

На правах рукописи

КУРКИН
Андрей Анатольевич

**ПОЗДНЕПЕРМСКИЕ ДИЦИНОДОНТЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ:
МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, АСПЕКТЫ БИОЛОГИИ**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2012

Работа выполнена в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук
Ивахненко Михаил Феодосьевич

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Вислобокова Иннэсса Анатольевна, ПИН РАН, внс
доктор биологических наук
Кузнецов Александр Николаевич
МГУ им. М.В. Ломоносова, доцент

Ведущая организация: Институт геологии и нефтегазовых технологий
Казанского (Поволжского) федерального
университета

Защита состоится 14 марта 2012 г. в 15:00
на заседании диссертационного совета Д 002.212.01
при Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН по адресу:
117997, г. Москва, ул. Профсоюзная, 123, конференц-зал.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке
Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33)

Автореферат разослан « » февраля 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат геолого-минералогических наук



Ю.Е. Демиденко

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Дацинодонты – подотряд ископаемых зверообразных рептилий. Эти одни из самых многочисленных и разнообразных тероморфов входили в сообщества примитивных тетрапод поздней перми по всему миру и пережили рубеж пермо-триасового вымирания. Ископаемые остатки дацинодонтов встречаются на всех континентах, включая Антарктиду. Наиболее представительные коллекции позднепермских дацинодонтов собраны в Южной Африке, Восточной Европе и Китае. Широкое географическое распространение и высокая степень разнообразия делают эту группу одной из важнейших в био-стратиграфии перми и триаса. Ископаемые остатки дацинодонтов широко используются как для региональной биостратиграфии, так и для целей глобальной корреляции верхнепермских и триасовых отложений.

Дацинодонты – одни из первых эффективных фитофагов среди примитивных тетрапод, освоивших обработку и использование жестких растительных кормов. Уникальная и весьма эффективная морфофункциональная и трофическая адаптация привела к закреплению в целом единого морфотипа черепа, что сильно осложняет систематику группы ниже семейственного уровня. До последнего времени разнообразие именно позднепермских дацинодонтов Восточной Европы оставалось крайне слабо изученным. При этом во многих верхнепермских местонахождениях остатки этих животных не только многочисленны и разнообразны, но иногда представляют собой большую часть сборов.

Многочисленность остатков дацинодонтов в верхней перми, когда они составляют до 90 % всех находок, как, например, в Южной Африке (Hotton, 1986), говорит о том, что дацинодонты входили в один из нижних трофических уровней в сообществах примитивных тетрапод. Дацинодонты были связаны со специфическими палеоэкологическими обстановками и биотопами поздней перми, занимая разнообразные экологические ниши от крупных специализированных фитофагов до мелких омнифагов и инвертеброфагов. Изучение этих животных позволяет более полно и определенно охарактеризовать палеоэкологические обстановки поздней перми. Разнообразие адаптаций дацинодонтов отражает многочисленность объектов питания и способов добычи и обработки пищи. Дацинодонты – удобная модель для исследования морфофункциональных трофических адаптаций среди примитивных тероморфов. В позднепермских сообществах тетрапод Восточной Европы дацинодонты занимали ниши крупных фитофагов, фактически определяя облик доминантного блока в нескольких фаунистических комплексах наземных тетрапод, а также мелких и средних фитофагов и омнифагов в субдоминантных блоках этих сообществ.

Широкая адаптивная радиация дацинодонтов и, в то же самое время, консервативность основного морфотипа черепа этих животных, приводит к широкому развитию конвергентных сходств в разных систематических группах. Эта проблема может особенно остро вставать при сравнении дацинодонтов из разных географических областей, что особенно актуально при проведении глобальной корреляции. Большое значение имеет определение центров формирования морфологического и систематического разнообразия группы, а также

возможных путей расселения, т. е. возможной палеобиогеографии группы и ее отдельных таксонов.

Цель и задачи. Цель настоящей работы – изучение позднепермских дицинодонтов Восточной Европы, их краниальной морфологии как основы построения системы, и описание систематического разнообразия группы в Восточной Европе. Изучение отдельных аспектов биологии дицинодонтов позволяет дать дополнительное обоснование предлагаемой системы позднепермских дицинодонтов Восточной Европы.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- подробное изучение краниальной морфологии позднепермских дицинодонтов;
- изучение новых материалов по позднепермским дицинодонтам Восточной Европы;
- ревизия ранее описанных материалов по позднепермским дицинодонтам Восточной Европы;
- построение системы позднепермских дицинодонтов Восточной Европы с учетом сравнительных данных по позднепермским дицинодонтам из Южной Африки, Китая, Западной Европы, Южной Америки, Индии и Юго-Восточной Азии;
- анализ морфофункционального разнообразия позднепермских дицинодонтов и определение их роли в сообществах тетрапод перми;
- построение палеобиогеографической модели формирования наблюдаемого морфологического разнообразия позднепермских дицинодонтов.

Научная новизна. Используя уникальный по своей сохранности краниальный материал из местонахождений верхней перми Восточной Европы, подробно изучена морфология черепа позднепермских дицинодонтов, и для ряда специфических структур предложены анатомические названия. При изучении системы внутренних каналов в симфизной области применен метод рентгеновской компьютерной микрофотографии. В результате данной работы установлены и описаны восемь новых видов дицинодонтов, отнесенных к шести новым родам. Выделено одно новое подсемейство и одна новая триба. Ревизованы восточноевропейские виды рода *Dicynodon*, в результате чего они отнесены к новому роду *Fortunodon*, и установлена систематическая обособленность *Fortunodon (Dicynodon) amalitzkii*, ранее считавшегося младшим синонимом *Fortunodon (Dicynodon) trautscholdi*.

Впервые предложена система позднепермских дицинодонтов Восточной Европы и определено их положение в системе аномодонтов. На основе морфологического, филетического и кладистического анализов впервые проведено сравнение всех описанных к настоящему времени позднепермских дицинодонтов Восточной Европы с южноафриканскими формами. Впервые для анализа данных по краниальной морфологии и строению посткраниального скелета восточноевропейских дицинодонтов был использован кладистический анализ с использованием программы PAUP 4.0b10. На основе полученных данных реконструирована эволюция некоторых групп верхнепермских дицинодонтов.

Предложен ряд оригинальных реконструкций возможного образа жизни позднепермских дицинодонтов и их возможных трофических адаптаций. Определена связь трофических адаптаций с природными биотопами верхней перми Восточной Европы.

Предложена палеобиогеографическая модель формирования морфологического и систематического разнообразия аномодонтов с учетом возможных путей расселения группы.

Практическая и теоретическая значимость. Полученные данные имеют фундаментальное значение для понимания эволюции и морфологического разнообразия тероморфов в целом и дицинодонтов в частности, путей формирования трофических адаптаций при освоении примитивными тетраподами фитофагии, происхождения и распространения отдельных групп аномодонтов. Выявленные этапы эволюции дицинодонтов и их роль в сообществах поздней перми могут быть использованы при изучении вопросов эволюции экосистем, а также при реконструкции и изучении биотопов и структуры сообществ тетрапод поздней перми. Полученные данные по распространению дицинодонтов могут быть использованы при биостратиграфическом расчленении и корреляции отложений верхней перми, а также могут быть полезны как дополнительные данные при уточнении возраста вмещающих пород.

Защищаемые положения

- Выявленные морфологические особенности черепа дицинодонтов характеризуют обособленность группы. Определены два морфотипа строения черепа позднепермских дицинодонтов Восточной Европы (один из них с двумя подтипами).

- Описанные виды позднепермских дицинодонтов Восточной Европы, восемь из которых новые, отнесены к двум семействам и четырем подсемействам, одно из которых новое. Один из новых родов отнесен к новой трибе.

- Основные морфофункциональные особенности черепа дицинодонтов обусловлены трофической адаптацией к питанию жесткими растительными кормами. При этом дицинодонты, особенно в мелком и среднем размерном классе, осваивали разнообразные кормовые объекты, в том числе не растительного происхождения.

- В сообществах наземных тетрапод поздней перми Восточной Европы дицинодонты занимали место средних и крупных фитофагов в доминантном блоке сообществ, начиная с уровня котельнического подкомплекса соколковского комплекса. В эволюции группы в Восточной Европе могут быть выделены два этапа – доминирование широкочерепных (котельническое и ильинское сообщества) и высокочерепных (начиная с соколковского сообщества) форм. В соколковское время дицинодонты также занимают место некрупных фитофагов и омнифагов в субдоминантном блоке сообществ.

- Происхождение семейств Oudenodontidae и Dicynodontidae связано с низкими широтами и приурочено к началу поздней перми. Группы приблизительно в одно время заселяют верхние широты Южного и Северного полушарий, где уровень их эндемизма со временем нарастает. В Восточной Европе это выражается в появлении эндемичной трибы Idelesaurini (сем. Oudenodontidae) и подсемейства Elphinae (сем. Dicynodontidae).

Публикации и апробация работы. По теме диссертации и по результатам проведенных исследований опубликованы 22 работы. Результаты, полученные в ходе работы над диссертацией, докладывались на Всероссийском совещании «Палеонтология и стратиграфия континентальной перми и триаса Северной Евразии» (Москва, 1995), межведомственной научной конференции «Геология

и геоэкология Урала и Поволжья» (Саратов, 1998), межведомственной научной конференции «Геологические, геофизические и геохимические исследования юго-востока Русской плиты» (Саратов, 2001), Североамериканском палеонтологическом съезде (North American Paleontological Convention, Калифорния, Беркли, 2001), 2-й конференции «Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ» (Казань, 2009), 69-й ежегодной конференции Общества палеонтологии позвоночных животных (Society of Vertebrate Palaeontology) и 57-м симпозиуме по палеонтологии позвоночных животных и сравнительной анатомии (Бристоль, 2009), 56-й сессии палеонтологического общества (Санкт-Петербург, 2010), 16-й конференции Палеонтологического общества Южной Африки (Ховик, 2010), конференции «Палеострат-2011» (Москва, 2011).

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из 9 разделов, включая «Введение» и «Заключение», и трех подразделов, списка цитированной литературы, списка принятых сокращений анатомических терминов, объяснений к фототаблицам. Текст изложен на 457 страницах, содержит 16 рисунков и 51 фототаблицу. Список литературы включает 296 источников, из них 204 на иностранных языках.

