

УДК 567.95:551.73 (470.57)

ДИЦИНОДОНТИДЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2012 г. А. А. Куркин

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: @kaa@paleo.ru

Поступила в редакцию 30.03 2011 г.

Принята к печати 20.06 2011 г.

В Восточной Европе дицинодонтиды представляют собой самую распространенную и разнообразную группу высших аномодонтов поздней перми. *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922 – первый дицинодонт, описанный в России (Amalitzky, 1922). Его систематическое положение, наряду с несколькими близкими видами, описанными В.П. Амалицким и П.П. Сушкиным (Sushkin, 1926), до последнего времени оставалось дискуссионным. Предпринятое переизучение морфологических особенностей черепа представителей восточноевропейских дицинодонтид позволило отнести *Dicynodon trautscholdi* к новому роду *Fortunodon* gen. nov., а также, дополнительно обосновать обособленность вида, выделенного Сушкиным (Sushkin, 1926) вида *Dicynodon amalitzkii*, также отнести его к роду *Fortunodon* gen. nov. В верхней перми, начиная с соколковского сообщества, дицинодонтиды осваивают разнообразные экологические ниши, оказывая заметное воздействие на облик фауны тетрапод.

История изучения дицинодонтов Восточной Европы начинается с многолетних исследований В.П. Амалицкого. В 1896 г. Амалицкий обнаружил на р. Сухоне и у слияния рек Юга и Северной Двины кроме отпечатков листьев глоссоптерисов и раковин антракозид обломки костей пресмыкающихся, сходных по облику с остатками южноафриканских тероморф. По описям, сделанным уже после смерти Амалицкого его женой А.П. Амалицкой, Северодвинская коллекция дицинодонтов, собранных в местонахождении Соколки (Малая Северная Двина, Архангельская обл.), насчитывает 11 черепов и изолированных челюстей, 10 фрагментов черепов, 22 фрагмента челюстей с клыками и изолированных клыков. Остатки дицинодонтов оказываются не столь многочисленными как остатки, например, парейзавров. Тем не менее, до сих пор коллекция северодвинских дицинодонтов остается одной из самых представительных из собранных на территории России. Параллельно с раскопками в Соколках Амалицкий продолжал поиски новых местонахождений на Северной Двине. По крайней мере, в некоторых из них (Завражье, Савватий, Аристово) были обнаружены остатки дицинодонтов. Все местонахождения представляют собой песчаные линзы, т.е. имеют русловой потоковый генезис.

В 1923–26 гг. под руководством М.Б. Едемского, проводились полевые работы по эвакуации остатков материалов, собранных Амалицким на Северной Двине, и дополнительное изучение этих местонахождений. В основном раскопки проводились в местонахождении Завражье, и в результате среди прочего были обнаружены остатки трех че-

репов дицинодонтов. Часть материалов послужила предметом для описания *Elph borealis* Kurkin, 1999 (Куркин, 1999). В результате осмотра в 1985 г. пермских отложений на берегу р. Малая Северная Двина близ дер. Горка напротив с. Красавино Н.Н. Каландадзе и А.Г. Сенниковым в красноцветной пачке пород был найден полный череп дицинодонта без сочлененной с ним нижней челюсти (однако не далее как в 1 м от черепа была обнаружена изолированная челюсть, возможно, принадлежавшая этому же экземпляру). Это первый и пока единственный случай обнаружения дицинодонта в местонахождениях бассейна Малой Северной Двины не в песчаных линзах, а в подстилающих красноцветных толщах. Впрочем, необходимо отметить, что, по мнению А.Г. Сенникова (личн. сообщ.), эти слои геологически и по времени отложения непосредственно ассоциированы с песчаными линзами, которые, видимо, по времени накопления соответствуют линзам местонахождения Соколки.

Научное изучение остатков северодвинских наземных позвоночных началось практически с момента их обнаружения. Первый доклад о своих работах Амалицкий сделал еще в 1897 г. в Петербурге на Международном геологическом конгрессе. Однако, первое научное описание северодвинских дицинодонтов было издано только в 1922 г. (Amalitzky, 1922), а фундаментальная работа, для которой уже были отпечатаны фототипии, так и не вышла в свет. В своей единственной работе, отчасти посвященной дицинодонтам, “Диагнозы новых форм позвоночных и растений из верхнепермских отложений Северной Двины” Амалицкий (Amalitzky,

1922) дает диагнозы четырех, по его мнению новых видов дицинодонтов, отнесенных к трем родам: *Dicynodon trautscholdi*, *Gordonia annae*, *Gordonia rossica* и *Oudenodon venyukovi*. Диагнозы, данные Амалицким, очень кратки и, вероятно, имели предварительный характер. Для выделения видов Амалицкий использует такие признаки как абрис крыши черепа в профиль, форма черепа во фронтальной плоскости, форма затылка, толщина заглазничной и скуловой дуг, положение теменного отверстия, соотношение ширины межглазничной и теменной областей, положение теменных гребней, форма, размер и положение глазниц и ноздрей, форма и положение бивней, форма альвеолярного края, скульптированность носовых и лобных костей. Кроме того, для *Gordonia annae* и *Oudenodon venyukovi* Амалицкий отмечает скульптированность (морщинистость) носовых и лобных (для *Oudenodon venyukovi* только носовых) костей. Дополнительно Амалицкий описывает очень широкий и при взгляде сверху прямой затылок *Gordonia annae*, смещенное вперед теменное отверстие *Gordonia rossica*. Для всех видов отмечается более или менее развитая альвеолярная пластина.

Материал, полученный при раскопках местонахождения Соколки, чрезвычайно труден для изучения. Многие кости сильно деформированы и в различной степени разрушены. Механическая препаровка сложна и трудоемка, а химические способы иногда приводят к частичной утрате истонченных процессами выветривания костей. В связи с этим, многие признаки формы черепа, использовавшиеся Амалицким для выделения родов и видов северодвинских дицинодонтов, вряд ли могут считаться надежными без подробного реконструирования всех деформаций. Последние исследования этого материала выявили большое количество реконструированных гипсом частей черепов, что также уменьшает систематическую значимость этих признаков. Используемые в начале XX в. материалы для пропитывания и покрытия костей со временем становились непрозрачными и маскируют многие морфологические детали. Не удивительно, что в таких обстоятельствах в научной литературе возобладали мнение о недостаточной обоснованности выделенных родов и видов (см. ниже).

