

УДК 568.175:551.736(47)

ПЕРМСКИЕ SYNODONTIA (THEROMORPHA) ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2012 г. М. Ф. Ивахненко

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН

e-mail: mivah@paleo.ru

Поступила в редакцию 16.03.2011г.

Принята к печати 25.05.2011г.

Проведена ревизия материала по Synodontia из пермских отложений Восточной Европы. Пересмотрено систематическое положение ряда описанных ранее форм. Описаны новые формы: *Novosynodon kutorgai* gen. et sp. nov. (Thrinaxodontidae) из средней перми и *Sludica bulanovi* gen. et sp. nov. (Procynosuchidae) из поздней перми.

Примитивные пермские Synodontia представляют собой одну из очень интересных групп тетрапод, поскольку именно с них, видимо, начинался известный нам путь формирования териевых млекопитающих. Наиболее обильно эти группы представлены в пермских отложениях Южной Африки, тогда как на территории Восточной Европы их остатки являются одним из самых редких компонентов ориктоценозов. К тому же здесь обнаружены пока только фрагменты челюстей и отдельные зубы (за исключением черепа *Dvinia prima* Amalitzky, 1922). Однако детальное изучение и определение даже такого крайне скудного материала имеет большое значение, особенно для целей корреляции отложений и реконструкции состава сообществ. К сожалению, фрагментарность коллекционного материала из Восточной Европы диктует при его изучении необходимость использования данных в основном по строению зубов различных групп из других регионов. Однако как раз эти сведения приводятся в литературе далеко не для всех форм, вследствие чего ревизия восточноевропейского материала в настоящее время может быть проведена со значительной степенью условности.

Первый цинодонт с территории Восточной Европы был описан В.П. Амалитским (Amalitzky, 1922) – *Dvinia prima*. Позже из того же местонахождения П.П. Сушкин (1928, 1935; Sushkin, 1929) описал практически полный череп нового рода *Permocynodon* (без указания вида, вид был обозначен в работе: Woodward, 1932). Эти формы рассматривались Сушкиным (1928) в особом семействе *Dviniidae* Sushkin, 1928. Видовая и родовая синонимичность этих таксонов была показана Л.П. Татаринным (Tatarinov, 1968). Тогда же был описан по фрагменту челюсти (Татаринов, 1968) *Nanosynodon seductus* Tatarinov, 1968, отнесенный к семейству *Galesauridae* Lydekker, 1889. Позже Татариннов (1987) описал изолированную зубную кость под названием *Uralocynodon tverdokhlebovae* Tatarinov, 1987, в составе семейства *Procynosuchidae* Broom,

1937. Наконец, по фрагменту верхнечелюстной кости была описана (Татариннов, 2004) последняя форма из поздней перми Восточной Европы, особый вид южноафриканского рода *Sugbasiodon* Broom, 1931 – *S. vladimirensis* Tatarinov, 2004. Этим небольшим набором и ограничивается пока список представителей Synodontia из местонахождений перми Восточной Европы. За последнее время в ряде местонахождений позднепермского возраста были найдены лишь несколько изолированных зубов, а также небольшой фрагмент зубной кости из средней перми.

Надо отметить, что систематическая схема примитивных Synodontia до сих пор разработана весьма неудовлетворительно, что связано в основном со слабой морфологической изученностью большинства форм. Одна из первых достаточно детально комментированных ревизий семейственного состава “Therapsida” (в состав которых включались цинодонты) была опубликована Д. Ватсоном и А. Ромером (Watson, Romer, 1956). В инфраотряде Synodontia здесь рассмотрены только наиболее примитивные группы, высшие формы объединены в инфраотряд *Ictidosauria*. Synodontia приняты в ранге инфраотряда, включающего семейства *Procynosuchidae* Broom, 1937, *Thrinaxodontidae* Seeley, 1894, *Cynognathidae* Seeley, 1895, *Diademodontidae* Haughton, 1925 и *Gomphodontosuchidae* Watson et Romer, 1956. В составе пермского семейства *Procynosuchidae* рассмотрены роды *Galeophrys* Broom, 1948 (= *Galecranium* Broom, 1948), *Leavachia* Broom, 1948 (= *Aelurodraco* Broom et Robinson, 1948), *Nanictosuchus* Broom, 1940, *Paracynosuchus* Broom, 1940, *Parathrinaxodon* Parrington, 1936, *Procynosuchus* Broom, 1937 и, как самостоятельные роды, восточноевропейские *Dvinia* Amalitzky, 1922 и *Permocynodon* Sushkin, 1929. Остальные примитивные роды конца перми – начала триаса объединены в семейство *Thrinaxodontidae* Seeley, 1894 (= *Galesauridae* Lydekker, 1889). В ревизии Дж. Хопсона и Дж. Китчинга (Hopson, Kitch-