Благодарности. Автор выражает глубокую признательность своему учителю и научному руководителю диссертации д.б.н. М.Ф. Ивахненко за неоценимую помощь в работе над диссертацией, возможность обсуждения самых разных аспектов выполненной работы. Огромную благодарность автор выражает Н.Н. Каландадзе, чей опыт, знания и ценные замечания имели большое значение при написании работы. За плодотворные дискуссии, которые помогли в написании диссертации автор выражает признательность А.С. Раутиану, В.К. Голубеву, А.Г. Сенникову, Ф.Я. Держинскому, М.В. Суркову и И.С. Шумову. При написании работы были использованы сравнительные фотоматериалы, любезно предоставленные К. Анжелчиком (США) и Лиу Чуном (Китай), автор также благодарен им за возможность обсуждения некоторых аспектов диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

1. Введение

Настоящая работа посвящена одной из наиболее разнообразных и многочисленных групп терапсид – дицинодонтам. Количество находок остатков этих животных, появившихся в средней перми, заселивших все континенты и просуществовавших до конца триаса, а возможно, и до раннего мела (Thulborn et al., 2003), исчисляется тысячами экземпляров. На территории Восточной Европы остатки дицинодонтов известны более чем в 40 местонахождениях позднепермского – триасового возраста. К сожалению, огромный накопленный материал был изучен и описан лишь частично, в основном – триасовые формы (Вьюшков, 1969; Данилов, 1971; Ефремов, 1940, 1951; Каландадзе, 1970, 1975; Каландадзе, Сенников, 1985; Сурков, 1999а, б, 2003, 2005). Долгое время единственным, описанным еще В.П. Амалицким (Amalitzky, 1922), позднепермским дицинодонтом, оставался *Dicynodon trautscholdi*.

Dicynodontia, обычно в ранге подотряда (Ивахненко, 2008), относят к отряду Anomodontia. Кроме дицинодонтов, отряд Anomodontia включает в себя подотряд Ulemicia, объединяющий примитивные и, возможно, эндемичные формы

Восточной Европы. В настоящей работе они рассматриваются в ранге равного *Dicynodontia* таксона (King, 1988). Дидинодонты представляют собой хорошо очерченную морфологически группу.

Не вызывает сомнения, что фитофагия была магистральным направлением эволюции группы, и изучение вопросов морфологической, палеоэкологической и эволюционной истории становления растительноядности аномодонтов представляет важное значение. В силу своего почти всемирного распространения дидинодонты широко используются для целей стратиграфии. При этом важной проблемой становится понимание возможных путей расселения группы.

2. История изучения группы

Первое описание дидинодонтов принадлежит Ричарду Оуэну. В 1845 г. в Южной Африке (район Graaf-Reinet) были обнаружены ископаемые остатки рептилий, которых он назвал «двуклыковыми», или *Dicynodontia*. Оуэн (1845, 1855a, b) описал эти находки, выделив, как главную черту, наличие только двух бивней в верхней челюсти. Конец 19-го – начало 20-го века стали временем накопления данных и интенсивного сбора коллекций, прежде всего в Южной Африке. Первая система аномодонтов (отряд *Anomodontia*), в то время фактически соответствовавших дидинодонтам, в составе трех семейств была предложена Оуэном уже в 1859 г. (Owen, 1859). Дидинодонты из Европы впервые были описаны Р. Траквейром в 1886 г. (формация Элгин в Шотландии, *Gordonia* и *Geikia*: Newton, 1893). Р. Брум (Broom, 1913b) исследовал родственные связи южноафриканских форм и форм из перми России. Он сопоставил отложения Южной Африки и России и заключил, что слои, содержащие остатки дидинодонтов из России, соответствуют зоне *Cistecephalus* Южной Африки. В классификации М. ван Хоэпена (Hoepfen, 1934) эндотиодоны были отделены от остальных аномодонтов в равном таксономическом статусе. Д. Ватсон (Watson, 1948) рассмотрел примитивных аномодонтов, *Dicynodon* и родственные формы, в свете эволюционной последовательности терапсид, начиная с пеликозавров, установив родство аномодонтов с диноцефалами. Он также считал, что род *Dicynodon* имеет полифилетическое происхождение. В 1953 г. М. Турейн (Toerien, 1953) использовал строение неба аномодонтов как классифицирующий признак. Род *Oudenodon* рассматривался как полифилетичный. В подотряде *Anomodontia* Турейн выделил пять семейств, которые широко использовались в литературе. По мере накопления материалов стали появляться обобщающие работы по морфологии дидинодонтов (Owen, 1876; Huene, 1922, 1948; Watson, 1948; Romer, 1945, 1956, 1966; Watson, Romer, 1956; Lehman, 1961; King, 1981; Brink, 1988; Ivakhnenko, 2008).

Ряд работ специально посвящен экологическим адаптациям или поведенческим особенностям дидинодонтов (Сушкин, 1922; Sushkin, 1926; Reilly et al., 2001; Maisch, 2009). В работе С. Дэфо (Defauw, 1989) обобщены сведения и предложена классификация трофических адаптаций дидинодонтов и связанных с этим морфологических особенностей строения черепов (Hotton, 1986; Latimer et al., 1995; Cox, 1998; Reisz, Sues, 2000; Сурков, 2004а, б). основополагающая работа по исследованию челюстного аппарата дидинодонтов была опубликована в 1967 г. (Crompton, Hotton, 1967). Изучение эволюции челюстного аппарата продолжается до настоящего времени (Cluver, 1975; Barghusen, 1976; King et al., 1989; King,

1994; Reilly et al., 2001; Maisch, 2003). Половая, возрастная и иная внутривидовая изменчивость среди дицинодонтов – отдельная, сложная для изучения тема (Lehman, 1961; Tollman et al., 1980; Sullivan, Reisz, Smith, 2003).

Одна из последних и наиболее полных систем аномодонтов опубликована Дж. Кинг (King, 1988) и представляет собой существенно переработанную систему 1983 года (Cluver, King, 1983).

Одна из самых разнообразных и отличающаяся от южноафриканской фауны аномодонтов была открыта в Китае (Sun, 1973; Li, 2001; Li, Cheng, 1997; Li, Sun, 2008). Описан, возможно, самый примитивный аномодонт – *Biseridens* (Liu, Rubidge, Li, 2009; Liu, Rubidge, 2010). Богатая, но близкая к южной Африке фауна описана из Индии, Мадагаскара (Kutty, 1972; Mazin, King, 1991; Ray, 2000; Ray, Bandyopadhyay, 2003) и Лаоса (Battail, 2009). Слабо изученной остается позднермская фауна Южной Америки, откуда известен только один род – *Endothiodon* (Barberena, Araujo, 1975; Vega, 2009).

Огромное значение приобретают работы общесистематического характера, направленные на переизучение многообразия южноафриканских дицинодонтов (Keyser, 1993; Maisch, 1995, 2000, 2002a, b; King, Jenkis, 1997; Angielczyk, 2001, 2002, 2007; Angielczyk, Kurkin, 2003b; Jacobs et al., 2005; Maisch, Gebauer, 2005; Botha, Angielczyk, 2007), в том числе с помощью кладистических методов (Maisch, 1995; Angielczyk, 2001; Angielczyk, Kurkin, 2003b; Fröbisch, 2007, 2008; Kammerer, Angielczyk, 2009). Важное значение приобретает ревизия таксономии дицинодонтов. Так, например, была установлена невалидность крупного, давно и широко используемого таксона – сем. *Cryptodontidae* (Kammerer, Angielczyk, 2009).

В России история изучения дицинодонтов начинается с многолетних исследований Владимира Прохоровича Амалицкого (Amalitzky, 1922). Амалицкий привел диагнозы четырех видов дицинодонтов, отнесенных им к трем родам: *Dicynodon trautscholdi*, *Gordonia annae*, *Gordonia rossica* и *Oudenodon venyukovi*. В 1926 г. П.П. Сушкин выделил новый вид *Dicynodon amalitzkii*, а также пришел к выводу, что *G. annae* и *G. rossica* должны рассматриваться в пределах рода *Dicynodon*. В 1940 г. вышла работа И.А. Ефремова «О составе северодвинской фауны пермских амфибий и рептилий из раскопок В.П. Амалицкого», в которой была сделана ревизия всего материала северодвинской фауны, в том числе и дицинодонтов. Ефремов свел все остальные виды, выделенные Амалицким и Сушкиным, в синонимы к *Dicynodon trautscholdi*. Новая фауна была открыта А.П. Гартман-Вейнберг в середине 30-х годов 20-го века на местонахождении «Семина Овраг» в Татарии, но материалы по дицинодонтам не были описаны. Обобщающей работой, в которой широко использовались сведения по аномодонтам России, стала статья Олсона (Olson, 1962).

Одной из важных находок прошлого столетия стало, фактически случайное, обнаружение в 1990 г. М.П. Арефьевым и С.В. Петуховым конкреции с черепом дицинодонта на р. Ветлуге (местонахождение Воскресенское – 2В), который предварительно был отнесен Петуховым (Петухов, 1992) к роду *Daptocephalus*, а впоследствии описан как *Delectosaurus arefjevi* Kurkin, 2001. В начале 90-х гг. начались многолетние и планомерные раскопки на огромном местонахождении «Котельнич» на р. Вятка в Кировской области, под руководством Н.Н. Каландадзе, давшие богатые материалы по самым примитивным дицинодонтам Восточной Европы.

3. Материалы и методы

Были изучены краниальные остатки позднепермских дицинодонтов Восточной Европы. Часть материалов представлена черепами, иногда хорошей сохранности, однако большая часть – фрагментарные остатки, часто позволяющие изучить скрытые морфологические структуры. Основная часть изученных коллекций хранится в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Дополнительные материалы: Котельнический (ныне Вятский) палеонтологический музей (КПМ), геологический факультет Санкт-Петербургского государственного университета (ПМ СПбГУ), Всероссийский геологический институт (ВСЕГЕИ). Сравнительные материалы: Саратовский государственный университет (СГУ), Институт Палеонтологии позвоночных животных и антропологии КАН (Institute of vertebrate palaeontology and palaeoanthropology, Chinese academy of science, IVPP). Для сравнения использовались фотоматериалы по палеонтологическим коллекциям Университета Беркли (Калифорния) и Института палеонтологических исследований Бернарда Прайса (Йоханесбург). Основным методом – сравнительно-анатомическое исследование морфологических особенностей черепа. Часть результатов по филогенетическим связям восточноевропейских и южноафриканских форм были получены с использованием кладистического анализа и программы PAUP 4.0b10 (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). Часть материалов была подвергнута препаровке механическими или химическими методами с использованием слабого водного раствора уксусной кислоты (3–7 %). При изучении системы внутренних каналов в симфизной области дицинодонтов был использован метод рентгеновской компьютерной микротомографии с использованием рентгеновского микротомографа SkyScan 1172 на базе ПИН РАН. Обработка данных проведена с использованием программного обеспечения SkyScan 1172 и NRicon. Всего изучено 190 экземпляров из 21 местонахождения.