В 1926 г. П.П. Сушкин дополнительно изучил остатки северодвинских дицинодонтов и выделил новый вид *Dicynodon amalitzkii* (Sushkin, 1926). Рассматривая выделенные Амалицким таксоны, Сушкин пришел к выводу, что выделение *G. annae* и *G. rossica* в род *Gordonia* не оправданно и эти формы должны рассматриваться в пределах рода *Dicynodon*. Далее Сушкин пишет, что *G. rossica*, вероятно, является самкой *D. trautscholdi*, а *Oudenodon venyukovi*, возможно, самкой *Gordonia annae*. Новый вид *Dicynodon amalitzkii* был выделен

на основании меньших размеров, высокой преорбитальной области черепа, массивного челюстного симфиза, крупной предтеменной кости и формы передних отростков теменных костей, формы рельефа сумки бивня на поверхности верхнечелюстной кости. Кроме того, Сушкин ошибочно полагал, что *septomaxillare* этого вида необычно велико и контактирует с предлобной и слезной костями. От *Dicynodon annae*, по мнению Сушкина, новый вид отличается более узкая теменная область и более каудальное расположение теменного отверстия.

В 1940 г. выходит работа И.А. Ефремова, в которой сделана ревизия всего материала северодвинской фауны, в том числе и дицинодонтов. В этой работе Ефремов сводит в синонимику *Dicynodon trautscholdi* все остальные виды, выделенные Амалицким и Сушкиным, отмечая что "... род *Gordonia* ... является молодой особью рода *Dicynodon*..." и что "... отличия в очертаниях костей черепа и некоторых пропорциях посткраниального скелета, установленные Сушкиным, нужно признать несущественными...", так как "... материал, накопленный по южноафриканским представителям рода *Dicynodon*, показывает довольно значительную индивидуальную изменчивость у разных особей одного и того же вида ..." (Ефремов, 1940, с. 896). При этом Ефремов не исключал возможности того, что существует еще один вид, представленный экземпляром *D. amalitzkii*. Интересно отметить, что в этой работе Ефремов не упоминает еще один вид, описанный Амалицким — *Oudenodon venyukovi*. Эта форма также отсутствует в приводимом списке синонимов *Dicynodon trautscholdi*. Большинство современных исследователей также склонны рассматривать всех описанных из отложения Северной Двины дицинодонтов в качестве одного вида *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922. Так, например, Дж. Кинг (King, 1988) в своей последней ревизии аномодонтов, вслед за Ефремовым, сводит в синонимы *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922 все остальные выделенные виды: *Gordonia annae* Amalitzky, 1922, *Gordonia rossica* Amalitzky, 1922, *Dicynodon amalitzkii* Sushkin, 1926. В этой же работе синонимом признается и *Oudenodon venyukovi* Amalitzky, 1922.

Дицинодонтины в Восточной Европе — высокочерепные формы семейства *Dicynodontidae* Owen, 1859. От широкочерепных форм (сем. *Oudenodontidae*) их отличает высокий и узкий череп (наибольшей ширины череп достигает не в задней трети своей длины, а приблизительно на уровне заглазничных дуг), где в типичном случае длина преорбитальной и заглазничной частей черепа приблизительно равны. Затылок при этом приобретает субквадратные очертания, а череп, в сравнении с оуденодонтидами, относительно более высокий и узкий. Эти дицинодонты, видимо, никогда не утрачивали бивней.

Видимо, уклоняющейся в рамках сем. *Dicynodontidae* формой можно считать *Elph borealis* Kurkin, 1999 с очень своеобразным строением преорбитальной части черепа (Куркин, 1999). Боковые поверхности роstralной части черепа уплощены. Преорбитальная часть черепа укорочена. Особенно очевидным укорочение преорбитальной части черепа становится при соотношении глазницы и расположения бивня в верхней челюсти — бивень расположен на уровне передней трети глазницы. Для этого рода характерен целый ряд признаков, отделяющий его от “типичных” дицинодонтид.

Еще одной важной морфологической чертой, не отмечавшейся ранее, может служить форма бивня. Бивень относительно тонкий, цилиндрический. Во-первых, это дополнительное свидетельство того, что типовой экземпляр рода и другие экземпляры, где сохранились бивни (в том числе плохой сохранности *Elph* sp. из коллекции ВСЕГЕИ, № 13/5813) представлены взрослыми особями. Ювенильные бивни обычно тонкостенные и имеют коническую форму. Во-вторых, подобные по морфологии и размеру изолированные клыки встречаются и в других местонахождениях, например, Вязники (экз. ПИН №№ 1100/420, 422), Пурлы (экз. ПИН, №№ 1538/49, 53, 55, 56, 62), Климово-I (экз. ПИН, №№ 4549/ 15, 16), Горький (экз. ПИН, №№ 523/81–86). Это может свидетельствовать о более широком распространении рода или представителей этой группы.

Любопытно отметить, что такой отличительный признак, как короткая предглазничная область черепа и расположение бивня на уровне передней части орбиты характерен как для *Elph*, так и *Dicynodon amalitzkii* (Sushkin, 1926). Очевидно, что такая морфологическая особенность отражает специфическую трофическую адаптацию обеих форм и, возможно, свидетельствует об их родстве.

Недавно была описана новая форма из поздней перми Танзании — *Katumbia paringtoni* Angielczyk, 2007 (Angielczyk, 2007), очень похожая размерами и пропорциями черепа, укороченной преорбитальной частью и расположением бивня на *Elph*. Наиболее очевидные отличия этих двух родов касаются формы симфиза нижней челюсти. Так, если у *Elph* он низкий, узкий и в плане заостренный, то у *Katumbia* он, напротив, высокий и субквадратный по очертаниям переднего края в плане. Отношения этих, возможно, родственных родов требуют дополнительного изучения.

При систематизации высокочерепных дицинодонтов Восточной Европы предлагается всех их рассматривать в составе семейства *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 се-

бя роды с отклоняющимся морфотипом некрупных восточноевропейских дицинодонтид, с укороченной преорбитальной частью черепа).

Систематика дицинодонтид остается достаточно запутанной, в том числе, в силу большого количества описанных форм из Южной Африки с неясным систематическим положением. Это приводит к необходимости полной ревизии базового рода *Dicynodon* и соответствующего подсемейства. Количество видов, отнесенных к роду *Dicynodon* исключительно по признакам наличия бивней и узкому темени, только в Южной Африке достигло 111 (Haughton, Brink, 1954). И хотя к настоящему времени число признаваемых валидными видов сократилось до 59 (King, 1988), всемирное распространение рода в верхней перми и морфологическое разнообразие относимых к нему форм вызывает сомнения в монофилетичности рода в таком виде (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). В силу этих обстоятельств составление четкого диагноза группы затруднено (см. также Kammerer, Angielczyk, 2009), хотя большинство дицинодонтов, относимых к этой группе, обнаруживают ряд общих черт. Повидимому, в верхней перми дицинодонтиды составляли достаточно однородный и при этом разнообразный таксон, и образовывали в разных частях Пангеи определенные группы родов и видов, отличавшихся на уровне выше триб (подсемейство *Elphinae* Kurkin, 2010 в Восточной Европе). Несколько уклоняющуюся форму среди дицинодонтид может представлять *Vivaxosaurus*, имеющий ряд черт, включая клиноринию черепа, сближающих его с каннемейеридами (Каландадзе, Куркин, 2000). При этом, кроме общей характерной формы черепа, с дицинодонтидами виваксозавра сближает отсутствие продольного гребня на дорсальной поверхности *praemaxillare*, узкая теменная область, узкие щелевидные ямы, образованные задними отростками заглазничных костей и вентральными флангами теменных костей, низкий и тонкий *crista interpterygoideum*, короткая *fenestra interpterygoidea*, сильное развитие *crista suprafenestralis* и ряд других морфологических особенностей.

