ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2024, № 1, с. 3–23

УДК 568.1

ОРНИТОЗУХИДЫ — РАННИЕ АРХОЗАВРЫ С ГИПЕРСПЕЦИАЛИЗИРОВАННЫМ ЧЕЛЮСТНЫМ АППАРАТОМ

© 2024 г. А. Г. Сенников*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: sennikov@paleo.ru*

Поступила в редакцию 06.03.2023 г.
После доработки 06.06.2023 г.
Принята к публикации 06.06.2023 г.

Среди ранних архозавров представлены разнообразные экологические типы — от хищников до растительноядных, от наземных до полуводных форм. Особое место среди них занимает семейство Ornithosuchidae, которые традиционно считаются активными хищниками. Уникальное строение челюстного аппарата и морфология посткраниального скелета орнитозухид указывают на формирование у них единственного среди архозавров особого экологического типа — гиперанизодонтного хищника-макрофага в среднем размерном классе. При этом можно отметить некоторые аналогии между орнитозухидами, саблезубыми терапсидами и млекопитающими.

Ключевые слова: Archosauria, Ornithosuchidae, трофические адаптации, локомоция, поздний триас

DOI: 10.31857/S0031031X24010014, **EDN:** FQUWXF

ВВЕДЕНИЕ

Разнообразие ранних архозавров (текодонтов), давших уже в триасе в ходе адаптивной радиации широкий веер специализированных форм с различной морфологией, было очень велико и сравнимо с разнообразием терапсид в перми или динозавров в юре и мелу. Исходной жизненной формой архозавров, очевидно, был наземный четвероногий хищник крупного размерного класса. Затем некоторые представители группы перешли ко всеядности или растительноядности, например, Stagonolepididae, Shuvosauridae, Lotosauridae и Silesauridae. Магистральным направлением эволюции архозавров было совершенствование локомоторного аппарата и специализация к курсориальной локомоции. Это выразилось в переходе от латеральной к частично и полностью парасагиттальной постановке конечностей, от стопохождения – к пальцехождению, от квадрупедализма к бипедализму. Некоторые из триасовых архозавров, например, Parasuchia, переходили к полуводному образу жизни, что также отражалось в строении их локомоторного аппарата. Данная работа посвящена анализу трофических и локомоторных адаптаций хищных текодонтов семейства Ornithosuchidae.

ХИЩНИЧЕСКИЕ ТРОФИЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ РАННИХ АРХОЗАВРОВ

Предками архозавров считаются небольшие подвижные ящерицеобразные диапсидные рептилии – ранние архозавроморфы, вероятно, представители отряда Eosuchia, имевшие две височных дуги и два височных окна (Gow, 1975). Это были небольшие генерализованные наземные хищники, входящие в состав субдоминантных сообществ перми как консументы второго или третьего порядка: их добычей были мелкие позвоночные. Крепление зубов у них было субтекодонтное; зубы изодонтные, многочисленные, острые, конические, слабо сжатые лабиолингвально и немного загнутые назад. У представителей отряда Prolacertilia, ближайших родственников архозавров, зубы также немного сжаты с боков, на них появляются передний и задний режущие гребни, однако не зазубренные (Gow, 1975; Modesto, Sues, 2004).

Наиболее существенным событием, обусловившим появление новой высшей группы рептилий и подъем уровня организации ее представителей, явился выход первых архозавров в конце перми в крупный размерный класс в качестве активных хищников. Они заняли уровни

консументов высших порядков, вершину пищевой пирамиды доминантного наземного сообщества (Сенников, 1995). Это сопровождалось значительными морфологическими преобразованиями у первых архозавров по отношению к их предкам – мелким ранним диапсидам, таким, как Eosuchia. Ранних архозавров обоснованно представляли (Cruickshank, 1972; Gow, 1975; Carroll, 1975, 1976) как быстро увеличившихся в размере, ставших гигантскими эозухий. Череп архозавров стал более высоким и удлинился за счет преорбитальной части. Последнее, вероятно, послужило основной причиной возникновения преорбитального окна: увеличиваясь по длине и площади, боковая поверхность черепа испытывала большие нагрузки. Такая морфология черепа требовала более прочной и более экономной, облегченной конструкции — балочного типа, когда прочные узкие элементы кости располагаются по линиям максимальных напряжений (Krebs,1974; Charig, Krebs, Sues, Westphal, 1976). При этом преорбитальное окно могло иметь дополнительную функцию – быть местом расположения солевой железы (Ewer, 1965) или крепления проксимального апоневроза M. pterygoideus anterior (Anderson, 1936). Появляется также наружное нижнечелюстное (мандибулярное) окно. Для архозавров характерна высокая мозговая коробка; при этом базиптеригоидные сочленения и комплекс костей неба сильно смещены вентрально. Крыловидные кости образуют восходящие фланги по краям глубокой узкой межптеригоидной впадины. Увеличение высоты черепа ранних архозавров в окципитальной части создало возможность удлинения, увеличения объема аддукторной мускулатуры, что крайне важно для всех специализированных наземных хищников. Ранние архозавры (текодонты) унаследовали от ранних диапсид метакинетизм, подвижное базиптеригоидное сочленение и ограниченную из-за сохранения нижней височной дуги стрептостилию. Сочленение квадратной и чешуйчатой костей суставное — верхняя часть квадратной кости в виде округлой гладкой головки входит в округлую гладкую ямку снизу чешуйчатой кости, что делало возможным небольшую подвижность между этими костями. Сочленение скуловой и квадратноскуловой костей также не было шовным и, вероятно, оставляло и здесь возможность ограниченной подвижности. У ранних архозавров нет шовного срастания между костями крыши черепа и затылка, поэтому их мозговые коробки часто вычленялись при мацерации и захоранивались отдельно. Любопытно, что не было и шовного срастания пред- и верхнечелюстных, а также предчелюстных и носовых костей. Это указывает на возможность существования у них зачаточного ринхокинетизма. Такой ограниченный кинетизм черепа ранних архозавров обеспечивал, очевидно, не манипуляционную подвижность, а, в основном, активное напряжение и амортизацию при стрессовых нагрузках (Юдин, 1970). Уже у самых ранних, примитивных архозавров — протерозухид, стала окостеневать передняя часть мозговой коробки — латеросфеноид, сочленение между лобными и теменными костями было шовным, что укрепляло и консолидировало крышу черепа и исключало возможность возникновения мезокинетизма. У потомков псевдозухий — крокодилов кинетическая подвижность исчезла. Однако в линии развития, ведущей к птицам, кинетизм сохранялся, а затем усилися, и возникла внутричерепная подвижность прокинетического и ринхокинетического типа (Юдин, 1970).

У всех архозавров, начиная с протерозухид, озубление стало текодонтным, зубы более прочно закреплялись в челюстях. Для первых архозавров, бывших исключительно хищниками, характерны сжатые с боков зубы, овальные в сечении. Вершины их коронок загнуты назад. На передних и задних краях коронок развиты режущие зазубренные пильчатые гребни. Таким образом, у ранних архозавров сформировался экологический тип крупного наземного хищника, эффективного охотника на крупную добычу. При этом жертвы могли быть сравнимы с хищником по размеру. Мощная птеригоидная мускулатура позволяла быстро и со значительной силой закрывать широко раскрытую пасть, подобно современным крокодилам (Iordansky, 2000). Увеличение высоты посторбитальной части черепа способствовало увеличению массы и силы аддукторов нижней челюсти, что делало возможным с большей силой сжимать почти сомкнутые челюсти с захваченной жертвой. Это означало специализацию к макрофагии: питанию крупной добычей, которую надо было удержать и расчленить мощными челюстями с пильчатыми зубами.

В связи с адаптацией к макрофагии следует особо отметить широко распространенную среди ранних архозавров клювообразную форму верхней челюсти: предчелюстная кость загнута вентрально относительно продольной оси верхнего зубного ряда (рис. 1, *а*, *б*, *г*). Такая клюво-

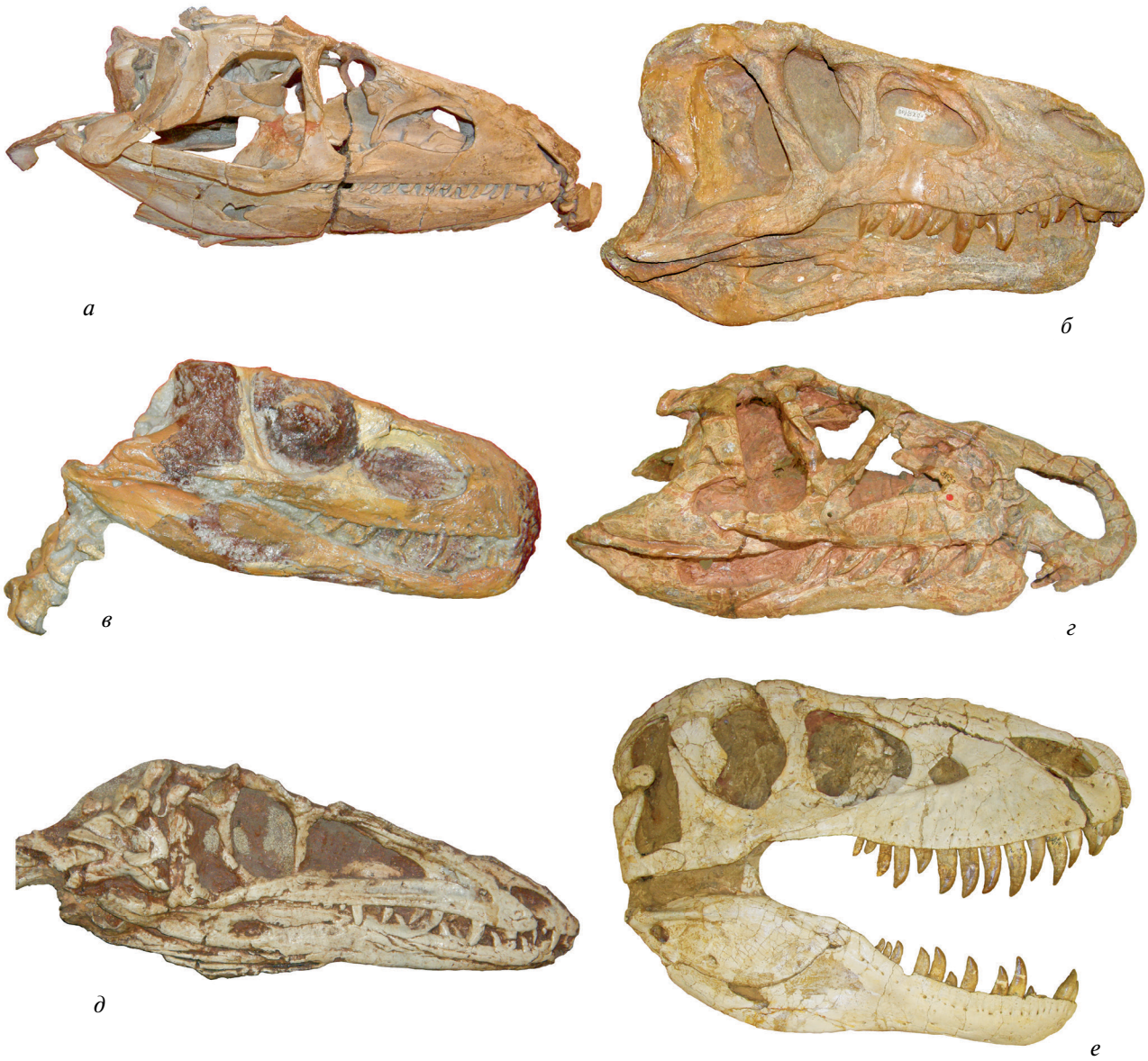

Рис. 1. Черепа хищных текодонтов и теропод, вид с латеральной стороны (справа): *а* — протерозухид Proterosuchus sp., коллекция семьи Рубиджей, экз. № RC846, Веллвуд, Грааф-Райнет, Южная Африка; *б* — эритрозухид Erythrosuchus africanus, Ин-т эволюционных исследований ун-та Витватерсранда, Йоханнесбург, Южная Африка, экз. № BPI/5207; *в* — эупаркериид Euparkeria capensis, Южноафриканский Изико-музей, Кейптаун, Южная Африка, экз. № SAM 5867; *г* — орнитозухид Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, Тукуман, Аргентина, № PVL 3827; *д* — целофизид Coelophysis bauri, экз. ПИН, № 4769/18; *е* — тираннозаврид Tarbosaurus bataar, экз. ПИН, № 551/2. Фото А.Г. Сенникова. *Е* — зеркально отображено.