4. Морфология черепа

Выделены два морфологических типа строения черепа – высокочерепные и широкочерепные формы (Куркин, 1998а, 2006, 2009, 2010б), что отражает варианты увеличения массы и оптимизации челюстной мускулатуры. К высокочерепному типу можно отнести всех восточноевропейских дицинодонтид. Для них характерны черепа с высоким и узким затылком, так что затылочная пластина, образованная костями затылочного кольца и частично perioticum, имеет форму, близкую к квадрату. Плоскость затылка расположена вертикально, кроме случаев клиноринии черепа, как, например, у *Vivaxosaurus*. Наибольшей ширины череп достигает приблизительно на уровне заглазничных дуг. Глазницы ориентированы латерально. Длина преорбитальной части черепа приблизительно равна длине посторбитальной части. Maxillare имеет высокую лицевую пластину.

Внутри этой морфологической группы можно выделить два подчиненных морфотипа строения. Первый подтип – высокочерепной морфотип со сравнительно длинной преорбитальной частью черепа. Это выражается в положении бивня или вершины *processus caniniformes ossis maxillaris* относительно ноздрей и глазниц: впереди от переднего края глазницы, обычно на уровне, равноудаленном от края ноздри и глазницы. К этому подтипу можно отнести *Delectosaurus*,

Fortunodon trautscholdi и *Vivaxosaurus*. Второй подтип имеет укороченную преорбитальную часть черепа, что выражается в расположении бивня или вершины *processus caniniformes ossis maxillaris* на уровне переднего края – передней трети глазницы, при сохранении относительной длины небной поверхности *praemaxillare*. Это характерно для *Elph*, *Interpresosaurus* и *Fortunodon amalitzkii*.

Второй морфотип – широкочерепные дицинодонты. Затылок широкий и низкий, пластина затылка имеет форму, близкую к прямоугольной, и ее плоскость наклонена вперед независимо от наличия клиноринии. Череп имеет наибольшую ширину на уровне задних концов *squamosum*, сужается кпереди, приобретая субтреугольную форму в плане. Лицевая пластина *maxillare* сравнительно низкая. Глазницы ориентированы латерально и вперед. Преорбитальная часть черепа может быть существенно короче посторбитальной. К этому морфотипу можно отнести *Australobarbarus* и *Idelesaurus*.

За основу морфологического описания черепа дицинодонтов взят прекрасно сохранившийся череп *Delectosaurus agefjevi* (экз. ПИН, № 4644/1) (рис. 1, 2). Описание морфологии нижней челюсти, в основном, приведено по *Idelesaurus tataricus* (экз. ПИН, № 156/115). Описание приведено по схеме: 1. Нейрокраний и покровы: паракордальный отдел (1.1. Затылочное кольцо, 1.2. Отикальная область), трабекулярный отдел (1.3. Этмоидная область); 2. Висцеральный скелет и покровы (2.1. Палато-квадратная область, 2.2. Слуховая косточка, 2.3. Нижняя челюсть); 3. Зубная система.

Отмечены особенности в морфологии черепа дицинодонтов, отличающие разные формы между собой и дицинодонтов в целом от других близких групп тероморфов. Для *Vivaxosaurus* и *Idelesaurus* характерна клинориния черепа – наличие угла между плоскостью *clivus* и плоскостью костей неба, прежде всего, плоскостью вентральной поверхности *pterygoidea* и *palatina*. Комплекс затылочных костей (*basioccipitale*, *exoccipitalia*, *supraoccipitale*) имеет очень рыхлый, местами щелеобразный контакт с покровными элементами затылка (*tabularia*, *supraoccipitale* и, отчасти, *squamosa*). Однако плотное срастание комплекса крыловидных костей, *basisphenoideum* и *perioticum*, видимо, исключало любые проявления кинетизма в черепе. *Basioccipitale* образует передненижнюю часть овального окна (*foramen ovale*), что, видимо, характерно для всех восточноевропейских дицинодонтов. В толще мощных *tuberculi basillare* формируется характерная для дицинодонтов структура – *canalis acusticus*, представляющая собой удлинённый *sacculum*. Очевидных следов перилимфатического протока обнаружить не удастся, однако ряд структур может быть предложен в качестве возможного места расположения *foramen rotundum*.

Отикальная область дицинодонтов представлена в значительной степени слившимися *prooticum*, *opisthoticum*, *basioccipitale*, *exoccipitalia* и сложной костью, представляющей собой результат срастания *synoticum* и *supraoccipitale*, с образованием единой структуры – *perioticum*. На затылочной поверхности дицинодонтов часто достаточно хорошо различимы границы между затылочными костями, а на передней и нижней поверхности *perioticum* – и между другими элементами. Выше полости *vestibulum* антеромедиальная поверхность переднеушной кости имеет широкое вдавление и образует заднюю часть флоккулярной ямки (*fossa floccularis*).

Однако величина и само наличие *fossa floccularis* варьирует даже у близких форм. Латеральная часть стенки мозговой капсулы ниже *fossa floccularis* слабо окостенела, оставляя широко открытой медиально область *vestibulum* в районе переднего края *synoticum* и передней ушной кости. На затылочной поверхности *processus squamosus ossis opisthotici Delectosaurus* с медиальной стороны охватывает задневисочное отверстие (*fenestra posttemporalis*) и образует медиальную и, совместно с чешуйчатой костью, дорсальную и вентральную поверхности задневисочного канала, исключая *supraoccipitale* из образования края *fenestra posttemporalis*, что не характерно для тероморфов. В области *clivus* ушные кости делектозабра явно разделены и не имеют костного смыкания, описанного Л.П. Татариновым для зверообразных в качестве типичной конструкции – «проотической спинки» *sella turcica* (Татаринов, 1976), а гипофизарная ямка находится на заметном удалении от передней границы периотики. Характер поверхности основной затылочной кости у делектозабра допускает наличие в этом месте хряща. *Dorsum sellae*, как независимый костный элемент, заполнявший *fenestra basicranialis* и значительно возвышающийся, описан для *Lystrosaurus curvatus*, и отмечено, что у менее крупных листрозавров элемент, видимо, оставался хрящевым (Surkov, Benton, 2004).

Строение теменной области у дицинодонтов широко варьирует. Удлинение теменной области связано с удлинением теменных костей, прикрывающих сверху латеросфероидную стенку, и удлинением заднего края чешуйчатых костей. В целом это приводит к удлинению височной ямы. *Supratemporalia* у дицинодонтов либо полностью редуцированы, либо представлены крошечным элементом, выступающим вентромедиальную поверхность заднетеменного канала.

Basisphenoideum – крупный непарный элемент в основании черепа. На вентральной поверхности черепа значительная передняя часть кости прикрыта крупными крыловидными костями. Сзади базисфеноид образует два коротких расходящихся фланга (*processus basilaris*), образующих передние стенки сфенокипитальных бугров (*tubera basilaria*). На вентральной поверхности базисфеноида делектозабра никаких следов парасфеноида различить не удастся, что может свидетельствовать о его полном срастании с *basisphenoideum*. На теле основной клиновидной кости не удалось обнаружить отдельных входных отверстий видиевых каналов. В передней части *sella turcica* расположена глубокая яма каплевидной формы (*fossa carotica*), в дне которой открываются выходные отверстия внутренних сонных артерий. Основание *laterosphenoideum* плотно срасталось с базисфеноидом, сохраняя шовный контакт с *processus ventralis* передней ушной кости, и большая его часть оставалась хрящевой, о чем свидетельствует перихондральный характер поверхности вершины, видимо, комплексного *processus ventralis*. *Praesphenoideum* плотно срастается с *rostrum basisphenoidale*. Отличительной особенностью *praesphenoideum* делектозабра можно считать его раздвоение на переднем крае, внутрь которого входит задний край основания сфенэптоида – *mesethmoideum* (?). Глазочно-видная кость – крупное окостенение, плотно соединенное, с образованием швов, с покровными костями черепа (лобными, заднелобными и теменными костями). Можно выделить тело кости (*corpus*), дорсальную срединную септу (*crista interolfactoris*) и парные дорсальные крылья (*alae orbitosphenoidei*). *Os vomer* сильно редуцирован и фактически представляет собой непарную вертикальную пласти-