Один из возможных подходов при ревизии этого материала — сведение в синонимы к роду *Dicynodon* большого количества форм не только из Южной Африки, но также из Восточной Европы, Китая и др. частей света. Ярким представителем этого подхода является С. Лукас (Lucas, 2005b), который вслед за Ефремовым (Ефремов, 1940) и Дж. Кинг (King, 1988) сводит в синонимы к роду *Dicynodon* не только все ранее известные северодвинские формы (Amalitzky, 1922; Sushkin, 1926), но и целый ряд вновь описанных родов из других восточноевропейских местонахождений. Также в синонимы к роду *Dicynodon* сводят и многие формы из Китая (Lucas, 2001, 2005a). Таким образом, утверждается практически всемирное распространение и широ-

кий полиморфизм рода *Dicynodon*. Другой подход, выраженный в признании морфологической и систематической обособленности вновь описанных таксонов из Восточной Европы, нашел свое отражение в работах А.А. Куркина, Н.Н. Каландадзе (Куркин, 1999, 2001, 2006, 2010; Каландадзе, Куркин, 2000; Kurkin, 2000) и К. Анжельчика в соавторстве (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). Эти таксоны широко используются в последних сводках, посвященных морфологии и систематике терапсид (Ивахненко, 2008; Ivakhnenko, 2008; Татаринов, 2009).

Как отмечалось выше, первые описанные на территории Восточной Европы дицинодонты были отнесены рядом исследователей к роду *Dicynodon* (Amalitzky, 1922; Sushkin, 1926; Ефремов, 1940; King, 1988; Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2008; Ivakhnenko, 2008). Однако, по мере накопления данных по новым восточноевропейским формам и при более тщательном сравнении их с голотипом рода *Dicynodon*, *Dicynodon lacerticeps* Owen, 1844, появились определенные сомнения в принадлежности восточноевропейских дицинодонтов к этому южноафриканскому роду (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). Для обозначения этих форм было даже введено условное отнесение к роду *Dicynodon*, как "*Dicynodon*" *trautscholdi* и "*D.*" *amalitzkii* (Angielczyk, Kurkin, 2003 a,b), позднее использованное рядом авторов (Fröbisch, 2009; Kammerer, Angielczyk, 2009 и др.). Фактически этот подход основан на искусственном сужении диагноза рода *Dicynodon* до диагноза типа рода *Dicynodon lacerticeps* и ряда хорошо сохранившихся экземпляров, изученность которых позволяет уверенно отнести их к тому же роду. Как отмечалось выше, систематика рода крайне запутана и требует полной ревизии. Долгое время род использовался для описания большого числа форм, в том числе плохой сохранности, без подробного изучения их истинной родовой принадлежности. Кроме того, высказывалось мнение о полифилетическом происхождении рода (Angielczyk, Kurkin, 2003a, b). Принятый подход в настоящее время представляется единственно возможным и, с одной стороны, это позволяет выделить восточноевропейских дицинодонтид в отдельные роды и виды, с другой, делает такое выделение в известной степени условным. В пользу возможной обособленности восточноевропейских дицинодонтид говорит и сравнительный анализ палеобиогеографического распределения групп аномонтов (Куркин, 2011). Важную роль в дополнительном обосновании специфичности восточноевропейских дицинодонтид может сыграть их сравнение с дицинодонтидами из Китая, которые, впрочем, так же, как и южноафриканские роды, требуют ревизии. По крайней мере, по наблюдениям автора, ряд дицинодонтид из Китая обнаруживают морфологические черты,

сближающие их с восточноевропейскими родами. После ревизии южноафриканских и китайских родов систематика восточноевропейских дицинодонтид также может претерпеть значительные изменения.

В настоящее время все восточноевропейские дицинодонтиды отнесены к двум подсемействам: *Elphinae* и *Dicynodontinae* (Куркин, 2010), однако, среди последних намечаются две группы – *Dicynodon* и *Vivaxosaurus* с одной стороны, и *Delectosaurus*, возможно более близкий к южноафриканскому *Dicynodon* (Куркин, 2001), с другой. Восточноевропейские формы, относимые к *Dicynodon* и *Vivaxosaurus*, объединяют такие черты строения черепа, как ориентация задних отростков заглазничных костей более вертикально, чем у *Delectosaurus*, заметный подъем абриса темени позади теменного отверстия, значительный подъем скуловой дуги, при котором ее задневерхний край достигает уровня темени, сильнее, чем у *Delectosaurus* скульптурированная небная поверхность небных костей с более опущенной задней половиной. Все эти черты отличают оба рода от *Delectosaurus* и, вероятно, от *Dicynodon*. Интересно отметить, что в Китае среди дицинодонтид также существует разделение на две морфологические группы: с одной стороны, *Dicynodon bogdaensis* (Sun, 1973), первоначально отнесенный к новому роду *Turfanodon* Sun, 1973, *Dicynodon sinkianensis* Yuan et Young, 1934, отнесенный Сан к новому роду *Jimusaria* Sun, 1973, однако, позже признанный как *Dicynodon* (King, 1988), и *Dicynodon sunanensis* Li, Cheng et Li, 2000. Все эти виды относятся к средним и крупным формам и, возможно, близки к восточноевропейскому *Dicynodon* и *Vivaxosaurus*. Крупная форма *Kunpania scopulosa* Sun, 1978, к сожалению, известна только по фрагментам, а очень некрупный *Daqingshanodon limbos* Zhu, 1989 по ряду специфических черт строения, возможно, близок к *Dicynodon sinkianensis*. С другой стороны, в Китае есть форма, очень похожая и, вероятно, близкая к *Delectosaurus* – *Dicynodon taoshuyuanensis* (Sun, 1973), первоначально отнесенная к *Jimusaria* Sun, 1973. Возможно, эти отличия могут служить для выделения обособленных систематических единиц на уровне триб, однако, пока накопленного материала и степени его изученности для этого недостаточно.