образная форма верхней челюсти обеспечивала механический упор для надежного удержания добычи в пасти. При акинетичном или метакинетичном черепе в таком случае возникает значительная составляющая силы сжатия челюстей, вектор которой направлен антериорно. Эта составляющая сил аддукции направлена на выталкивание добычи наружу изо рта вперед (рис. 2, *а*) (Юдин, 1970). У ящериц или птиц с сильно развитым мезо- или, соответственно, прокинетизмом черепа эта проблема решается активным прилаживанием челюстей к добыче при разных углах открытия рта. Такая стратегия минимизирует выталкивающую силу и позволяет оптимальным образом удерживать и заглатывать пищевой объект (рис. 2, *б*). Для акинетичной или метакинетичной конструкции образование клювообразного загиба предчелюстной кости

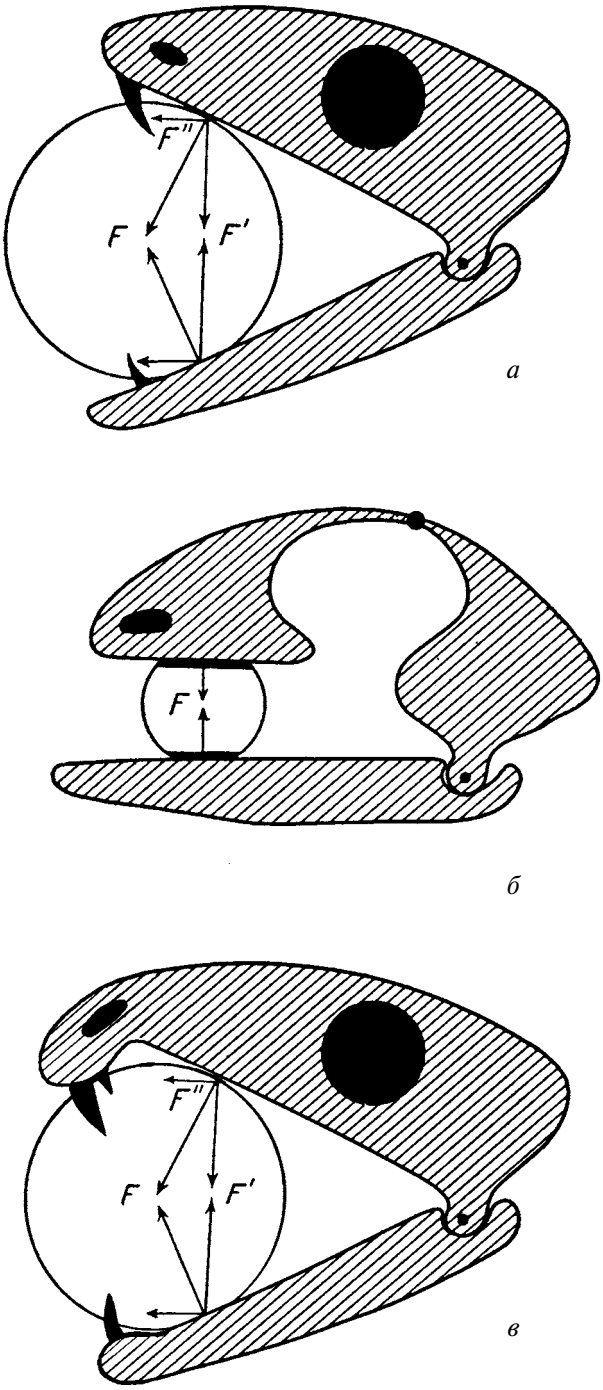

Рис. 2. Схемы распределения сил в момент сжимания добычи: *а* — при акинетической и метакинетической конструкции черепа, *б* — при мезокинетической конструкции черепа, *в* — при акинетической и метакинетической конструкции черепа, но при анизодонтности, клювообразном изгибе предчелюстной кости и фестончатости альвеолярного края челюстей, обеспечивающих удержание добычи в пасти. F — общая сила давления челюстей, F^1 — сила, сжимающая удерживаемый объект, F^2 — сила, выталкивающая объект из пасти (по: Юдин, 1970, с дополнениями).

обеспечивало ту же цель — надежное удержание добычи при аддукции челюстей (рис. 2, *в*). При этом верхняя челюсть ранних архозавров оказывается несколько длинее нижней, а зубы на предчелюстных костях направлены не только вниз, но и назад так, что при смыкании челюстей противостоят передним зубам на зубных костях, направленным ввверх и вперед.

Таким образом, вентрально направленный клювообразный изгиб предчелюстной кости ранних архозавров находит функциональное объяснение как приспособление к удержанию добычи в пасти. Поэтому интерпретация этой ярко выраженной специализации челюстного аппарата у древнейших архозавров — протерозухид как признака полового диморфизма (Ezcurra, 2017) представляется необоснованной. Аппеляция к сходству вентрально направленного клювообразного изгиба предчелюстной кости протерозухид с сезонным гормональным искривлением челюстей у самцов лососей (Salmo, Pisces) в сезон нереста (Ezcurra, 2017) представляется абсолютно надуманной. Эту невероятную гипотезу опровергает также отсутствие среди протерозухид и других архозавров диморфизма по этому признаку. Среди них не было обнаружено особей без клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости.

Ранние примитивные архозавры — Proterosuchidae (рис. 1, *а*) и Proterochampsidae обладали еще изодонтным зубным аппаратом и были генерализованными хищниками. Они удерживали добычу в пасти с помощью клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости и многочисленных тонких зубов. У более поздних, специализированных хищных ранних архозавров — Erythrosuchidae (рис. 1, *б*), Euparkeriidae (рис. 1, *в*), Rauisuchidae и других развивалась анизодонтность, появились крупные клыкообразные зубы на предчелюстных, верхнечелюстных и зубных костях, которыми можно было удерживать и умерщвлять более крупную жертву. Зубы становились более массивными (слабее сжатыми с боков) и более прямыми, со слабо загнутыми назад коронками. Вентральный изгиб предчелюстной кости у них уменьшался, но возникала фестончатость челюстей, когда наиболее крупные зубы располагались на вершинах дугообразных выступов альвеолярного края верхней и нижней челюсти. Это усиливало функцию наиболее крупных зубов как клыков, что имеет морфологическое сходство со строением челюстного аппарата у современных короткоголовых крокодилов, охотящихся на

крупную добычу (Иорданский, 1963). Фестончатость челюстей и анизодонтность позволяет таким крокодилам удерживать и умерщвлять даже крупных млекопитающих. Рыбоядные крокодилы (Gavialis, Tomistoma) имеют прямые челюсти и многочисленные тонкие изодонтные зубы (Иорданский, 1963). Таким образом, уменьшение числа зубов, увеличение их размера и массивности, усиление анизодонтности является признаком специализации к макрофагии.

Среди хищных текодонтов и динозавров в триасе и юре выражена тенденция к уменьшению вентрального изгиба предчелюстной кости (рис. 1). Вероятной причиной этого процесса являлась смена основных объектов питания и способов охоты. Когда добыча была близка или даже превосходила по размеру хищника, необходимо было не захватить пастью всю жертву целиком, но удержать и умертвить, а затем расчленить. Отсутствие клювообразного вентрального изгиба предчелюстной кости, умеренная анизодонтность и фестончатость челюстей были характерны и для большинства хищных динозавров — теропод (рис. 1, *д*, *е*). Основным инструментом расчленения и умерщвления добычи у них становились не отдельные крупные клыкообразные зубы, а зубные ряды с многочисленными пильчатыми зубами. При этом наблюдается различие в строении и, очевидно, функционировании зубов теропод — более многочисленных, небольших и сжатых с боков у аллозавроидов и менее многочисленных, крупных, толстых и массивных у тираннозавроидов (рис. 1, *е*). Последние, как предполагают, имели бóльшую силу укуса и были лучше приспособлены к разгрызанию костей своих жертв. Аллозавроиды, напротив, поедали преимущественно мягкие части тел своих жертв (Meers, 2002 и др.). В то же время, сохранение в той или иной степени развитого клювообразного изгиба предчелюстных костей и фестончатости краев челюстей оставалось функционально важным для тех хищных архозавров, которым надо было удерживать добычу, целиком помещающуюся в их пасти. Наиболее актуально это было для преимущественно рыбоядных спинозаврид.

Среди ранних архозавров челюстной аппарат орнитозухид отличается рядом выраженных морфологических особенностей.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЧЕРЕПА И ПОСТКРАНИАЛЬНОГО СКЕЛЕТА ОРНИТОЗУХИД

Ornithosuchidae занимают особое место среди текодонтов, в первую очередь, по уникальному строению обращенно-крокодилоидного сустава в задней конечности. Это были хищные текодонты относительно небольших размеров, в среднем около двух метров в длину. Их ближайшими родственниками и вероятными предками являются Euparkeriidae. Наиболее специализированные и представленные самыми полными остатками орнитозухиды (Riojasuchus, Dynamosuchus и Venaticosuchus) известны из Южной Америки.

Обращает на себя внимание необычная форма черепа орнитозухид с короткими челюстями, с верхней челюстью значительно более длинной, чем нижняя. При этом верхнечелюстные кости клювообразно изгибаются вниз. Для орнитозухид характерны короткая преорбитальная часть черепа и широкая посторбитальная его часть. Ноздри большие и длинные. Наружное мандибулярное окно необычно большое и длинное, до половины длины нижней челюсти. Зубы орнитозухид весьма необычны по сравнению с зубами других архозавров по своей морфологии и расположению. Их число меньше, чем у остальных хищных архозавров, — в предчелюстной кости три зуба, в верхнечелюстной — семь–девять, в зубной — семь–десять. Наиболее крупные, клыкообразные зубы расположены на выступах альвеолярного края челюстей (рис. 3–8). На вентрально изогнутой предчелюстной кости два передних зуба наиболее крупные. Все зубы на верхнечелюстной кости, вплоть до заднего ее края, очень длинные, клыкообразные. На зубной кости позади двух самых больших клыкообразных зубов, расположенных в области симфиза, имеется ряд мелких зубов. Такое строение зубной системы орнитозухид можно назвать гиперанизодонтным. Между зубами на предчелюстной и верхнечелюстной костях – очень длинные диастемы. Их формирование обусловлено отсутствием зубов в задней половине предчелюстной кости. При смыкании челюстей в эти диастемы входят два самых больших зуба, расположенных в передней части зубной кости (рис. 3–5). Зубы орнитозухид сильно анизодонтные, в большинстве своем очень большие, длинные. При большой длине даже самые крупные зубы довольно тонкие. Высота коронок составляет около половины длины зуба, т.е. примерно равна длине его корня. Коронки зубов чрезвычайно высокие, зазубренные, сильно сжаты с боков, короткие в переднезаднем направлении, слабо расширяются к основанию и лишь немного загнуты назад (рис. 8). Край эмали на коронках орнитозухид начинается вблизи края альвеол (Walker, 1964; Bonaparte, 1971; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko et al., 2014; Baczko, Desojo, 2016; Müller et al., 2020).

