

УДК 567.95:551.73

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА VIVAXOSAURUS PERMIRUS KALANDADZE ET KURKIN (ANOMODONTIA, DICYNODONTIDAE), СВЯЗАННЫХ С ВОЗМОЖНЫМИ ТРОФИЧЕСКИМИ АДАПТАЦИЯМИ

© 2004 г. М. В. Сурков

Саратовский государственный университет

Поступила в редакцию 26.09.2002 г.

Принята к печати 08.10.2002 г.

Описаны посткраниальные остатки *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin, 2000. В строении плечевого пояса и передних конечностей отмечены признаки, вероятно, связанные с адаптацией к питанию подземными частями растений. Особенности строения ацетабулюма отражают близость *Vivaxosaurus* к триасовым аномодонтам.

Реконструкции возможных адаптаций ископаемых тетрапод – одна из наиболее интересных тем исследований в палеонтологии. В этом плане аномодонты представляют собой очень перспективную и слабо изученную группу терапсид. Господствуя в поздней перми и в триасе среди фитофагов, различные группы аномодонтов, несомненно, освоили питание в различных экологических обстановках и на разных ярусах растительности. Иногда возникали своеобразные формы типа раннетриасового *Lystrosaurus* (Watson, 1912, 1913), приспособленного, возможно, к полуводному образу жизни, или даже к подземному обитанию – позднепермские *Cisteccephalus* и *Kawingosaurus* (Cluver, 1978; Cox, 1972). Морфологические признаки, связанные с адаптациями у остальных таксонов, гораздо слабее выражены, и поэтому их распознавание и интерпретация более трудны и неоднозначны, особенно при неполном ископаемом материале. Тем не менее, даже фрагментарный материал иногда содержит достаточное количество информации, по которой можно восстановить некоторые особенности обитания ископаемого таксона. Именно такой случай представляют собой посткраниальные остатки позднепермского дицинодонта *Vivaxosaurus* (Каландадзе, Куркин, 2000), специфические признаки которых позволяют реконструировать некоторые особенности жизни этого животного.

При упоминании коллекционных материалов в работе были использованы следующие сокращения: ПИН – Палеонтологический институт РАН (Москва); BMNH – British Museum of Natural History (Лондон); UT – Universität Tübingen Museum und Institut für Geologie und Palaeontologie (Тюбинген).

Посткраниальный скелет *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin, 2000 (голотип ПИН,

№ 1536/1; верхняя пермь, вятский горизонт; местонахождение Бережане, Кировская обл.) представлен отдельными целыми костями и многочисленными фрагментарными остатками. Наиболее полными и диагностируемыми оказались правые и левые коракоидные пластины, представленные сросшимися коракоидами и прокоракоидами, целая левая и проксимальная часть правой плечевой кости, целая правая и дистальная часть левой лопатки.

Лопатка (рис. 1, а; Sc). Длина целой кости вдоль средней линии 280 мм. Лопать сильно расширена дорсально. Верхний край выпуклый, судя по слабобугристой поверхности, оканчивался хрящом при жизни животного. Его ширина 185 мм. Латеральная поверхность лопасти слабовогнутая. Верхняя треть заднего края осложнена широким валиком вдоль латеральной поверхности, сильно расширена кзади и слегка отогнута внутрь. Нижний конец кости массивный, его максимальная ширина 120 мм. Акромион (рис. 1, а; acr) расположен низко, в 40 мм выше гленоидной впадины. На постеролатеральном краю, на уровне акромиона, расположен небольшой бугор для длинной головки трицепса (рис. 1, а; tmtl). Гленоидная впадина (рис. 1, а; cavgl) неправильной формы (80 × 60 мм), ориентирована вентролатерально.

Коракоиды и прокоракоиды *Vivaxosaurus* срослись вместе и формируют единую пластину (рис. 1, б). Коракоиды (рис. 1, б; C) – массивные кости с вогнутым задним и округлым, сильно утолщающимся кзади, медиальным краем. Задний край массивный, вдоль его средней линии проходит желоб длиной около 30 мм. Латеральная часть кости, в области гленоидной впадины, очень массивная, с разделенной на две неравные части артикулярной поверхностью. Меньшая фасетка, для сочленения с лопаткой, треугольная,