ing, 1972) прежние таксоны *Cynodontia* и *Ictidosauria* объединены в инфраотряд *Cynodontia*. Этот таксон разделен на два надсемейства – *Cynognathoidea* Brink, 1963 (приоритетно *Cynognathoidea* Seeley, 1908) и *Tritylodontoidea* Cope, 1884. Примитивные группы рассмотрены в первом надсемействе, в семействе *Procynosuchidae* Broom, 1937. При этом большинство пермских родов, описанных с территории Южной Африки, сведены в синонимику к роду *Procynosuchus* Broom, 1937 (= *Paracynosuchus* Broom, 1940; *Mygalesaurus* Broom, 1942; *Aelurodraco* Broom et Robinson, 1948; *Leavachia* Broom, 1948; *Galeophrys* Broom, 1948; *Galecranium* Broom, 1948; *Silphedestes* Broom, 1949; *Protocynodon* Broom, 1949; *Silphedocynodon* Brink, 1951; *Scaloprocynodon* Brink, 1961; с вопросом – *Cyrbasiodon* Broom, 1931). Как самостоятельный род сохранен *Parathrinaxodon* Parrington, 1936 из перми Танзании (*Ruhuhu*), из восточноевропейских форм включен род *Dvinia* Amalitzky, 1922, и род *Nanocynodon* Tatarinov, 1968 в качестве *inc. sedis* (с предположением, что это ювенильный экземпляр *Procynosuchus*). В семейство *Galesauridae* Lydekker, 1889 включены роды *Cynosaurus* Schmidt, 1927 (= *Cynosuchoidea* Broom, 1931, *Cynosuchus* Owen, 1876, *Nanictosaurus* Broom, 1936; *Mygalesuchus* Broom, 1942; *Vaurocynodon* Brink, 1951), *Galesaurus* Owen, 1859 (= *Glochinodon* Hoepen, 1916; *Glochinodontoides* Haughton, 1924), *Thrinaxodon* Seeley, 1894 (= *Ictidopsis* Broom, 1912; *Notictosaurus* Broom, 1936; *Micricodon* Broom, 1937; ? *Nyctosaurus* Owen, 1876), *Platycraniellus* Hoepen, 1917 (= *Platycranion* Hoepen, 1917; *Platycranium* Hoepen, 1917), *Tribolodon* Seeley, 1894.

При ревизии восточноевропейских таксонов Татаринов (1974) рассматривает примитивных цинодонтов как инфраотряд *Procynosuchia*, включающий два надсемейства – *Galesauroidae* Lydekker, 1889 и *Dvinioidae* Tatarinov, 1968 (в действительности *Dvinioidae* Sushkin, 1928). В первом надсемействе два семейства, *Procynosuchidae* Broom, 1937 и *Galesauridae* Lydekker, 1889. Род *Nanocynodon* включен в семейство *Galesauridae*.

В более поздней схеме (Татаринов, 2008) ранг *Procynosuchia* повышен до подотрядного. В составе подотряда выделены семейства *Procynosuchidae* Broom, 1937, *Galesauridae* Lydekker, 1889 (включающее *Thrinaxodontidae* Seeley, 1894), *Dviniidae* Sushkin, 1928 и *Silphedestidae* Haughton et Brink, 1954, а также условно практически не изученное семейство *Madysauridae* Tatarinov, 2003 из среднего триаса Киргизии). В семействе *Procynosuchidae* рассматриваются роды *Procynosuchus* (= *Galecranium*, *Galephrys*, *Mygalesaurus*, *Mygalesuchus*, *Nanictosuchus*), *Protocynodon*, *Leavachia*, *Cyrbasiodon*, *Uralocynodon*, сюда же включен род *Nanocynodon*. Семейство *Galesauridae*, не представленное в Восточной Европе, детально не характеризуется. Надо заметить, что единый таксон (*Galesauridae*) сохра-

нен для форм, близких к *Thrinaxodon* и *Galesaurus*, в работе Дж. Хопсона и Дж. Китчинга (Hopson, Kitching, 2001), однако Х. Сидор и Р. Смит (Sidor, Smith, 2004) исключают *Thrinaxodon* из семейства *Galesauridae*.