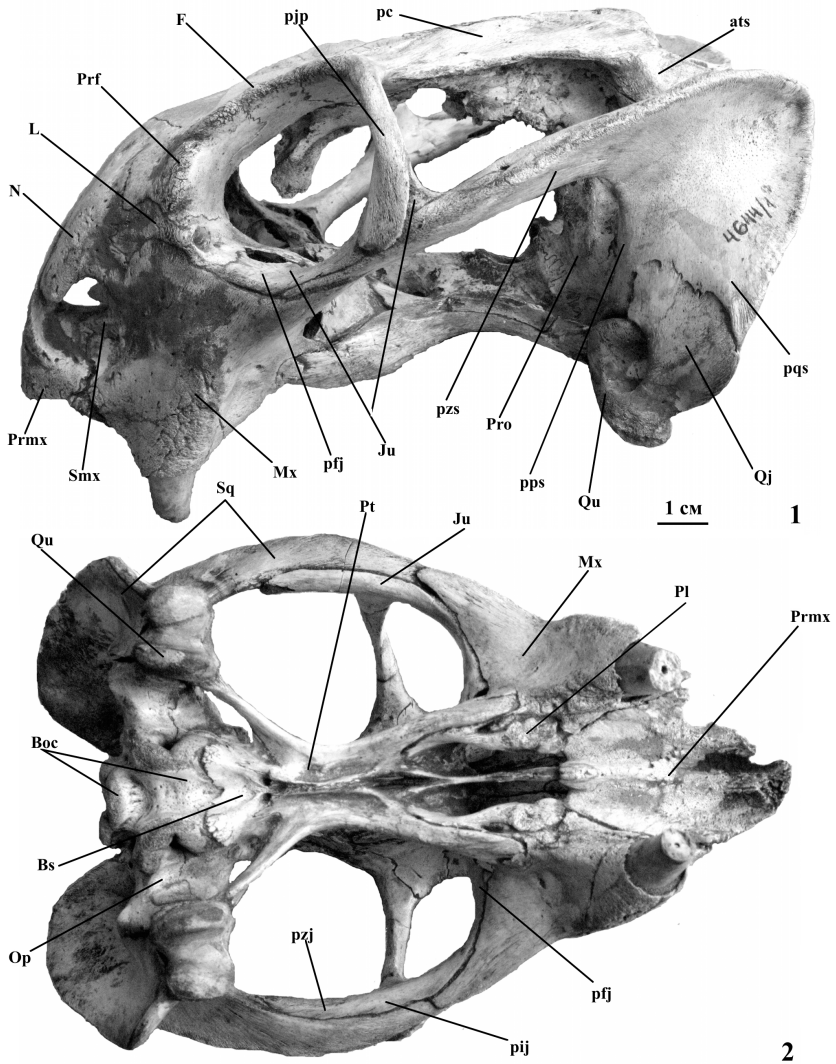


Рис. 1. *Delectosaurus arefjevi* Kurkin, 2001; голотип ПИН, № 4644/1, череп: 1 – слева, 2 – снизу; Нижегородская обл., Воскресенский р-н, местонахождение Воскресенское-2-В; верхняя пермь, татарский отдел, вятский ярус.

Сокращения:

(aqj) ala quadratojugaliss ossis squamosi

(ats) ala temporalis ossis squamosi

(Boc) basioccipitale

(Bs) basisphenoideum

(Ex) exoccipitale

(F) frontale

(fj) foramen jugularis

(fm) foramen magnum

(fp) fenestra posttemporalis

(fq) foramen quadratum

(Ju) jugale

(L) lacrimale

(lni) linea nuchale inferior

(lns) linea nuchale superior

(lta) linea temporalis anterior

(Mx) maxilla

(N) nasale

(Op) Opisthoticum

(P) parietale

(pc) processus caudalis ossis postorbitalis

(pfj) pars facialis ossis jugalis

(pij) pars infraorbitalis ossis jugalis

(pjp) processus jugalis ossis postorbitalis

(Pl) palatinum

(pmo) processus mastoideus ossis opisthotici

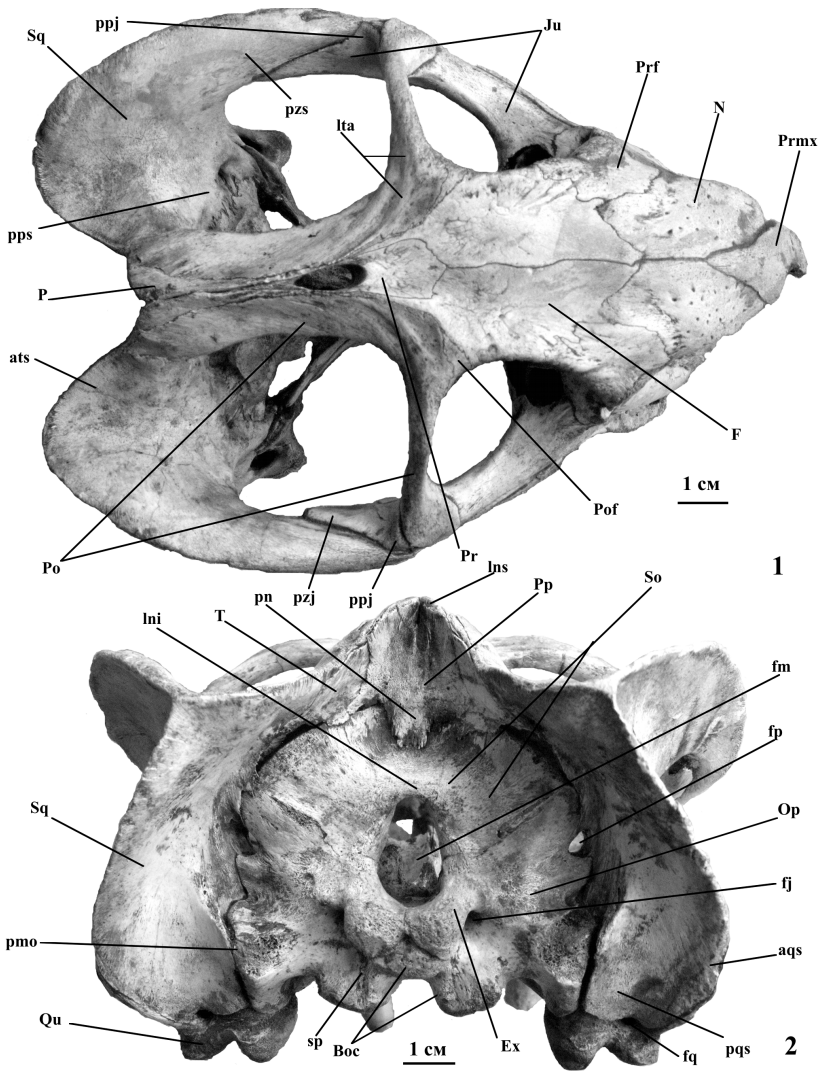


Рис. 2. *Delectosaurus arefjevi* Kurkin, 2001; голотип ПИН, № 4644/1, череп: 1 – сверху, 2 – сзади; Нижегородская обл., Воскресенский р-н, местонахождение Воскресенское-2-В; верхняя пермь, татарский отдел, вятский ярус.

(pn) planum nuchale
(Po) postorbitale
(Pof) postfrontale
(Pp) postparietale
(ppj) processus postorbitalis ossis jugalis
(pps) pars perioticalis ossis squamosi
(pqs) processus quadratum ossis squamosi
(Pr) praeparietale
(Prf) praefrontale
(Prmx) Praemaxillare
(Pro) Prooticum

(Pt) pterygoideum
(pzj) processus zygomaticus ossis jugalis
(pzs) processus zygomaticus ossis squamosi
(Qj) quadratojugale
(Qu) quadratum
(Smx) septomaxillare
(So) supraoccipitale
(sp) sinus paroccipitalis
(Sq) squamosum (paraquadratum)
(T) tabulare

ну, разделяющую хоаны. Лобные кости в средней части крыши черепа в области глазниц прикрывают сверху среднюю часть сфензтмоидного отдела. *Ossa nasalia* в роstralной части черепа составляют значительную часть крыши сфензтмоидной области и обонятельных капсул, образуют верхний край ноздри (*apertura nasi ossea*), часто скульптированы утолщениями и шишками. *Ossa postorbitalia* вытянуты вдоль удлинённой теменной области и образуют два отростка (*processus jugalis* и *processus caudalis*), соединённых друг с другом в области задневерхнего края глазницы. Яма, образованная вентральным крылом *parietale* и *processus caudalis ossis postorbitalis*, у разных родов имеет разную форму и относительный объём. В частности, это зависит от ориентации *processus caudalis*. *Ossa postfrontalia* сильно редуцированы. Предлобные кости крупные, образуют передневерхний край орбиты, иногда скульптированы утолщениями. Слезные кости образуют часть передних краёв глазниц и передненижнюю часть их стенок. На дорсальной поверхности *lacrimale* расположено крупное коническое углубление – *fossa sacci lacrimalis*, в дне которого открывается отверстие *ductus lacrimalis*.

Квадратные и квадратноскуловые кости образуют единый сросшийся, часто без следов шва, комплекс (*complexus quadrato-quadratojugalis*, *QQJ*-комплекс). Весь комплекс соединён с окружающими костями неплотно, обычно посредством прилегающих контактов, что часто приводит к его легкому вычленению даже у крупных взрослых экземпляров. Образованный *QQJ*-комплексом двусуставный мышцелок входит в уникальный комплекс «открытого» челюстного сустава дицинодонтов, обеспечивавшего возможность продольных движений нижней челюсти. *Condylus medialis* и *condylus lateralis* разделяет очень глубокая ложбина. Крупные чешуйчатые кости имеют сложное строение: массивное тело кости (*pars periosticalis*), *processus quadratum* с широким латеральным крылом – *ala quadratojugale*, длинный передний отросток – *processus zygomaticus* и верхнее височное крыло – *ala temporalis*. *Ossa epipterygoidea* представляют собой узкие уплощенные, иногда палочковидные окостенения восходящего отростка палато-квадратного хряща с расширенной нижней частью, прилегающей к дорсальной поверхности *pterygoideum* и *basisphenoideum* в области базикраниального сочленения, а верхним краем контактирующие с крышей черепа. Возможно, верхняя часть *eipiterygoideum* участвовала в образовании стенки мозговой капсулы. *Ossa pterygoidea* тесно сближены, местами срастаются на вентральной поверхности в области *crista interpterygoideum*. Кости имеют сильно изменённую относительно горгонопид, диноцефалов и даже примитивных аномодонтов морфологию. Это проявляется в удлинении передней и задней части *pterygoideum* с образованием верхнечелюстной (*processus maxillaris*) и квадратной ветви (*processus quadratum*), сильной редукции поперечного фланга (*processus transversalis*) до слегка утолщенного и часто очень слабо опущенного передненижнего края верхнечелюстной ветви кости. Передняя часть *fissura pterygoidea* замыкается сзади, а спереди ее стенку образуют *processus caudalis ossis vomeri*, и щель приобретает замкнутые очертания окна – *fenestra interpterygoidea*. Размер, форма и даже само наличие *ectopterygoideum* – признак весьма вариabельный. Эта кость может присутствовать в некоторых группах как отдельный хорошо сформированный костный элемент, отделяющий передний край *pterygoideum* от *maxillare*, представлять собой тонкую пластину, прикрывающую латерально

контакт *pterygoideum* и *maxillare*, или вовсе отсутствовать. *Ossa palatina* полностью разделены по средней линии обширной ямой, в которую открываются костные хоаны (*choanae ossica*), и образуют ее боковые стенки. Предчелюстные кости полностью срастаются, образуя единую кость, формирующую передний край черепа и большую часть костного неба. Кость состоит из тела (*corpus*), небной пластины (*processus palatinus = lamina palatina*) и длинного восходящего отростка (*spina nasalis*). *Ossa septomaxillaria* у дицинодонтов занимают положение внутри костной ноздри и полностью исключены из образования боковой стенки черепа и края ноздри. *Ossa maxillaria* образуют значительную часть преорбитальной части черепа (ее нижнезаднюю часть) и имеют сложное строение. От массивного тела кости (*corpus*) отходит несколько отростков: вперед – *processus praemaxillaris*, назад – *processus jugalis* и вниз – массивный *processus caniniformes*. Длинные латерально выгнутые скуловые кости состоят из трех отделов: расширенной передней *pars facialis*, средней *pars infraorbitalis*, в задней части образующей дорсальный отросток *processus postorbitalis*, и задней – *pars zygomaticus*.

