

УДК 567.95:551.73(470.57)

ПЕРМСКИЕ АНОМОДОНТЫ: ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЯ И РАССЕЛЕНИЕ ГРУППЫ

© 2011 г. А. А. Куркин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: kaa@paleo.ru

Поступила в редакцию 29.06.2010 г.

Принята к печати 05.09.2010 г.

В поздней перми высшие аномодонты – дицинодонты приобретают почти всемирное распространение. Широкое распространение делает представителей группы важным инструментом в биогеографии верхней перми. Проанализированы три палеобиогеографические гипотезы мест происхождения и путей распространения основных групп аномодонтов. Наиболее многочисленны остатки этих животных в Южной Африке, однако представители группы также широко представлены в Восточной Европе, Китае и Индии, интересные находки сделаны в Западной Европе, на Мадагаскаре, в Центральной Африке и Южной Америке. Анализ биогеографического распределения аномодонтов поддерживает гипотезу о двух этапах в появлении и расселении аномодонтов. На первом этапе примитивные аномодонты эволюционировали в Северном и Южном полушариях, образуя систематические группы с высоким уровнем эндемизма. На втором этапе появившиеся в Южном полушарии дицинодонты быстро эволюционировали; некоторые группы, заселяя приэкваториальные области, дали вторую волну радиации, с появлением представителей оуденонтид и дицинодонтид, которые вторично освоили высокие широты Южного полушария, проникли в Северное полушарие и образовали там новые эндемичные группы на уровне подсемейств.

Утвердилось мнение, что центр формообразования аномодонтов находился в Южной Африке (Rubidge, 1995b; Modesto et al., 1999; Modesto, Rychczynski, 2000; Modesto, Rubidge, 2000; Liu et al., 2010). Действительно, именно здесь сделаны находки, возможно, наиболее примитивных из аномодонтов и первых дицинодонтов. Из самых примитивных аномодонтов наилучшим образом сохранился *Patranomodon* Rubidge et Hopson, 1990. Обладая хорошим озублением обеих челюстей без заметной дифференциации и без клыка, широко открытыми снизу хоанами, очень короткой небной частью предчелюстной кости, крупными таблитчатыми костями и пр., *Patranomodon*, несомненно, близок к *дромазаврам*. Б. Рубидж и Дж. Хопсон (Rubidge, Hopson, 1990) отмечали, что у *патраномодона* нет характерного для высших аномодонтов “открытого” челюстного сустава, позволяющего осуществлять переднезаднюю подвижность челюсти (Rubidge, Hopson, 1990). *Anomocephalus* Modesto, Rubidge et Welman, 1999 представляет собой еще одного недавно описанного примитивного аномодонта из Южной Африки. Этот самый крупный из известных примитивных аномодонтов тем не менее имеет уровень организации, близкий к *дромазаврам*, что отражено в гомодонтности озубления (правда, с увеличенными первыми резцами), сохранении достаточно крупных латеральных флангов крыловидных костей и в ряде других морфологических особенностей (Modesto et al., 1999; Modesto,

Rubidge, 2000). *Galechirus* Broom, 1907, *Galepus* Broom, 1910 и *Galeops* Broom, 1912 часто относили к одной группе – *дромазаврам* (Brinkman, 1981), однако в последнее время *Galeops* принято выделять из этой группы и сближать с дицинодонтами (Rubidge, Hopson, 1990; Modesto et al., 1999; Modesto, Rychczynski, 2000; Kammerer, Angielczyk, 2009). *Eodicynodon* Barry, 1974, видимо, представляет собой самого примитивного представителя высших аномодонтов – дицинодонтов. Эта форма обладает целым рядом типично дицинодонтовых черт, таких как “открытый” челюстной сустав, отсутствие зубов на предчелюстной кости, наличие клыков или клыковидных выростов и т.д. с большим количеством примитивных особенностей: не сросшиеся предчелюстные кости, заклыковое озубление в челюстях, слабая степень поднятия скуловой дуги и ряд других черт (Barry, 1974; Rubidge, 1984, 1985, 1987; Rubidge, Oelofsen, 1981; Rubidge et al., 1994). *Colobodectes* Modesto et al., 2003 – примитивный дицинодонт, которого авторы считают по ряду черт строения более продвинутым, чем *эодицинодон* (Modesto et al., 2003). Таким образом, *Patranomodon*, *Anomocephalus*, *Galechirus*, *Galepus* из Гондваны и, возможно, *Suminia getmanovi* Ivakhnenko, 1994 (см. ниже) из Лавразии представляют собой самый примитивный “дромазавровый” уровень развития аномодонтов Южного полушария и, вероятно, могут быть объединены в одну систематическую группу. *Eodicynodon* и, возможно, *Colobodectes* – самые примитив-

ные среди дицинодонтов, и могут быть противопоставлены остальным как сестринская ветвь.

Параллельно с описанием новых примитивных аномодонтов Гондваны многие таксоны, описанные в Восточной Европе, Китае и на других территориях, прежде всего, дицинодонты, сводятся в синонимы к южноафриканским родам (King, 1988; Lucas, 1998, 2001, 2005a,b; Li, Sun, 2008). Однако существуют факты, плохо укладывающиеся в эту концепцию. Примитивные аномодонты обитали не только в Южной Африке, но и в Восточной Европе (Ефремов, 1940а, б; Чудинов, 1960, 1964, 1983; Ивахненко, 1994, 1996; Ивахненко и др., 1997) и, возможно, в Китае (Liu et al., 2009, 2010). Давно известные роды аномодонтов семейств *Venyukoviidae* Ефремов, 1940 и *Ulemicidae* Ивахненко, 1996 — *Otsheria* Tchudinov, 1960, *Venyukovia* Amalitzky, 1922, *Ulemica* Ivakhnenko, 1996 — хорошо изучены и, видимо, представляют собой древнюю эндемичную для Восточной Европы ветвь аномодонтов. Подчеркивая их своеобразие и высокий уровень специализации, М.Ф. Ивахненко выделяет эти семейства в отряд *Ulemicia*, противопоставляя их южноафриканской ветви отряда *Dicynodontia* (Ivakhnenko, 2008). Учитывая, что эти аномодонты найдены в отложениях низов средней перми (Очерский фаунистический комплекс), что, вероятно, приблизительно соответствует отложениям зоны *Eodicynodon* в Южной Африке, т.е. времени появления первых аномодонтов в Южном полушарии, и высокий уровень специализации представителей этих таксонов, можно предположить, что группа появляется в Северном полушарии в конце ранней перми, никак не позже, чем в Южной Африке. С другой стороны, в последних работах по разнообразию верхнепермских дицинодонтов Восточной Европы обосновывается морфологическая и систематическая обособленность некоторых форм (Куркин, 1999, 2001, 2006; Angielczyk, Kurkin, 2003b), в том числе, на уровне триб и подсемейств (Куркин, 2010), хотя ранее предполагалась их близость южноафриканским формам (Amalitzky, 1922; Sushkin, 1926; Петухов, 1992).

К сожалению, точное сопоставление биозон с характерными фаунами тетрапод Восточной Европы и Южной Африки затруднено, и обычно уверенно сопоставляется граница между зонами "*Tariposcephalus*" и "*Pristerognathus*" в Южной Африке, с одной стороны, и "*Ulemosaurus svjagensis*" и "*Deltavjatia vjatkensis*" в Восточной Европе, с другой (Голубев, 1996; Golubev, 2000, 2005). В это время в Восточной Европе происходит значительная смена таксономического состава сообществ тетрапод и появляется большое количество таксонов близких южноафриканским. Обычно это трактуется как инвазия южноафриканских форм в Восточную Европу, сопровождающаяся вымиранием многих эндемиков этого региона (Куркин, 1998; Golubev, 2000, 2005). Действительно, в это время (местонахождение