Особого внимания заслуживает описание наиболее древнего цинодонта Южной Африки – *Charassognathus gracilis* Botha, Abdala et Smith, 2007 из отложений зоны *Tropidostoma*. Авторы (Botha et al., 2007) отмечают, в качестве характерных для наиболее примитивных цинодонтов, две структуры – наличие вырезки на каудальной стороне основания корonoидного отростка и вырезку на нижнем крае *squamosum*, в которую выходит латеральный край *quadratojugale*. Первая структура в той или иной степени выражена у всех примитивных *Theromorpha* (*incisura angularis ossis dentalis*, ср., напр., Ivakhnenko, 2005, рис. 32, “iad”) и может быть связана с прохождением лицевых сосудов, у млекопитающих огибающих край *dentale* и идущих в тканях угла рта в лицевую область. Вторая структура также характерна для всех *Theromorpha* и представляет собой остаток *incisura subapsida* (вырезки, разделяющей *jugale* и *quadratojugale*), задний край которой образует *quadratojugale*. Субапсидная вырезка сильно развита у *Edaphosauria* и *Anomodontia*, у млекопитающих сохраняется в виде *fissura retrosquamosa*. По пропорциям черепа, соотношению длин орбит, теменной и предглазничной областей, относительной позиции клыка и относительной длины заклыковой области, *Charassognathus* (см. Botha et al., 2007, рис. 4А) и *Procynosuchus* (см. Battail, 1991, рис. 2С) близки. Существенно различаются эти формы наличием у *Charassognathus* очень массивного в основании клыка и, видимо, связанного с этим отсутствием предклыковых зубов, что аналогично наблюдаемому у *Dvinia*. Видимо, наиболее существенно и надежно по известным пока чертам примитивные группы цинодонтов различаются только строением зубов. Поскольку, как уже отмечалось, остатки примитивных цинодонтов Восточной Европы представлены в основном отдельными зубами и челюстными костями, именно этот параметр является наиболее интересным для данного исследования и должен быть рассмотрен подробнее.

Коронки буккальных, заклыковых зубов примитивных *Cynodontia* имеют главную вершину и различное число дополнительных (аксессуарных) бугорков. Строение коронок существенно усложняется спереди назад, и наиболее сложно обычно устроены последние зубы нижней челюсти (см., напр., Srompton, 1963; Kemp, 1979). Исходная конструкция примитивных зубов и их начальная эволюция у *Cynodontia*, если судить по строению первых заклыковых зубов, явно мало отличались от описанного для *Eotherapsida* (Ivakhnenko, 2008, с. 929). Первично зубы исходных мелких насекомоядных форм, видимо, представляли собой упло-

щенные лабио-лингвально конусы с острыми передним и задним кантами. В ходе оптимизации конструкции формировались акцессорные латеральные бугры, предохранявшие от застревания в вязком хитине и вызывавшие его дробление. Распространение акцессорных бугров сначала на лингвальную сторону коронки, а затем и на лабиальную, формировало типичный сложный буккальный зуб цинодонта. По строению последних в ряду, наиболее усложненных, коронок, можно выделить пять основных типов зубов примитивных цинодентов, что, возможно, в определенной мере соответствует и систематической схеме.

Тип I. Наиболее примитивная конструкция зуба представляет собой уплощенный лабио-лингвально конус, удлинненно-овальный в сечении основания. По сторонам главной вершины имеются как минимум передний и задний акцессорные зубцевидные бугры.

Такие зубы описаны для *Charassognathus* (см. Botha et al., 2007, рис. 4B). Судя по описанию, у этой формы на лингвальной стороне коронки нет акцессорных бугров. Зубы такого типа могут быть исходными для всех остальных типов. Сходное строение зубов показывает Б. Баттай (Battail, 1991, рис. 7A) для *Silphedestes*. Однако положение этого рода в системе пока крайне проблематично (см., например, Mendrez, 1972a). Для *Silphedestes* было выделено особое семейство *Silphedestidae* (Haughton, Brink, 1954), и это мнение поддерживает ряд авторов (Brink, 1963; Battail, 1991), тогда как Хопсон и Китчинг (Hopson, Kitching, 1972) рассматривают *Silphedestes* как синоним *Procynosuchus*. Если в результате новых исследований подтвердится принадлежность *Silphedestes* к особому роду примитивных *Synodontia*, то семейство *Silphedestidae* Haughton et Brink, 1954 может объединить все формы с зубами подобного типа. В противном случае возможно выделение особого семейства, одним из главных диагностических признаков которого должно быть наличие зубов I типа.

Тип II. Относительно простые коронки, широкоовальные в сечении основания, с сильно развитой главной вершиной, в той или иной степени наклоненной назад. Обычно главная вершина несет острые передний и задний канты. Акцессорные бугры заходят на лингвальную поверхность спереди и сзади, однако не образуют непрерывно выраженного цингулюма, являясь практически выступами у основания основного бугра.