В настоящей работе предлагается следующая система восточноевропейских дицинодонтид, отличие которой от ранее опубликованной (Куркин, 2010) – выделение *Dicynodon trautscholdi* и *D. amalitzkii* в отдельный род *Fortunodon* gen. nov., противопоставляемый другим восточноевропейским дицинодонтидам, и отличающийся от рода *Dicynodon* рядом признаков:

Семейство Dicyodontidae Owen, 1859

Подсемейство Dicyodontinae Owen, 1859

Fortunodon trautscholdi (Amalitzky, 1922)

Fortunodon amalitzkii (Sushkin, 1926)

Delectosaurus arefevi Kurkin, 2001

Delectosaurus berezhanensis Kurkin, 2001

Vivaxosaurus permirus Kalandadze et Kurkin, 2000

Подсемейство Elphinae Kurkin, 2010

Elph borealis Kurkin, 1999

Interpresosaurus blomi Kurkin, 2001

СЕМЕЙСТВО DICYNODONTIDAE OWEN, 1859

Типовой род — *Dicynodon* Owen, 1845.

Диагноз. Дицинодонты, не имеющие озубления в верхней и нижней челюстях, кроме верхнечелюстных бивней. Не имеют продольного гребня на *prae-maxillare*. Шишки на носовых костях образуют единое утолщение. Череп высокий и узкий в затылочной области, в плане овальный; затылок в плане субквадратный. Ямы, образованные задними отростками заглазничных костей и вентральными флангами теменных костей, на вентральной поверхности теменной области узкие, ориентированы вертикально. Межптеригоидная яма короткая. Хорошо развит *crista suprafenestralis* над мандибулярным окном.

Состав. Подсемейства *Dicyodontinae* Owen, 1859, *Elphinae* Kurkin, 2010.

Распространение. Поздняя пермь Южной и Центральной Африки, Восточная и, возможно, Западная Европа, Китай, Лаос.

ПОДСЕМЕЙСТВО DICYNODONTINAE OWEN, 1859

Типовой род — *Dicynodon* Owen, 1845.

Диагноз. Преорбитальная часть черепа не укорочена. Бивни в верхней челюсти расположены впереди от уровня переднего края глазницы. Бивни крупные конические. Теменные кости вогнутые или находятся в плоскости темени. Есть утолщения на носовых костях. Лабиальное отверстие присутствует. Верхнечелюстная кость между ноздрей и выступающей сумкой бивня уплощенная. *Septomaxillare* полностью погружено в ноздрю и не выступает на поверхность лицевой пластины черепа. На вентральной поверхности черепа в области смыкания крыловидных костей расположен *crista interpterygoideum*. Зубные кости длинные, с узким высоким симфизом, имеющим в плане субквадратные очертания переднего края. *Crista suprafenestralis* не имеет ложбины на дорсальной поверхности.

Состав. *Dicynodon* Owen, 1844, *Fortunodon* Kurkin, gen. nov., *Vivaxosaurus* Kalandadze et Kurkin, 2000, *Delectosaurus* Kurkin, 2001.

Распространение. Поздняя пермь Южной и Центральной Африки, Восточная и, возможно, Западная Европа, Китай, Лаос.

Род *Fortunodon* Kurkin, gen. nov.

Dicynodon: Amalitzky, 1922, с. 4; Sushkin, 1926, с. 326; Ефремов, 1940, с. 380; Ефремов, 1941, с. 101; Каландадзе и др., 1968, с. 87; King, 1988, с. 93; Ивахненко и др., 1997, с. 36; Battail, Surkov, 2000, с. 105; Ivakhnenko, 2003, с. 427; Angielczyk, Kurkin, 2003b, с. 161; Ивахненко, 2008, с. 162.

“*Dicynodon*”: Angielczyk, Kurkin, 2003a, с. 365; 2003b, с. 172.

Gordonia: Amalitzky, 1922, с. 5 (partim).

Oudenodon: Amalitzky, 1922, с. 6 (partim).

Название рода от *fortuna* *лат.* — удача и *dens* *лат.* — зуб. Название отражает то, что морфотип представителей рода представляет собой эволюционно удачную конструкцию черепа.

Типовой вид — *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922; верхняя пермь России.

Диагноз. Теменные кости незначительно видны на поверхности черепа между почти вертикально ориентированными и смещенными латерально, уплощенными задними отростками заглазничных костей, и не имеют желобообразного вдавления. Темя имеет значительный, но плавный подъем позади теменного отверстия. Лобные кости имеют очень длинные передние отростки, почти достигающие предчелюстной кости. Каудальные отростки лобных костей достигают уровня середины теменного отверстия. В месте контакта лобных и носовых костей нет возвышения. Скуловая дуга имеет значительный подъем, в задней части достигая уровня темени. Предтеменная кость слабоогнута, короткая, не достигает уровня задней границы глазницы. Вентральная поверхность небных костей сильно текстурированная и ругозистая. Задняя часть этой поверхности опущена и сильнее текстурирована, а спереди ее высота уменьшается до уровня плоскости предчелюстной кости. Поперечный гребень (межбугорный гребень) между сфенокципитальными буграми слабо развит.

Видовой состав. Кроме типового вида, *Fortunodon amalitzkii*; верхняя пермь Восточной Европы.

Сравнение. Важные отличия в морфологии черепа *Fortunodon* касаются специфического строения теменной области. Теменные кости экспонированы в плоскости темени шире, чем у *Delectosaurus*, но в значительно меньшей степени, чем у *Vivaxosaurus*, и не образуют пологую продольную ложбину, как у последнего. Задние отростки заглазничных костей при этом смещены латерально, ориентированы субвертикально и имеют уплощенную наружную (=верхнюю) поверхность. Этим род отличается и от *Delectosaurus*, имеющего темя более похожее по строению на *Di-*

cynodon. Отличия от *Delectosaurus* и *Dicynodon* касаются и такой особенности, как заметное, но пологое возвышение теменной области позади теменного отверстия. Предтеменная кость некрупная, с отчетливым округлым вдавлением на дорсальной поверхности. Это отличает род от *Delectosaurus* и *Dicynodon*, где предтеменная кость почти не вогнута. У *Vivaxosaurus* предтеменная кость относительно размеров тела очень небольшая и вся ее дорсальная поверхность занята очень глубоким округлым вдавлением. Короткая предтеменная кость не достигает уровня задневерхнего края глазницы, чем род отличается от *Delectosaurus*. От *Delectosaurus* род отличает также более высоко поднятая скуловая дуга, которая в задней части достигает уровня темени. У *Delectosaurus* верхний край скуловой дуги в задней части отклоняется назад, не достигая уровня темени. Представители рода имеют в крыше черепа очень длинные передние отростки лобных костей, образующие спереди зубообразный фланг, далеко вклинивающийся между носовыми костями, и иногда (*Fortunodon trautscholdi*) имеющий точечный контакт с верхним отростком *praemaxillare*. У *Delectosaurus* такие отростки практически отсутствуют, и передний край лобных костей, лишь немного вдаётся между *nasalia*, далеко не достигает *praemaxillare*. У *Vivaxosaurus* передние отростки лобных костей вовсе не выражены. Задние отростки лобных костей относительно длинные, достигают уровня середины теменного отверстия. Еще длиннее эти отростки у *Vivaxosaurus*, где они простираются значительно дальше заднего края теменного отверстия. У *Delectosaurus* задние отростки небных костей, напротив, короткие, едва достигая переднего края теменного отверстия у *Delectosaurus arefjevi*, и далеко не достигая теменного отверстия у *Delectosaurus berezhanensis*. Своеобразно устроены и небные части *palatina*. Небные кости сильнее текстурированы, чем у *Dicynodon* и *Delectosaurus*, и задняя их часть опущена сильнее, чем передняя, которая находится в уровне плоскости предчелюстной кости. Это отличает род и от *Delectosaurus*, у которого нижняя поверхность небных костей целиком находится в уровне поверхности неба и менее скульптурированная, и от *Dicynodon*. В отличие от южноафриканского *Dicynodon lacerticeps*, крыловидные кости контактируют с верхнечелюстными, а *ectopterygoidea* редуцированы до латерально смещенных плоских костных элементов. Поперечный гребень между сфенокципитальными буграми на вентральной поверхности *basioscapitale*, по сравнению с высоким гребнем у *Dicynodon*, не сильно развит. У *Delectosaurus* гребень развит очень слабо и имеет специфическую морфологию, а у *Vivaxosaurus* отсутствует.