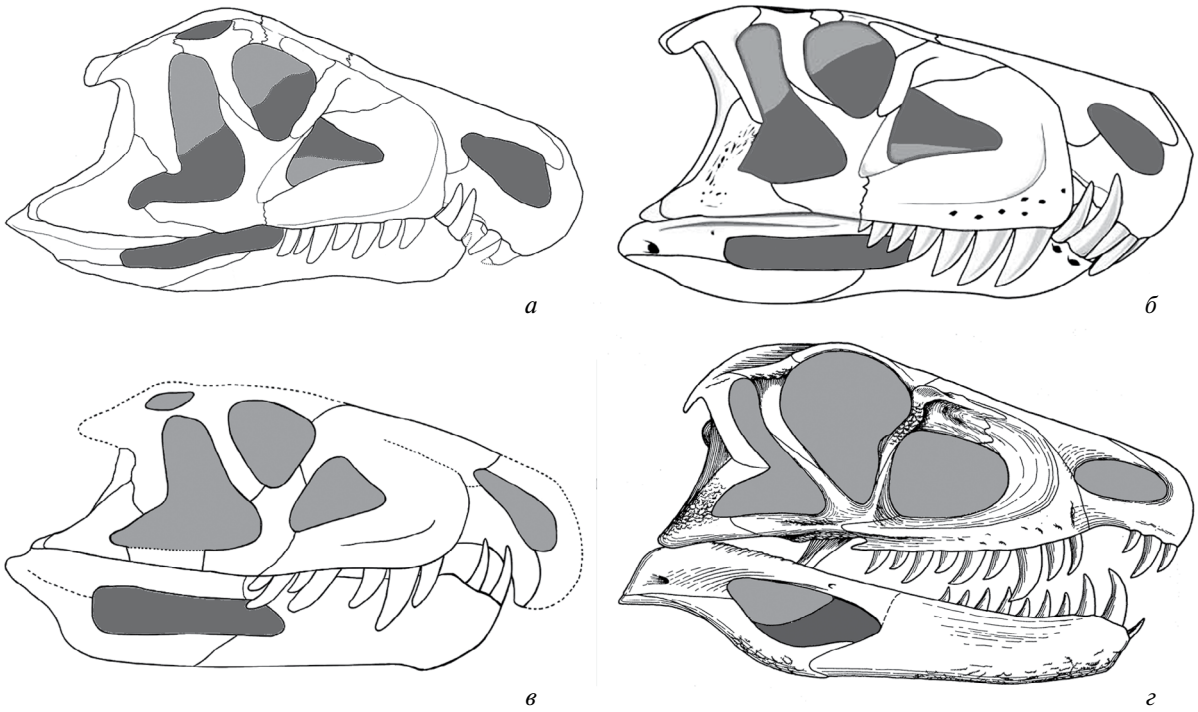

Рис. 3. Черепа орнитозухид, вид с латеральной стороны (справа): *а* — Riojasuchus tenuisceps (по: Baczko, Desojo, 2016); *б* — Dynamosuchus collisensis (по: Müller et al., 2020); *в* —Venaticosuchus rusconii (по: Baczko, 2018); *г* — Ornithosuchus longidens (по: Walker, 1964).

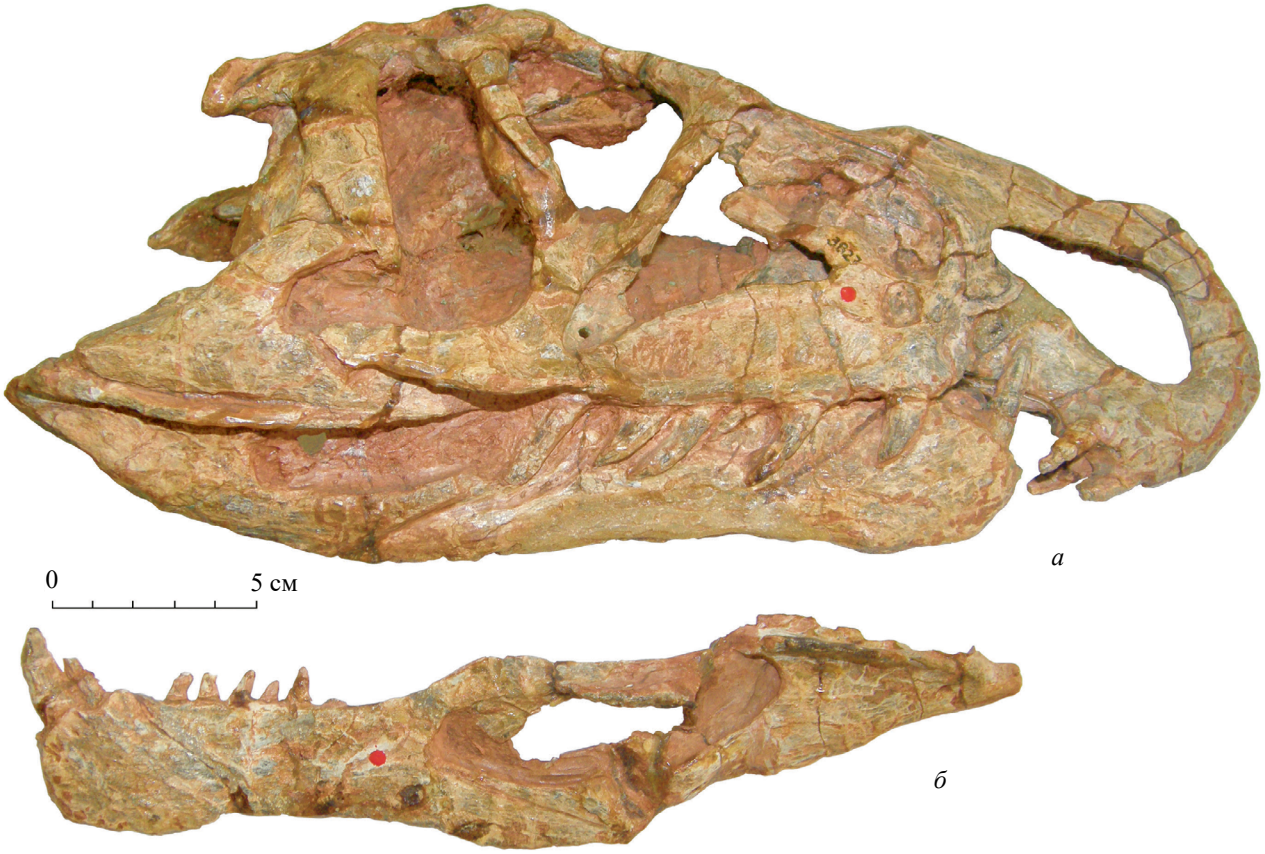

Рис. 4. Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827: *а* — череп, вид с латеральной стороны (справа), *б* — левая ветвь нижней челюсти, вид с лабиальной стороны (слева). Фото А.Г. Сенникова.

Рис. 5. Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, ростральная часть черепа, вид справа. Фото А.Г. Сенникова.

Посткраниальный скелет орнитозухид очень мощный, массивный для этих относительно небольших текодонтов, особенно, кости конечностей. Также бросаются в глаза очень мощные, сильно выраженные, обширные гребни, выступы и площадки с неровной поверхностью для прикрепления мускулатуры конечностей. Столь резкая выраженность мест крепления мышц у орнитозухид, по сравнению с таковой у текодонтов, близких по размеру, указывает на гипертрофированное развитие мускулатуры конечностей — в первую очередь, мышц плечевого пояса. Конечности короткие, робустные. Задние лишь ненамного длиннее передних (рис. 9, 10); у Ornithosuchus отношение длины humerus к длине femur около 2/3 (Walker, 1964). Это, очевидно, указывает на четвероногость представителей данного семейства. Пропорции отделов задних конечностей орнитозухид (табл. 1) — относительно длинная бедренная кость по сравнению с относительно короткими дистальными отделами (голенью и метатарсальным отделом) характерны для тетрапод с медленной локомоцией (рис. 9, 10).

В то же время, морфологические признаки костей конечностей и их поясов у орнитозухид указывают на парасагиттальную или близкую к парасагиттальной постановку конечностей — узкий таз с длинными лобковыми и позвздошными костями, напоминающий таз теропод; мощное развитие супраацетабулярного гребня; глубокая частично прободенная вертлужная впадина; медиальная головка бедренной кости в начальной стадии формирования. Уникально строение обращенно-крокодилоидного сустава в автоподии задней конечности орнитозухид, когда выступ на пяточной кости входит в углубление на таранной. Сустав такого строения встречается только в этом семействе. Каудальная ориентация пяточного бугра также свидетельствует о парасагиттальной или близкой к

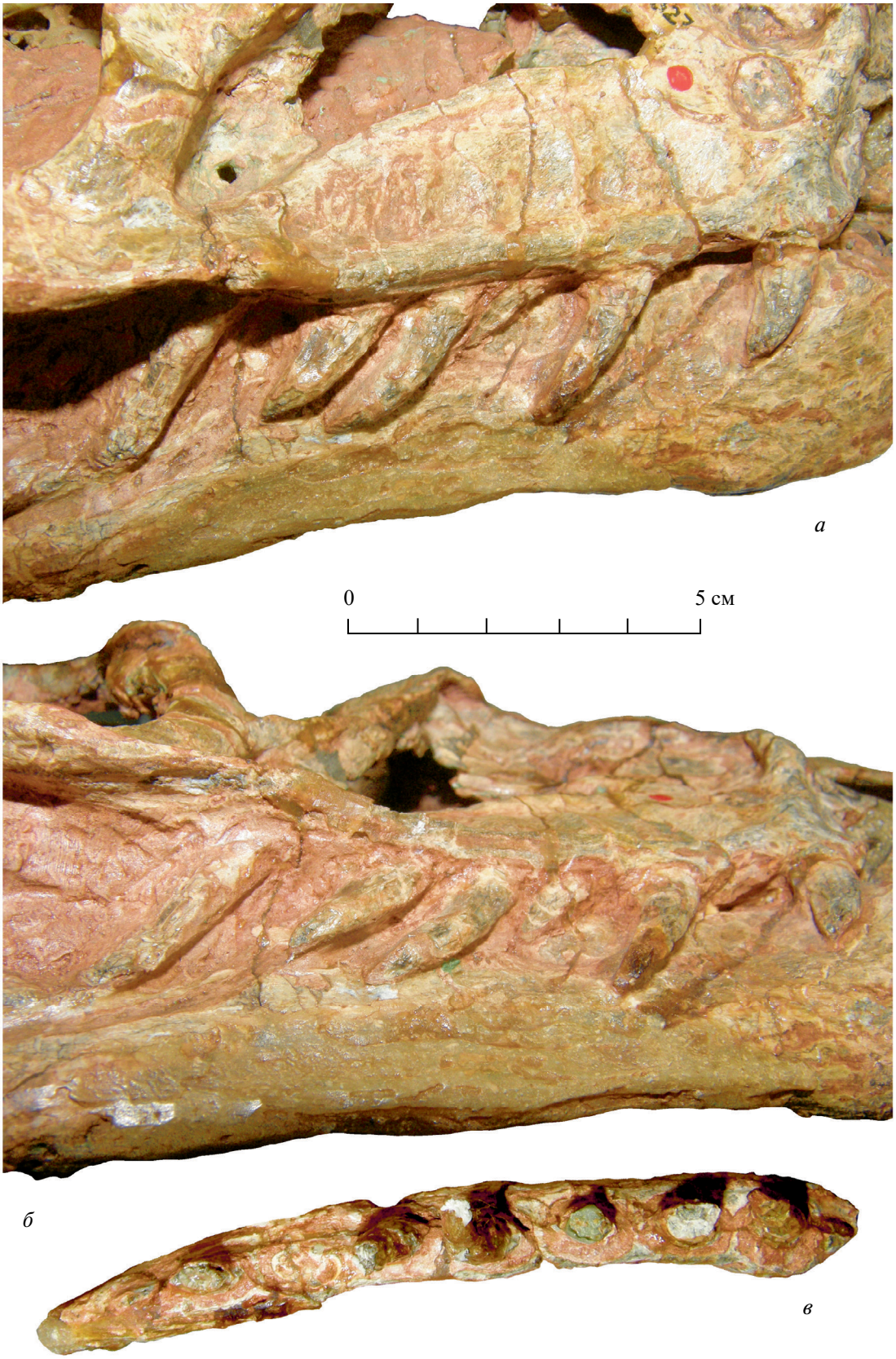

Рис. 6. Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, озубление верхнечелюстных костей: *а*, *б* — правая верхнечелюстная кость, *а* — вид справа, *б* — вид с вентро-лабиальной стороны; *в* — левая верхнечелюстная кость, вид с вентральной стороны. Фото А.Г. Сенникова.