В строении *stapes* можно выделить основание (*basis stapedis*), корпус (*corpus*) и дистальную головку (*caput stapedis*). Тело кости (*corpus*) уплощено дорсовентрально и слабо изогнуто вниз, образуя дно краниоквадратного прохода. Никаких отверстий, соответствующих стапедиальному окну, тело кости не имеет. Частая утрата *ossa stapedia* свидетельствует об их крайне слабом закреплении и возможности некоторой подвижности.

Нижняя челюсть дицинодонтов состоит из двух ветвей, плотно срастающихся в области симфиза, обычно без сохранения видимых швов. Передняя часть каждой ветви представлена крупной *dentale*, которая в некоторых группах может нести зубы на дорсальной и дорсомедиальной поверхности. В образовании симфиза принимает участие *spleniale*. Задняя постдентальная часть ветви нижней челюсти представлена обычным набором костей: *coronoideum*, обычно сильно редуцированной, *supraangulare*, *angulare*, *praearticulare* и *articulare*. На латеральной поверхности *dentale* образуется характерная только для дицинодонтов структура – *crista suprafenestralis*.

Ossa articularia составляют сочленовную поверхность нижней челюсти и состоят из *corpus* и коротких *processus infraarticularis* и *processus retroarticularis*. Сочленовная поверхность нижней челюсти занимает всю дорсокаудальную поверхность *corpus articularis*. В целом поверхность кости выпуклая в каудальном направлении и вогнутая медиолатерально, образует продольно вытянутый пологий желоб, изогнутый по дуге большого радиуса (*facies articularis lateralis*). Самые крупные кости нижней челюсти *ossa dentalia* полностью срастаются между собой в области симфиза (*symphysis intermandibularis*) без сохранения шва и образуют мощную клювообразную структуру в передней части челюсти. Кость состоит из мощного высокого *corpus* и уплощенной задней ветви (*ramus dentalis*), в задней части разделенной на два неравных отростка: длинный верхний *processus supraangularis* и нижний *processus angularis*. В толще симфиза нижней челюсти у некоторых дицинодонтов обнаружена система каналов с крупными отверстиями на поверхности кости. Вероятно, все это остатки мощнейшей ювенильной системы кровоснабжения передней области нижней челюсти, где проходили процессы интенсивного роста и кератинизации покровов.

Все высшие дицинодонты лишены челюстных зубов за исключением двух бивней в верхней челюсти. Иногда и эти зубы могут утрачиваться, но всегда присутствует в той или иной степени развитый *processus caniniformes ossis maxillari*. В некоторых группах зубы на верхней челюсти расположены медиальнее или позади бивня (на медиальной и/или задней поверхности *processus caniniformes*) и/или на *dentale*. Как правило, такие зубы не крупные и имеют очень простую морфологию.

Для всех описанных остеологических структур, где это было возможно, указаны вероятные отверстия и каналы прохождения нервов и сосудов головы.

5. Система

5.1. Принципы систематики аномодонтов

В 80-х гг. прошлого века представления о близости аномодонтов и диноцефалов получили широкое распространение, а таксон *Dicynodontia* в ранге инфраотряда объединил всех аномодонтов в рангах надсемейств (*Venyukovioidea*, *Dromasauroidae*, *Eodicynodontoidae*, *Endothiodontoidae*, *Pristerodontoidae*, *Diictodontoidae*, *Kingorioidea*) (Cluver, King, 1983; King, 1988). Был принят равный систематический ранг двух групп примитивных аномодонтов (*Venyukovioidea*, *Dromasauroidae*) с одной стороны, и целого ряда групп дицинодонтов с другой. В сводке 1997 г. «Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы» авторы рассматривали дицинодонтов в ранге отряда *Dicynodontia*, противопоставляя его в рамках надотряда *Anomodontia* отряду *Dromasauria*, объединившему примитивных веньюковийид и дромазавров в ранге надсемейств (Ивахненко и др., 1997). В последних работах по систематике терапсид (Ивахненко, 2008; Ivakhnenko, 2003, 2008) аномодонты рассматриваются в ранге отряда надотряда *Dinomorpha* в составе двух подотрядов (*Ulemicia*, *Dicynodontia*). В этой схеме подотряд *Dicynodontia* включает в себя дромазавров в ранге инфраотряда, противопоставленного инфраотряду *Dicynodontida*, включающему в себя семейства и роды, обычно относимые к дицинодонтам (Cluver, King, 1983; King, 1988; Angielczyk 2001; Angielczyk, Kurkin, 2003b). В данной работе рассмотрены представители дицинодонтов в узком смысле, то есть лишь инфраотряд *Dicynodontida sensu Ivakhnenko, 2008* в ранге подотряда *Dicynodontia* (Ивахненко и др., 1997; Angielczyk, Kurkin, 2003b, Татаринев, 2009). Подотряд *Dicynodontia* включает в себя аномодонтов, отличающихся рядом признаков (редукция зубной системы, кератинизация покровов челюстей, укорочение преорбитальной части черепа и др.), важнейшими из которых являются почти полная утрата зубов, высоко поднятая скуловая дуга и хорошо развитый своеобразный челюстной сустав, позволяющий значительную переднезаднюю подвижность нижней челюсти. Таким образом, все инновации последних десятилетий в систематике таксонов аномодонтов выше уровня семейства сводятся к объединению или разделению трех основных групп – веньюковий (улемицид), дромазавров и дицинодонтов. При этом вся группа целиком в ранге отряда *Anomodontia* четко очерчена и обычно не вызывает разногласий среди систематиков.

5.2. Система позднепермских дицинодонтов Восточной Европы

Разнообразие морфологически близких широкочерепных дицинодонтов (*Tropidostoma*, *Australobarbarus*, *Oudenodon*, *Idelesaurus*) (King, 1988) рассматривается в рамках двух подсемейств: *Tropidostominae* Seeley, 1889 (объединяющее при-

митивные роды, сохраняющие заклыковое озубление) и Oudenodontinae Owen, 1869 (объединяющее все разнообразие продвинутых низкочерепных дицинодонтов, утративших заклыковое озубление). При этом восточноевропейские оуденодонтины (Idelesaurus) выделены в отдельную трибу Idelesaurini. Все высокочерепные дицинодонты Восточной Европы отнесены к семейству Dicynodontidae Owen, 1859 с выделением двух подсемейств Dicynodontinae Owen, 1859 (включающего в себя роды с генерализованным морфотипом высокочерепных форм) и Elphinae Kurkin, 2010 (включающего в себя роды с отклоняющимся морфотипом некрупных восточноевропейских дицинодонтид с укороченной преорбитальной частью черепа).

Кроме выделенного еще Амалицким (Amalitzky, 1922) «Dicynodon» trautscholdi Amalitzky, 1922, описаны восемь форм, представленных в коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН достаточно полными, а иногда и многочисленными краниальными остатками (Kurkin, 1999, 2001, 2006; Каландадзе, Куркин, 2000; Kurkin, 2000). Изучение восточноевропейских дицинодонтин выявило близость «Dicynodon» trautscholdi и «D.» amalitzkii к Vivaxosaurus и обособленность этих видов от южноафриканского рода Dicynodon по целому ряду признаков (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). Dicynodon trautscholdi и D. amalitzkii рассматриваются в составе нового рода Fortunodon. Предлагаемая система описанных к настоящему времени позднепермских дицинодонтов Восточной Европы выглядит следующим образом.

Отряд Anomodontia

Подотряд Dicynodontia

Семейство Oudenodontidae Cope, 1871

Подсемейство Tropicostominae Seeley, 1889

Род Australobarbarus Kurkin, 2000

Australobarbarus kotelnitschi Kurkin, 2000

Australobarbarus platycephalus Kurkin, 2000

Подсемейство Oudenodontinae Cope, 1871

Триба Idelesaurini Kurkin, 2010

Род Idelesaurus Kurkin, 2006

Idelesaurus tataricus Kurkin, 2006

Семейство Dicynodontidae Owen, 1859

Подсемейство Dicynodontinae Owen, 1859

Род Fortunodon Kurkin, 2012

Fortunodon trautscholdi (Amalitzky, 1922)

Fortunodon amalitzkii (Sushkin, 1926)

Род Delectosaurus Kurkin, 2001

Delectosaurus arefjevi Kurkin, 2001

Delectosaurus berezhanensis Kurkin, 2001

Род Vivaxosaurus Kalandadze et Kurkin, 2000

Vivaxosaurus permirus Kalandadze et Kurkin, 2000

Подсемейство Elphinae Kurkin, 2010

Род Elph Kurkin, 1999

Elph borealis Kurkin, 1999

Род Interpresosaurus Kurkin, 2001

Interpresosaurus blomi Kurkin, 2001

5.3. Положение позднепермских дицинодонтов в общей системе аномодонтов

При построении кладикистической схемы соотношения южноафриканских и восточноевропейских форм были использованы 53 признака, относящиеся не только к краниальной морфологии, но и к строению посткраниального скелета (Angielczyk, Kurkin, 2003b). В этой схеме (рис. 3) видно, что:

- группа форм, отнесенная к широкочерпному морфотипу (*Tropidostoma*, *Australobarbarus*, *Oudenodon*, *Pelanomodon*, *Aulacephalodon*, *Idelesaurus* и *Rhachiocephalus*) может быть противопоставлена высокочерепным формам (*Delectosaurus*, *Dicynodon*, *Fortunodon*, *Vivaxosaurus*, *Interpresosaurus*, *Elph* и триасовые формы *Lystrosaurus* и *Kannemeyeria*). В принимаемой системе им присвоен уровень семейства.

