodiles and some relatings structures of the crocodilian skull // Anat. Anz. 1964. Bd. 115. S. 256-280.

Iordansky N.N. The skull of the Crocodils // Biology of the Reptilia. L.; N.Y.: Acad. press, 1973. Vol. 4. P. 201-262.

Kalin J.A. Beitrage zur vergleichenden Osteologie des Crocodiliden-Schadels // Zool. Jb. 1933. Bd. 57, H. 1. S. 535-707.

Kalin J.A. Zur Stammesgeschichte der Crocodilia // Rev. suisse zool.1955. Vol. 62. P. 347-356.

Kiprijanoff W. Studien über die fossilen Reptilien Russlands // Mem.Acad. Imp. Sci. St. Petersbourg. Ser. 7. 1883. T. 31, N 7. S. 1-29.

Krebs B. Bau und Funktion des Tarsus eines Pseudosuchieng aus der Trias des Monte San Giorgio (Kanton Ressin, Schweiz) // Paläontol. Ztschr. 1963. Bd. 37, N 1/2. S. 88-95.

Krebs B. Die Archosaurier // Naturwissenschaften. 1974. Bd. 61. S. 17-24.

Kuhn O. Die Krocodilier aus dem mittleren Eozan des Geiseltales bei Halle // Nova acta leopold. N.F. 1938. Bd. 6, N 39. S. 313-329.

Kuhn O. Die vorzeitlichen Krokodile. München, 1968. 124 S.

Kuhn-Schnyder E. Observations on temporal openings of reptilian skulls and the classification of reptiles // Aspects. Vertebr. Hist. Mus. N. Ariz. 1980. P. 153-175.

Langston J.W. The crocodilian skull in historical perspective // Biology of the Reptilia. L.; N.Y.: Acad. press, 1973. P. 263-282.

Lemoine V.M. Etude sur les caracteres generiques du Simoedosare reptile nouveau de la faune cernaysienne des environs de Reims. Reims, 1884. 38 p.

Li Jingling. A new species of Planocrania from Hengdong, Hunan // Vertebr. Palasiat. 1984. Vol. 22, N 2. P. 123-133.

Liu H.T. The discovery of Teleosaurus in China // Ibid. 1961. Vol. 1, N 3. P. 69-70.

Martill D.M. The diet of Metriorhynchus, a mesozoic marine crocodile // Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh. 1986. N 10. S. 621-625.

Molnar R.E. Age of the Chillagoe crocodile // Search. Anat. Univ. New South Wales. 1978. Vol. 9, N 4. P. 156-158.

Mook C.C. A new crocodilian from Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1924. N 117. P. 1-5.

Mook C.C. A revision of the Mesozoic crocodilia of North America // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1925. Vol. 51, part 9. P. 319-432.

Mook C.C. The evolution and classification of the Crocodilia // J. Geol. 1934. Vol. 42, N 3. P. 295-304.

Mook C.C. A new fossil Crocodilian from Mongolia // Amer. Mus. Novit. 1940. N 1097. P. 1-3.

Mook C.C. A new pliocene alligator from Nebraska // Ibid. 1946. N 1311. P. 1-12.

Nash D. A crocodile from the Upper Triassic of Lesoto // J. Zool. 1968. N 156. P. 163-179.

Nopsca F. Palaeontological notes on reptiles // Geol. hung. 1928. T. 1, fasc. 1. P. 1-84.

Olson C. Les problèmes de l'origin des reptiles // Probl. actuels paleontol. 1962. N 104. P. 157-174.

Osmolska H. Preliminary note on a Crocodilian from the Upper Cretaceous of Mongolia // Palaeontol. pol. 1972. N 27. P. 43-47.

Osmolska H. The Late Cretaceous vertebrate assemblages of the Gobi Desert, Mongolia // Mém. Soc. géol. France. 1980.Vol. 59, N 139. P.145-150.

Owen R. A history of British fossil reptiles. Part. II. L., 1850.

Owen R. On the orders of fossil and recent Reptilia with their distribution in time // Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci. 1860. P. 153-166.

Paul G.S. The archosaurs: A phylogenetic study // Third symp. mesoz. terr. ecosyst.: Short pap. Tübingen, 1984. P. 175-180.

Romer A.S. Osteology of reptiles. Chicago: Univ. press, 1956. 722 p.

Romer A.S. Early reptilian evolution reviewed // Evolution. 1967.Vol.21, N 4. P. 821-833.

Russell L.S. The cretaceous reptile Champsosaurus natator Parks // Bull. Nat. Mus. Canada. 1956. N 145. P. 1-50.

Russell-Sigogneau D., Russell D.E. Etude ostéoloque du reptile Simoedosaurus (Choristodera) // Ann. paleontol. Vertebr. 1978. T. 64,fasc.1. P. 1-84.

Schaeffer B. The morphological and functional evolution of the tarsus in Amphibians and reptiles // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. 1941. Vol. 78, art.6. P. 395-472.

Sigogneau D., Baird D. Presence du genre Simoedosaurus (Reptilia, Choristodera)en Amerique du Nord // Geobios. 1978. N 11, fasc. 2. P. 251-254.

Sigogneau-Russell D. Présence d'un nouveau Champsosauri dé dans le Cretacé superieur de Chine // C.r. Acad. sci. C. 1981. T. 292. P.1-4.

Sigogneau-Russell D., Efimov M. Un Choristodera (Eosuchia?) insolite du Cretacé inférieur de Mongolie // Paläontol. Ztschr. 1984. Bd.58, N 3. S. 279-294.