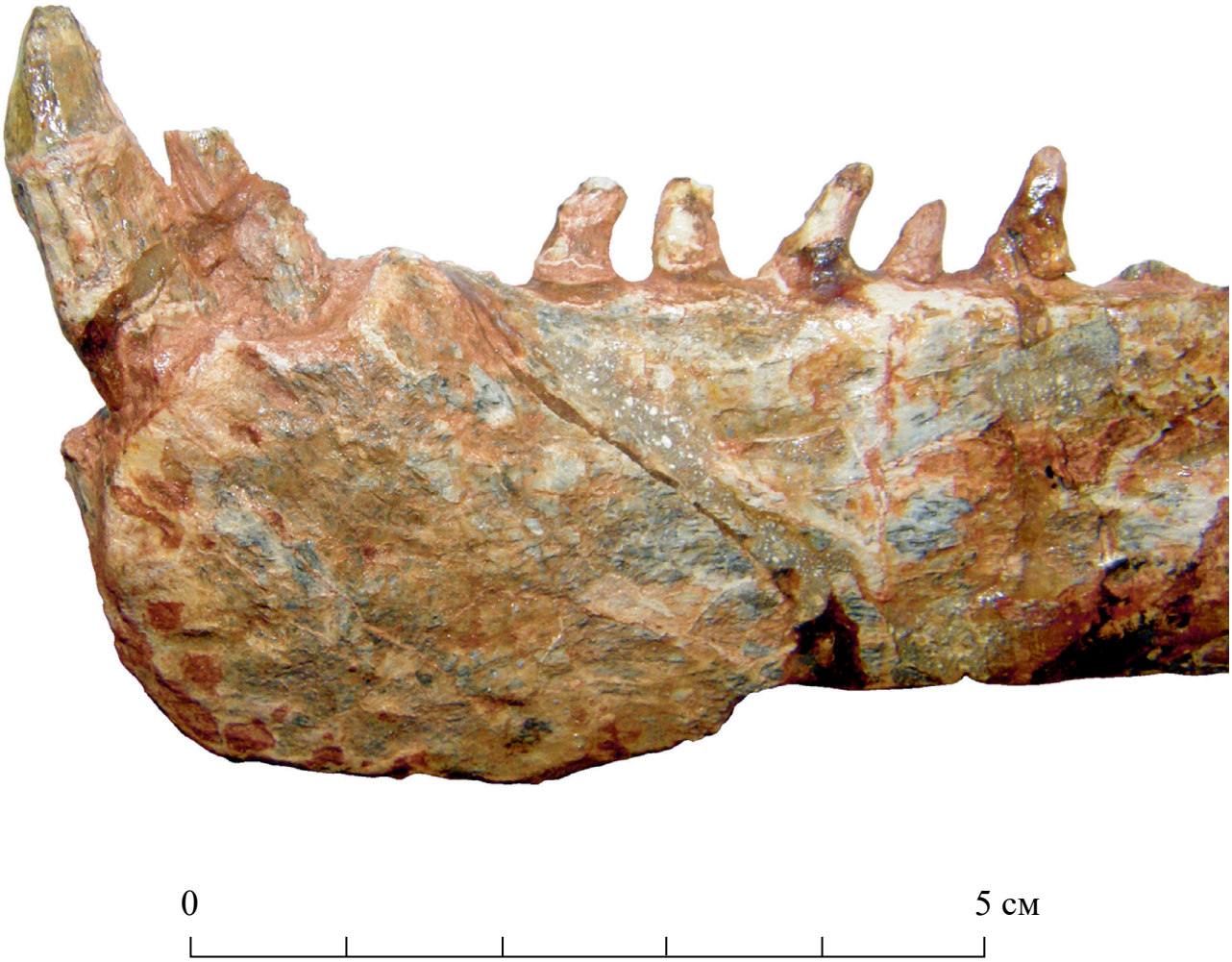

Рис. 7. Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, № PVL 3827, ростральная часть левой зубной кости, вид слева. Фото А.Г. Сенникова.

парасагиттальной постановке их конечностей (Newton, 1894; Walker, 1964; Bonaparte, 1971, 1975; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko, Desojo, 2016; Baczko et al., 2019; Müller et al., 2020).

Кисть, представленная у Riojasuchus tenuisceps в сочлененном состоянии, была симметричной или близкой к симметричной, довольно широкой и короткой. Стопа, также наиболее полно представленная у R. tenuisceps, средней ширины и относительно короткая, вероятно, симметричная или почти симметричная. Дистальные фаланги III и IV пальцев не сохранились (рис. 11), и фаланговая формула стопы, как и кисти, не может быть точно установлена. Самым длинным элементом плюсны является IV метарсальный элемент. При этом он не намного длиннее III метатарсального элемента. У примитивных текодонтов с латеральной постановкой конечностей, как у протерозухид, стопа асимметричная, с типичным для ранних диапсид наиболее длинным IV метарсальным элементом и пальцем. Продвинутые, быстро бегающие текодонты с парасагиттальной постановкой конечностей имеют симметричную стопу с наиболее длинным III метарсальным элементом и пальцем. У орнитозухид переход от примитивной асимметричной стопы к продвинутой симметричной, судя по пропорциям элементов плюсны, еще не завершился. Такая форма стопы орнитозухид указывает (наряду с пропорциями длинных костей конечностей) на то, что они не были приспособлены к длительной быстрой локомоции. Кроме того, V метарсальный элемент R. tenuisceps крючковидный, крупный, хорошо развит. Это сближает орнитозухид с примитивными текодонтами и также может указывать на небыстрые темпы их локомоции. Однако пятый палец сильно редуцирован, в его составе сохранилась лишь одна маленькая фаланга (рис. 11). Это является

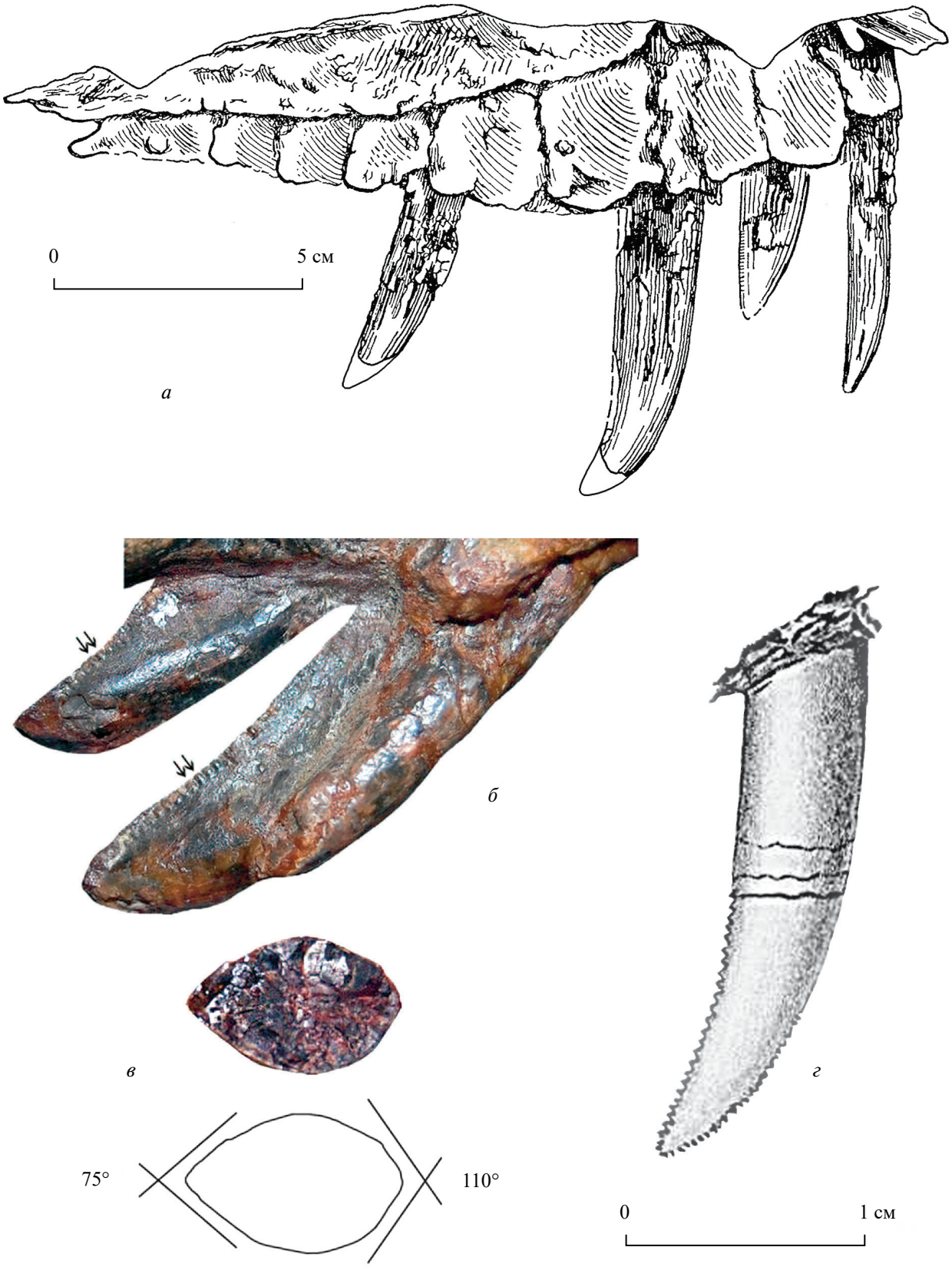

Рис. 8. *а* – прорисовка отпечатка правой верхнечелюстной кости крупной особи Ornithosuchus longidens (по: Walker, 1964); *б*, *в* — зубы правой верхнечелюстной кости Venaticosuchus rusconii: *б* — четвертый и пятый, вид с латеральной стороны, стрелками показаны зубчики на заднем режущем канте зуба, *в* — поперечный разрез первого зуба (по: Baczko et al., 2014); *г* — самый крупный зуб правой верхнечелюстной кости ювенильной особи Ornithosuchus longidens (по: Newton, 1894).

Таблица 1. Отношение длины бедра, голени и метатарсального отдела к их суммарной длине у некоторых текодонтов, прозавропод, теропод и птиц

№	Род и вид (1–5 – текодонты, 6–7 – прозавроподы, 8–16 –тероподы, 17–18 – птицы)	Длина бедра, %	Длина голени, %	Длина метатарсального отдела, %
1	Riojasuchus tenuisceps	49	35	16
2	Garjainia prima	44	41	15
3	Ticinosuchus ferox (по Krebs, 1965)	48	37	15
4	Postosuchus kirkpatricki (по Chatterjee, 1985)	45	38	17
5	Marasuchus lilloensis (по Romer, 1972)	36	42	22
6	Massospondylus carinatus (по Cooper, 1981)	44	38	18
7	Plateosaurus engelhardti (по Huene, 1926)	48	35	17
8	Nothronychus graffami (по Hedrick et al., 2015)	46	40	14
9	Coelophysis bauri (по Colbert, 1989)	37	40	23
10	Allosaurus fragilis (по Gianechini et al., 2020)	44	38	18
11	Tyrannosaurus rex (по Gianechini et al., 2020)	42	37	21
12	Maleevosaurus novojilovi (по Малеев, 1974)	35	38	27
13	Compsognathus longipes (по Ostrom, 1978)	30	42	28
14	Deinonychus antirrhopus (по Gianechini et al., 2020)	38	43	19
15	Struthiomimus altus (по Gianechini et al., 2020)	35	39	26
16	Parvicursor remotus (по Gianechini et al., 2020)	28	41	31
17	Struthio camelus (по Gianechini et al., 2020)	24	41	35
18	Cariama cristata (по Gianechini et al., 2020)	17	44	39