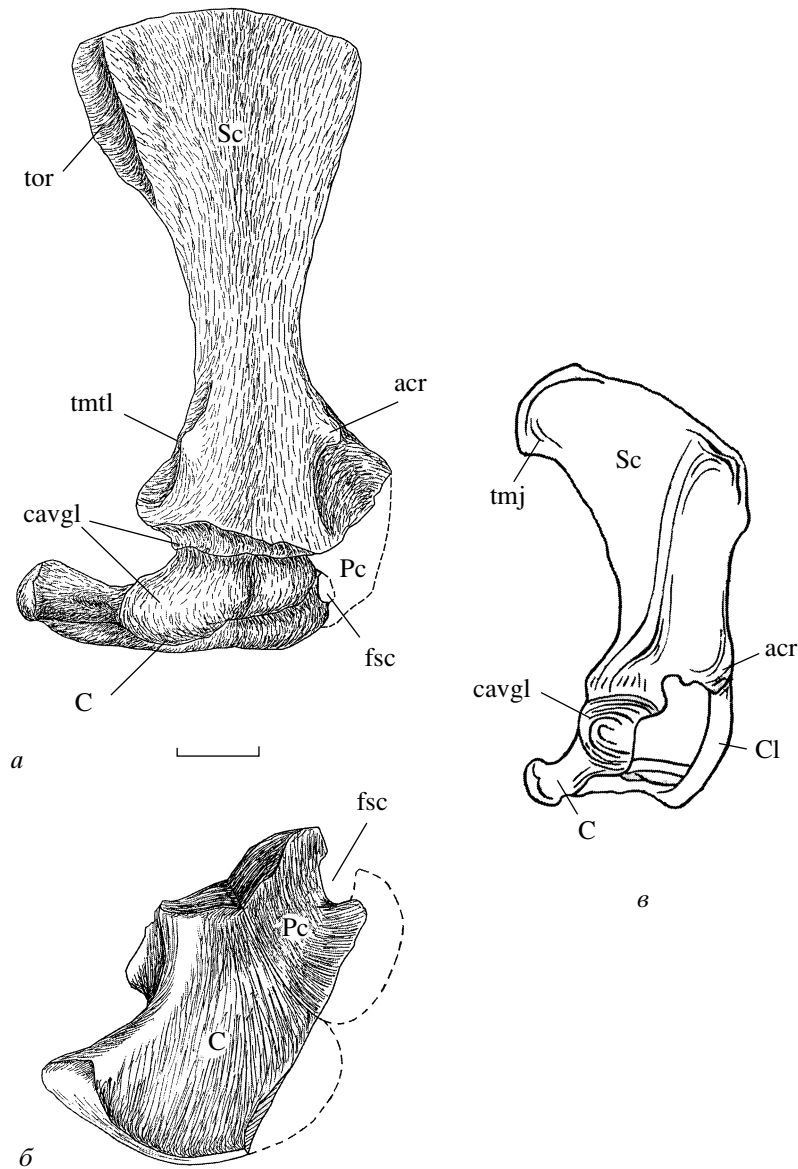


Рис. 1. Плечевой пояс: *а, б* – *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin (голотип ПИН, № 1536/1) сбоку и снизу; *в* – *Echidna* (схема по: Westling, 1889). Обозначения: С – coracoideum; Cl – clavícula; Pc – procoracoideum; Sc – scapula; acr – acromion; fsc – foramen supracoaracoidale; cavgl – cavitas glenoidalis; tmj – m. teres major; tmtl – tuberculum m. triceps; tor – torus. Масштабная линейка – 40 мм.

размером 40 × 30 мм. Гленоидная часть артикулярной поверхности несколько больше (45 × 35 мм) и имеет неправильную, продольно удлиненную форму.

Прокоракониды (рис. 1, б; Pc) неправильной формы. Антеромедиальные края обеих костей разрушены. Латеральный край массивный, треугольный в сечении (40 × 45 мм), его поверхность выпуклая, разделена на две, почти равные части – для гленоидной впадины и для сочленения с лопаткой. Спереди от лопаточной фасетки расположена овальная вырезка для надкораконидного отверстия (рис. 1, б; fsc) глубиной 25 мм, шириной

10 мм. Это отверстие почти полностью замкнуто прокораконидами, за исключением латеральной границы, сформированной лопаткой.