Fortunodon trautscholdi (Amalitzky, 1922)

Dicynodon trautscholdi: Amalitzky, 1922, с. 4, рис. 1, 2; Sushkin, 1926, с. 326, рис. 2b, 3; Efremov, 1940, с. 380; Ефремов, 1941, с. 101; Каландадзе и др., 1968, с. 87; Ивахненко и др., 1997, с. 36, табл. 93, фиг. А, Б; Battail, Surkov, 2000, с. 105, рис. 6.12; Ivakhnenko, 2003, с. 427; Angielczyk, Kurkin, 2003b, с. 161, рис. 4; Ивахненко, 2008, с. 162, рис. 50.

Gordonia rossica: Amalitzky, 1922, с. 5 (partim), рис. 5, 6.

Dicynodon rossicus: Sushkin, 1926, с. 325 (partim).

Gordonia annae: Amalitzky, 1922, с. 4 (partim), рис. 3, 4.

Oudenodon venyukovi: Amalitzky, 1922, с. 6 (partim), рис. 7.

Dicynodon venyukovi: Sushkin, 1926, с. 325 (partim).

Dicynodon annae: Sushkin, 1926, с. 325 (partim), рис. 2с, 4; Каландадзе и др., 1968, с. 87 (partim).

Г о л о т и п — ПИН, № 2005/1, череп; Архангельская обл., Котласский р-н, Соколки; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус, вятский горизонт.

О п и с а н и е (табл. VII, фиг. 1, 2, см. вклейку). Заднетеменная кость выходит на поверхность крыши черепа. Заднетеменная вырезка широкая. Бивни крупные, слабоизогнутые, расположены на уровне задней границы ноздри, ориентированы слегка вперед. Передняя поверхность симфиза нижней челюсти имеет срединный широкий продольный валик. Каудовентральный край ангулярного лепестка округлый.

Голотип представлен черепом с нижней челюстью средней сохранности. *Fortunodon trautscholdi* имеет два бивня в верхней челюсти, иногда очень крупных (у экз. ПИН, № 2005/4 до 10 см длиной, при базикраниальной длине черепа, с учетом деформаций, не более 27 см). Другие зубы в челюстях отсутствуют. Как и у других дицинодонтин, бивни расположены приблизительно на равном удалении от заднего края ноздри и переднего края глазницы. Интересно отметить, что у экз. ПИН, № 2005/4 задний край обрамления клыка верхнечелюстной костью находится на уровне переднего края орбиты, что может свидетельствовать о его близости к другому виду — *F. amalitzkii*, однако, сохранность материала настолько плоха, а череп так сильно деформирован, что подтвердить их морфологическую близость не представляется возможным. Гребень на вентрокаудальной поверхности *processus caniniformes* верхнечелюстной кости отсутствует. Есть лабиальное отверстие. Срединный гребень на дорсальной поверхности предчелюстной кости отсутствует. На дорсальной поверхности каждой из носовых костей расположено непарное вздутие, вытянутое каудально, но расположенное над ноздрей, а не смещенное каудально целиком. На вентральной поверхности предчелюстной кости расположены хорошо развитые парные передние гребни, не соединяющиеся друг с другом кзади. На задней части небной поверхности предчелюстной кости хорошо развит срединный гребень. Небная поверхность предчелюстной кости умеренно вогнутая и не имеет локальных углублений или желобов латеральнее небных гребней. Небные

кости, видимо, контактируют с предчелюстной костью. На передней расширенной части небной кости есть боковое небное отверстие. Небная поверхность небных костей несет следы ороговения, особенно в средней части (ругозистая поверхность с большим количеством отверстий для питающих сосудов). Вентральная поверхность небных костей сильно текстурированная и ругозистая. Задняя часть этой поверхности приподнята, а кпереди понижается до уровня плоскости предчелюстной кости. В этом отношении *Fortunodon trautscholdi* отличается от *D. lacerticeps*, у которого ругозистость развита средне, и вентральная плоскость костей находится на уровне остальных костей неба, но похож на *Vivaxosaurus*. Сошники сросшиеся, и не удается обнаружить следы их парности при взгляде снизу даже в самой каудальной части. Вентральная поверхность сошниковой септы не несет среднего овального в плане расширения, что характерно для *Vivaxosaurus* и, в целом, септа не расширена вентрально, имея заостренный нижний край. Межптеригоидная яма относительно короткая, и ее передний край не достигает уровня передней расширенной части небных костей. Есть лабиальное отверстие. Боковые отростки крыловидных костей сильно редуцированы и направлены вентрально. Срединный гребень на вентральной поверхности средней части крыловидных костей невысокий, тонкий и вентрально заостренный. В отличие от южноафриканских *Dicynodon* крыловидные кости контактируют с верхнечелюстными, хотя этот контакт имеет малую протяженность. Межбугорный гребень на вентральной поверхности основной затылочной кости (между сфенокципитальными буграми) если и есть, то очень невысокий, пологий. Эта структура отсутствует у большинства дицинодонтов и примитивных аномодонтов. *Stapes*, видимо, лишен стапедиального окна. Фасетка примыкания *stapes* к сфенокципитальным буграм ориентирована вентролатерально. Скуловая дуга имеет приблизительно равную высоту и толщину на всем своем протяжении, и не несет углощений или расширения в каудальной части. Скуловой отросток чешуйчатой кости длинный и достигает верхнечелюстной кости. Теменная область узкая, как и у южноафриканских дицинодонтов, однако соотношение и расположение костей иное. Если у *D. lacerticeps* заглазничные кости почти полностью закрывают сверху теменные кости и смыкаются под углом близким к прямому, то у *F. trautscholdi* теменные кости хорошо видны в крыше черепа, а плоскости теменных отростков заглазничных костей имеют ориентацию близкую к вертикальной. Таким образом, теменные фланги заглазничных костей смещены латерально; их поверхность уплощена. Подобное строение теменной области имеет также у *F. amalitzkii* и *Vivaxosaurus*, но отличается по строению от *Delectosaurus*. Предтеменная кость небольшая, овальная и заметно во-

гнута. Теменное отверстие расположено в плоскости темени; теменная шишка отсутствует. Заднетеменная кость видна при взгляде на череп сверху. Ямы, образованные задними отростками заглазничных костей и вентральными флангами теменных костей, на вентральной поверхности теменной области узкие, но глубокие, ориентированы вертикально.