Порт Котельнич) в Восточной Европе появляются первые высшие аномодонты — дицинодонты, представленные оуденодонтидами — *Australobarbarus kotelnichi* Kurkin, 2000 и *A. platycephalus* Kurkin, 2000, — формами морфологически весьма близкими к южноафриканскому роду *Tropidostoma* Seeley, 1889 (Kurkin, 2000). В это же время в Восточной Европе появляется *Suminia* Ivakhnenko, 1994 — аномодонт, которого, вопреки распространенному мнению о принадлежности к венюковидам (Rybaczynski, 2000; Fröbisch, 2008, 2009; Kammerer, Angielczyk, 2009), видимо, все-таки следует считать дромазавром, близким к южноафриканским. Общая гомодонтность озубления сближает суминию с *Patranomodon* (и другими дромазавами) и особенно с *Anomoscephalus*, у которого, как и у суминии, увеличены резцы и зубы имеют следы интенсивного стирания (Modesto et al., 1999). Если сравнить время появления морфологически близких форм австралобарбаруса и тропидостома в комплексах тетрапод Восточной Европы и Южной Африки (Rubidge, 1995a) соответственно, окажется, что тропидостома появляется не раньше, до времени предполагаемой инвазии южноафриканской фауны в Восточную Европу, и даже не в пределах биозон во временном промежутке предполагаемого контакта фаун, а выше на целую зону — в биозоне "*Tropidostoma*" (рис. 1). Похожая картина окажется и при сопоставлении близких форм рода *Dicynodon* в Южной Африке и Восточной Европе соответственно (Lucas, 2006). Так, если в Восточной Европе эти формы появляются в зоне "*Scutosaurus karpinskii*", а, возможно, и раньше — в зоне "*Proelginia permiana*" (Куркин, 2010), то в Южной Африке род надежно отмечен только в зоне "*Dicynodon*" (Rubidge, 1995a), терминальной для верхней перми Южной Африки. Вообще, если основываться на сравнении только аномодонтов в комплексах тетрапод Восточной Европы и Южной Африки, соответствие границы зон "*Ulemosaurus svjagensis*" и "*Deltavjatia vjatkensis*" скорее соответствует зонам "*Tropidostoma*" — "*Pristerognathus*". По всей видимости, это подтверждается и сравнением возраста соответствующих пород (Catuneanu et al., 2005; Golubev, 2005) (рис. 2). Следует отметить, что даже в этом случае соответствующие группы дицинодонтов появляются в Южном и Северном полушариях практически одновременно. Иными словами, мы дважды в истории развития аномодонтов наблюдаем одновременное появление близких, но морфологически и, видимо, систематически обособленных групп сначала примитивных, а затем и продвинутых форм в Южной Африке и Восточной Европе.

Т. Кэмп предложил гипотезу, объясняющую географическую обособленность местонахождений ископаемых фаун нижнепермских пеликозавров и средне- и верхнепермских терапсид, увязав этот факт с данными по палеоклиматическим изменениям в перми и предполагаемыми морфофизиоло-

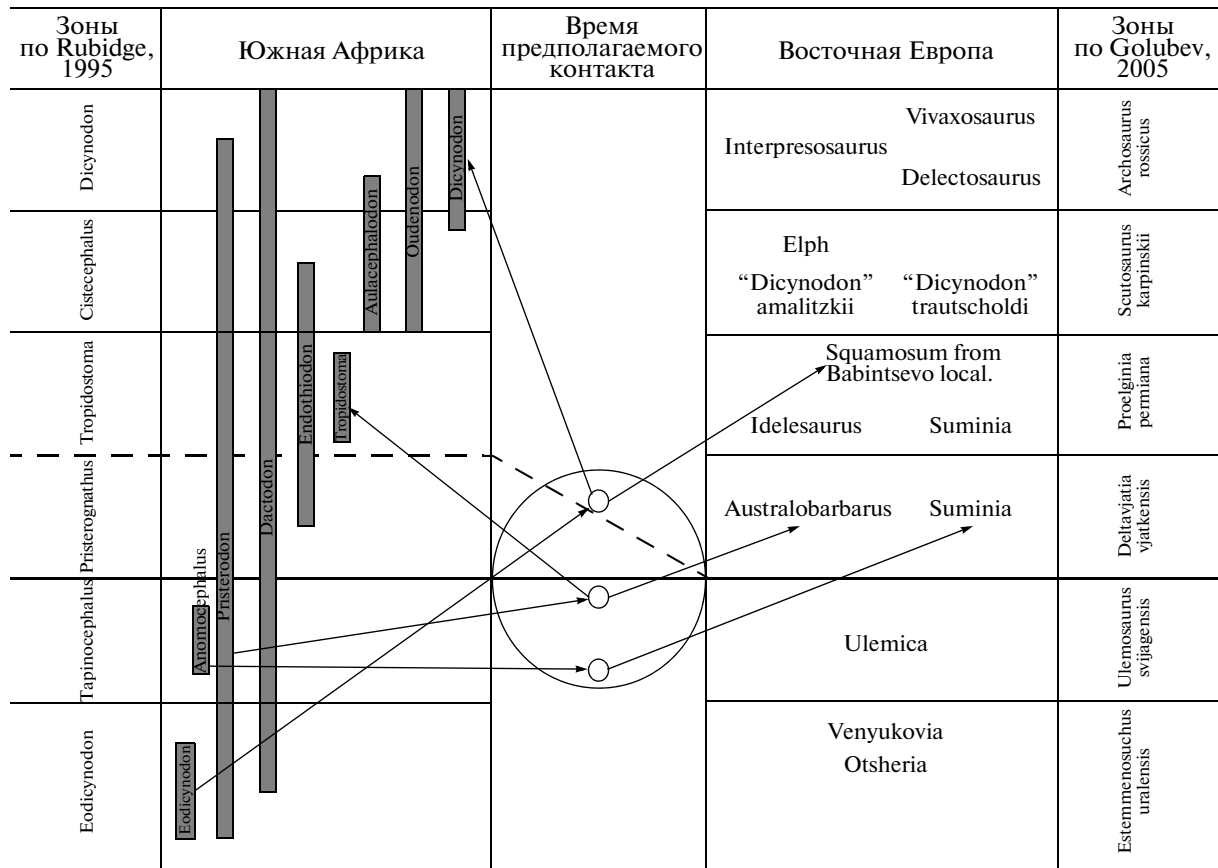


Рис. 1. Схема соответствия тетраподных зон средней – верхней перми Южной Африки и Восточной Европы. Стрелками показаны связи родственных групп. Прерывистая черта – предполагаемая граница времени контакта гондванской и лавразийской фаун.

гическими адаптациями пеликозавров и терапсид (Kemp, 2006). Следуя его логике, палеогеографическое расположение большинства местонахождений раннепермских пеликозавров соответствует экваториальному влажному и не подверженному сезонным изменениям климату, что сопрягается с примитивной рептилийной физиологией большинства пеликозавров. Расположение большинства местонахождений терапсид в более высоких широтах Южного (Южная Африка) и Северного (Восточная Европа) полушарий соответствует ариднему и подверженному сезонным колебаниям климату, что сопрягается изменениями в физиологии потомков пеликозавров – терапсид. Иными словами, появление терапсид происходит в результате освоения потомками пеликозавров высоких широт, характеризующихся сезонным и зачастую засушливым климатом. Механизм такого появления терапсид можно, видимо, сравнить с упрощенной схемой появления двух новых видов в краевых зонах ареала материнского вида с последующей миграцией и формированием собственных обособленных ареалов. Таким образом, появление первых примитивных терапсид следует ожидать в приэкваториальных областях Пангеи (Северная Африка и Западная

Европа), которые, по мере формирования новых “ареалов” в высоких широтах, должны были становиться экологическими и климатическими барьерами (Sidor et al., 2005) для эволюционирующих групп терапсид, со временем усиливающих уровень их эндемизма, соответственно, в Южном и Северном полушариях.

Первый сценарий появления и расселения групп аномодонтов в средней и поздней перми (рис. 3) отражает распространенные представления о Южной Африке как центре появления всех основных групп примитивных и высших аномодонтов – дицинодонтов (Rubidge, 1995b; Modesto et al., 1999). Сценарий предполагает появление примитивных групп аномодонтов, всех групп дицинодонтов уровня семейства и их радиацию в Южной Африке. В дальнейшем группы мигрировали в Северную Африку и Западную Европу, а затем осваивали Восточную Европу и Азию. Как отмечалось выше, этот сценарий плохо согласуется с находками древних примитивных и одновременно специализированных аномодонтов в средней перми Восточной Европы и сравнительно ранним или одновременным, относительно южноафриканского сообщества тетрапод,