- *Tropidostoma* и *Australobarbarus* представляют собой родственные формы и сближаются с *Oudenodon*. В принимаемой схеме бóльший систематический вес придан такому признаку как наличие озубления, кроме бивней в верхней челюсти. Таким образом, *Tropidostoma* и *Australobarbarus* отнесены к отдельному подсемейству.

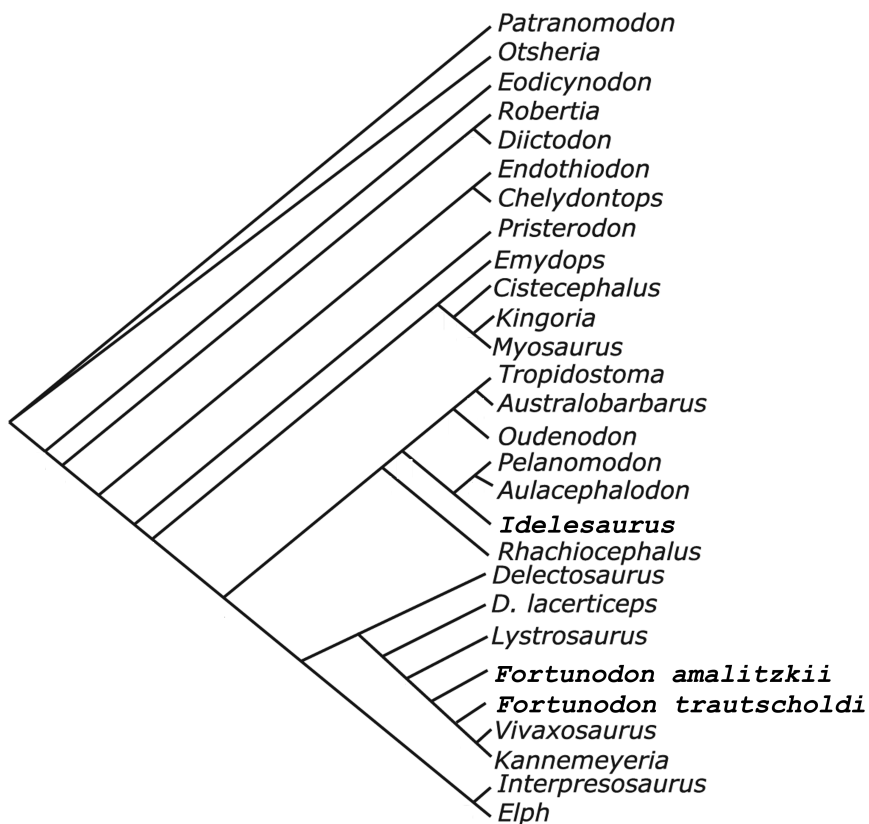


Рис. 3. Результаты кладикистического анализа по 53 признакам восточноевропейских и южноафриканских родов дицинодонтов (по: Angielczyk, Kurkin, 2003b, с изменениями).

- *Idelesaurus* (вместе с *Pelanomodon* и *Aulacephalodon*) отнесен к отдельной ветви. В принимаемой системе больший вес придан признакам сходства и вероятного родства *Idelesaurus* и *Australobarbarus*. Как следствие, *Idelesaurus* объединен с *Oudenodon* в одно подсемейство, но в составе отдельной трибы, что подчеркивает его морфологическое своеобразие.

- *Interpresosaurus* и *Elph* представляют собой группу, которая может быть противопоставлена остальным дицинодонтидам. В принимаемой системе этой группе присвоен ранг подсемейства.

- *Fortunodon* может быть отделен от других близких родов, в том числе и *Dicynodon*. Так же достоверно различаются *Fortunodon trautscholdi* и *F. amalitzkii*. Из восточноевропейских дицинодонтид к южноафриканскому роду *Dicynodon* ближе всего по своей морфологии *Delectosaurus*.

- *Vivaxosaurus* обнаруживает большую, чем остальные дицинодонтиды, близость к каннемейеридам. В принимаемой системе *Vivaxosaurus* оставлен в составе подсемейства *Dicynodontinae*.

6. Функциональная морфология черепа и образ жизни дицинодонтов

Большинство дицинодонтов, скорее всего, представляет собой в большей или меньшей степени специализированных фитофагов. В поддержку гипотезы о том, что фитофагия являлась генеральной эволюционной линией дицинодонтов, можно привести ряд общебиологических доводов. Прежде всего, это – многочисленность остатков дицинодонтов во многих местонахождениях, что, вероятно, отражает и многочисленность этих животных в пермских биоценозах. Подобная обильность по сравнению с явными хищниками свидетельствует в пользу низкого положения дицинодонтов в трофической пирамиде сообщества и соответствует многочисленности фитофагов в современных экосистемах.

Необходимо различать фитофагию на основе мягких частей растений, например, генеративных частей или плодов, что, как правило, не требует интенсивной предварительной обработки пищи челюстями и может не приводить к формированию специфических морфофункциональных адаптаций, и фитофагию на основе частей растений с высоким содержанием жестких волокон – «high-fibre plant material» (Sues, Reisz, 1998, p. 141). Видимо, именно последний тип питания и формирует характерный облик фитофага со специфическими морфофункциональными адаптациями. Следует различать основные объекты, к питанию которыми животные имеют специфические морфологические приспособления, и возможные факультативные объекты, которые, впрочем, могут составлять значительную часть рациона. Разные авторы предполагали различные объекты питания для дицинодонтов: плоды, грибы, беспозвоночные, падаль (Sushkin, 1926; Cox, 1972; Kemp, 1982; Hotton, 1986) и, таким образом, некоторые из дицинодонтов рассматривались как консументы второго порядка.

Предположения о возможном специфическом использовании бивней для рытья лишены всяких оснований. Исследуя поверхности стирания бивней у верхнепермских дицинодонтов, С. Хоттон (Hotton, 1986) приходит к выводу, что только у нескольких родов (*Dicynodon*, *Lystrosaurus*, *Diictodon* и, возможно, *Kingoria*), и

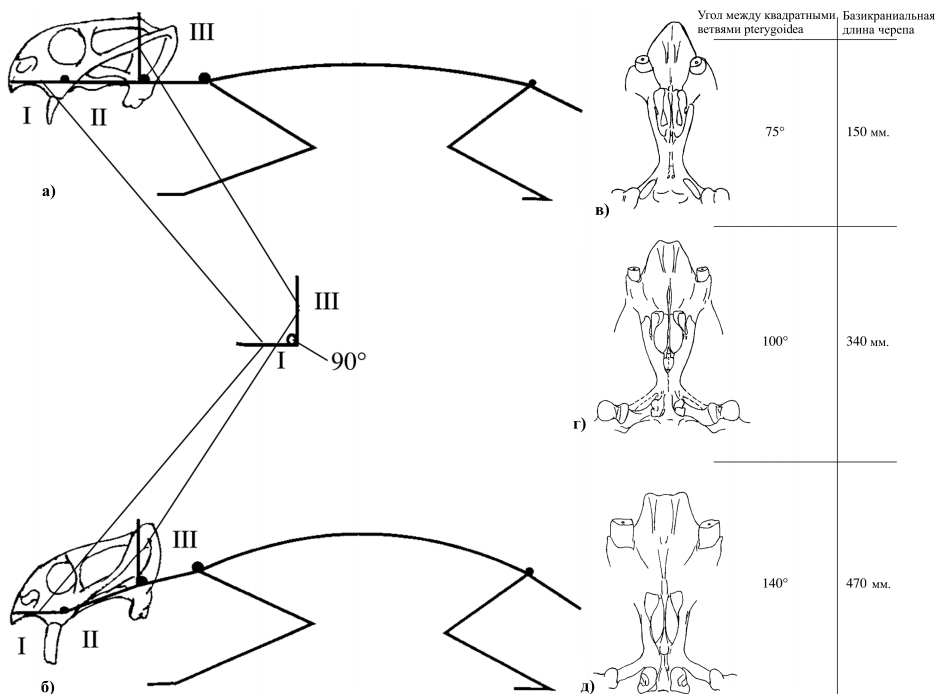


Рис. 4. Клинориния черепа дицинодонтов: а) гипотетическая модель без клиноринии черепа, б) гипотетическая модель с выраженной клиноринией черепа, в) небная поверхность черепа *Delectosaurus arefjevi* Kurkin, 2001, г) небная поверхность *Vivaxosaurus permirus* Kalandadze, Kurkin, 2000, д) небная поверхность *Uralokannemeyeria vjuschkovi* Danilov, 1971. Обозначения: I – плоскость небной поверхности praemaxillare, II – плоскость небной поверхности pterigoidea, III – плоскость затылка.

только при максимальном развитии бивней, когда при закрытой и полностью отведенной назад нижней челюсти не более трети длины бивня выступает за пределы челюстей, они могли бы использоваться при копании. Вероятно, в первую очередь при использовании рытья для добычании пищи использовались конечности, а не зубы (Hotton, 1986), к чему наибольшие приспособления (исключая цистецефалиды) обнаруживает *Diictodon*. Одним из возможных объяснений функционального значения бивней дицинодонтов может служить предположение об использовании их в качестве специфического орудия захвата и удержания объекта в клещевом замке, образованном, при смыкании челюстей, бивнями (или клыкообразными выростами) и нижней челюстью. Такой механизм мог бы оказаться весьма эффективным при питании, например, слабо и неглубоко укорененными подземными частями (побегами, корневищами) растений, позволяя извлекать из почвы значительные фрагменты подземных частей растений для последующей обработки. В этом случае копание осуществлялось не бивнями, а передней частью головы, покрытой чехлом ороговававшей кожи, в мягком, скорее всего влажном грунте и на небольшую глубину. Подобное «копание» можно весьма отдаленно сравнить с «копанием»

кабанов и диких свиней. Подобные адаптации могли использоваться в условиях субкавальных обстановок (Ивахненко, 2001) с доминированием плауновидных, хвощей и папоротников (Наугольных, 2004).