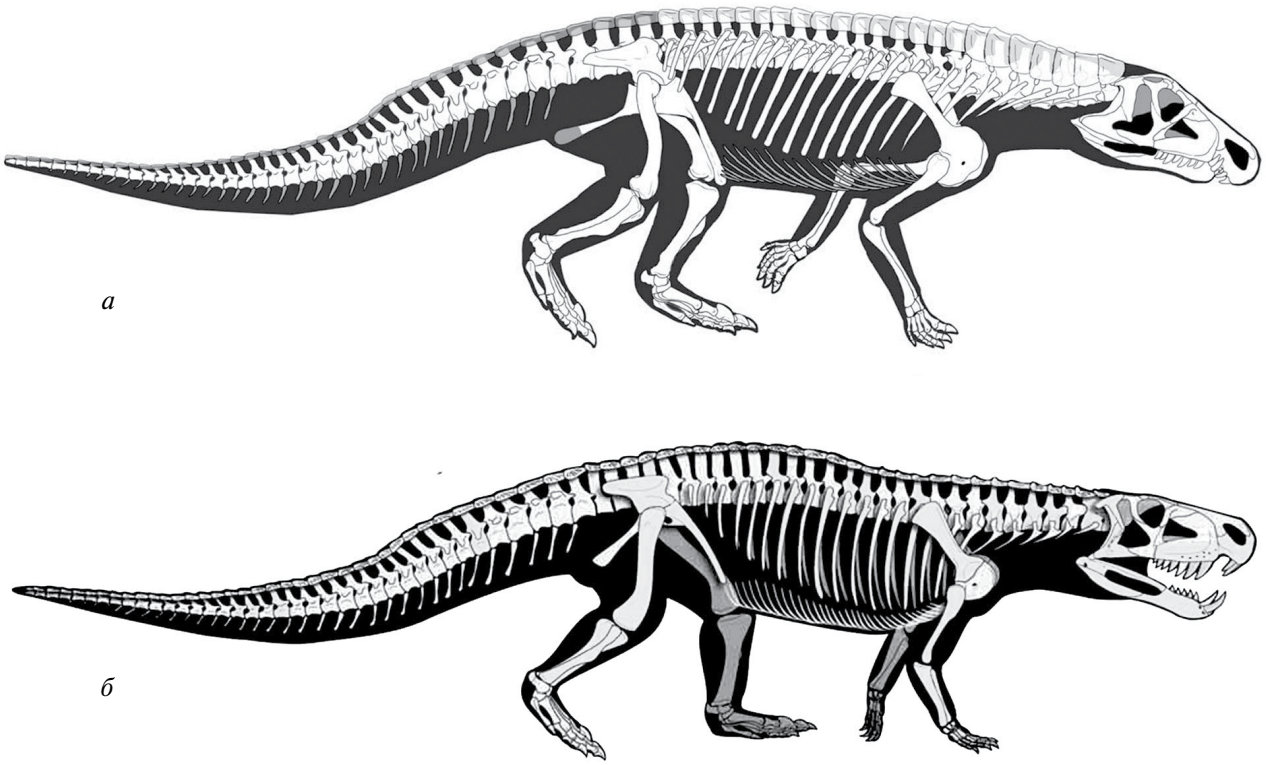

Рис. 9. Скелеты орнитозухид, вид справа: *а* — Riojasuchus tenuisceps (по: Baczko et al., 2019), *б* — Dynamosuchus collisensis (по: Müller et al., 2020).

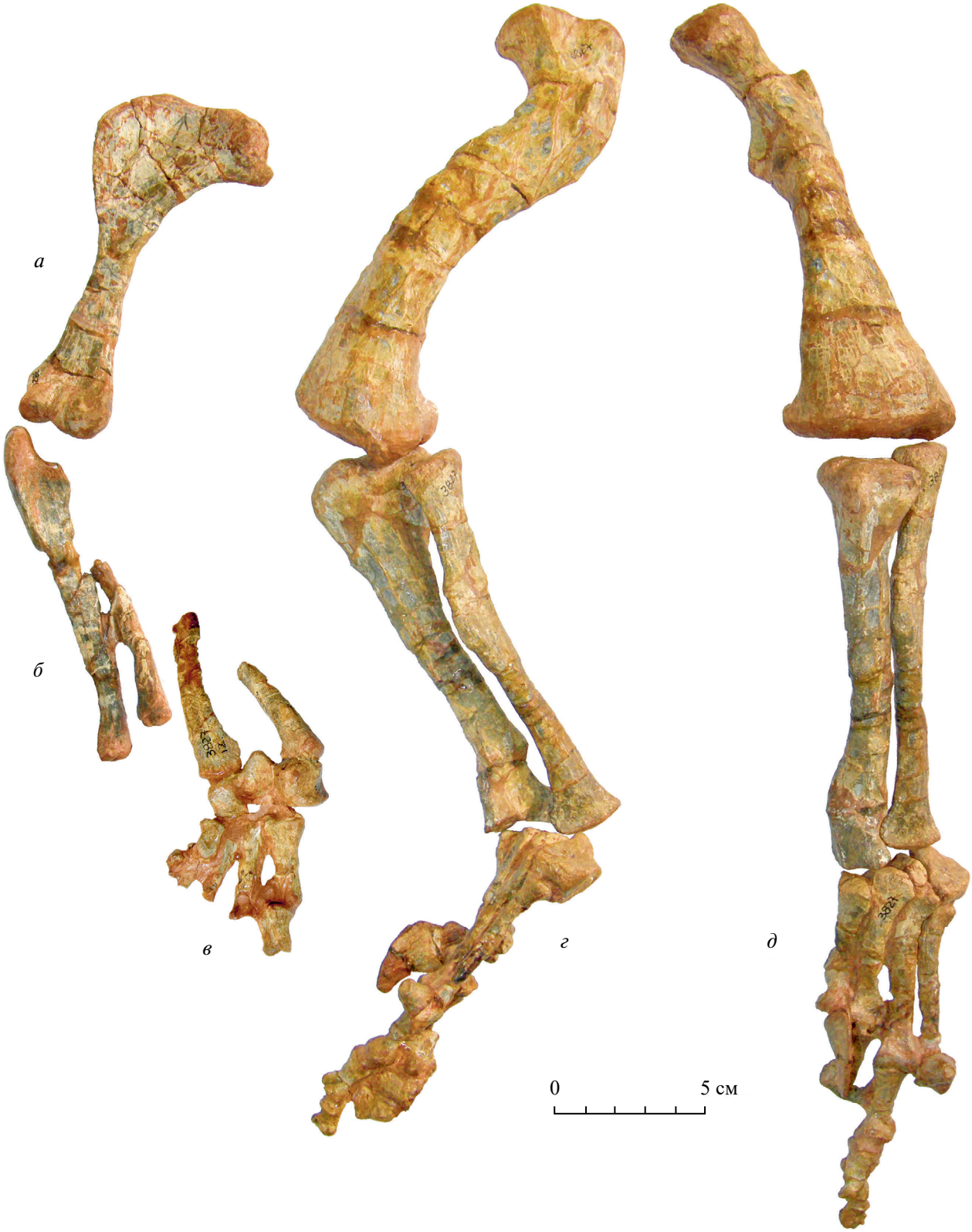

Рис. 10. Соотношение размеров и пропорции отделов передней и задней конечностей орнитозухида Riojasuchus tenuisceps; *а–в* — вид с медиальной (вентральной) стороны: *а* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3826, правая плечевая кость; *б* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3828, кости левого предплечья; *в* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, дистальная часть костей предплечья и неполная кисть левой передней конечности; *г*, *д* — Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, скелет левой задней конечности: *г* — вид слева, *д* — вид с проксимальной (дорсальной) стороны. Фото А.Г. Сенникова.

прогрессивным признаком, так как пятый палец в стопе редуцируется у продвинутых, активно передвигающихся архозавров с парасагиттальной постановкой конечностей. Стопа у таких специализированных форм симметричная. Пяточный бугор у R. tenuisceps, как и у других орнитозухид, направлен назад, что указывает на парасагиттальную или близкую к парасагиттальной постановку конечностей. Характерной особенностью стопы R. tenuisceps являются большие мощные когтевые фаланги, особенно на I и II пальцах (рис. 12, *д–к*). При этом когти сильно изогнуты, очень сильно латеромедиально сжаты и весьма высокие. Они в два раза выше предкогтевых фаланг (Walker, 1964; Bonaparte, 1971; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko, Desojo, 2016; Baczko et al., 2019; Müller et al., 2020).

РЕКОНСТРУКЦИЯ ОБРАЗА ЖИЗНИ ОРНИТОЗУХИД

Морфологические особенности скелета Ornithosuchidae давали основание для различных реконструкций их образа жизни. Ornithosuchus первым среди орнитозухид был описан в конце XIX и в начале XX вв., а затем переописан несколько раз как хищный текодонт среднего размера. В этих публикациях рассматривалась преимущественно его морфология и родственные связи. Только Р. Брум (Broom, 1913) предположил, что Euparkeria и Ornithosuchus были способны к активной бипедальной локомоции как формы, близкие к предкам динозавров. Г. Хайльман в своей книге о происхождении птиц (Heilmann, 1926) подробно обосновал эту гипотезу, ставшую господствующей на долгое время. Так и А. Уокер (Walker, 1964) рассматривал Ornithosuchus как предка крупных теропод (карнозавров). Он считал его активным доминирующим хищником (консументом высшего порядка) в позднетриасовом собществе формации Лоссимут, Шотландия, и реконструировал в позе двуногой локомоции. Х. Бонапарте (Bonaparte, 1971) описал по почти полным скелетам орнитозухида Riojasuchus из Аргентины и обоснованно реконструировал его в четвероногой позе. М. Бентон и А. Уокер (Benton, Walker, 1985) рассматривали орнитозуха как активного хищника, но способного и к потреблению падали, и считали факультативно квадрупедальным. Дальнейшие исследования уточнили детали морфологии Ornithosuchus и более специализированных южноамериканских представителей этого семейства (Bonaparte, 1971; Baczko, Ezcurra, 2013; Baczko et al., 2014; Baczko, Desojo, 2016; Baczko, 2018; Müller et al., 2020).

Впервые возможные трофические адаптации орнитозухид были подробно проанализированы М. фон Бакско (Baczko, 2018) на примере южноамериканского Venaticosuchus. Она выдвинула гипотезу о преимущественной падалеядности этого и других орнитозухид. Такое заключение было сделано на основании выполненной ею детальной реконструкции челюстной мускулатуры и морфо-функционального анализа челюстного аппарата. Главными аргументами в пользу этой гипотезы М. фон Бакско считает повышенную силу сжатия челюстей в сочетании с низкой скоростью укуса. Сильный, но медленный укус орнитозухид, по ее мнению, кажется более подходящим для падальщика, которому не требуется скорость, чтобы поймать движущуюся добычу, а сила нужна только для того, чтобы разорвать мягкие ткани или разгрызть кости туши мертвого животного. Фон Бакско не относит орнитозухид к активным хищникам, консументам высших порядков, т.к. недостаточная, по ее мнению, прочность узкой передней части рыла и длинных, сжатых с боков зубов могла привести к их повреждению при рывках крупной живой жертвы. Главным аргументом в пользу отнесения орнитозухид к падальщикам она считает слишком длинные, тонкие, и поэтому недостаточно прочные зубы. Кроме того, фон Бакско предполагает для орнитозухид возможность охоты, но только на мелких и среднеразмерных тетрапод.