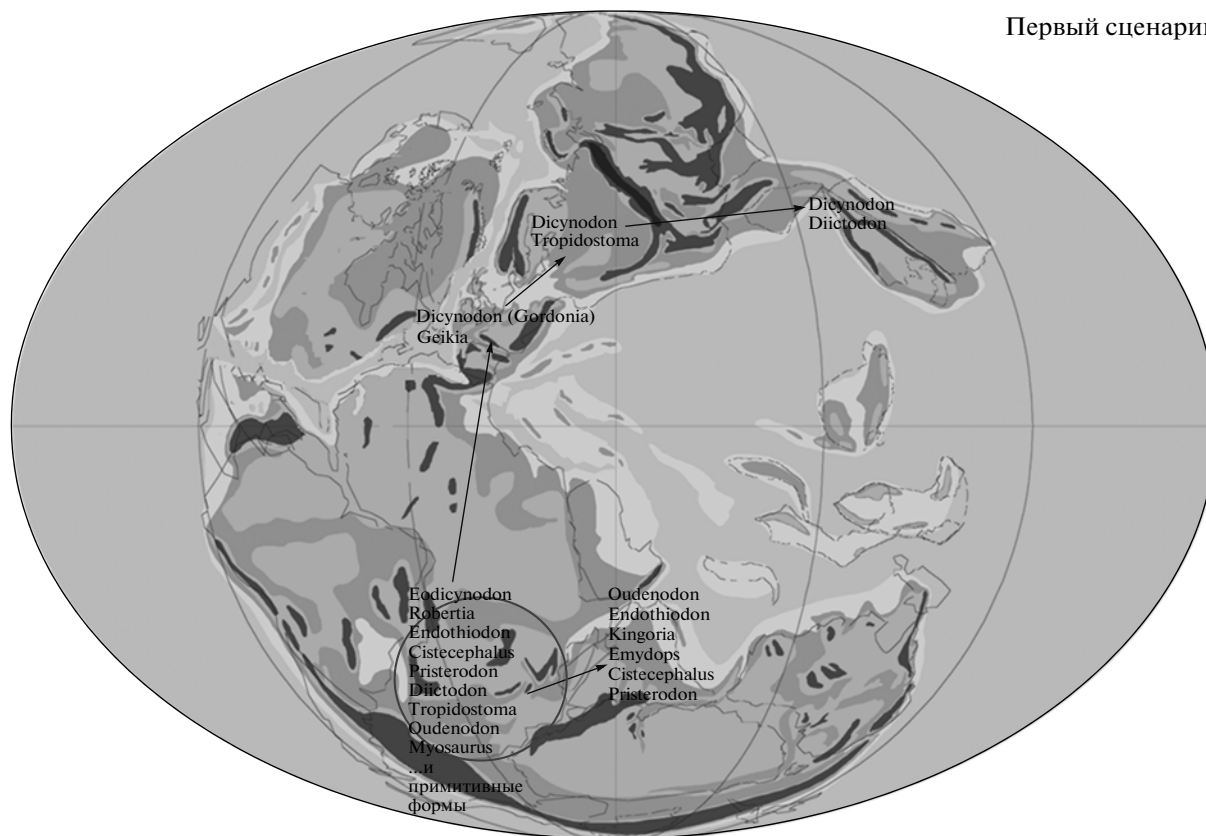


Рис. 3. Первый сценарий появления и расселения аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

(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. В результате в средней перми можно наблюдать две обособленные и малопохожие друг на друга фауны примитивных аномодонтов с высоким уровнем эндемизма в Южной Африке (*Patranomodon*, *Anomoccephalus*, дромазавры) и Восточной Европе (*Otsheria*, *Venyukovia*, *Ulemica*) соответственно. На втором этапе (рис. 6) в Южной Африке происходит формирование специфического и в будущем весьма успешного морфологически и экологически 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*, иммигрируют в приэкваториальные области Пангеи и, формируя там специ-

фические морфотипы, характерные для оуденодонтид и дицинодонтид в узком смысле, преодолевают экологический и климатический барьеры исходного для предков терапсид ареала. Это позволяет новым группам расселиться в Северном полушарии и обуславливает позднее, по сравнению с другими группами в Южной Африке, их появление в Южном. Пока остается неясной природа происхождения высших дицинодонтов и почему их появление происходит в Южном, а не Северном полушарии. Особенности палеоэкологических и палеоклиматических условий формирования высших аномодонтов требуют дальнейшего изучения.

Предлагаемая гипотеза появления и распространения основных морфотипов аномодонтов может быть верифицирована путем сравнения фаун аномодонтов из областей, граничащих с двумя основными центрами разнообразия — Южной Африкой и Восточной Европой. Для Южной Африки это, соответственно, местонахождения в Центральной Африке, Индии, Мадагаскаре и Южной Америке, а для Восточной Европы — Западная Европа и Китай. Так, в первой группе, Южного полушария, следует ожидать широкого распространения южноафриканских родов, отсутствующих в Северном полушарии и отсутствие или позднее появление оудено-

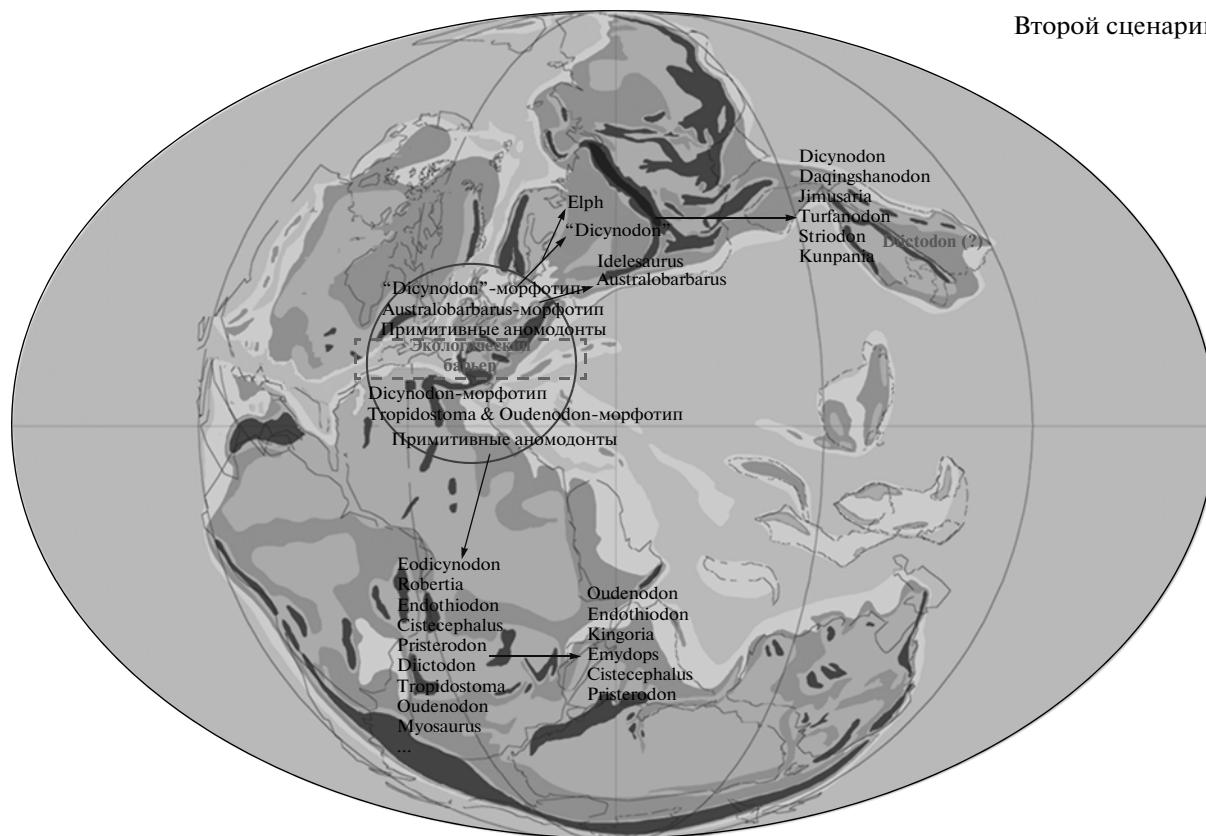


Рис. 4. Второй сценарий появления и расселения аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

донтид и дицинодонтид в узком смысле. Также следует ожидать отсутствия групп с предполагаемым высоким уровнем эндемизма в Восточной Европе. Во второй группе, Северного полушария, следует ожидать отсутствия южноафриканских родов, распространения эндемичных для Восточной Европы групп и широкого распространения преимущественно оуденодонтид и дицинодонтид в узком смысле. Соответственно собственный эндемизм аномодонтов внутри этих групп местонахождений должен быть очень низким, возможно, не выше уровня родов или триб, а вероятность обнаружения одних и тех же видов должна быть высокой.

Богатая фауна аномодонтов южной группы местонахождений описана из Индии. Наиболее широко представлены в верхнепермской фауне Индии эндотиодонтиды. В 1972 г. Т.С. Кутти был кратко описан эндотиодонтид из долины Прангита-Годавари, а также сообщалось о находке черепа мелкого дицинодонта (Kuttu, 1972). Позже находки дицинодонтов из формации Кундарам были описаны С. Рэем (Ray, 2000) как известный из Южной Африки вид *Endothiodon uniseries* Owen, 1876 и новый вид *E. mahalanobisi* Ray, 2000. В 2003 г. Рэй с соавтором дают описание и определение верхнепермским дицинодонтам из местонахождений в долине Пронги-

та—Годавари (формация Кундарам) (Ray, Bandyopadhyay, 2003). Кроме описанных в 2000 г. эндотиодонов, они отмечают присутствие южноафриканских родов и видов *Emydops platycephalus* Broom et Haughton, 1917, *Cistecephalus microrhinus* Owen, 1876 и *Pristerodon mackayi* Huxley, 1868, а также плохой сохранности фрагмент затылка и теменной области, отнесенный ими к роду *Kingoria* sp. и очень неполный фрагмент затылка, предварительно под вопросом отнесенный к роду *Oudenodon* sp. Таким образом, фауна имеет отчетливый южноафриканский облик, точнее, это просто южноафриканские виды, за исключением одного эндотиодона — *Endothiodon mahalanobisi*. По возрасту Рэй соотносит эту фауну с фаунами южноафриканских зон “*Tropidostoma*” и “*Cistecephalus*”, что вполне допускает присутствие оуденодонтид. Однако, даже если считать определение настолько плохо сохранившегося и фрагментарного материала надежным, на фоне многочисленных эндотиодонтид и примитивных пристеродонов и эמידопсов единичная находка оуденодона может свидетельствовать о редкости и более позднем появлении этого рода в Индии. Повидимому, эти данные хорошо согласуются с гипотезой о южноафриканском облике аномодонтовой фауны Индии, низком уровне эндемизма и позднем