Зубы такого типа имеют представители семейства *Thrinaxodontidae* Seeley, 1894 – южноафриканские роды *Thrinaxodon* Seeley, 1894, *Bolotriodon* Coad, 1977 (= *Tribolodon* Seeley, 1894) и *Nanictosaurus* Broom, 1936 (= *Vaucrocynodon* Brink, 1951). Из описанных ранее восточноевропейских форм к этой группе относятся *Uralocynodon* Tatarinov, 1987 и *Nanocynodon* Tatarinov, 1968. Род *Uralocynodon*

(рис. 1, а–г) при первоописании был включен в семейство *Procynosuchidae* (Татаринов, 1987). Однако, в действительности последние буккальные зубы у этой формы достаточно типичны для типа II, овальные в сечении и без выраженного цингулюма. Наиболее существенное отличие зубов *Uralocynodon* от таковых *Thrinaxodon* (см. Crompton, 1963, рис. 4–9) заключается в существенно меньшем наклоне назад главной вершины – не более 3°–4°, тогда как у *Thrinaxodon* до 6°–8°. В этом отношении зубы *Uralocynodon* явно ближе к зубам *Nanictosaurus* (см. Van Heerden, 1976), но имеют заметно менее массивные боковые бугорки. Кроме того, в сечении средней части коронки зубы *Uralocynodon* несколько более расширенные и округлые, чем у *Thrinaxodon*, и основания акцессорных бугорков заметно более отходят от основания главной вершины, образуя зачаточную линию цингулюма. Видимо, род *Uralocynodon* вполне может рассматриваться как особый таксон, тем более, что эта форма имеет пять резцов и гораздо менее поднятый короноидный отросток зубной кости (менее 36° относительно линии зубного ряда против более 40° у южноафриканских родов). Кроме того, у *Uralocynodon* на боковой поверхности короноидного отростка почти не выражена мышечная площадка, характерная для *Thrinaxodon* и *Nanictosaurus*. Возможно, к этому же роду относится экз. ПИН, № 4549/8, изолированный средний буккальный зуб из местонахождения Климово-1 (Вологодская обл., Великоустюгский р-н; верхняя пермь, нижневятский подъярус). По строению зуб очень близок к первому или второму заклыковым зубам *Uralocynodon* и, видимо, может быть определен как *Uralocynodon* sp.

Второй восточноевропейский род, *Nanocynodon* (рис. 1, д), при первоописании был отнесен к *Galesauridae* (Татаринов, 1968), но позже Татаринов (2008), вслед за А. Бринком (Brink, 1988), включил род в состав семейства *Procynosuchidae*. Однако эта форма имеет строение зубов, принципиально отвечающее типу II, с не выраженным цингулюмом на лингвальной поверхности. Надо отметить, что Б. Баттай и М. Сурков (Battail, Surkov, 2000) рассматривали род в составе семейства *Thrinaxodontidae*. Характерной особенностью является наличие небольшого числа (не более трех на коронке предпоследнего зуба) относительно крупных акцессорных бугорков с каждой стороны главной вершины. Возможно, аналогичное уменьшение числа и укрупнение размеров акцессорных бугров могло привести к формированию зубов типа *Volotriodon*. Наиболее примитивную конструкцию зубов в этой группе имеет *Novocynodon* gen. nov. из средней перми Восточной Европы (рис. 2), описанный ниже.

Тип III. Узко-овальные в основании коронки, без цингулюма, с плоской в сечении главной вершиной, обычно резко наклоненной назад. Акцес-