Дорсальная поверхность симфиза у *Fortunodon trautscholdi* образует заметно приподнятый передний край, поднимающийся значительно выше уровня дорсальной поверхности ветвей челюсти, и несет ложкообразное углубление на заднедорсальной поверхности. В области симфиза расположены удлиненные денальные площадки, имеющие вид пологих желобов, ограниченных латерально и медиально невысокими гребнями. Каудальнее расположены хорошо развитые желоба на дорсальной поверхности ветвей зубной кости. На боковой поверхности зубной кости, в основном над и лишь немного кпереди от мандибулярного окна, расположен *crista suprafenestralis*, не имеющий углублений на своей дорсальной поверхности. В передней части гребень округлый и приобретает вид вздутия, а каудально уплощается, приобретая очертания дорсально ориентированной площадки, и постепенно сходит на нет.

Распространение. Архангельская обл.; вятский горизонт, верхнетатарский подъярус, верхняя пермь.

Материал. Кроме голотипа, черепа из типового местонахождения: экз. ПИН, №№ 2005/3-6, 24, 833, нижняя челюсть экз. ПИН, № 2005/7; череп с нижней челюстью экз. ПИН, № 2353/74 из местонахождения Завражье, Котласский р-н, Архангельская обл.; вятский горизонт, верхнетатарский подъярус, верхняя пермь.

Fortunodon amalitzkii (Sushkin, 1926)

Dicynodon amalitzkii: Сушкин, 1922, с. 9 (partim); Sushkin, 1926, с. 323 (partim), рис. 1, 2а; Efremov, 1940, с. 380 (partim); Ефремов, Вьюшков, 1955, с. 18 (partim); Olson, 1957, с. 207 (partim); Каландадзе и др., 1968, с. 87 (partim); Battail, Surkov, 2000, с. 105; Ivakhnenko, 2003, с. 428; Angielczyk, Kurkin, 2003b, с. 162, рис. 5; Ивахненко, 2008, с. 163, рис. 51.

Dicynodon trautscholdi: Ивахненко и др., 1997, с. 74 (partim).

Голотип — ПИН, № 2005/38, череп и фрагмент скелета; Архангельская обл., Котласский р-н, Соколки; вятский горизонт, верхнетатарский подъярус, верхняя пермь.

Описание (табл. VIII, фиг. 1, 2, см. вклейку). Бивень не крупный, сильноизогнутый, расположен ближе к уровню переднего края глазницы. Заднетеменная кость не выходит на дорсальную поверхность черепа. Заднетеменная вырезка узкая и глубокая. Симфиз нижней челюсти на передней поверхности имеет срединный гребнеобразный валик, а переднебоковые края имеют резкий пере-

гиб к латеральной поверхности челюсти, с образованием подобия боковых гребней. Ангулярный лепесток угловой кости имеет удлинённый вентро-каудальный край.

Некрупный дицинодонт, длина черепа голоти-па 195 мм. Теменные кости хорошо видны в крыше черепа, а плоскости теменных отростков заглазничных костей имеют ориентацию близкую к вертикальной. Таким образом, теменные фланги заглазничных костей смещены латерально; их поверхность уплощена. На дорсальной поверхности каждой из носовых костей расположено вздутие, вытянутое каудально и сливающееся кзади со вздутием противоположной стороны черепа. Фасетка примыкания stapes к сфенокципитальным буграм ориентирована вентролатерально. Межбугорный гребень на вентральной поверхности основной затылочной кости (между сфенокципитальными буграми) если и есть, то очень невысокий, пологий. Crista infrafenestralis на латеральной поверхности dentale над мандибулярным окном присутствует, но не сильно развит. В передней части гребень округлый и приобретает вид вздутия, а каудально уплощается, приобретая очертания дорсально ориентированной площадки, и постепенно сходит на нет. Область симфиза имеет поднятый над уровнем верхней поверхности ветвей челюсти передний край; дорсальная поверхность симфиза на доступном материале не видна. Таким образом, эта форма во многих чертах сходна с *Fortunodon trautscholdi*, и, вероятно, близка к нему, однако ряд очевидных различий, которые не могут быть объяснены деформациями или возрастными особенностями, позволяют уверенно диагностировать ее, как минимум видовой статус.

С р а в н е н и е. От *Fortunodon trautscholdi* отличается, прежде всего, меньшими размерами и большей изогнутостью бивня. Бивень расположен на уровне переднего края глазницы, а не между глазницей и ноздрей, как у других дицинодонтин, в том числе и *F. trautscholdi*. Бивень небольшой и сильно изогнут так, что его вершина ориентирована вниз и даже немного назад. У *F. trautscholdi* бивень расположен очень близко к заднему краю ноздри. При этом бивни крупные, иногда очень крупные, слабоизогнутые и ориентированы немного вперед. Теменные и заглазничные кости *F. amalitzkii* образуют задневерхний, выдающийся назад, край затылка, что исключает участие *postparietale* в образовании задней части крыши черепа. При этом заднетеменная вырезка узкая и очень глубокая. У *F. trautscholdi* кость выходит на поверхность черепа незначительно, однако хорошо видна в вершине широкой, по сравнению с *F. amalitzkii*, заднетеменной вырезки. Определенные различия касаются строения передней поверхности симфиза. У *F. amalitzkii* на симфизе расположен хорошо выраженный гребень в виде пологого, но отчетливого продольного валика. Поверхность симфиза

латеральнее валика слабовыпуклая, но при переходе к заметно вогнутой латеральной поверхности симфиза, образуются боковые серповидно изогнутые (в соответствии с боковым абрисом симфиза) грани или гребни. Таким образом, передняя часть симфиза приобретает граненую форму с тремя гребнями. Ангулярный лепесток угловой кости так же, как и у других дицинодонтин, подгибается под нижний край ветви челюсти и, при этом, имеет необычный каудально удлинённый задненижний край.