Плечевая кость (рис. 2). Длина целого образца 216 мм. Проксимальный эпифиз массивный, блоковидный в сечении. Суставная поверхность выпуклая, покрыта крупными бугорками, при жизни животного была покрыта толстым хрящом. Проксимальный эпифиз на постеродорсальном краю кости осложнен массивным удлиненным валиком длиной 75 мм, с мелко струйчатой поверхностью (рис. 2; tmsbcs). Дистальнее упомянутого валика имеется небольшой овальный бугор для

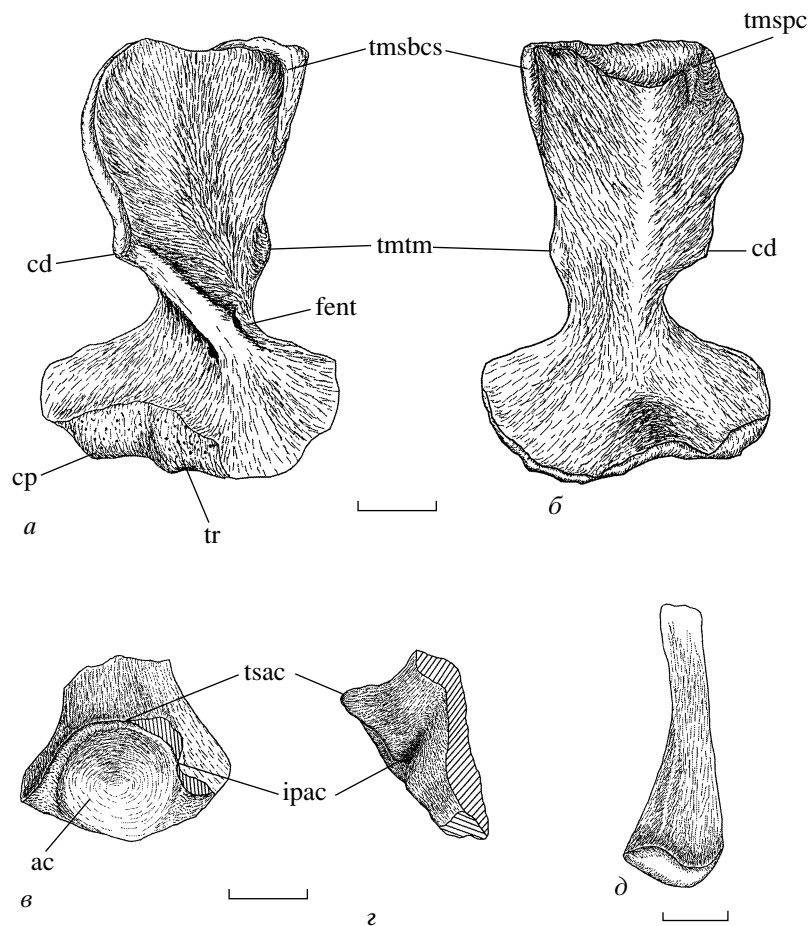


Рис. 2. Кости конечностей и фрагмент тазового пояса *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin (голотип ПИН, № 1536/1): *a, б* – правая плечевая кость, вид с постероventральной и антеродорсальной сторон; *в, з* – ацетабулярная часть левой подвздошной кости снаружи и сзади; *д* – дистальная часть левой малой берцовой кости. Обозначения: *ac* – acetabulum; *cd* – crista deltopectoralis; *cp* – capitulum; *fent* – foramen entepicondylus; *ipac* – incisurum postacetabulum; *tmtm* – tuberculum m. triceps medialis; *tmsbcs* – torus m. subcoracoscapularis; *tmspc* – torus m. supracoracoidalis; *tr* – trochlea; *tsac* – tuber supracetabularis. Масштабная линейка – 40 мм.

медиальной головки трицепса (рис. 2; *tmtm*). Антероventральная поверхность кости около проксимального эпифиза осложнена гребневидным выступом длиной около 55 мм (рис. 2, *б*; *tmspc*), к которому, вероятно, прикреплялся надкоракоидный мускул. Дельтопекторальный гребень (рис. 2; *cd*) широкий, массивный, протягивается дистально на 2/3 длины кости. На вентромедиальной стороне он переходит в массивный валик для бицепса плеча, который пронзен крупным энтепикондиллярным отверстием (рис. 2, *а*; *fent*). Дистальные надмышечки широкие (ширина дистального эпифиза 163 мм), энтепикондиллярный массивнее эктепикондиллярного. Суставные поверхности для лучевой (рис. 2, *а*; *cp*) и локтевой (рис. 2, *а*; *tr*) костей выпуклые, покрытые мелкими ямками, локтевой мышцелок меньше лучевого.