Орнитозухиды по своей морфологии отличаются от всех других консументов высших порядков в триасовых наземных сообществах — ранних хищных архозавров. Ни у кого из последних не было такой гиперанизодонтности и такого малого числа зубов, в т.ч. столь длинных, тонких, клыкообразных, как у представителей этого семейства. Очень высокие коронки зубов орнитозухид покрыты эмалью от уровня альвеол. Этим их зубы отличаются от зубов других хищных архозавров, например, эритрозухид или тираннозаврид. У последних на зубах между зубным краем челюсти и коронкой имеется лишенный эмали участок, который при жизни был покрыт мягкими тканями (Cullen et al., 2023), подобно тому, как у современных крокодилов. Таким образом, эмалевая коронка, которую можно было вонзить в тело жертвы, была у них существенно меньше надальвелярной высоты зуба. Сильное укорочение передней части черепа орнитозухид позволяло выносить крепление аддукторов

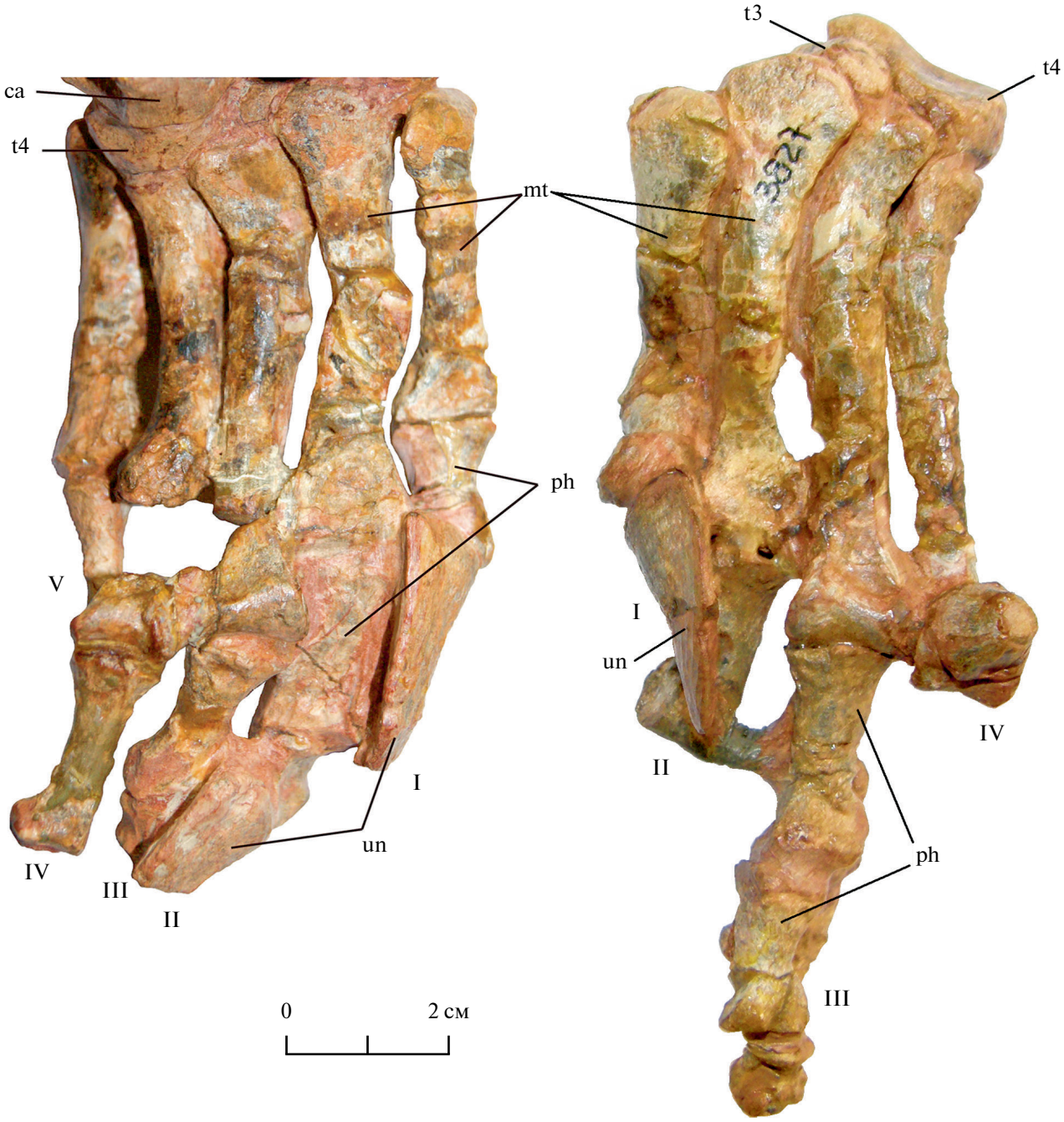

Рис. 11. Скелет правой (*а*) и левой (*б*) стопы орнитозухида Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, вид с дорсальной стороны: *а* — по Baczko et al., 2019, *б* — фото А.Г. Сенникова. Обозначения: ca — пяточная кость, t4 — четвертый дистальный тарсальный элемент, t3 — третий дистальный тарсальный элемент, mt — метатарсальные элементы, I–V — номера пальцев, ph — фаланги, un — когтевые фаланги.

относительно далеко вперед, что давало значительный выигрыш в силе сжатия челюстей при относительно медленном укусе (Baczko, 2018). Отсюда следует, что пищевой стратегией этих текодонтов при охоте было не быстрое схватывание добычи, а ее удержание и прокусывание немногочисленными длинными и острыми зубами. Малое количество сильно анизодонтных зубов в сочетании с очень высокими их коронками позволяет сделать заключение, что это адаптация челюстного аппрата к глубокому поражению мышечных массивов и других мягких тканей жертвы, к глубокому захвату тела жертвы.

Для специализации к падалеядению характерны массивные, прочные зубы, необходимые для

Рис. 12. Когтевые и предкогтевые фаланги: *а*, *б* — крокодил Tomistoma schlegelii, I палец правой стопы, Зоологический музей МГУ, экз. № R-9296: *а* — вид с медиальной стороны, *б* — вид с дорсальной стороны; *в*, *г* — эритрозухид Garjainia prima, I палец (?) правой стопы (изолированные фаланги), экз. ПИН, №№ 951/21 и 951/98: *в* – вид с медиальной стороны, *г* — вид с дорсальной стороны; *д*–*к* — орнитозухид Riojasuchus tenuisceps: *д*, *е* — I палец левой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827: *д* — вид с медиальной стороны, *е* — вид с дорсальной стороны; *ж*, *з* — I палец правой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827: *ж* — вид с медиальной стороны, *з* — вид с дорсальной стороны; *и*, *к* — II палец (?) правой стопы, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3828: *и* – вид медиальной стороны, *к* – вид с дорсальной стороны; *л*, *м* – дромеозаврид Deinonychus antirrhopus, II палец правой стопы, экз. ПИН, № 4769/16: *л* — вид медиальной стороны, *м* — вид с дорсальной стороны. *а*–*з*, *л*, *м* — фото А.Г. Сенникова; *и*, *к* — по: Baczko et al., 2019.

разгрызания костей, что отмечено, например, для тираннозаврид, а также для таких крупных хищных текодонтов, как эритрозухиды и рауизухиды. Относительно тонкие, сжатые с боков и очень длинные зубы орнитозухид, недостаточно прочные на боковой излом, явно не соответствуют таким требованиям. Сравнительные трассологические исследования зубов гигантского американского льва Panthera atrox, современных львов и гиен с относительно массивными коническими клыками и ископаемых саблезубых Smilodon fatalis с длинными кинжалообразными клыками показали, что последние избегали контакта клыков с костями при умерщвлении и поедании жертвы, тогда как современные хищники с конинческими низкокоронковыми клыками разгрызают и потребляют в пищу кости (De Santis et al., 2021; Palmqvist et al., 2023). По аналогии можно предположить, что зубы орнитозухид были присособлены к разрыванию мяса, но не к разгрызанию костей. Кроме того, исследование зазубренных зубов у других групп тетрапод (Felidae, Nimravidae) показало, что наличие режущей зазубренной кромки зубов исключает склерофагию и оссифагию, но является приспособлением для разрезания, разрывания мягких тканей (Figueirido et al., 2018; Dominguez-Rodrigo et al., 2022). Погрызы костей динозавров относительно редки, из чего можно заключить, что постоянное потребление костей в пищу в целом не было характерно для теропод (Fiorillo, 1991). То же следует отметить и для хищных текодонтов в триасе. Т.е. способ поедания добычи для хищных архозавров-макрофагов был ближе к комодскому варану, потребляющему в пищу преимущественно мягкие ткани жертвы, чем к крупным хищным млекопитающим (Fiorillo, 1991). Большая сила укуса, присущая орнитозухидам (Baczko, 2018), должна указывать на большой размер их жертв, по аналогии с современными плотоядными (Christiansen, Wroe, 2007). Благодаря гипертрофированной анизодонтности и сильной фестончатости челюстей с расположением наиболее длинных клыкообразных зубов на выступах их альвеолярного края орнитозухиды обнаруживают определенное сходство в строении челюстного аппарата с короткоголовыми крокодилами, охотящихся на крупную добычу (Иорданский, 1963). Крайняя выраженность этих признаков у орнитозухид указывает на высокую степень специализации к макрофагии. Все вышеперечисленные морфологические особенности противоречат предположению фон Бакско (Baczko, 2018) о том, что орнитозухиды были падалеядами и охотились на мелких позвоночных. Следует отметить, что уже у эупаркериид, возможных предков орнитозухид, зубы были весьма крупные относительно размера животных, и эти небольшие текодонты, скорее всего, также могли охотиться на крупную добычу, а не насекомых, как иногда предполагали.

Орнитозухиды, очевидно, были облигатно квадрупедальными, как их и реконструируют по наиболее полным сочлененных скелетам южноамериканских представителей семейства. Большинство признаков в строении посткраниального скелета орнитозухид говорит о парасагиттальной или близкой к парасагиттальной постановке их конечностей. Относительно малая длина робустных, мощных конечностей, соотношение длин их отделов, строение кисти и стопы указывают на возможность предвижения медленными аллюрами (вероятно, шаг и рысь). Орнитозухиды не были способны на длительное, с большой скоростью, преследование добычи. Вероятно, они являлись засадными хищниками, подстерегавшими жертву и коротким броском настигающими ее. Робустность конечностей и всего тела отличает их от близких по размеру, около двух метров в длину, или даже более крупных четвероногих хищных текодонтов с парасагиттальной или частично парасагиттальной постановкой конечностей, например, рауизухид (Ticinosuchus, Decuriasuchus, Prestosuchus и др.). Для орнитозухид характерны необычные массивность и мощность относительно коротких конечностей, особенно передних, что, очевидно, обеспечивало эффективное схватывание и удержание именно крупной добычи, а не мелких тетрапод. Это предположение подтверждает и форма когтей — крупных, очень высоких и сжатых с боков, сильно изогнутых. Такие когти характерны для активных хищников, хватающих и удерживающих ими жертву (Fowler et al., 2009, 2011) (рис. 12, *д–м*). У современных крокодилов, хватающих и умерщвляющих свою добычу челюстями, почти без участия лап, и у триасовых эритрозухид когти почти прямые, низкие и широкие (рис. 12, *а–г)*.

В позднетриасовом сообществе позвоночных Шотландии (Benton, Walker, 1985) орнитозухиды — самые крупные хищники, занимавшие вершину пищевой пирамиды; других хищных рептилий, способных охотиться на крупную добычу, не найдено. Наряду с морфологическими признаками, это может служить дополнительным аргументом против падалеядной специализации орнитозухид. В позднетриасовых сообществах Южной Америки известно множество

различных хищных текодонтов. Среди них крупные и гигантские рауизухии занимали вершину пищевой пирамиды. Из этого следует, что орнитозухиды с признаками гипертрофированной специализации занимали в этом сообществе особую экологическую нишу.