I стадия

Третий сценарий

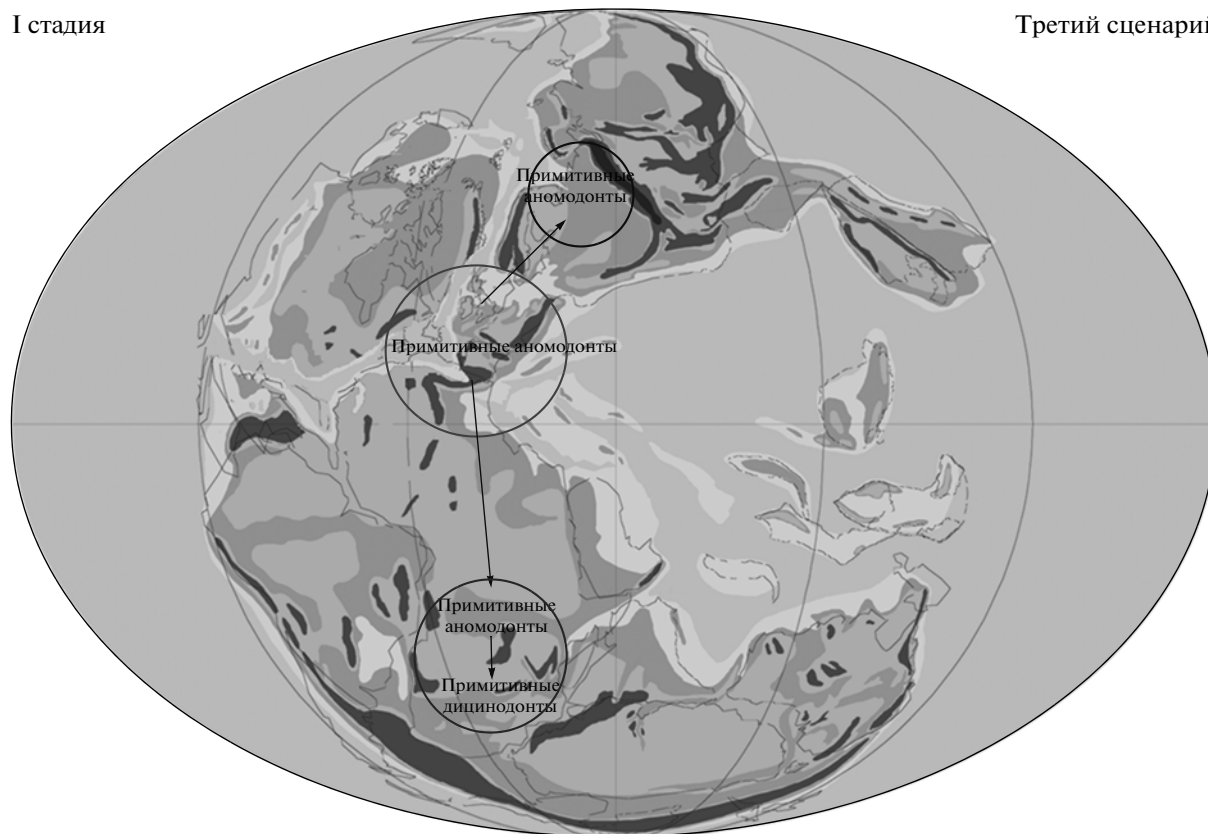


Рис. 5. Третий сценарий появления и расселения аномодонтов. Первая стадия – расселение примитивных аномодонтов. Пояснения см. в тексте.

появлению или отсутствию таких групп, как оуденонтиды и дицинодонтиды в узком смысле.

Остатки верхнепермских дицинодонтов в отложениях Мадагаскара и Южной Америки пока весьма немногочисленны. Из Мадагаскара описан *Oudenodon sakamenensis* Mazin et King, 1991 по фрагментам черепа без важных с точки зрения морфологии и систематики преорбитальных, верхнечелюстных и небных частей (Mazin, King, 1991). Точное местонахождение сделанной еще в 1948 г. находки не известно. Предполагается, что череп был найден в южной части Мадагаскара, в районе между Раногира и Бененитра. Возможно, находка относится к нижней части формации Сакамена, т.е. к самым верхам перми. Среднюю часть этой формации относят уже к триасу. Пока единственной остается и находка верхнепермского дицинодонта в Южной Америке. По сообщению К. Вега, это эндотиодон из местонахождения в штате Парана в Южной Бразилии (Barberena, Acaujo, 1975; Vega, 2009). Таким образом, южноамериканские и мадагаскарские верхнепермские дицинодонты имеют отчетливый южноафриканский облик, дицинодонтиды в узком смысле не найдены, а оуденонтиды, если и при-

сутствуют, то относятся к самым поздним пермским отложениям.

В Центральной Африке определимые остатки верхнепермских дицинодонтов найдены в Малави, Замбии, Зимбабве и Танзании (Cox, 1972; Latimer et al., 1995; Maisch, 2003, 2004, 2009; Maisch, Gebauer, 2005; Jacobs et al., 2005; Angielczyk, 2007). В Малави это две находки *Oudenodon baini* Owen, 1860 хорошей сохранности. Оба черепа подробно описаны в работе Л. Якобса с соавторами, где отмечена их близость южноафриканским формам (Jacobs et al., 2005). В этой работе оба черепа рассматриваются как один вид, формальное описание которому не дано – *Oudenodon* sp. Оба черепа происходят из верхнего костеносного слоя отложений Чивета на севере Малави и, судя по приводимым в работе рисункам (Jacobs et al., 2005, фиг. 3), отложения относятся к верхам перми, непосредственно перекрывающиеся триасовыми отложениями. В работе отмечается, что экз. MAL 129 имеет дорсовентральные деформации. К сожалению, не приводятся изображения черепа сбоку, и оценить степень деформаций невозможно. Однако материал из местонахождения Семин Овраг из Восточной Европы по близкому роду *Idelesaurus* Kurkin, 2006 показывает, что, по крайней

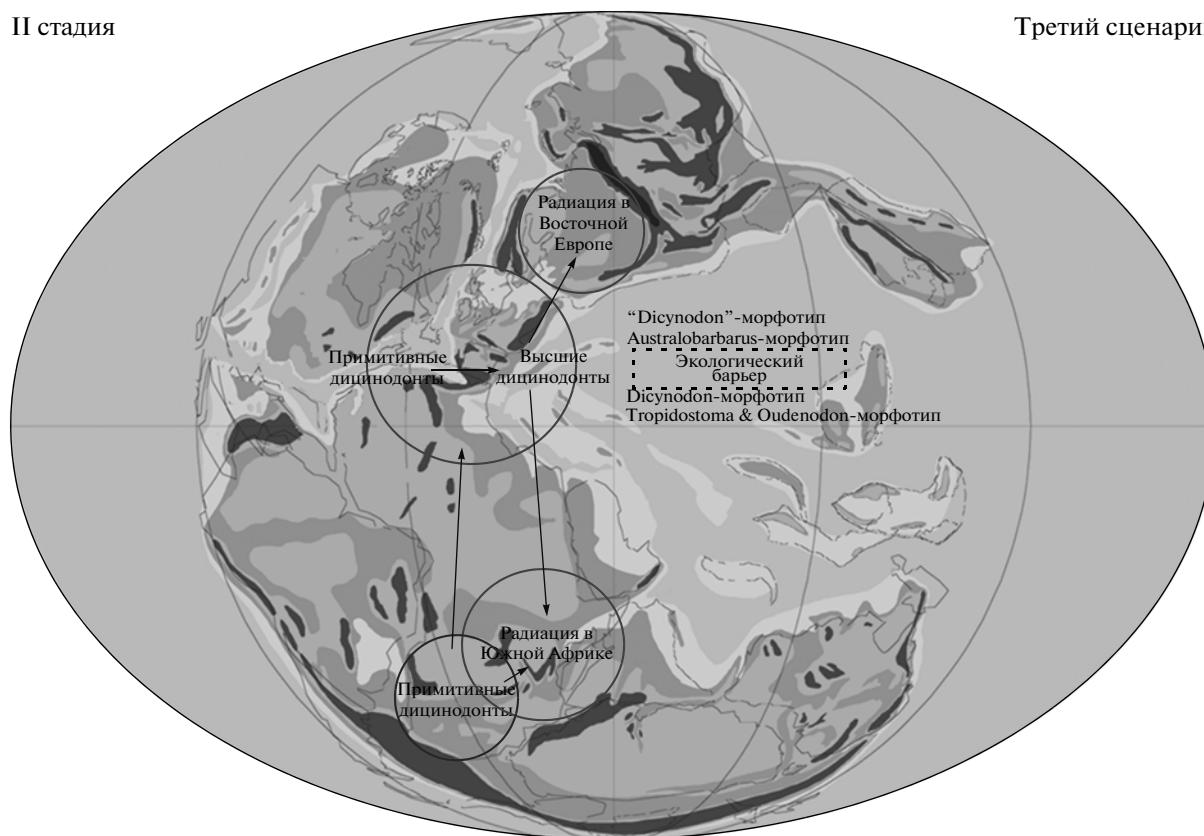


Рис. 6. Третий сценарий появления и расселения аномодонтов. Вторая стадия — расселение высших аномодонтов — дицинодонтов. Пояснения см. в тексте.