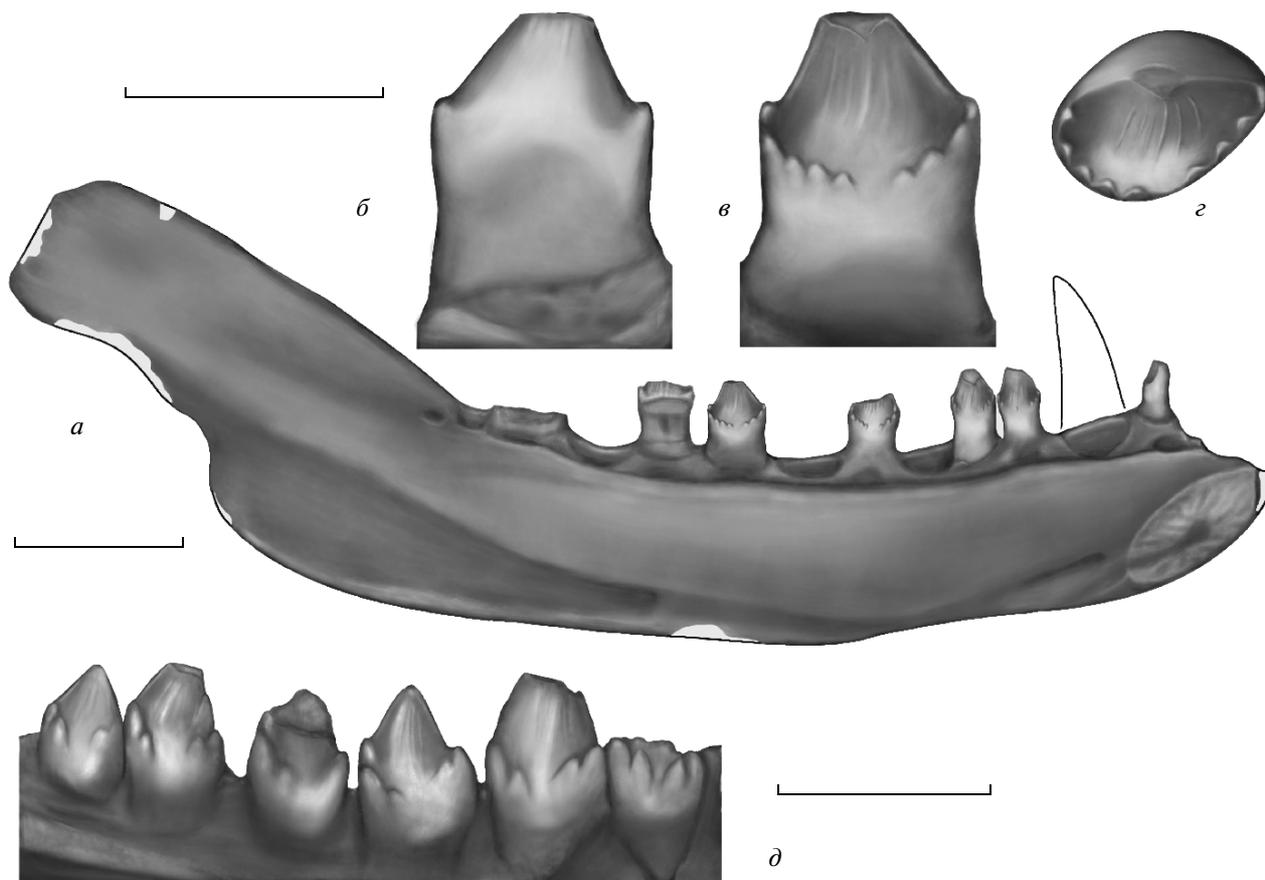


Рис. 1. Thrinaxodontidae: *a–c* – *Uralocynodon tverdokhlebovae* Tatarinov, 1987, голотип СГУ, № 104В/308, левая зубная кость; Оренбургская обл., местонахождение Блюменталь-3; верхняя пермь: *a* – зубная кость лингвально, *b–c* – шестой заклыковый зуб лабиально (*b*), лингвально (*c*) и окклюзиально (*c*); *d* – *Nanosynodon seductus* Tatarinov, 1968, голотип ПИН, № 2415/1, задняя часть буккального зубного ряда правой зубной кости лингвально; Кировская обл., местонахождение Большое Линово; верхняя пермь. Длина масштабной линейки: *a* – 0.5 см, *b–c* – 0.2 см, *d* – 0.25 см.

сорные бугры тонкие, развиты по переднему и (преимущественно) заднему краям. Коронка в целом приобретает вид уплощенного режущего лезвия.

Очень наглядно такие зубы показаны, например, для *Progalesaurus* (Sidor, Smith, 2004, рис. 6). Возможно, этот путь привел к формированию режущих зубов крупных хищников типа *Cynognathus*. Формы с зубами типа III (семейство *Galesauridae* Lydekker, 1890) пока не обнаружены на территории Восточной Европы. Эта группа хорошо представлена в поздней перми–раннем триасе Южной Африки (отложения зон *Dicynodon*–*Lystrosaurus*), типичные формы: *Cynosaurus* Schmidt, 1927, *Galesaurus* Owen, 1859, *Progalesaurus* Sidor et Smith, 2004.

Тип IV. Усложненные коронки, округлые или даже несколько поперечно-удлиненные в сечении основания, с развитым лингвальным цингулом, весь внутренний край которого ограничен относительно высокими округлыми аксессуарными буграми. Высота главной вершины заметно

больше высоты аксессуарных бугорков. Узкий, но отчетливый цингулом.