Позднепермские дицинодонты Восточной Европы, видимо, представляли собой в среднем и крупном размерном классе специализированных «обкусывателей» сравнительно мягкой низкорослой растительности (*Australobarbarus*, *Idelesaurus*), менее специализированных по объекту питания «собираателей» (*Fortunodon*, *Delectosaurus*), а в мелком размерном классе – неспециализированных фитофагов и, возможно, омнифагов или инвертеброфагов (*Elph*, *Interpresosaurus*). Отдельный тип специализации представляет собой *Vivaxosaurus*, приобретающий черты крупного фитофага (каннейероидные черты), в том числе и в постановке головы (клинориния черепа) (рис. 4).

7. Позднепермские дицинодонты в комплексах наземных тетрапод

В поздней перми Восточной Европы выделяют несколько последовательно существовавших сообществ тетрапод, соответствующих выделяемым фаунистическим зонам (рис. 5). Первые дицинодонты появляются в котельническом сообществе: тропидостомины (*Australobarbarus*). Это широкочерепные формы, которых можно отнести к некрупным фитофагам доминантного блока сообщества.

В следующем ильинском сообществе дицинодонты представлены также широкочерепными формами: *Idelesaurus*. Иделезавр отнесен к отдельной трибе *Idelesaurini* в составе подсемейства *Oudenodontinae*, что отражает нарастающий уровень эндемизма. По сравнению с *Australobarbarus* иделезавры существенно крупнее, реконструируемая длина неполного черепа *Idelesaurus cf. tataricus* достигает 45 см. Таким образом, дицинодонты становятся фитофагами доминантного блока, сравнимыми по размерам с парейзавридами, но занимавшими более наземные биотопы.

Существенные изменения в облике аномодонтовой фауны отмечаются при переходе от ильинского к соколковскому сообществу. На этом рубеже полностью исчезают не только примитивные аномодонты дромазавры, но и широкочерепные дицинодонты. Начиная с этого сообщества все известные нам дицинодонты могут быть отнесены к высокочерепным формам, и все относятся к семейству *Dicynodontidae*. *Fortunodon* может быть отнесен к фитофагам доминантного блока сообщества. В местонахождениях, отнесенных к соколковскому сообществу, дицинодонтиды встречаются несравнимо чаще, и их остатки более многочисленны. Возможно, это отражает постепенное вытеснение дицинодонтидами крупных растительоядных парейзаврид, которые в это время становятся более водными (*Scutosaurus*) по сравнению с формами из предыдущих сообществ (*Deltavjatia*, *Proelginia*). В субдоминантном блоке полностью исчезнувшие дромазавры, видимо, были заменены представителями очень своеобразной группы в ранге подсемейства *Elphinae* семейства *Dicynodontidae* (*Elph borealis*). Таким образом, среди аномодонтов происходит кардинальная смена групп не только в блоке крупных доминантных фитофагов, но и в субдоминантном блоке среди некрупных растительоядных форм.

В вязниковском сообществе не происходит столь масштабных перестроек фауны аномодонтов, как были выявлены на рубеже смены ильинского и соколковского сообществ. Аномодонты представлены одним семейством *Dicynodontidae*,

как крупными растительноядными формами в доминантном блоке (подсемейство Dicynodontinae: Delectosaurus, Vivaxosaurus), так и мелкими фитофагами в субдоминантном (подсемейство Elphinae: Interpresosaurus).

8. Палеобиогеография и расселение группы

Предложенная гипотеза предполагает существование сравнительно постоянного фаунистического обмена между Северным и Южным полушариями, т. е. между Гондваной и Лавразией. Из предложенных в работе трех сценариев появления и расселения основных групп аномодонтов наиболее вероятным представляется третий. Первая стадия (рис. 5) предполагает появление примитивных аномодонтов или их предков в приэкваториальных областях Пангеи в ранней перми. В дальнейшем группа расселяется в высокие широты, формируя обособленные ареалы и постепенно наращивая уровень эндемизма соответственно в Южном (Гондвана) и Северном (Лавразия) полушариях. В результате в средней перми можно наблюдать две обособленные и мало похожие друг на друга фауны примитивных аномодонтов с высоким уровнем эндемизма в Южной Африке (*Patranomodon*, *Anomoccephalus*, дромазавры) и Восточной Европе (*Otsheria*, *Venyukovia*, *Ulemica*). На втором этапе (рис. 6) в Южной Африке происходит формирование специфического и в будущем весьма успешного морфотипа высших аномодонтов – дицинодонтов, характеризующегося прогрессирующей потерей зубов, переднезадней подвижностью нижней челюсти, консолидацией костей нижней челюсти, специфическими изменениями костей неба, кератинизацией покровов челюстей и рядом других морфологических особенностей. Это приводит к формированию большого разнообразия дицинодонтов в Южной Африке, часть из которых, по-видимому, имея морфологическое развитие не выше уровня *Eodicynodon*, постепенно расселяясь, иммигрирует в приэкваториальные области Пангеи и, формируя там специфические морфотипы, характерные для оуденодонтид и дицинодонтид в узком смысле, преодолевает экологический и климатический барьеры исходного для предков терапсид ареала (Kemp, 2006) и заселяет высокие широты Северного и Южного полушарий. Интересно отметить, что группы, проникающие в Северное полушарие, представлены, с точки зрения их трофических адаптаций (Hotton, 1986; Defauw, 1989), наименее специализированными формами, «генералистами» с невыраженными приспособлениями к питанию специфической пищей. Особенности палеоэкологических и палеоклиматических условий формирования высших аномодонтов требуют дальнейшего изучения.

Предлагаемая гипотеза появления и распространения основных групп аномодонтов была обоснована путем сравнения фаун аномодонтов Восточной Европы и Южной Африки, а также сравнением фаун из областей, граничащих с этими двумя основными центрами разнообразия. Для Южной Африки это, соответственно, местонахождения в центральной Африке, Индии, Мадагаскаре и Южной Америке, а для Восточной Европы – Западная Европа и Китай.

9. Заключение

В результате настоящей работы было проведено подробное изучение краиниальной морфологии позднепермских дицинодонтов. Были изучены новые и ревизованы уже опубликованные материалы, что позволило предложить но-

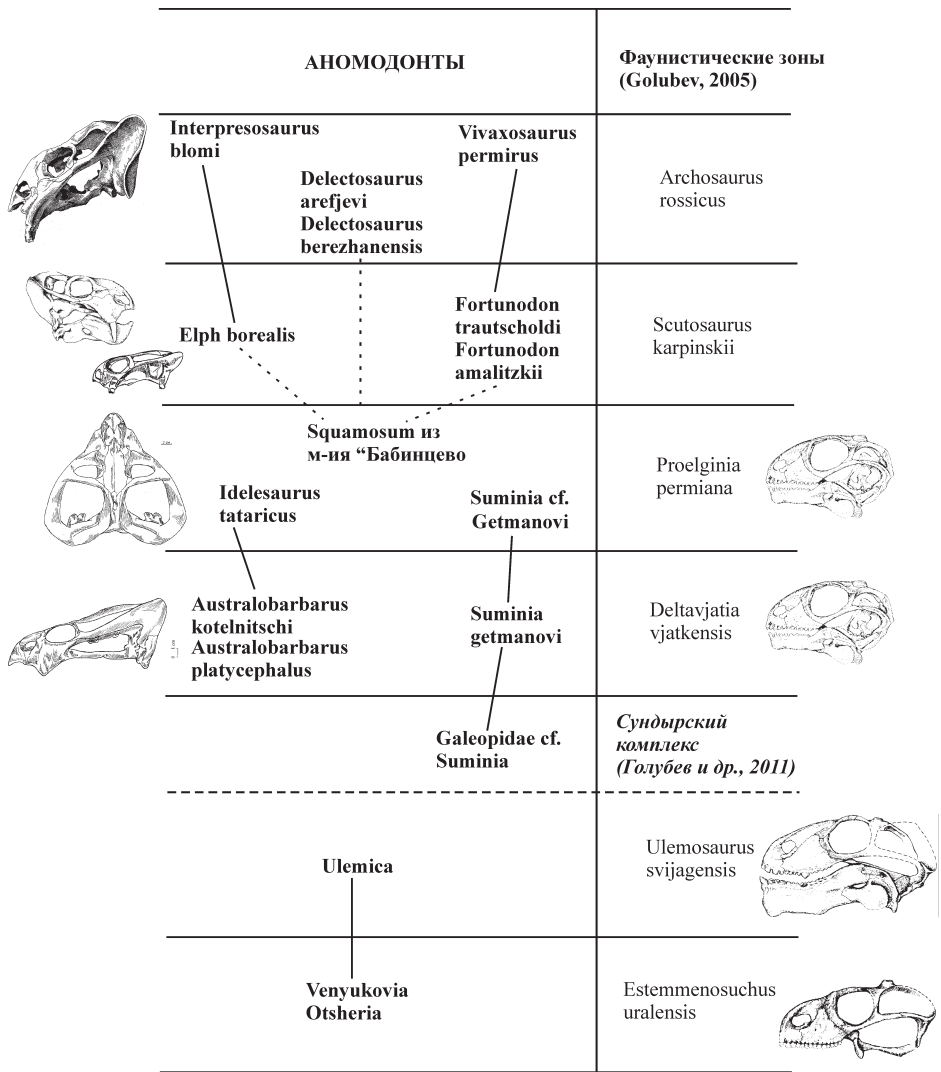
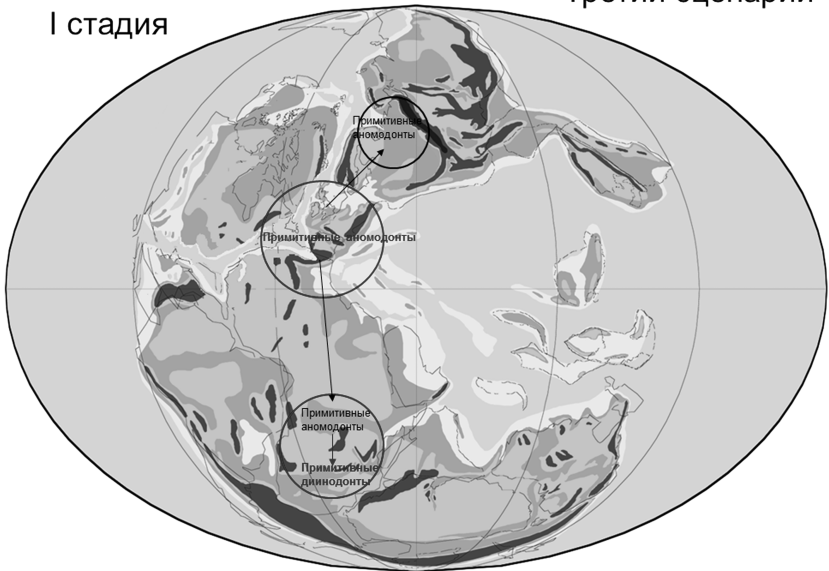


Рис. 5. Распределение аномодонтов в комплексах (фаунистических зонах) наземных тетрапод Восточной Европы. Линиями и пунктиром показаны вероятные родственные связи отдельных форм.