мере, иногда дорсовентральное сжатие черепа не приводит к существенным изменениям в пропорциях черепа во фронтальной плоскости. Так, типовой экземпляром ПИН, № 156/114 не имеет существенных деформаций, а экземпляр из коллекции Санкт-Петербургского университета существенно сдвинут сверху. При этом при взгляде сверху пропорции и абрис черепа практически не изменены. Обращает на себя внимание высокая степень сходства общих пропорций черепа *Idelesaurus* и *Oudenodon* sp. MAL 129 в горизонтальной (фронтальной) плоскости и, возможно, это сходство — не результат деформаций. Совместно с дицинодонтами упоминается и подробно описывается биармозухид, для которого авторы отмечают высокую степень специализации, что также может косвенно свидетельствовать о достаточно позднем появлении оуденондонтид в Малави (Jacobs et al., 2005). В целом, эта фауна относится авторами к зоне *Cisteccephalus* (Jacobs et al., 2005). Для этих же отложений, но из более нижних слоев отмечалась находка фрагментов *Endothiodon* (Haughton, 1926), место хранения которых в настоящее время не известно (Jacobs et al., 2005). Остатки дицинодонтов, отнесенных также к роду *Endothiodon*, были описаны из провинции Ньяса в Мозамбике (Latimer et al., 1995) и

района Сибунгве в Зимбабве (Cox, 1964; Bond, 1973). Также сообщалось о находке в Зимбабве дицинодонта рода *Tropicostoma* Seeley, 1889 (Bond, 1973). При движении на север разнообразие и эндемизм найденных дицинодонтов возрастает. Разнообразные дицинодонты описаны из Замбии (Kemp, 1975; King, 1981, 1988; King, Jenkins, 1997; Angielczyk, 2002; Botha, Angielczyk, 2007). Дицинодонты найдены в известняках Мадумабиса и наиболее примечательна находка *Lystrosaurus* Cope, 1870 совместно с представителями верхнепермских южноафриканских родов, на основании чего Дж. Кинг и И. Дженкинс делают вывод, что эти слои соответствуют терминальной перми и даже моложе, чем соответствующие отложения зоны *Dicynodon* в Южной Африке (King, Jenkins, 1997). Кроме листрозавра, из этих отложений описаны различные виды *Dicynodon*, в том числе, *Dicynodon trigonoccephalus* (King, 1981), *Aulacephalodon baini* (King, 1988), *Oudenodon baini* (Botha, Angielczyk, 2007), *Tropicostoma* sp. (Keyser, 1973a, b; Botha, Angielczyk, 2007), *Odontocyclops* (Angielczyk, 2002), *Pristerodon mackayi* (Keyser, 1993), *Rhachiocephalus*, *Emydops*, *Cisteccephalus* (Fröbisch, 2009) и *Diictodon* (Gale, 1988). Как видно из приведенного списка, в этих отложениях доминируют дицинодонтиды и оуденондонтиды, в

том числе и близкий к оуденодонтидам род *Odontocyclops* (Botha, Angielczyk, 2007), что и следует ожидать в терминальных отложениях перми. На первый взгляд, удивляет присутствие тропидостомы – рода, отличающегося рядом примитивных черт, в том числе наличием заклыковых зубов. В Южной Африке присутствие этого рода характеризует более древние отложения. В подробной работе, посвященной сравнительному морфологическому анализу родов *Tropidostoma* и *Oudenodon*, Дж. Бота и К. Анжельчик приходят к выводу о близком родстве обоих родов и возможной ошибочности их определения при находке остатков тропидостом, где не сохранились зубы (Botha, Angielczyk, 2007). Таким образом, остатки, отнесенные к *Tropidostoma*, могут оказаться *Oudenodon*. Впрочем, отложения могут представлять собой ряд последовательно сменявшихся друг друга фаун. Так, было предложено выделять три костеносных слоя – наиболее древние, содержащие остатки *Diictodon feliceps*, *Tropidostoma microtrema*, *Endothiodon uniseries*, *Oudenodon baini*, *Pristerodon mackayi* и *Emydops* sp., средние с *Cistecephalus microrhinus* и *Emydops* sp., и самые молодые, терминальные слои верхней перми с *Aulacephalodon baini*, *Cistecephalus microrhinus*, *Dicynodon lacerticeps*, “D.” *vanhoepeni*, “D.” *roberti*, *Emydops* sp., *Odontocyclops whaitisi*, *Oudenodon baini*, *O. luangwanensis*, *Rhachiocephalus magnus*, “*Dicynodon*” *trigonocephalus*, *Lystrosaurus* cf. *curvatus* (Drysdall, Kitching, 1963; Fröbisch, 2009). Более специфической и отличающейся от Южной Африки фауной аномодонтов характеризуются находки из долины Рухуху в Танзании и из Руанды (Haughton, 1932; Cox, 1964, 1972; Maisch, 2000, 2003, 2004, 2009; Maisch, Gebauer, 2005; Angielczyk, 2007; Botha, Angielczyk, 2007). Более древние слои формации Рухуху содержат остатки двух южноафриканских видов эндотиодонов: *Endothiodon bathystoma*, *E. uniseries* (Cox, 1964) и эндемичного рода *Pachytegus* Haughton, 1932 (Haughton, 1932; Cox, 1964). Более молодые, обычно соотносимые с зоной *Dicynodon*, слои формации Кавинга содержат остатки эндемичного рода цистецефалида *Kawingasaurus* Cox, 1972 (Cox, 1972), *Rhachiocephalus*, отнесенного к южноафриканскому виду *R. magnus* (Maisch, 2000, 2003, 2004), *Geikia locusticeps* (Maisch, Gebauer, 2005), *Oudenodon baini* (Botha, Angielczyk, 2007), *Kingoria nowacki*, несколько видов рода *Dicynodon* (Fröbisch, 2009), *Platypodosaurus robustus* (Maisch, 2004) и очень специфичный, недавно описанный род-эндемик Танзании, *Katumbia* Angielczyk, 2007 (Angielczyk, 2007; Maisch, 2009). Многочисленные виды *Megascyclops* и *Neomegascyclops* ныне рассматриваются как синонимы *Rhachiocephalus* (King, 1988). Остатки, отнесенные к *Geikia* Newton, 1893, изначально описывались как *Dicynodon locusticeps* (von Huene, 1942), однако в дальнейшем была принята близость этого вида к гейкиидам, а последних к оуденодонтидам (Rowe, 1980), и М. Майш и Е. Гебауэр признали его

синонимом *Geikia*. Из этих же отложений был описан *Pelanomodon tuberosus* (von Huene, 1942). Майш и Гебауэр установили, что *Geikia locusticeps* является ювенильной особью *Pelanomodon tuberosus* и, таким образом, последнего также следует признавать *Geikia locusticeps* (Maisch, Gebauer, 2005). Большой интерес представляет собой недавно описанный новый дицинодонт *Katumbia parringtoni* (Angielczyk, 2007). Этот дицинодонт изначально описывался как *Стуртосинодон* *parringtoni* (von Huene, 1942), затем его относили к *Pristerodon* (King, 1988) и *Diictodon* (Maisch, 1995), однако Анжельчик показал, что этот материал не может быть отнесен ни к одному из этих родов и должен быть выделен в новый род. Это некрупный дицинодонтид, целым рядом черт напоминающий представителей эндемичного для Восточной Европы подсемейства *Elphinae* (Куркин, 2010). Прежде всего, это резко укороченная преорбитальная часть черепа с некрупным клыком, расположенным на уровне передней трети глазницы. Тем не менее, этот дицинодонт, несомненно, представляет собой отдельную, хотя, возможно, и близкую к *Elph* Kurkin, 1999 форму; различия в строении нижней челюсти подтверждают это (Куркин, 2010). Анжельчик не определил точного положения этого рода в общей системе, хотя в кладистическом анализе он занимает положение рядом с такими родами из Восточной Европы, как *Elph* и *Interpresosaurus* Kurkin, 2001, и все три рода занимают позицию сестринских таксонов по отношению к дицинодонтидам и оуденодонтидам в широком смысле (Куркин, 2010). В более поздних работах Анжельчик оставляет положение рода неопределенным (Kammerer, Angielczyk, 2009). Возможно, все три рода (*Elph*, *Interpresosaurus* и *Katumbia*) представляют собой естественную группу специфических дицинодонтов семейственного уровня наравне с дицинодонтидами и оуденодонтидами. *Platypodosaurus robustus*, к сожалению, представлен только посткраниальными остатками, но, по мнению Майша, не является рахиоцефалидом (Maisch, 2004).