Подвздошная кость (рис. 2, *в, з*). Сохранился один обломок проксимальной части подвздошной кости с ацетабулярной впадиной. Кость массив-

ная, ширина над ацетабулюмом 55 мм, книзу, на уровне нижней трети ацетабулюма, кость расширяется до 110 мм. Наацетабулярный гребень (рис. 2, *в, з*; *tsac*) массивный и очень широкий. Он формирует верхний и частично задний край ацетабулюма, образуя выступ высотой 25 мм и шириной 75 мм. Постацетабулярная вырезка (рис. 2, *в, з*; *ipac*) неглубокая. Ацетабулюмом (рис. 3, *в*; *ac*) слегка овальный, сферически вогнутый, его диаметр 65 мм. Артикулярные поверхности для лобковых и седалищных костей ориентированы вентрально. Лобковая кость больше седалищной, ее форма неправильная, трапецевидная, длина 60 мм, ширина 40 мм. Сочленовная поверхность для седалищной кости длиннее, но уже (70 × 20 мм). Артикулярные поверхности для седалищной и лобковой кости образуют угол около 120°.

Малая берцовая кость (рис. 2, *д*). Сохранилась только дистальная часть левой кости длиной около 160 мм. Кость тонкая, диаметр в диафизе

25 мм. Дистальный эпифиз сильно расширен, в сечении слабоовальный. Артикулярная поверхность слабовыпуклая, слегка сужается кзади. Поперечная ширина эпифиза 40 мм, продольная длина – 45 мм.

Несмотря на фрагментарность, посткраниальные остатки *Vivaxosaurus permirus* несут несколько особенностей, которые позволяют сделать предварительные выводы о его образе жизни и выявить некоторые общие закономерности в конструкции посткраниального скелета аномодонтов.

В качестве одного из наиболее выраженных морфологических особенностей посткраниального скелета *Vivaxosaurus* следует отметить сильно расширенную кзади лопасть лопатки, которая осложнена продольным валиком на латеральной стороне (рис. 1, *a*; *top*). Эта область, несомненно, служила для прикрепления сильно развитой мускулатуры, реконструкция которой может быть сделана на основе сравнительных данных по современным рептилиям и млекопитающим (Fürbringer, 1900; Romer, 1922; Гуртовой, Держинский, 1992). Основные мускулы, берущие свое начало от каудальной части лопатки рептилий, это подкоракоидно-лопаточный мускул (*m. subcoracoacromialis*), крепившийся вдоль заднего края на ее внутренней стороне, и зубчатые мышцы (*m. serrati*), соединявшие дорсальную часть лопатки с туловищем. У млекопитающих обособляется еще один мускул – большая круглая мышца (*m. teres major*), которая также крепится к заднему углу лопатки.

Сильно оттянутый кзади верхний угол лопатки *Vivaxosaurus*, несомненно, отражает специализацию и усиление мускулатуры, начинающейся на этой области. Ассоциация этого участка с местом прикрепления мигрировавшей назад и усиленной зубчатой мускулатуры маловероятна, так как смещение этих мускулов на задний угол лопатки связано с формированием парасагиттально ориентированных конечностей у млекопитающих (Кузнецов, 1999). Своеобразное строение лопатки *Vivaxosaurus* наиболее вероятно связано с дорсальным расположением и усилением подкоракоидно-лопаточной мускулатуры, которая у современных рептилий и млекопитающих отходит в этой же области от внутренней стороны лопатки (Romer, 1922; Гуртовой, Держинский, 1992). Наличие широкого валикообразного утолщения вдоль дорсального края лопатки (рис. 1, *a*; *top*) может быть интерпретировано как область прикрепления большой круглой мышцы. К сожалению, мы не можем судить однозначно, поскольку валик на постеродорсальной поверхности плеча (рис. 2, *a*, *b*; *msbcs*), расположенный в области возможного прикрепления большой круглой и