вую систему для представителей группы и определить их положение в отряде Anomodontia. Изучение отдельных аспектов биологии дицинодонтов позволило дать дополнительное обоснование предлагаемой систематики позднепермских дицинодонтов Восточной Европы. Анализ морфофункционального разнообразия позднепермских дицинодонтов и определение их роли в сообществах тетрапод перми Восточной Европы придает биологический смысл морфологическим признакам и синдромам, используемым при построении системы. Дополнительные

Третий сценарий

I стадия



Третий сценарий

II стадия

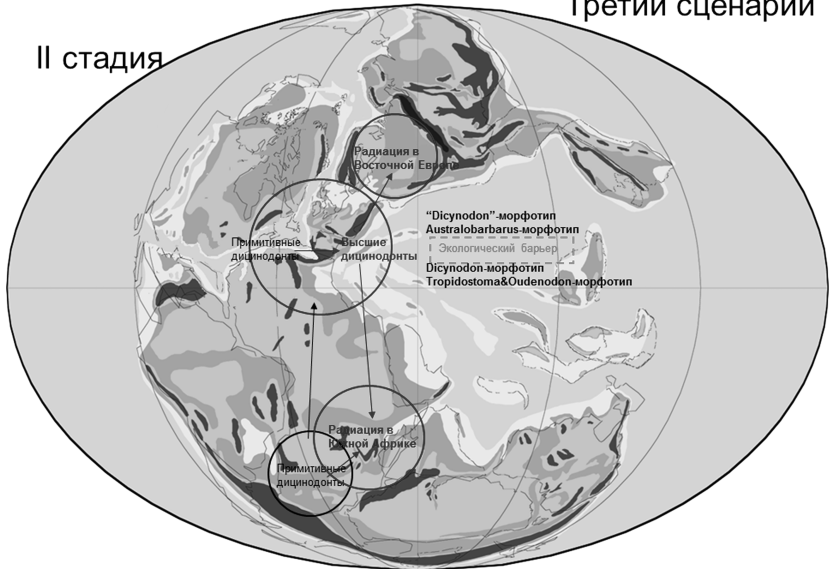


Рис. 6. Распространение аномодонтов в фаунистических зонах Южной Африки и Восточной Европы. Обозначения: овал – вероятный обмен фаунистическими элементами между Гондваной и Лавразией, стрелки – вероятные пути распространения и эволюционные связи групп, пунктир – вероятное соответствие Сундырского комплекса зоне *Pristerognathus*.

аргументы дает предложенная палеобиогеографическая модель формирования наблюдаемого морфологического разнообразия позднепермских дицинодонтов.

Краткие выводы, соответствующие защищаемым положениям диссертации.

1. Выявленные в ходе изучения краниальных остатков морфологические особенности черепа характеризуют дицинодонтов как высоко специализированную группу терапсид. Морфологическое разнообразие дицинодонтов Восточной Европы позволяет выделить два морфотипа в строении черепа: широкочерепные и высокочерепные дицинодонты. Последний морфотип включает в себя два подтипа: с удлинённой и укороченной преорбитальной частью черепа.

2. Дицинодонты Восточной Европы могут быть отнесены к двум семействам: *Dicynodontidae* и *Oudenodontidae*. В составе семейства *Oudenodontidae* описаны три новых вида, отнесенные к двум новым родам. Один из родов – *Idelesaurus* – выделен в новую трибу. В составе *Dicynodontidae* выделено новое подсемейство *Elphinae*, к которому отнесены два новых рода. Собственно *Dicynodontinae* представлены в Восточной Европе тремя родами, два из которых новые (три новых вида), а один – *Fortunodon*, с двумя видами – выделен на основе ранее описанного *Dicynodon trautscholdi*.

3. Основные морфофункциональные особенности черепа дицинодонтов обусловлены трофической адаптацией к питанию жесткими растительными кормами. При этом дицинодонты, особенно в мелком и среднем размерном классе, осваивали разнообразные кормовые объекты, в том числе нерастительного происхождения.

4. В сообществах наземных тетрапод поздней перми Восточной Европы дицинодонты занимали место средних и крупных фитофагов в доминантном блоке сообществ, начиная с уровня котельнического подкомплекса соколковского комплекса. В эволюции группы в Восточной Европе могут быть выделены два этапа – доминирование широкочерепных (котельническое и ильинское сообщества) и высокочерепных (начиная с соколковского сообщества) форм. В соколковское время дицинодонты также занимают место некрупных фитофагов и омнифагов в субдоминантном блоке сообществ.

5. Происхождение семейства *Oudenodontidae* и семейства *Dicynodontidae* связано с низкими широтами и приурочено к началу поздней перми. Группы прилизительно в одно время заселяют верхние широты Южного и Северного полушарий, где уровень их эндемизма со временем нарастает. В Восточной Европе это выражается в появлении эндемичной трибы *Idelesaurini* (сем. *Oudenodontidae*) и подсемейства *Elphinae* (сем. *Dicynodontidae*).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи

- Каландадзе Н.Н., Куркин А.А.* Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 60–68.
- Куркин А.А.* Новый дицинодонт из раскопок на Малой Северной Двине // Палеонтол. журн. 1999. № 3. С. 87–92.
- Куркин А.А.* Новые позднепермские дицинодонты вязниковского комплекса наземных тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2001. № 1 С. 53–60.
- Куркин А.А.* Новый дицинодонт (*Anomodontia*, *Eotherapsida*) из верхнепермских отложений Татарстана // Палеонтол. журн. 2006. № 4 С. 81–84.
- Куркин А.А.* Позднепермские дицинодонты Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2010б. № 6. С. 72–80.

- Куркин А.А.* Пермские аномодонты: палеобиогеография и расселение группы // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 71–84.
- Куркин А.А.* Дидинодонтиды Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 2. С. 78–88.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К., Буланов В.В., Ивахненко М.Ф., Куркин А.А.* Новый ориктоценоз водного сообщества позднермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. 2003. № 4. С. 80–88.
- Angielczyk K.D., Kurkin A.A.* Has the utility of Dicynodon for Late Permian terrestrial biostratigraphy been overstated? // *Geology*. 2003a. V. 31. № 4. P. 363–366.
- Angielczyk K.D., Kurkin A.A.* Phylogenetic analysis of Russian Permian dicynodonts (Therapsida: Anomodontia): implications for Permian biostratigraphy and Pangaeian biogeography // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003b. V. 139. P. 157–212.
- Kurkin A.A.* New Dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 203–210.

Тезисы докладов

- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., Березин А.Ю.* Новая фауна пермских тетрапод Восточной Европы // Палеострат-2011. Программа и тезисы докладов. 2011. М. Под ред. Алексеева А.С. С. 30–32.
- Куркин А.А.* Аномодонты в комплексах наземных тетрапод поздней перми Восточной Европы // Геология и геоэкология Урала и Поволжья. Тез. докл. межв. научн. конф. Саратов: Изд-во Гос. уч.-науч. центра «Колледж», 1998a. С. 33–34.
- Куркин А.А.* Каннемейероидные черты строения в краниальной морфологии позднермских дидинодонтов Восточной Европы // Геология и геоэкология Урала и Поволжья. Тез. докл. межв. научн. конф. Саратов: Изд-во Гос. уч.-науч. центра «Колледж», 1998b. С. 34–35.
- Куркин А.А.* Позднермские дидинодонты: морфотипы и биогеография // Верхний палеозой России: стратиграфия и фациальный анализ. Материалы 2-й Всерос. конф., посвящённой 175-летию со дня рождения Николая Алексеевича Головкинского (1834–1897), 2009. (Казань, 27–30 сентября 2009 г.). Казань: Казанский государственный университет. С. 188–189.
- Куркин А.А.* Пермские аномодонты: палеобиогеография и расселение группы // Эволюция органического мира и биотические кризисы. 56-я сессия палеонтологического общества. С.-Петербург. 2010a. С. 128–130.
- Куркин А.А., Раутиан А.С.* Попутные тафономические наблюдения при осмотре позднермских обнажений нижнего и среднего течения р. Пезы // Всерос. совещ. «Палеонтология и стратиграфия континентальной перми и триаса Северной Евразии». 1995. Автореф. докл. М.: ПИН РАН.
- Сенников А.Г., Голубев В.К., Буланов В.В., Губин Ю.М., Ивахненко М.Ф., Куркин А.А., Миних А.В., Миних М.Г.* Богатейшее местонахождение пермских позвоночных на территории Восточной Европы // Геологические, геофизические и геохимические исследования юго-востока Русской плиты: материалы научной межв. конф. 2001. (Саратов, 2–4 апреля 2001 г.). Саратов: Изд-во СО ЕАГО. С. 58–59.
- Kurkin A.A.* Dental morphology in primitive therapsids (Eotheriodontia, Dinocephalia) // *J. Morphology*. 1997. V. 232. № 3. P. 283.
- Kurkin A.A.* New dicynodonts from Eastern Europe // *Paleobios*. 2001. V. 21. Suppl. 2. P. 81.
- Kurkin A.A.* Late Permian dicynodonts: morphology and biogeography // *J. Vertebrate Paleontol.* 2009. V. 29. Suppl. 3. P. 130A.
- Kurkin A.A.* New locality with dinocephalian fauna in the European Russia // Proc. 16 conference Pal. Soc. South Afr. Pietermaritzburg: 2010. (Howick, August 5–8, 2010). P. 55–57.

Тираж 100 экз.

Отпечатано в ОМТ Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН
117997 Москва, ул. Профсоюзная, 123