Из приведенного краткого обзора верхнепермских дицинодонтов Центральной Африки хорошо видно, что наиболее древние слои, как правило, содержат типичных южноафриканских эндотиодонов с возможным эндемичным, но близким родом в наиболее удаленных на север областях (*Pachytegus* из Руанды). Более молодые слои содержат дицинодонтид и разнообразных оуденодонтид, причем в некоторых случаях можно с большой долей вероятности считать, что они присутствуют в терминальных слоях верхней перми. Разнообразие оуденодонтид оказывается чуть ли не большим, чем в Южной Африке, а уровень эндемизма возрастает по мере удаления на север. При этом в фаунах всегда присутствуют типично южноафриканские дицинодонты, такие как *Diictodon*, *Emydops* или цистецефалиды. Наконец, наиболее северная, хорошо изученная, фауна дицинодонтов южного полушария из

Танзании содержит большое количество дицинодонтид и разнообразных оуденодонтид, при этом имеет общий род с Западной Европой (*Geikia*), и специфического некрупного дицинодонтида (*Katumbia*), возможно, близкого к Восточноевропейским формам. Изложенные факты хорошо соответствуют обсуждаемой гипотезе расселения аномодонтов.

Количество находок пермских аномодонтов в Западной Европе невелико, и все они сосредоточены в Шотландии в отложениях в провинции Элгин. Прежде всего, это своеобразная форма *Geikia elginensis*. Первое описание было дано И. Ньютоном, и тогда же высказана идея о близости гейкии к листрозавру (*Ptychognathus*) (Newton, 1893). Затем, однако, утвердилось мнение о родстве *Geikia elginensis* с криптодонтидами (Rowe, 1980) или аулацефалодонтидами, а не листрозавридами (Cruickshank, Keyser, 1984). Вторая описанная из песчаников Элгин форма — *Gordonia* Newton, 1893; было выделено четыре вида (Newton, 1893), в дальнейшем сведенных в синонимы к *G. traquairi*, который был отнесен в род *Dicynodon* (King, 1988). В недавней работе Н. Кларка приведено изображение дицинодонта из песчаников Элгин, полученное методом томографирования (Clark, 1999). Хотя работа посвящена методам томографирования, а не морфологии дицинодонтов, приведенное изображение, по-видимому, дает представление об общей морфологии недеформированного черепа из этих отложений. Обращает на себя внимание субтреугольная форма черепа во фронтальной плоскости, относительно небольшая длина преорбитальной части черепа и в значительной степени ориентированные вперед глазницы. Эти особенности характерны для *Australobarbarus* и, возможно, свидетельствуют о том, что перед нами близкая форма, относящаяся к оуденодонтидам в широком смысле. В работе эта форма определена как *Dicynodon* sp., что при существующей путанице в классификации видов рода и неоднозначности его диагноза (Angielczyk, Kurkin, 2003a), практически ничего не дает в определении истинного положения формы в системе дицинодонтов. Интересно отметить, что Кинг допускала возможность отнесения одной из описанных Ньютоном форм, лишенной клыков, к роду *Oudenodon* (King, 1988). Отложения в районе Элгин, как правило, относят к самым верхам перми (Walker, 1973; Rowe, 1980; Benton, Walker, 1984) и, таким образом, нам ничего не известно об облике и составе ранних фаун аномодонтов в Западной Европе.

К настоящему времени богатая фауна аномодонтов описана из Китая. Обращает на себя внимание, что разнообразие аномодонтов в Китае отчасти напоминает таковое Восточной Европы. Из Китая описан очень примитивный аномодонт *Biseridens* Li et Cheng, 1997, изначально описанный как эотитанозухид (Li, Cheng, 1997; Li, 2001; Li, Sun, 2008), с некоторыми чертами, напоминающими представи-

телей восточноевропейских улемицид. Здесь отсутствуют примитивные дицинодонты, даже уровня тропидостомы, и достаточно разнообразны высшие дицинодонты. К настоящему времени были описаны несколько эндемичных родов (*Jimusaria* Sun, 1963, *Turfanodon* Sun, 1973, *Kunpania* Sun, 1978, *Stryodon* Sun, 1978, *Daqingshanodon* Zhu, 1989) и два вида *Dicynodon* (*D. tienshanensis* Sun, 1973, *D. suanensis* Li, Cheng et Li, 2000). В дальнейшем эти роды последовательно сводились в синонимы рода *Dicynodon*: сначала *Jimusaria* и *Turfanodon* (King, 1988), затем *Kunpania* и *Stryodon* (Lucas, 2001) и, наконец, *Daqingshanodon* (Lucas, 1998, 2001, 2005a). Как уже упоминалось выше, объем и диагноз рода *Dicynodon* в настоящее время настолько размыты, что отнесение этих форм к *Dicynodon* никак не проясняет картину, а скорее, наоборот, запутывает ее. В последней сводке по ископаемым рептилиям Китая сохранен родовой статус *Daqingshanodon*, *Kunpania* и *Stryodon* (Li, Sun, 2008). По-видимому, впредь до полной ревизии рода *Dicynodon* стоило бы сохранить родовой статус и остальных описанных форм, что существенно облегчает их использование в работе. Так, например, *Jimusaria* имеет определенное сходство по форме и пропорциям черепа с оуденодонтидами в широком смысле и, возможно, имеет более близкие связи с восточноевропейскими формами. А. Сан допускал более тесную связь как минимум северных районов Китая с восточноевропейскими фаунами верхней перми (Sun, 1980). Отдельного внимания заслуживает *D. tienshanensis* (Sun, 1973), ныне рассматриваемый как другой род и вид, тот же, что и в Южной Африке — *Diictodon feliceps* (Angielczyk, Sullivan, 2008; Li, Sun, 2008). Это тем более удивительно, что в целом фауна аномодонтов Китая хорошо укладывается в предлагаемую гипотезу: отсутствуют типично южноафриканские формы, многочисленны и разнообразны дицинодонтиды и, возможно, оуденодонтиды, угадываются определенные черты сходства с восточноевропейской фауной примитивных и продвинутых аномодонтов. Присутствие в Китае не просто южноафриканского рода, но даже вида, пока представляет неразрешимую задачу. Дииктодоны широко распространены в Южном полушарии (Гондвана) и, обычно, легко определимы, в том числе, по очень характерной вырезке на верхнечелюстной кости. Их появление в Китае с необходимостью требует присутствия и, как минимум, в Восточной Европе, где, возможно, они не попадают в палеонтологическую летопись, например, из-за редкости типичных местообитаний или вытеснения их из привычных экологических ниш сходными по размеру и, возможно, биологии эльфинами. По крайней мере, в Танзании, где найден, возможно, близкий к эльфинам род *Katumbia*, дииктодоны также не обнаружены, хотя широко распространены не только в Южной, но и Центральной Африке (например, в Замбии). Другим объяснением этому факту могло бы

быть предположение, что китайский дииктодон происходит из той части континентального Китая, который в перми представлял собой часть Гондваны, а не Лавразии. Однако достаточно северное положение местонахождения этого вида, кажется, противоречит этому. Впрочем, надо отметить, что точное местонахождение и горизонт неизвестны (Li, Sun, 2008, с. 383), т.е. вопрос этот может быть решен только повторными находками дииктодона на территории Китая.

В завершение, необходимо упомянуть о находках дицинодонтов в Лаосе. Ныне эти находки определяются как *Dicynodon* sp. (Battail, 2009) и, видимо, относятся к самым верхам перми, особенно учитывая то, что ранее их считали принадлежащими *Lystrosaurus*.