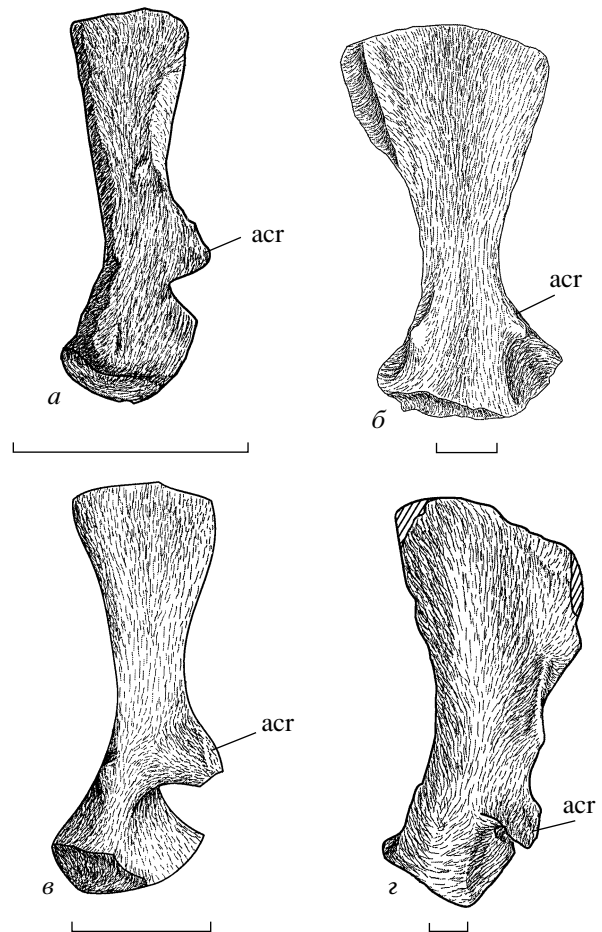


Рис. 3. Сравнительное положение акромия относительно гленоидной впадины у дицинодонтов разного размера: *a* – *Pelanomodon halli* (экз. BMNH R4067); *б* – *Vivaxosaurus permirus* (экз. ПИН, № 1536/1); *в* – *Rhinodictyon gracile* (экз. ПИН, 1579/50); *з* – *Stahleckeria potens* (экз. UT n1). Обозначение см. рис. 1. Масштабная линейка – 40 мм.

подкоракоидно-лопаточной мышц, неразделенный.

Необычно сильное развитие подкоракоидно-лопаточной и, возможно, большой круглой мышц в плечевом поясе *Vivaxosaurus*, несомненно, помогало обеспечивать мощное пролонгированное движение плеча назад и вбок в сочетании с ротацией в гленоидной впадине. Среди современных животных сходная специализация скапулокоракоида с оттянутым назад задним углом лопатки и развитием мощных ретракторов плеча (рис. 1, *в*) известна у ехидны (Westling, 1889), которая активно использует передние конечности для разрывания субстрата. Конструктивное сходство в специализации плечевого пояса ехидны и *Vivaxosaurus* позволяет предположить, что работа передних конечностей последнего могла быть также связана с разрыванием субстрата, например для добывания подземных частей растений. Эти данные хорошо согласуются с такими осо-

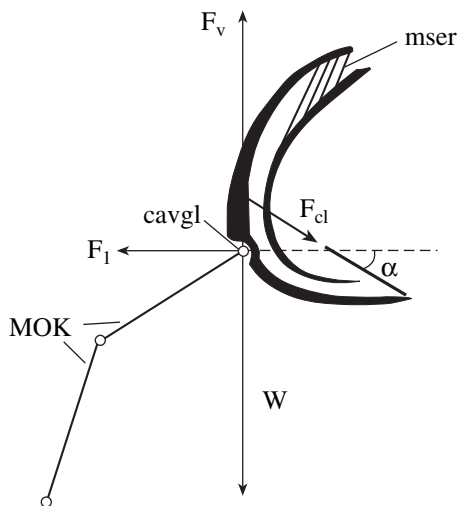


Рис. 4. Схема поперечного сечения плечевого пояса терапсид (адаптировано, по Jenkins, 1971) и его механика в статичном положении. Обозначения: mserr – *m. serrati*; *W* – вес тела; F_v – вектор вертикальной составляющей силы реакции опоры; F_1 – вектор латеральной составляющей силы реакции опоры; α – угол наклона ключиц относительно горизонтальной плоскости; F_{cl} – вектор силы, противодействующей латеральному смещению скапулокоракоида; МОК – механическая ось конечности; cavgl – *cavitas glenoidalis*.

бенностями строения черепа, как сильный наклон затылка, перегиб небной поверхности черепа и мощные направленные вниз клыки, которые рассматривались Н. Каландадзе и А. Куркиным (2000) как вероятное приспособление “для откапывания подземных частей растений, подрывания их корневой системы или для деструкции крупных растительных элементов” (с. 66).