Формы с зубами такого типа объединяются в семейство *Procynosuchidae* Broom, 1937, включавшее до настоящего времени только род *Procynosuchus*. Согласно ревизии (Hopson, Kitching, 1972), его синонимами являются роды *Paracynosuchus*, *Mygalesaurus*, *Aelurodraco*, *Leavachia*, *Galeophrys*, *Galecranium*, *Silphedestes*, *Protocynodon*, *Silphedocynodon*, *Scalopocynodon*, *Nanictosuchus*. В настоящее время в синонимы рода *Procynosuchus* включены также роды *Cyrbasiodon* и *Parathrinaxodon* (см. Abdala, Allinson, 2005), при этом предложено сохранить в качестве валидного более позднее родовое название *Procynosuchus* Broom, 1937 (Kammerer, Abdala, 2009), как наиболее употребляемое в литературе. В определенной мере это оправдано, поскольку синонимы являются субъективными.

Для Восточной Европы описан *Cyrbasiodon vladimirensis* Tatarinov, 2004 (Татаринов, 2004), по небольшому фрагменту задней части левой верх-

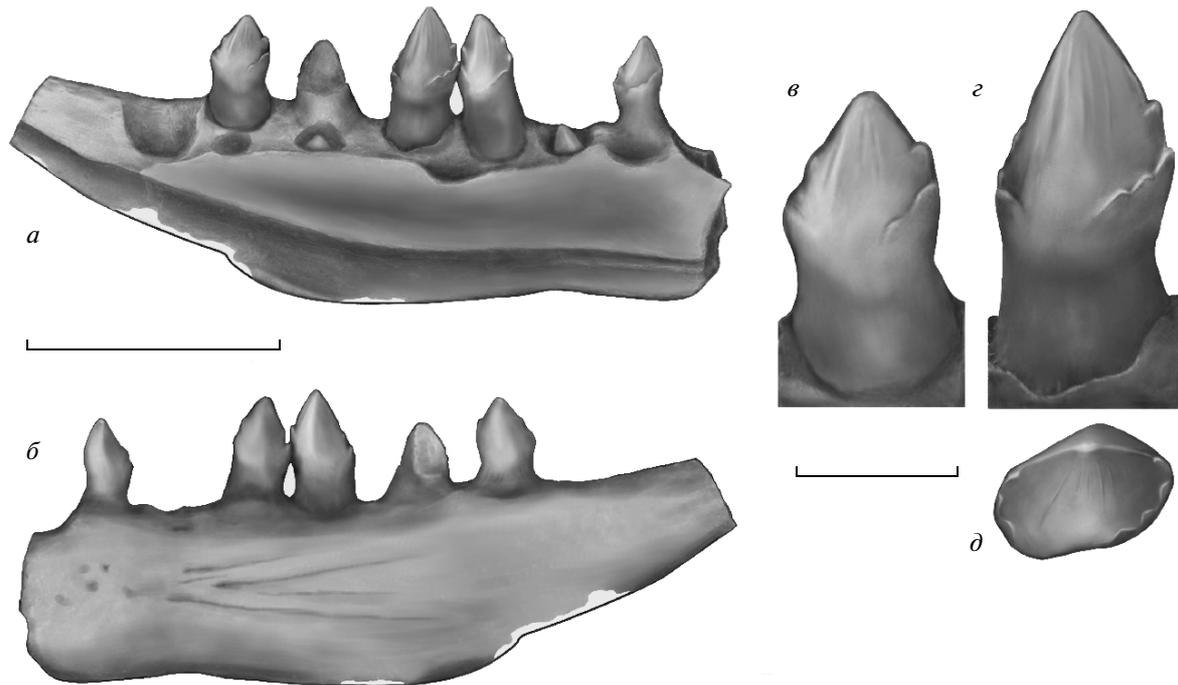


Рис. 2. *Novocynodon kutorgai* sp. nov., голотип ПИН, № 2793/6, часть левой зубной кости; Оренбургская обл., местонахождение Ново-Никольское-3; средняя пермь: *a, б* – зубная кость лингвально (*a*) и лабиально (*б*), *в* – шестой заклыковый зуб лингвально, *з, д* – четвертый заклыковый зуб лингвально (*з*) и окклюзиально (*д*). Длина масштабной линейки: *a, б* – 0.5 см, *в–д* – 0.1 см.