З а м е ч а н и я. *Fortunodon amalitzkii* имеет ряд черт, сближающих эту форму с представителями другого подсемейства – *Elphinae*. Это, прежде всего, расположение бивня на уровне передней границы глазницы, что, возможно, в известной степени свидетельствует об укорочении преорбитальной части черепа относительно всей его длины, что и ранее отмечалось исследователями (Angielczyk, Kurkin, 2003b). Однако в большинстве других своих морфологических черт вид обнаруживает явное родство с *F. trautscholdi* и другими родами подсемейства *Dicynodontinae*. Это касается строения теменной области, области ноздрей и нижней челюсти. Строение бивня, хотя и не совсем типично для других восточноевропейских дицинодонтин, тем не менее, не имеет ничего общего с цилиндрическими бивнями *Elph*. Видимо, отмеченное сходство следует признать независимо приобретенным. Возможно, это могло быть связано со сходными трофическими адаптациями, и отражает неоднократные попытки освоения восточноевропейскими дицинодонтидами какого-то специфического пищевого ресурса.

М а т е р и а л. Голотип.

* * *

Дицинодонтиды впервые появляются в составе соколковского сообщества (соколковский фаунистический подкомплекс одноименного комплекса наземных тетрапод Восточной Европы). Вероятно, *Fortunodon* может быть отнесен к фитофагам доминантного блока сообщества. Как правило, этот род рассматривают в качестве специализированного на жесткой растительной пище фитофага (Ивахненко, 2001, 2008). Разумеется *Fortunodon* специализирован для питания растительностью. Однако стоит согласиться с Н. Хоттоном (Hotton, 1986), который отнес представителей близкого рода *Dicynodon*, наряду с *Lystrosaurus*, к неспециализированным собирателям, в том смысле, что, если сравнивать его с другими дицинодонтами, а не с представителями других систематических групп, эти животные (и *Fortunodon*, как морфологически и систематически близкая форма) не проявляют признаков узкой специализации в отношении конкретных растений или их частей, а также к способам их обработки и добывания. Можно сказать,

что *Fortunodon* относится к генерализованному и, одновременно, наиболее успешному по географии распространения и числу находок морфотипу высших аномодонтов. Видимо, на основе именно этого морфотипа в конце перми появились формы, преодолевшие рубеж пермо-триасового вымирания и давшие все, или значительную часть разнообразия дицинодонтов в триасе.

В местонахождениях, фауна из которых отнесена к соколковскому сообществу, дицинодонтиды встречаются несравнимо чаще, и их остатки более многочисленны, по сравнению с предыдущими котельническим и ильинским сообществами. Достаточно перечислить местонахождения, откуда известны остатки этих животных: Соколки, Аверинское, Аристово, Вомба-Кассы, Вязовка-2, Горький-1, Завражье, Климово-1, Ключевой Овраг, Ключевка, Красавино, Обирково, Орлецы, Чашенка, Стриженская Гора, Титова Гора, Тоншаево. Это почти 70% от всех местонахождений, откуда известны определяемые остатки дицинодонтов. Связано ли это с распространением в первой половине вятского времени более наземных местообитаний, или отражает постепенное вытеснение дицинодонтидами крупных растительноядных парейзавридов, которые в это время становятся более водными (*Scutosaurus*), по сравнению с формами из предыдущих сообществ (*Deltavjatia*, *Proelginia*), сказать трудно. Последнее предположение кажется более вероятным. Об этом свидетельствует, прежде всего, смена состава крупных хищников в доминантном блоке сообщества, которые представлены тероцефалами (*Annatherapsidus*), специализированными иностранцевиидами (*Inostrancevia*) и горгонопидами (*Pravoslavlevia*). Это могло быть связано с постепенной переориентацией хищников на новую жертву. Можно представить себе, что ставшие более многочисленными и эволюционно успешными, по сравнению с парейзавридами, фитофагами, дицинодонты вытеснили последних сначала в более водные обстановки (самые водные из всех парейзавридов — *Scutosaurus*), а затем и вовсе в конце перми, в следующем вязниковском сообществе, способствовали вымиранию группы. По крайней мере, в вязниковском сообществе неизвестны парейзавриды, а дицинодонтиды остаются многочисленными. Таким образом, в соколковском сообществе дицинодонты продолжали играть роль второго по величине фитофага в доминантном блоке, постепенно наращивая эту роль.

Другая весьма любопытная история разворачивается в субдоминантном блоке, где полностью исчезнувшие дромазавры, видимо, были заменены представителями очень своеобразной группы в ранге подсемейства *Elphinae* семейства *Dicynodontidae*. Вероятно, с точки зрения экологии, этот процесс имел сходный механизм, что и в Южной Африке. Примитивные дромазавры (*Patranomo-*

don), весьма сходные по эволюционному уровню с *Suminia*, известны в Южной Африке начиная с зоны “*Eodicynodon*”. В этой же зоне найден самый примитивный из высших дицинодонтов — *Eodicynodon*. По-видимому, дромазавры и дицинодонты представляют собой два варианта приобретения фитофагии среди аномодонтов: с использованием зубов (дромазавры) и при утрате зубов, с параллельной кератинизацией челюстей (дицинодонты). Вероятно, первый путь возможен только в мелком размерном классе. *Eodicynodon* — мелкий дицинодонт, по размерам вполне сравнимый с дромазаврами, и на низком эволюционном уровне, в мелком размерном классе, дицинодонты, видимо, не имели решающего преимущества перед дромазаврами. Обе группы сосуществуют как минимум до конца зоны *Tarinoscephalus*, однако дицинодонты, благодаря более эффективной стратегии обработки растительной пищи, быстро добиваются успеха в среднем и крупном размерном классе, и начинают конкурировать с дромазаврами в мелком размере, используя все тот же механизм обработки жестких кормов на кератинизированных челюстях при полной или почти полной утрате зубов. Значительно более полно, чем в остальном мире, известная история эволюции аномодонтов в Южной Африке, позволяет обнаружить несколько попыток дромазавров конкурировать с дицинодонтами, эволюционный уровень которых выше чем у *Eodicynodon*. Одна из таких попыток — создание более крупного фитофага на основе “зубатой” дромазавровой конструкции, *Anomosephalus*. Длина черепа этого аномодонта более 15 см, вполне сопоставима с дицинодонтами среднего размера. Другая попытка — отказ от мощного озубления. Возможно, такой путь оптимизации среди дромазавров представляет собой *Galeops*. Тем не менее, видимо, уже к концу зоны *Pristerognathus*, дромазавры окончательно вытесняются мелкими дицинодонтами (*Diictodon*, *Robertia*, *Pristerodon*, *Emydops* и др.). Отсутствие этих мелких дицинодонтов в Восточной Европе позволяет *Suminia* достаточно долго занимать нишу некрупного фитофага в сообществах тетрапод. Фактически, на материале исчезновение мелких дромазавров сопряжено с появлением мелких дицинодонтид из подсемейства *Elphinae*. В условиях отсутствия мелких дицинодонтов из других семейств (тех, которые есть в Южной Африке: дииктодонтиды, эмидопиды, пристеродонтиды и др.), собственные некрупные фитофаги в Восточной Европе появляются на основе дицинодонтид, что и обусловило их морфологическую и систематическую обособленность. Этот процесс мог начаться еще в досоколковское время, о чем можно судить по единичной пока находке *squamosum* мелкого высокочерепного дицинодонта из местонахождения Бабинцево (ильинское сообщество). Таким образом, соколковское сообщество характеризует-

ся не только появлением (или широким распространением) высокочерепных дицинодонтид, но и появлением эндемичных мелких дицинодонтов, которые, предположительно, вытесняют драмозавров.