В свете вышеупомянутого представления о трофической адаптации *Vivaxosaurus* очень интересными выглядят данные М. Арефьева и С. Наугольных (1998), полученные при реконструкции позднепермской катены. Авторы выделили три седиментационные области, последовательно удаленные от бассейна и характеризующиеся разными типами корневой системы. В наиболее близкой к бассейну зоне (периодически затопляемая территория прибрежной низменности) развивались эфемероиды с густой приповерхностной системой корней; далее от бассейна, в субаэральной области интенсивного формирования почв, их сменяли растения, экологически близкие к эфемероидам с обильно ветвящимися корнями. Наиболее удаленной была область накопления отложений паводков (плейевых озер), населенная фреатофитами, корневая система которых представляла мощные вертикальные, почти неветвящиеся корни, иногда с прикрепленными к ним телами овальных очертаний, вероятно, служившими запасными тканями. Возможно, именно эта мощная корневая система фреатофитов с утол-

щениями запасных тканей и могла быть одним из основных компонентов в рационе *Vivaxosaurus*, которые, возможно, и населяли эти области.

Другой характерной особенностью плечевого пояса *Vivaxosaurus* является низко расположенный акромион. Сравнительный анализ данных по строению плечевого пояса пермских и триасовых дицинодонтов выявил положительную корреляцию проявления этого признака с размером особи (рис. 3). Появление данной особенности можно объяснить конструктивными особенностями плечевого пояса дицинодонтов, который характеризовался широко расставленными конечностями. Эта черта, характерная для всех примитивных терапсид, обуславливала медиальный наклон лопатки и соответствующую ориентацию *m. serrati* (Jenkins, 1971). Поскольку вышеупомянутые мускулы играли основную роль в прикреплении скапулокоракоида к туловищу, то при медиально отогнутой лопатке проекция области прикрепления этой мускулатуры на горизонтальную плоскость не совпадала с гленоидной впадиной, в результате чего возникало усилие, стремящееся отвести проксимальный конец лопатки в латеральном направлении (рис. 4). Вектор этой силы (F_l) был направлен горизонтально, а его величина пропорциональна весу животного. Ключицы компенсировали возникающее усилие и предотвращали выворачивание лопатки с усилием (F_{cl}), которое было пропорционально косинусу угла между ключицами и вектором F_l :

$$F_{cl} = \frac{F_l}{\cos \alpha}.$$

В соответствии с этой зависимостью, ключицы наиболее эффективно компенсируют латеральный выверт лопатки при максимально возможном значении $\cos \alpha$, т.е. при стремлении угла α к нулевому значению, что возможно только при максимально низко расположенном акромионе.

Помимо морфофункциональных особенностей плечевого пояса, следует также отметить некоторые признаки, связанные с общей эволюционной продвинутой *Vivaxosaurus permianus*. В качестве таковых, отличающих *Vivaxosaurus* от продвинутых позднепермских дицинодонтид (т.е. форм с редуцированным зубным рядом), следует рассматривать более округлый и латероventрально ориентированный ацетабулюм, который отличается также развитием очень широкого надацетабулярного выступа с мелкой, практически редуцированной постацетабулярной вырезкой. Такой ацетабулюм конструктивно ближе к среднетриасовым формам (рис. 5), тазовый пояс которых характеризовался более парасагиттальной ориентацией задних конечностей (Сурков, 1998).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта INTAS № YSF 2001/2-046, Минобрования России. Автор также благодарен Королев-