Суммируя все вышесказанное, можно выдвинуть гипотезу, что орнитозухиды – это своеобразные гиперанизодонтные хищники-макрофаги. Эти относительно небольшие, около двух метров в длину, но при этом очень робустные, мощные текодонты. Для них характерны короткий, массивный череп и челюсти, кинжалообразная форма сжатых с боков длинных зубов и мощные конечности с сильно изогнутыми когтями. Эти морфологические особенности необходимы при охоте на крупную жертву: массивный челюстной аппарат нужен для мощного укуса, кинжалоподобные зубы обеспечивают нанесение глубоких ран жертве, мощные конечности служат для надежного удержания жертвы во время ее рывков во избежании поломки зубов (подобные адаптации отмечены для Machairodontinae и Felidae; Anton, 2013; Palmqvist et al., 2023). Все представители саблезубых хищников (Machairodontinae, Mammalia; Gorgonopidae, Therapsida и др.) принадлежат ископаемым таксонам. Охотничье поведение их представителей реконструируются гипотетично (Anton, 2013). Тем не менее, при этом имеются определенные аналогии между Machairodontinae и Gorgonopidae, с одной стороны, и Ornithosuchidae с другой. В частности, проблема поломки тонких и длинных зубов, как справедливо отмечает фон Бакско (2018), была актуальна и для саблезубых кошек, и для саблезубых горгонопсов, и для орнитозухид. Эта проблема решалась особым способом охоты — прокусыванием мягких тканей шеи (Anton, 2013). Орнитозухиды разрывали и поедали преимущественно мягкие части тела жертвы, не разгрызая, как правило, кости. У Venaticosuchus rusconii (Baczko et al., 2014) прочность зубов увеличивалась за счет утолщения их спереди и сужения к режущему зазубренному канту сзади (рис. 8, *б*). Своеобразие морфологии и функционирования челюстного аппарата орнитозухид обуславливалась разной длиной верхней и нижней челюсти, вентральным изгибом предчелюстной кости и гиперанизодонтностью. Клювообразно изогнутая предчелюстная кость с двумя передними клыкообразными зубами и два клыкообразных зуба на выступе в передней части зубной кости, входившие в диастему позади последних предчелюстных зубов, были основным орудием захвата добычи и вырывания из нее кусков мягкой ткани. Разрезание захваченного куска обеспечивалось окклюзией переднего клыкообразного зуба зубной кости и последнего – на предчелюстной (Müller et al., 2020). Вероятно, зубы на предчелюстной кости орнитозухид действовали подобно увеличенным резцам саблезубых кошачьих (Valkenburgh, 1989; Dominguez-Rodrigo et al., 2022). Ряд клыкообразных зубов на верхнечелюстной кости глубоко вонзался в жертву и обеспечивал ее удержание и дальнейшее расчленение. То же наблюдается при охоте на крупных млекопитающих современных крокодилов с анизодонтным озублением. Разница в размере и форме зубов на верхнечелюстной кости и мелких нижнечелюстных зубов орнитозухид указывает на разные способы их функционирования и большее значение первых. Возможно, орнитозухиды при раскрытии рта не только опускали вниз нижнюю челюсть, но и, подобно современным крокодилам, поднимали вверх голову (верхнюю челюсть), а затем при укусе жертвы с силой опускали, закрывали пасть и сжимали челюсти. Следует отметить, что зубы по всей длине верхнечелюстной кости у орнитозухид не уменьшались спереди назад, как это имело место у других хищных архозавров, но были одинаково длинными. Это означает, что длинные зубы в самой глубине рта должны были так же глубоко вонзиться в жертву, как и передние, и играли столь же важную роль при умерщвлении, расчленении и поедании добычи. Но для того, чтобы использовать глубоко расположенные в пасти зубы для укуса, необходимо иметь адаптацию к широкому открытию челюстей: повышенную аддукцию в челюстном соединении (рис. 13). Здесь также можно усмотреть весьма отдаленные аналогии со строением и функционированием челюстного аппарата саблезубых млекопитающих и терапсид. В то же время, сходство орнитозухид с саблезубыми млекопитающими и терапсидами лишь частичное, т.к. крайне специализированный, но все же рептилийный челюстной аппарат первых с гиперанизодонтностью, усиленной клювообразным изгибом предчелюстной кости и фестончатостью альвеолярных краев челюстей, по своей морфологии и функционированию принципиально отличается от гетеродонтного челюстного аппарата последних.

Таким образом, в рамках гипотезы о специализации орнитозухид к охоте на крупную добычу, в т.ч. превосходящую их по размеру, находят объяснение особенности их морфологии. В результате успешной адаптивной радиации тетрапод

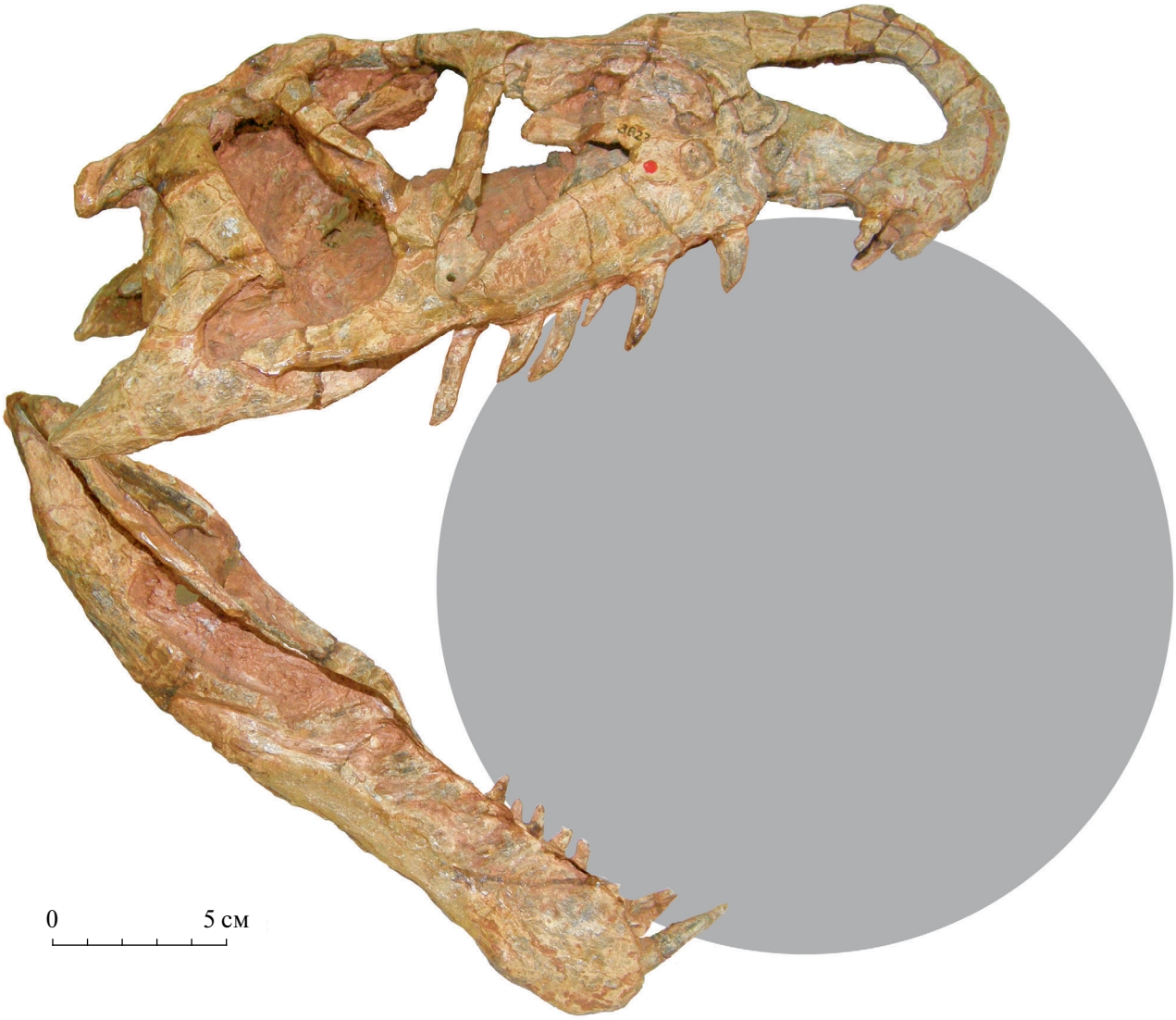

Рис. 13. Riojasuchus tenuisceps, Музей естественной истории Фонда Мигэля Лилло, экз. № PVL 3827, реконструкция черепа с максимально открытой пастью при захвате добычи (по аналогии с современными крокодилами), вид справа. По фото А.Г. Сенникова.

к позднему триасу их разнообразие столь возросло, а нишевое пространство так плотно заполнилось, что в одном сообществе уживалось до десятка различных хищников, имеющих свою адаптивную стратегию и специализацию. Орнитозухиды реализовали необычную для архозавров экологическую нишу гиперанизодонтного плотоядного макрофага в среднем размерном классе.

Весьма вероятно, что ранний небольшой теропод Daemonosaurus (Sues et al., 2011; Nesbitt, Sues, 2021) с очень короткими черепом и челюстями, с небольшим числом сильно анизодонтных очень крупных зубов (рис. 14), подобно орнитозухидам, был адаптирован к макрофагии. Обращает на себя внимание резкое отличие строения его челюстного аппарата от такового другого триасового теропода – Coelophysis, что свидетельствует о разных стратегиях поимки и умерщвления их жертв.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди ранних архозавров орнитозухиды обладают особой морфологией, отличающей их как от других хищных текодонтов того же размерного класса, так и более мелких или крупных представителей этого отряда. Для них характерны короткий череп с верхней челюстью, превы-

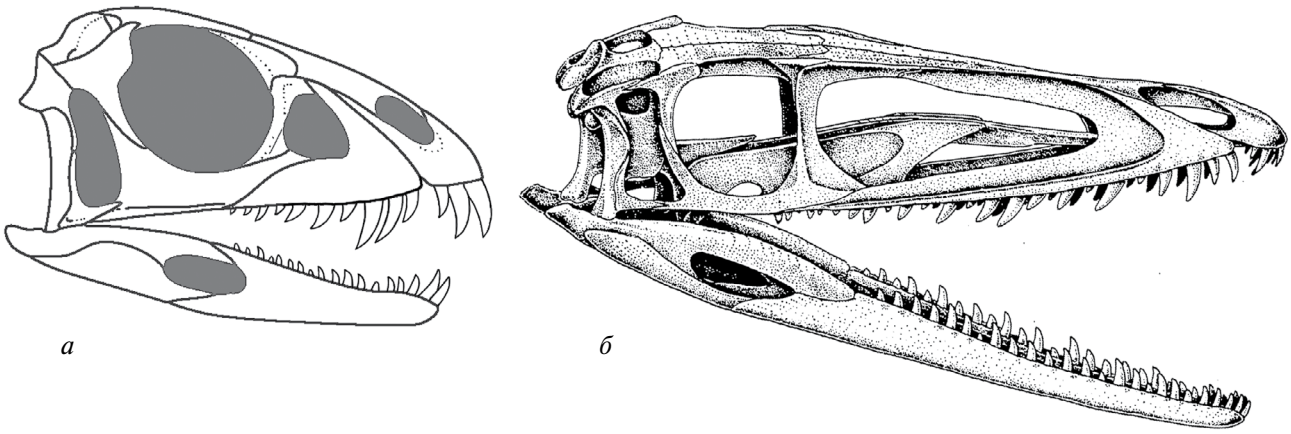

Рис. 14. Черепа ранних теропод, вид слева: *а* — Daemonosaurus chauliodus (по: Sues et al., 2011), *б* — Coelophysis bauri (по: Colbert, 1989).

шающей по длине нижнюю, сильный вентральный изгиб предчелюстной кости, малое число зубов при гипертрофированной анизодонтности, наличие очень длинных клыкообразных зубов, весьма робустный, для их небольших размеров, посткраниальный скелет. Орнитозухиды реализовали особый экологический тип специализированного гиперанизодонтного хищника-макрофага в среднем размерном классе. Как и все хищники, они были факультативными падалеядами. Однако падалеядение не могло быть их основной трофической специализацией, о чем свидетельсвует строение их челюстного аппарата. Мофрология посткраниального скелета орнитозухид указывает на адаптацию к относительно медленным аллюрам. Это дает основание реконструировать засадный тип их охотничьего поведения без преследования добычи на значительные расстояния.