Во время написания этой работы из печати вышла статья Дж. Фрёбиша, посвященная анализу стратиграфического и биогеографического распределения фаун аномодонтов в мире с помощью математических методов анализа (Fröbisch, 2009). В настоящее время, это наиболее полный обзор аномодонтовых фаун с обширным списком литературы. Анализ не ограничивается только пермскими, но включает в себя и триасовые фауны. В некоторых случаях выводы автора соответствуют принятой в настоящей работе гипотезе происхождения и распространения аномодонтов. Так, например, подтверждается высокая степень близости южноафриканской и индийской аномодонтовых фаун, обособленность аномодонтов в Танзании, определенная схожесть танзанийской и западноевропейской фауны, высокий уровень эндемизма восточно-европейской фауны и ряд других заключений (Fröbisch, 2008, 2009). При том, и это признает Фрёбиш, значительное, если не решающее, значение при математическом анализе имеет четкая и хорошая проработанность системы и ясное понимание объема и соподчиненности всех используемых таксонов. Значительное влияние может оказывать включение в анализ слабоизученных фаун с единичными таксонами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ данных по разнообразию, палеобиогеографическому распределению и относительному возрасту пермских аномодонтов поддерживает гипотезу об их независимой эволюции в средней перми в Южном и Северном полушариях. Южная Африка является наиболее вероятным регионом происхождения и ранней радиации многих групп дицинодонтов. Появление двух групп высших дицинодонтов – дицинодонтид и оуденондонтид связано с высокими широтами, и их инвазия в высокие широты Северного и Южного полушарий происходит одновременно. При этом уровень эндемизма на протяжении верхней перми в этих группах растет.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубев В.К.* Наземные позвоночные // Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр, 1996. С. 381–389.
- Ефремов И.А.* О составе северодвинской фауны пермских амфибий и рептилий из раскопок В.П. Амалицкого // Докл. АН СССР. 1940а. Т. 27. № 8. С. 893–896.
- Ефремов И.А.* Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1940б. Т. 10. Вып. 2. 156 с.
- Ивахненко М.Ф.* Новый позднепермский дромазавр (*Anomodontia*) из Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1994. № 1. С. 77–84.
- Ивахненко М.Ф.* Примитивные аномодонты-венюковии поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 77–84.
- Ивахненко М.Ф.* Подкласс Theromorpha // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 101–184.
- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. С. 1–216 (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
- Каландадзе Н.Н., Куркин А.А.* Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 60–68.
- Куркин А.А.* Аномодонты в комплексах наземных тетрапод поздней перми Восточной Европы // Геология и геоэкология Урала и Поволжья. Тез. докл. Межд. научн. конф. Саратов: Гос. учебн.-научн. центр “Коледж”, 1998. С. 33–34.
- Куркин А.А.* Новый дицинодонтид 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. 2010. № 6. С. 72–80.
- Петухов С.В.* Первая находка остатков дицинодонта рода *Daptoscephalus* в пограничных отложениях перми и триаса Московской синеклизы // Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы. Отд. геол. 1992. Т. 67. Вып. 3. С. 131.
- Чудинов П.К.* Верхнепермские терапсиды Ежовского местонахождения // Палеонтол. журн. 1960. № 4. С. 81–94.
- Чудинов П.К.* Надсемейство *Venyukoviidae* // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринов. М.: Наука, 1964. С. 287–288.
- Чудинов П.К.* Ранние терапсиды // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 202. С. 1–230.
- Amalitzky V.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian on North Dvina // Изв. Росс. акад. наук. 1922. Т. 25. № 6. С. 1–12.
- Angielczyk K.D.* Redescription, phylogenetic position, and stratigraphic significance of the dicynodont genus *Odonto-*

- cyclops (Synapsida: Anomodontia) // *J. Paleontol.* 2002. V. 76. № 6. P. 1047–1059.
- Angielczyk K.D.* New specimens of Tanzanian dicynodont “Cryptocynodon” parringtoni von Huene, 1942 (Therapsida, Anomodontia), with an expanded analysis of Permian dicynodont phylogeny // *J. Vertebr. Paleontol.* 2007. V. 27. № 1. P. 116–131.
- 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 Pangaean biogeography // *Zool. J. Linn. Soc.* 2003b. V. 139. P. 157–212.
- Angielczyk K.D., Sullivan C.* Diictodon feliceps (Owen, 1876), a dicynodont (Therapsida, Anomodontia) species with a pangaean distribution // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 287. № 3. P. 788–8021.
- Barberena M.C., Araujo D.C.* Tetrapods fosiles de Sudamerica y deriva continental // *Tacuman Actas.* 1975. V. 1. P. 497–504.
- Barry T.H.* A new dicynodont ancestor from the Upper Ecca (Lower Middle Permian) of South Africa // *Ann. S. Afr. Mus.* 1974. V. 64. P. 117–136.
- Battail B.* Late Permian dicynodont fauna from Laos // *Geol. Soc. London. Spec. Publ.* 2009. V. 315. P. 33–40.
- Benton M.J., Walker A.D.* Palaeoecology, taphonomy, and dating of Permo-Triassic reptiles from Elgin, north-east Scotland // *Palaeontology.* 1984. V. 28. Pt. 2. P. 207–234.
- Bond G.* The palaeontology of Rhodesia // *Bull. Geol. Surv. Rhodesia.* 1973. V. 70. P. 1–121.
- Botha J., Angielczyk K.D.* An integrative approach to distinguishing the Late Permian dicynodont species Oudenodon baini and Tropicostoma microtremata (Therapsida: Anomodontia) // *Palaeontology.* 2007. V. 50. Pt. 5. P. 1175–1209.
- Brinkman D.* The structure and relationships of the dromasaur (Reptilia: Therapsida) // *Breviora.* 1981. № 465. P. 1–34.
- Catuneanu O., Wopfner H., Eriksson P.G. et al.* The Karoo basins of south-central Africa // *J. Afr. Earth Sci.* 2005. V. 43. P. 211–253.
- Clark N.D.L.* The Elgin Marvel // *OUGS J.* 1999. V. 20. № 2. P. 16–18.
- Cox C.B.* On the palate, dentition, and classification of the fossil reptile Endothiodon and related genera // *Amer. Mus. Novit.* 1964. № 2171. P. 1–25.
- Cox C.B.* A new digging dicynodont from the Upper Permian of Tanzania // *Studies in vertebrate evolution* / Eds. K.A. Joysey, T.S. Kemp. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1972. P. 173–189.
- Cruickshank A.R.I., Keyser A.W.* Remarks on the genus Geikia Newton, 1893, and its relationships with other dicynodonts (Reptilia: Therapsida) // *Trans. Geol. S. Afr.* 1984. V. 87. № 1. P. 35–39.
- Drysdall A.R., Kitching J.W.* A re-examination of the Karoo succession and fossil localities of part of the Upper Luangwa Valley // *Mem. Geol. Surv. North Rhodesia.* 1963. V. 1. P. 1–62.
- Gale T.M.* Comments on a “nest” of juvenile dicynodont reptiles // *Modern Geol.* 1988. V. 13. P. 119–124.
- Golubev V.K.* The faunal assemblages of Permian terrestrial vertebrates from Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 211–224.
- Golubev V.K.* Permian tetrapod stratigraphy // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 2005. № 30. P. 95–99.
- Fröbisch J.* Global taxonomic diversity of anomodonts (Tetrapoda, Therapsida) and the terrestrial rock record across the Permian-Triassic boundary // *Plos One.* 2008. V. 3. P. 1–14.
- Fröbisch J.* Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas // *Earth-Sci. Rev.* 2009. V. 95. P. 119–157.
- Haughton S.H.* On the Karoo vertebrates from Nyasaland // *Trans. Geol. Soc. S. Afr.* 1926. V. 29. P. 69–83.
- Haughton S.H.* On a collection of Karoo vertebrates from Tanganyika Territory // *Quart. J. Geol. Soc. London.* 1932. V. 88. P. 634–671.
- Huene F. von.* Die Anomodontier des Ruhuhu-Gebietes in der Tübinger Sammlung // *Palaeontogr. Abt. A.* 1942. Bd 94. S. 154–184.
- Ivakhnenko M.F.* Cranial morphology and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.
- Jacobs L.L., Winkler D.A., Newman K.D. et al.* Therapsids from the Permian Chiweta beds and age of the Karoo supergroup in Malawi // *Palaeontol. Electronica.* 2005. V. 8. № 1. 23 p.
- Kammerer C.F., Angielczyk K.D.* A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids // *Zootaxa.* 2009. № 2018. P. 1–24.
- Kemp T.S.* Vertebrate localities in the Karoo System of the Luangwa Valley, Zambia // *Nature.* 1975. V. 254. P. 415–416.
- Kemp T.S.* The origin and early radiation of the therapsid mammal-like reptiles: a palaeobiological hypothesis // *J. Evol. Biol.* 2006. V. 19. № 4. P. 1231–1247.
- Keyser A.W.* A re-evaluation of the genus Tropicostoma Seeley // *Palaeontol. Afr.* 1973a. V. 16. P. 25–33.
- Keyser A.W.* A preliminary study of the type area of the Cistecephalus zone of the Beaufort series, and a revision of the anomodont family Cistecephalidae // *Dep. Mines Geol. Surv.* 1973b. Mem. 62. P. 1–66.
- Keyser A.W.* A re-evaluation of the smaller Endothiodontidae // *Mem. Geol. Surv. S. Afr.* 1993. V. 82. P. 1–53.
- King G.M.* The functional anatomy of a Permian dicynodont // *Phil. Trans. Roy. Soc. London B.* 1981. V. 291. № 1050. P. 243–322.
- King G.M.* Anomodontia // *Encyclopedia of Paleoherpptology.* Stuttgart, N.Y.: G. Fischer Verl., 1988. P. 1–174.
- King G.M., Jenkins I.* The dicynodont Lystrorhynchus from the Upper Permian of Zambia: evolutionary and stratigraphical implications // *Palaeontology.* 1997. V. 40. Pt. 1. P. 149–156.
- Kurkin A.A.* New dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 203–210.
- Kutty T.S.* Permian reptilian fauna from India // *Nature.* 1972. V. 237. № 5356. P. 462–463.
- Latimer E., Gow C.E., Rubidge B.S.* Dentition and feeding niche of Endothiodon (Synapsida: Anomodontia) // *Palaeontol. Afr.* 1995. № 32. P. 75–82.