Sill W. Proterochampsa barrioneuvoi and the early evolution of the Crocodilia // Bull. Mus. Comp. Zool. 1967. Vol. 135, N 8. P. 415-446.

Sill W. Nuevas interpretaciones de la evolution de los tecodontes // Acta Prim. congr. argent. paleontol. y bioestratigr. Tucuman, 1974. P. 545-553.

Sill W.D. The zoogeography of the Crocodilia // Copeia. 1968. N 1. P. 76-88.

Steel R. Crocodylia // Encycl. Paleoherpetology. Stuttgart etc.: Fischer, 1973. P. 1-116.

Stromer E. Ergebnisse der Forschunstreisen Prof. E.Stromers in den Wusten Agyptens. I. Einleitung und Libycosuchus. II. Wirbeltierreste der Baharije - Stufe (untersted Cenoman) // Abh. Bayer. Akad. Wiss. Math.-naturwiss. Kl. 1914. Bd. 27. S. 1-16.

Sun Ai-lin. A new species of Paralligator from Sungarian plain // Vertebr. Palasiat. 1958. Vol. 2, N 4. P. 227-280.

Tarsitano S.F. Cranial metamorphosis and the origin of the Eusuchia // Neues Jb. Geol. und Palaontol. Abh. 1985. Bd. 170. H. 1. S. 27-44.

Tchernov E. Evolution of the Crocodiles in East and North Africa. Tifique: Centre Nat. rech. sci., 1986. 65 p.

Thulborn R.A. The ankle joints of Archosaurus // Alcheringa. 1980. Vol. 4. P. 241-261.

Walch J.E.I. Von dem versteinten Kopfskelet eines Crocodills // Naturforscher. 1776. Bd. 9. S. 279-284.

Walker A.D. Protosuchus, Proterochampsa and the origin of Phytosaurs and Crocodiles // Geol. Mag. 1968. Vol. 105, N 1. P. 1-14.

Walker A.D. A revision of the Jurassic reptile Hallopus victor (Marsh), with remarks on the classification of crocodiles // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1970. Vol. 257, N 816. P. 323-372.

Walker A.D. New light on the origin of birds and crocodiles // Nature. 1972. Vol. 237. P. 257-263.

Walker A.D. The braincase of Archaeopteryx // The beginnings of bird: Proc. Intern. Archaeopterix conf. Eichstatt, 1985. P. 123-134.

Webb G.J.W.,Gans C. Galloping in Crocodylus johnstoni - a reflection of terrestrial activity? // Rec. Austral. Mus. 1982. Vol. 34, N 14. P. 607-618.

Wellnhofer P. Die Atoposauridae (Crocodylia, Mesosuchia) der Oberjura-Plattenkalke Bayerns // Palaeontographica. A. 1971. Bd. 138, N 5/6. S. 133-165.

Westphal F. Die Krokodilier des deutschen und englischen Oberen Lias// Ibid. 1962. Bd. 118, N 3. S. 23-118.

Whetstone K.N., Whybrow P.J. A "cursorial" crocodilian from the Triassic of Lesoto (Basutoland), Southern Africa // Occas. Pap. Mus. Natur. Hist. Univ. Kans. 1983. N 106. P. 1-37.

Young C.C. Fossil crocodiles in China, whith notes on dinosaurian remains associated with the Kansu crocodiles // Bull. Geol. Soc. China. 1948. Vol. 28, N 3/4. P. 255-288.

Young C.C. New fossil crocodiles from China // Vertebr. Palasiat. 1964. Vol. 8, N 2. P. 189-208.

Zittel K. Handbuch der Palaeontologie. München und Leipzig, 1890. Bd.3, Abt. 1. 900 S.

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 5

Глава I. КРАТКАЯ ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ 7

Глава II. К СИСТЕМАТИКЕ И ФИЛОГЕНИИ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР . . 21

Глава III. ОСНОВНЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИСКОПАЕМЫХ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР НА ТЕРРИТОРИИ МОНГОЛИИ И СССР. МАТЕРИАЛ 32

Глава IУ. ИСТОРИЯ РАССЕЛЕНИЯ КРОКОДИЛОВ И ХОРИСТОДЕР 39

Глава У. СИСТЕМАТИКА 45

Отряд Crocodylia 45

Отряд Choristodera 86

Глава УI. НЕКОТОРЫЕ ЧЕРТЫ МОРФОЛОГИИ МЕТАМЕЗОЗУХИЙ 92

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 98

ЛИТЕРАТУРА 99

Научное издание

Михаил Борисович Ефимов

ИСКОПАЕМЫЕ КРОКОДИЛЫ
И ХАМПСОЗАВРЫ
МОНГОЛИИ И СССР

Совместн. Сов.-Монг. палеонтол. экспедиция
(Труды, вып. 36)

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства Е.Ю.Фёдорова
Художественный редактор И.Ю. Нестерова
Технический редактор М.К. Серёгина
Корректор Н.И. Харламова

ИБ № 37007

Подписано к печати 18.10.88. Т - 18646
Формат 70 х 100 1/16. Бумага офсетная №1
Печать офсетная. Усл. печ.л. 9,1
Усл.кр.-отт. 9,3. Уч.-изд.л. 9,1
Тираж 550 экз. Тип.зак. 949.Цена 1р.80к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство "Наука"
117864 ГСП-7, Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука"
199034, Ленинград В-34, 9-я линия, 12