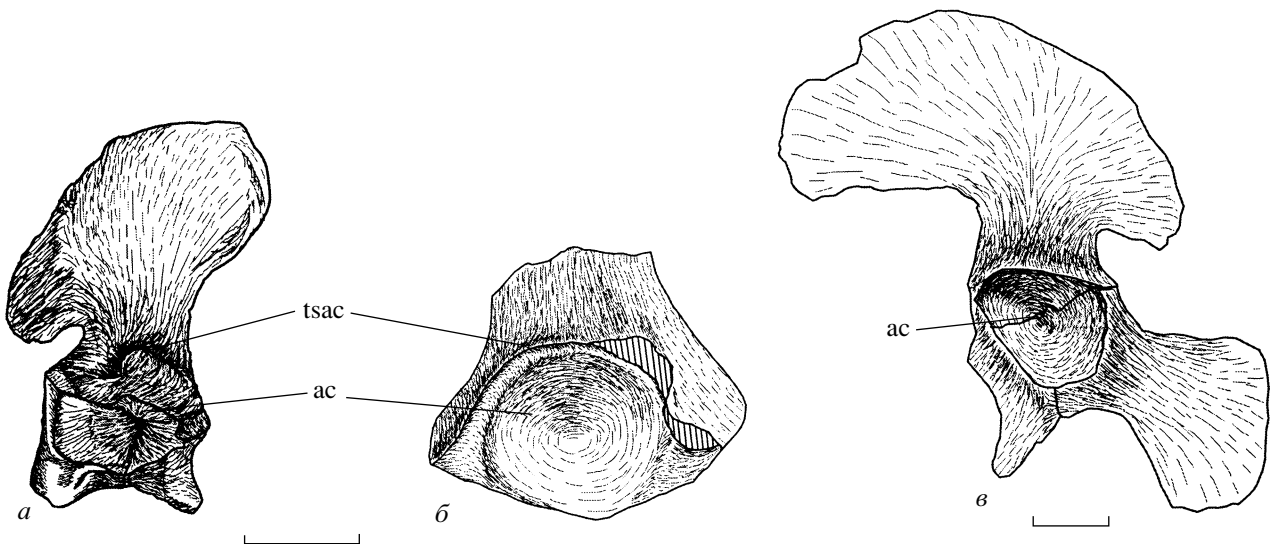


Рис. 5. Тазовые пояса дицинодонтов: *a* – *Pelanomodon halli* (экз. BMNH R4067); верхняя пермь, зона *Dicynodon*, Южная Африка; *б* – acetabulum *Vivaxosaurus permirus* (экз. ПИН, № 1536/1); верхняя пермь, вятский горизонт, Россия; *в* – *Shansiodon* sp. (экз. BMNH R12710); средний триас, формация Манда, Танзания. Обозначения см. рис. 2. Масштабная линейка – 40 мм.

скому обществу Великобритании (Royal Society), грант которого позволил автору работать в Бристольском университете в течение 2001 г. и собрать оригинальные сравнительные материалы по пермским и триасовым аномодонтам, хранящимся в палеонтологических коллекциях Европы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефьев М.П., Наугольных С.В. Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.
 Гуртовой Н.Н., Держинский Ф.Я. Практическая зоотомия позвоночных. М.: Высшая школа, 1992. 413 с.
 Кузнецов А.Н. Планы строения конечностей и эволюция бега у тетрапод // Зоол. иссл. 1999. № 3. 95 с.
 Каландадзе Н.Н., Куркин А.А. Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 60–68.
 Сурков М.В. Морфологические особенности посткраниального скелета аномодонтов, отражающие эволю-

ционное развитие группы // Палеонтол. журн. 1998. № 6. С. 74–77.

Cluver M. The skeleton of the mammal-like reptile *Cistecephalus* with evidence for fossorial mode of life // Ann. S. Afr. Museum. 1978. V. 76. № 5. P. 213–246.

Cox C.B. A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania // Studies in Vertebrate Evolution / Eds. Joysey K.A., Kemp T.S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 173–190.

Fürbringer M. Zur vergleichenden Anatomie der Schultermuskeln. IV Teil // Zt. Medic. Jena. 1900. № 34. P. 215–718.

Jenkins F.A. The postcranial skeleton of African cynodonts // Peabody Museum Natur. History. 1971. Bull. 36. 216 p.

Romer A. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles // Bull. Amer. Museum Natur. History. 1922. V. 46. P. 517–606.

Watson D.M.S. The skeleton of *Lystrosaurus* // Rec. Albany Museum. 1912. № 2. P. 287–295.

Watson D.M.S. The limbs of *Lystrosaurus* // Geol. Mag. 1913. V. 5. № 10. P. 256–258.

Westling C. Anatomische Untersuchungen über *Echidna* // Bihang till svenska Vetenskapsakad. Handl. 1889. Bd 15. Afd 4. № 3. P. 3–71.

Certain Features of the Postcranial Skeleton of *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin (Anomodontia, Dicynodontidae), with a Note on Their Presumable Trophic Adaptation

M. V. Surkov

Postcranial bones of *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze et Kurkin are described. Certain features of the pectoral girdle and forelimbs suggest adaptation to feeding on subterranean plant organs. Structural features of the acetabulum of *Vivaxosaurus* are indicative of its close relationship to Triassic anomodonts.