- Li J.* The most primitive lower tetrapod fauna in China // *Sci. China. Ser. D.* 2001. V. 44. № 1. P. 47–51.
- Li J.-L., Cheng Z.W.* First discovery of eotitanosuchian (Therapsida, Synapsida) of China // *Vertebr. Palasiat.* 1997. V. 35. № 4. P. 268–282.
- Li J., Sun A.* Subclass Synapsida // *The Chinese fossil reptiles and their kin* / Eds. J. Li, X. Wu, F. Zhang. Beijing: Sci. Press, 2008. P. 379–409.
- Liu J., Rubidge B., Li J.* New basal synapsid supports Laurasian origin for therapsids // *Acta Palaeontol. Pol.* 2009. V. 54. № 3. P. 393–400.
- Liu J., Rubidge B., Li J.* A new specimen of *Biseridens qilianicus* indicates its phylogenetic position as the most basal anomodont // *Proc. R. Soc. London. Ser. B.* 2010. V. 277. P. 285–292.
- Lucas S.G.* Toward a tetrapod biochronology of the Permian // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 1998. № 12. P. 71–91.
- Lucas S.G.* Chinese Fossil Vertebrates. N.Y.: Columbia Univ. Press, 2001. 375 p.
- Lucas S.G.* Age and correlation of Permian tetrapod assemblages from China // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 2005a. № 30. P. 187–191.
- Lucas S.G.* Dicynodon (Reptilia: Therapsida) from the Upper Permian of Russia: biochronologic significance // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 2005b. № 30. P. 192–196.
- Lucas S.G.* Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology // *Geol. Soc. London. Spec. Publ.* 2006. V. 265. P. 65–93.
- Maisch M.W.* Taxonomic revision of *Cryptocynodon parringtoni* v. Huene 1942 (Therapsida, Dicynodontia) from the Late Permian of Tanzania // *N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh.* 1995. V. 10. P. 594–604.
- Maisch M.W.* Observation on Karroo vertebrates. Part 1. The taxonomic status of *Rhachiocephalus usiliensis* (von Huene, 1942) (Therapsida, Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga formation of Tanzania // *N. Jb. Geol. Paläontol. Monatsh.* 2000. V. 1. P. 15–28.
- Maisch M.W.* Lower jaw morphology and jaw adductor musculature of giant Permian dicynodont *Rhachiocephalus Seeley*, 1898 (Therapsida) from the Late Permian of Tanzania // *Geol. et Palaeontol.* 2003. № 37. P. 89–106.
- Maisch M.W.* Postcranial morphology of *Rhachiocephalus Seeley*, 1898 (Therapsida: Dicynodontia) from the Late Permian of Tanzania and the status of *Platypodosaurus robustus* Owen, 1880 // *Geol. et Palaeontol.* 2004. V. 38. P. 161–175.
- Maisch M.W.* The small dicynodont *Katumbia parringtoni* (von Huene, 1942) (Therapsida: Dicynodontia) from the Upper Permian Kawinga Formation of Tanzania as gorgonopsian prey // *Palaeodiversity.* 2009. V. 2. P. 279–282.
- Maisch M.W., Gebauer E.V.I.* Reappraisal of *Geikia locusticeps* (Therapsida: Dicynodontia) from the Upper Permian of Tanzania // *Palaeontology.* 2005. V. 48. Pt. 2. P. 309–324.
- Mazin J.M., King G.M.* The first dicynodont from the Late Permian of Malagasy // *Palaeontology.* 1991. V. 34. Pt. 4. P. 837–842.
- Modesto S., Rubidge B.* A basal anomodont therapsid from the Lower Beaufort group, Upper Permian of South Africa // *J. Vertebr. Paleontol.* 2000. V. 20. № 3. P. 515–521.
- Modesto S., Rubidge B., Vissr I., Welman J.* A new basal dicynodont from the Upper Permian of South Africa // *Palaeontology.* 2003. V. 46. Pt. 1. P. 211–223.
- Modesto S., Rubidge B., Welman J.* The most basal anomodont therapsid and primacy of Gondwana in the evolution of the anomodonts // *Proc. R. Soc. London.* 1999. V. 266. P. 331–337.
- Modesto S.P., Rubidge B.S., Welman J.* A new dicynodont therapsid from lowermost Beaufort Group, Upper Permian of South Africa // *Can. J. Earth Sci.* 2002. V. 39. P. 1755–1765.
- Modesto S., Rybczynski N.* The amniote faunas of the Russian Permian: implications for Late Permian terrestrial vertebrate biogeography // *The age of dinosaurs in Russia and Mongolia* / Eds. M.J. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 17–34.
- Newton E.T.* On some new reptiles from the Elgin sandstones // *Phil. Trans. R. Soc. London B.* 1893. V. 184. P. 431–503.
- Ray S.* Endothiodont dicynodonts from the Late Permian Kundaram formation, India // *Palaeontology.* 2000. V. 43. Pt. 2. P. 375–404.
- Ray S., Bandyopadhyay S.* Late Permian vertebrate community of the Pranhita – Godavari valley, India // *J. Asian Earth Sci.* 2003. V. 21. P. 643–654.
- Rowe T.* The morphology, affinities and age of the dicynodont reptile *Geikia elginensis* // *Aspects of vertebrate history: Essays in honor of Edwin Harris Colbert* / Ed. L.L. Jacobs. Flagstaff: Mus. North. Arizona Press, 1980. P. 269–294.
- Rubidge B.S.* The cranial morphology and palaeoenvironment of *Eodicynodon Barry* (Therapsida: Dicynodontia) // *Navors. Nasion Mus. Bloemfontein.* 1984. V. 4. Pt. 14. P. 325–402.
- Rubidge B.S.* The first record of a complete snout of the primitive dicynodont *Eodicynodon oosthuizeni*, Barry 1974 (Therapsida: Dicynodontia) // *Navors. Nasion Mus. Bloemfontein.* 1985. V. 4. Pt. 17. P. 501–509.
- Rubidge B.S.* South Africa's oldest land-living reptiles from the Ecca-Beaufort transition in the southern Karoo // *Suid-Afrik. Tydskr. Wetenskap.* 1987. V. 83. P. 165–166.
- Rubidge B.S.* Biostratigraphy of the Beaufort group (Karoo supergroupe) // *Geol. Surv. S. Afr. Biostratigr. Ser.* 1995a. № 1. P. 1–46.
- Rubidge B.S.* Did mammals originate in Africa? // *Sidney Haughton Memor. Lect.* 1995b. № 4. P. 4–5.
- Rubidge B.S., Hopson J.A.* A new anomodont therapsid from South Africa and its bearing on the ancestry of Dicynodontia // *Suid-Afrik. Tydskr. Wetenskap.* 1990. V. 86. P. 43–45.
- Rubidge B.S., King G.M., Hancox P.J.* The postcranial skeleton of the earliest dicynodont synapsid *Eodicynodon* from the Upper Permian of South Africa // *Palaeontology.* 1994. V. 37. Pt. 2. P. 397–408.
- Rubidge B.S., Oelofsen B.W.* Reptilian fauna from Ecca rocks near Prince Albert, South Africa // *S. Afr. J. Sci.* 1981. V. 77. P. 425–426.
- Rybczynski N.* Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia getmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe // *Zool. J. Linn. Soc.* 2000. V. 130. P. 329–373.

Sidor C.A., O'Keefe F.R., Damiani R. et al. Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // *Nature*. 2005. V. 434. P. 886–889.

Sun A. A new species of *Dicynodon* from Sinkiang // *Vertebr. Palasiat.* 1973. V. 11. № 1. P. 52–58.

Sun A. Late Permian and Triassic terrestrial tetrapods of North China // *Vertebr. Palasiat.* 1980. V. 18. № 2. P. 100–110.

Sushkin P.P. Notes on the pre-jurassic tetrapoda from Russia // *Palaeontol. Hung.* 1926. V. 1. P. 323–344.

Vega C. *Dicynodonts of South America: an overview of morphology and cladistic relationships* // *J. Vertebr. Paleontol.* 2009. V. 29. Suppl. № 3. P. 195A.

Walker A.D. The age of Cuttie's Hillock Sandstone (Permian-Triassic) of the Elgin area // *Scott. J. Geol.* 1973. V. 9. № 3. P. 177–183.

Permian Anomodonts: Paleobiogeography and Distribution of the Group

A. A. Kurkin

In the Late Permian, higher anomodonts, dicynodonts, reached an almost global distribution. The wide distribution makes this group an important tool in Upper Permian biostratigraphy. Three paleobiogeographic hypotheses for the center of the origin and migration pathways of the major anomodont groups are analyzed. Remains of these animals are most abundant in South Africa; however, they are also widespread in Eastern Europe, China, and India; interesting materials come from Western Europe, Madagascar, Central Africa, and South America. Biogeographic distribution of anomodonts supports the hypothesis of two stages in the origin and distribution of anomodonts. At the first stage, primitive anomodonts evolved in the Northern and Southern Hemispheres, forming high-rank endemic groups. At the second stage, dicynodonts, which appeared in the Southern Hemisphere, evolved rapidly; some groups inhabiting equatorial regions gave rise to the second wave of adaptive radiation, with the emergence of *oudenodontids* and *dicynodontids*, which secondarily adapted to high latitudes of the Southern Hemisphere, penetrated into the Northern Hemisphere, and formed there new endemic groups of subfamily rank.

Keywords: anomodonts, dicynodonts, Middle Permian, Upper Permian, palaeobiogeography.