не челюстной кости (рис. 3, *a–в*) с сохранившимися коронками шестого и седьмого заклыковых зубов. Южноафриканский типовой вид, *Cyrbasiodon booysei* Broom, 1931, известный также по верхнечелюстной кости, детально описан К. Мендрез (Mendrez, 1972b). Сравнение имеющегося фрагмента и описанного материала показало, что приведенные при первоописании (Татаринов, 2004) признаки различий двух видов не могут быть приняты: 1). заднее верхнегубное отверстие открывается на уровне третьего сзади заклыкового зуба – судя по альвеолам, различимое на образце отверстие расположено на уровне четвертого сзади зуба, однако расположение губных отверстий крайне непостоянно, и обычно отличается даже на разных сторонах одного черепа; 2). площадка для небной кости на вентральной поверхности максиллы несколько короче – и у *Procynosuchus* (см. Kemp, 1979, рис. 2), и у “*Cyrbasiodon*” (см. Mendrez, 1972b, рис. 2) площадка причленения небной пластины *palatinum* проходит примерно от уровня промежутка четвертого-пятого зубов до начала альвеолы десятого, и именно фрагмент этого района сохранился у “*C.*” *vladimirensis*, имея на всем протяжении палатинального края верхнечелюстной кости следы шва. В то же время, сравнение строения сохранившихся коронок шестого-седьмого заклыковых зубов “*C.*” *vladimirensis* и “*C.*” *booysei* (Mendrez, 1972b, рис. 6, фиг. 2–3) пока-

зало, что некоторые различия все же заметны. Несколько можно судить, у восточноевропейской формы главная вершина несколько более низкая относительно размера коронки и заметно более широкая в основании; коронки зубов более округлые, преимущественно за счет более сильного развития цингулюма. Кроме того, для всех описанных в этом отношении южноафриканских экземпляров (как процинозухов, так и некоторых тринаксодонтид) обычно отмечены и изображены тонкие радиальные гребешки, идущие вниз вдоль главной вершины. Необычно, что у “*C.*” *vladimirensis* эти гребешки извилистые и местами бифуркирующие. Не исключено, что “*C.*” *vladimirensis* принадлежит к особому роду, однако фрагментарность сохранившегося материала позволяет формально лишь сохранить особый вид – *Procynosuchus vladimirensis* (Tatarinov, 2004). К характеристике имеющегося экземпляра, следует отметить, что на режущих кантах главной вершины заметна слабая неправильная “пильчатость”, более ясная на заднем канте. Из того же местонахождения известна коронка очень маленького, явно сменного зуба ювенильного экземпляра (см. рис. 3, *з*), имеющего семь аксессуарных бугорков, что может свидетельствовать об увеличении числа бугорков на последних зубах челюстной серии, как это обычно и для рода *Procynosuchus* (в том числе и для “*Cyrbasiodon*”).