Vivaxosaurus знаменует собой главные изменения, произошедшие в морфологии и, вероятно, экологии дицинодонтов Восточной Европы в терминальной перми. Это самый крупный из описанных к настоящему времени дицинодонтов Восточной Европы. *Vivaxosaurus* обнаруживает целый ряд адаптаций, сближающих его с каннемейеридами. Это не только укрупнение размеров, но и характерная орнаментация черепа, заметная клинориния черепа и др. (Каландадзе, Куркин, 2000). Многие изменения в строении каннемейерид связывают с приспособлением группы к прессу со стороны нового типа хищника — архозавров (Сенников, 1995). Неудивительно, что и у пермского рода мы встречаем сходные морфологические адаптации именно в восточноевропейском сообществе терминальной перми, в котором раньше, чем в других частях света, фиксируется появление крупных хищных протерозухид (*Archosaurus*), сменяющих иностранцевид и горгонопид в самом позднем вязниковском сообществе. Однако, само утверждение, что отмеченные для *Vivaxosaurus* черты морфологии связывают этот род с каннемейеридами, требует более тщательного и развернутого изучения. Уже одно то, что из всего разнообразия китайских каннемейерид только у одной формы (*Shaanbeikannemeyeria xilougouensis*, Cheng, 1980) есть признаки сильноразвитой клиноринии, свидетельствует о том, что мы еще далеки от ясного понимания процесса и механизмов формирования синдромов признаков триасовых дицинодонтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ефремов И.А.* О составе северодвинской фауны пермских амфибий и рептилий из раскопок В.П. Амалицкого // Докл. АН СССР. 1940. Т. 27. № 8. С. 893–896.
- Ефремов И.А.* Краткий обзор фауны пермских и триасовых тетрапод СССР // Сов. геол. 1941. № 5. С. 96–103.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П.* Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 46. 185 с.
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката — позднепалеозойского территориально-природного комплекса // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2001. Т. 283. 200 с.
- Ивахненко М.Ф.* Подкласс Theromorpha // Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 101–183.
- 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., Очев В.Г., Татаринцев Л.П. и др.* Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–92.
- Каландадзе Н.Н., Куркин А.А.* Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей // Палеонтол. журн. 2000. № 6. С. 60–68.
- 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.
- Куркин А.А.* Пермские аномодонты: палеобиогеография и расселение группы // Палеонтол. журн. 2011. № 4. С. 71–84.
- Сенников А.Г.* Ранние текодонты Восточной Европы // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1995. Т. 263. 140 с.
- Сушкин П.П.* К морфологии *Dicynodontia* // Докл. Росс. АН. 1922. Т. 24. С. 9–10.
- Татаринцев Л.П.* Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: ГЕОС, 2009. 377с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 291).
- Amalitzky V.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian on North Dvina // Изв. Росс. АН. 1922. Т. 25. № 6. С. 1–12.
- 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 Pangaeon biogeography // Zool. J. Linn. Soc. 2003b. V. 139. P. 157–212.
- Battail B., Surkov M.V.* Mammal-like reptiles from Russia // 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. 86–120.
- Efremov I.A.* Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und Trias-Tetrapoden-Fauna der UdSSR // Zentralbl. Miner. Geol. und Paläontol. Abt. B. 1940. № 12. S. 372–383.
- Fröbisch J.* Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas // Earth-Sci. Rev. 2009. V. 95. P. 119–157.
- Hotton N.* Dicynodonts and their role as primary consumers // The ecology and biology of mammal-like reptiles / Eds. Hotton N., MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C. Baltimore: Smithsonian Inst. Press, 1986. P. 71–82.
- Ivakhnenko M.F.* Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian) // Paleontol. J. 2003. V. 37. Suppl. № 4. P. 339–465.

- Ivakhnenko M.F.* Cranial morphology and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.
- Kammerer C.F., Angielczyk K.D.* A proposed higher taxonomy of anomodont therapsids // *Zootaxa.* 2009. № 2018. P. 1–24.
- King G.M.* Dinocephalia, Anomodontia // *Encyclopedia of Paleoherpology.* Pt. 17 / Ed. P. Wellnhofer. Stuttgart, N.Y.: G. Fischer Verl., 1988. P. 1–174.
- Kurkin A.A.* New dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 203–210.
- 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 // *The nonmarine Permian. 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 // *The nonmarine Permian. New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 2005b. № 30. P. 192–196.
- Olson E.C.* Catalogue of localities of Permian and Triassic terrestrial vertebrates of the territories of the USSR // *J. Geol. Chicago.* 1957. V. 65. № 22. P. 196–226.
- Sushkin P.P.* Notes on the pre-Jurassic Tetrapoda from Russia // *Palaeontol. Hung.* 1926. V. 1. P. 323–344.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1, 2. *Fortunodon trautscholdi* (Amalitzky, 1922), голотип ПИН, № 2005/1: 1 — череп, вид сбоку, 2 — череп, вид сверху; Архангельская обл., Котласский район, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус, вятский горизонт.

Объяснение к таблице VIII

Фиг. 1, 2. *Fortunodon amalitzkii* (Sushkin, 1926), голотип ПИН, № 2005/38: 1 — череп, вид сбоку, 2 — череп, вид сверху; Архангельская обл., Котласский район, местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус, вятский горизонт.

Dicynodontids of Eastern Europe

A. A. Kurkin

Dicynodontids are the most widespread and diverse group of higher anomodonts in the Late Permian of Eastern Europe. *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922 is the first dicynodont described in Russia (Amalitzky, 1922). The taxonomic position of this and several closely related forms described by V. P. Amalitzky and P.P. Sushkin (Sushkin, 1926) remains an open question. A reexamination of cranial morphological features in East European members of the family Dicynodontidae allows the assignment of *Dicynodon trautscholdi* to a new genus, *Fortunodon* gen. nov., and corroborates the isolated position of *Dicynodon amalitzkii* established by Sushkin (1926), which is also assigned to the genus *Fortunodon* gen. nov. Beginning from the Sokolki Assemblage, Late Permian dicynodontids adapted to various ecological niches and had a noticeable effect on the general appearance of the tetrapod fauna.

Keywords: Dicynodontidae, *Fortunodon*, Upper Permian, tetrapod assemblages, Eastern Europe.