* * *

Автор выражает искреннюю благодарность Х.Б. Десохо (J.B. Desojo, Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas), Р.Н. Мартинесу (R.N. Martínez, Instituto y Museo de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de San Juan) и всем аргентинским коллегам, благодаря содействию и помощи которых он смог осуществить в 2011 г. визит в Аргентину для участия в “Четвертом Латиноамериканском конгрессе по палеонтологии позвоночных” и для изучения материалов по ископаемым тетраподам; А.В. Тихомировой и Э.А. Галояну (Зоологический музей МГУ) за предоставление возможности изучения и фотографирования образцов тетрапод, а также А.В. Лаврову (ПИН РАН) за ценные замечания.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Иорданский Н.Н. Некоторые функциональные особенности черепа крокодила // Научные доклады высшей школы. Биол. науки. 1963. № 3. С. 42–46.

Малеев Е.А. Гигантские карнозавры семейства Tyrannosauridae // Фауна и биостратиграфия мезозоя и кайнозоя Монголии / Ред. Н.Н. Крамаренко. М.: Наука. 1974. С. 132–191 (Тр. Совм. Сов.-Монгол. палеонтол. экспед. Вып. 1).

Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).

Юдин К.А. Биологическое значение и эволюция кинетичности черепа птиц // Орнитологический сборник. К 100-летию со дня рождения акад. П.П. Сушкина. Л.: Наука, 1970. С. 32–66 (Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 47).

Anderson H.T. The jaw musculature of the phytosaur, Machaeroprosopus // J. Morphol. 1936. V. 59. Iss. 3. P. 549–589.

Anton M. Sabertooth. Bloomington; Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2013. 244 p.

Baczko M.B. von. Rediscovered cranial material of Venaticosuchus rusconii enables the first jaw biomechanics in Ornithosuchidae (Archosauria: Pseudosuchia) // Ameghiniana. 2018. V. 55. № 4. P. 365–380.

Baczko M.B. von, Desojo J.B. Cranial anatomy and palaeoneurology of the archosaur Riojasuchus tenuisceps from the Los Colorados Formation, La Rioja, Argentina // PloS One. 2016. V. 11. № 2. e0148575.

Baczko M.B. von, Desojo J.B., Pol D. Anatomy and phylogenetic position of Venaticosuchus rusconii Bonaparte, 1970 (Archosauria, Pseudosuchia) from the Ischigualasto Formation (Late Triassic), La Rioja, Argentina // J. Vertebr. Paleontol. 2014. V. 34. № 6. P. 1342–1356.

Baczko M.B. von, Desojo J.B., Ponce D. Postcranial anatomy and osteoderm histology of Riojasuchus tenuisceps and

a phylogenetic update on Ornithosuchidae (Archosauria, Pseudosuchia) // J. Vertebr. Paleontol. 2019. V. 39. № 5. e1693396.

Baczko M.B. von, Ezcurra M.D. Ornithosuchidae: a group of Triassic archosaurs with a unique ankle joint // Geol. Soc. London, Spec. Publ. 2013. V. 379. P. 187–202.

Benton M.J., Walker A.D. Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo–Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland // Palaeontology. 1985. V. 28. Pt 2. P. 207–234.

Bonaparte J.F. El Mesozoico de America del Sur y Sus Tetrapodos // Opera Lilloana. 1971. V. 26. 596 p.

Bonaparte J.F. The family Ornithosuchidae (Archosauria, Thecodontia) // Problems actuels de paleontologie (evolution des vertebres). Coll. Intern. C.N.R.S. 1975. № 218. P. 485–502.

Broom R. On the South African pseudosuchian Euparkeria and allied genera // Proc. Zool. Soc. London. 1913. V. 83. № 3. P. 619–633.

Carroll R.L. The early differentiation of diapsid reptiles // Problems actuels de paleontologie (evolution des vertebres). Coll. Intern. C.N.R.S. 1975. № 218. P. 432–449.

Carroll R.L. Eosuchians and the origin of archosaurs // Athlon, essays in palaeontology in honour of L.S. Russel / Ed. Churcher C.S. Toronto: Roy. Ontario Mus., 1976. P. 58–79.

Charig A.J., Krebs B., Sues H.-D., Westphal T. Thecodontia // Handbuch der Palaeoherpetologie. Stuttgart, N.Y.: Gustav Fischer Verlag. 1976. Bd 13. 138 S.

Chatterjee S. Postosuchus, a new thecodontian reptile from the Triassic of Texas and the origin of tyrannosaurs // Phil. Trans. Roy. Soc. London. 1985. V. B309. № 1139. P. 395-460.

Christiansen P., Wroe S. Bite forces and evolutionary adaptations to feeding ecology in carnivores // Ecology. 2007. V. 88. № 2. P. 347–358.

Colbert E.H. The Triassic dinosaur Coelophysis // Bull. Mus. Northern Arizona. 1989. V. 57. P. 1–160.

Cooper M.R. The prosauropod dinosaur Massospondylus carinatus Owen from Zimbabwe: its biology, mode of life and phylogenetic significance // Occas. Pap. Nat. Museums and Monuments, Rhodesia. Ser. B. 1981. V. 6. № 10. P. 689–840.

Cruickshank A.R.I. The proterosuchian thecodonts // Studies in Vertebrate Evolution / Eds. Joysey K.A., Kemp T.S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 89–119.

Cullen T.M., Larson D.W., Witton M.P. et al. Theropod dinosaur facial reconstruction and the importance of soft tissues in paleobiology // Science. 2023. V. 379. Iss. 6639. P. 1348–1351.

Domínguez-Rodrigo M., Egeland C.P., Cobo-Sánchez L. et al. Sabertooth carcass consumption behavior and the dynamics of Pleistocene large carnivoran guilds // Sci. Reports. 2022. V. 22. № 6045. P. 1–15.

De Santis L.R.G., Feranec R.S., Anton M., Lundelius E.L. Dietary ecology of the scimitar-toothed cat Homotherium serum // Curr. Biol. 2021. V. 31. Iss. 12. P. 2674–2681.

Ewer R.F. The anatomy of thecodont reptile Euparkeria capensis Broom // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1965. V. 248. № 751. P. 379–435.

Ezcurra M.D. Can social and sexual selection explain the bizarre snout of proterosuchid archosauriforms? // Hist. Biol. 2017. V. 29. Iss. 3. P. 348–358.

Figueirido B., Lautenschlager S., Perez-Ramos A., Van Valkenburgh B. Distinct predatory behaviors in scimitar- and dirk-toothed sabertooth cats // Curr. Biol. 2018. V. 28. № 20. P. 3260–3266.

Fiorillo A.R. Prey bone utilization by predatory dinosaurs // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1991. V. 88. Iss. 3-4. P. 157–166.

Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B. Predatory functional morphology in raptors: interdigital variation in talon size is related to prey restraint and immobilisation technique // PLoS ONE. 2009. V. 4. № 11. e7999.

Fowler D.W., Freedman E.A., Scannella J.B., Kambic R.E. The predatory ecology of Deinonychus and the origin of flapping in birds // PLoS ONE. 2011. V. 6. № 12. e28964.

Gianechini F.A., Ercoli M.D., Diaz-Martinez I. Differential locomotor and predatory strategies of Gondwanan and derived Laurasian dromaeosaurids (Dinosauria, Theropoda, Paraves): Inferences from morphometric and comparative anatomical studies // J. Anat. 2020. V. 236. Iss. 5. P. 772–797.

Gow C.L. The morphology and relationships of Youngina capensis Broom and Prolacerta broomi Parrington // Paleontol. Afr. 1975. V. 18. P. 89–131.

Gregory W.K. Evolution Emerging. N.Y.: Macmillan Co., 1951. V. 2. 1014 p.

Hedrick B.P., Zanno L.E., Wolfe D.G., Dodson P. The slothful claw: osteology and taphonomy of Nothronychus mckinleyi and N. graffami (Dinosauria: Theropoda) and anatomical considerations for derived therizinosaurids // PLoS ONE. 2015. V.10. № 6. e129449.

Heilmann G. The Origin of Birds. L.: H.F. & G. Witherby, 1926. 208 p.

Huene F. von. Vollständige Osteologie eines Plateosauriden aus der Schwabischen Keuper // Geol. Paläontol. Abh. 1926. N.F. Bd 15. Hf. 2. S. 129–179.

Iordansky N.N. Jaw muscles of the crocodiles: structure, synonymy, and some implications on homology and functions // Russ. J. Herpetol. 2000. V. 7. № 1. P. 41–50.

Krebs B. Die Triasfauna der Tessiner Kalkalpen. XIX. Ticinosuchus ferox nov. gen., nov. sp., ein neuer Pseudosuchier aus der Trias des Monte San Giorgio // Schweiz. Palaeontol. Abh. 1965. Bd. 81. S. 1–140.

Krebs B. Die Archosaurier // Naturwiss. 1974. Bd 61. № 1. S. 17–24.

Meers M.B. Maximum bite force and prey size of Tyrannosaurus rex and their relationships to the inference of feeding behavior // Hist. Biol. 2002. V. 16. № 1. P. 1–12.

Modesto S.P., Sues H.-D. The skull of the Early Triassic archosauromorph reptile Prolacerta broomi and its

phylogenetic significance // Zool. J. Linn. Soc. 2004. V. 140. № 3. P. 335–351.

Müller R.T., Baczko M.B. von, Desojo J.B., Nesbitt S.J. The first ornithosuchid from Brazil and its macroevolutionary and phylogenetic implications for Late Triassic faunas in Gondwana // Acta Palaeontol. Pol. 2020. V. 65. № 1. P. 1–10.

Nesbitt S.J., Sues H.-D. The osteology of the early-diverging dinosaur Daemonosaurus chauliodus (Archosauria: Dinosauria) from the Coelophysis Quarry (Triassic: Rhaetian) of New Mexico and its relationships to other early dinosaurs // Zool. J. Linn. Soc. 2021. V. 191. № 1. P. 150–179.

Newton E.T. Reptiles from the Elgin Sandstone – description of two new genera // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. Biol. Sci. 1894. V. 185. P. 573–607.

Ostrom J.H. The osteology of Compsognathus longipes Wagner // Zitteliana. 1978. Bd 4. P. 73–118.

Palmqvist P., Rodríguez-Gómez G., Martínez-Navarro B. et al. Déjà vu: on the use of meat resources by sabretooth cats, hominins, and hyaenas in the Early Pleistocene site of Fuente Nueva 3 (Guadix-Baza Depression, SE Spain) // Archaeol. and Anthropol. Sci. 2023. V. 15. Iss. 2. Art.: 17. P. 1–17.

Romer A.S. The Chanares (Argentina) Triassic reptile fauna. XV. Further remains of the thecodonts Lagerpeton and Lagosuchus // Breviora Mus. Comp. Zool. 1972. № 394. P. 1–7.

Sues H.-D., Nesbitt S.J., Berman D.S., Henrici A.C. A late-surviving basal theropod dinosaur from the latest Triassic of North America // Proc. Roy. Soc. B. 2011. V. 278. P. 3459–3464.

Therrien F., Henderson D.M., Huff C.B. Bite me: biomechanical models of theropod mandibles and implications for feeding behavior // The Carnivorous Dinosaurs. Ed. Carpenter K. Bloomigton, Indianapolis: Indiana Univ. Press, 2005. P. 179–237.

Valkenburgh B. van. Carnivore dental adaptations and diet: a study of trophic diversity within guilds // Carnivore Behavior, Ecology, and Evolution. Ed. Gittleman J.L. Dordrecht: Springer, 1989. P. 410–436.

Walker A.D. Triassic reptiles from the Elgin area: Ornithosuchus and the origin of carnosaurs // Phil. Trans. Roy. Soc. London. B. 1964. V. 247. № 744. P. 53–134.

Ornithosuchidae – Early Archosaurs with a Hyper-Specialized Jaw Apparatus

A. G. Sennikov

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Among the early archosaurs, various ecological types are represented – from predators to herbivores, from terrestrial to semi-aquatic forms. A special place among them is occupied by the family Ornithosuchidae, which are traditionally considered as active predators. The unique structure of the jaw apparatus and the morphology of the postcranial skeleton of Ornithosuchidae indicate the formation in them the only special ecological type among archosaurs – a hyperanisodont macrophagous predator. At the same time, some analogies can be noted between ornithosuchids and saber-toothed therapsids and mammals.

Keywords: Archosauria, Ornithosuchidae, trophic adaptations, locomotion, Late Triassic