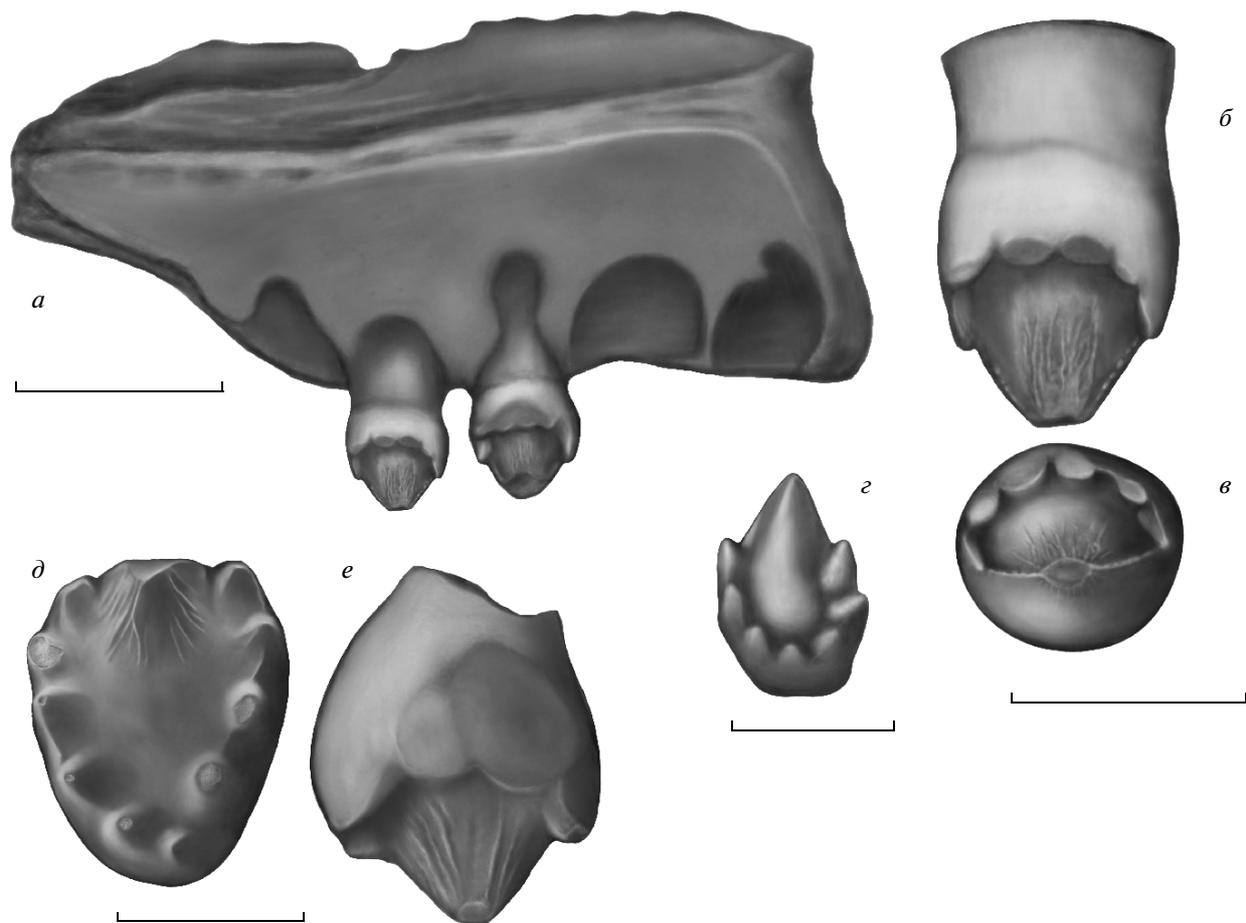


Рис. 3. Procyonuchidae: *a–c* – *Procynosuchus vladimirensis* (Tatarinov, 2004); Владимирская обл., местонахождение Гороховец, верхняя перма: *a–b* – голотип ПИН, № 4818/35, фрагмент левой верхнечелюстной кости, *a* – лингвально, *b, в* – шестой заклыковый зуб лингвально (*б*) и окклюзиально (*в*); *с* – экз. ПИН, № 4818/36, коронка буккального зуба ювенильной особи, окклюзиальная поверхность; *d, e* – *Sludica bulanovi* sp. nov.; Вологодская обл., местонахождение Марьюшкина Слуда-С; верхняя перма: *d* – голотип ПИН, № 4412/20, один из последних заклыковых зубов, окклюзиальная поверхность, *e* – экз. ПИН, № 4412/21, средний зуб буккального ряда лингвально. Длина масштабной линейки: *a* – 0.5 см, *б–в* – 0.25 см, *с–e* – 0.1 см.

Очень большой интерес представляет крайне фрагментарный материал из местонахождения Марьюшкина Слуда. Это четыре изолированные коронки зубов очень маленьких особей, возможно, ювенильных. Три из них представляют собой вполне типичные для всех процинозухов коронки передних заклыковых зубов, с относительно высокой и массивной главной вершиной и мелкими (от пяти до семи) аксессуарными бугорками, со слабо развитым цингулюмом. Четвертый экземпляр принадлежит одному из последних заклыковых (видимо, последнему), с невысокой главной вершиной и необычным строением цингулярной области. Несмотря на фрагментарность, материал явно заслуживает специального описания в качестве новой формы – *Sludica bulanovi* gen et sp. nov.

Тип V. Наиболее усложненные коронки, поперечно-овальные в сечении, с развитием цингулюма и аксессуарных бугров на лабиальной стороне.

При этом главная вершина по высоте относительно слабо превышает хорошо развитые аксессуарные бугры, и окклюзиальная поверхность коронки уплощена.

Такие зубы известны пока только для *Dvinia* (см. Конжукова, 1949, рис. 8, 9). На наиболее усложненных расширенных коронках последних зубов нижней челюсти развиваются дополнительные внутренние бугорки на площадке лингвального цингулюма (Татаринов, 1971, рис. 6). Исходным для этого типа коронок вполне может быть тип IV (что показывают зубы рода *Sludica* gen. nov.), а результатом такого же направления эволюции зубов могут быть расширенные уплощенные зубы некоторых групп высших цинодонтосов (например, *Trirachodontidae*) с центральным положением основного бугра. Семейство *Dviniidae* Sushkin, 1928 представлено только одним родом и видом, *Dvinia prima* Amalitzky, 1922 (= *Permocynodon sushkini*

Woodward, 1932) из поздней перми Восточной Европы, достаточно описанным в литературе (см. Татаринов, 1974).

СЕМЕЙСТВО THRINAXODONTIDAE SEELEY, 1894

Род *Novocynodon Ivachnenko, gen. nov.*

Название рода по началу названия местонахождения Ново-Никольское и термину “цинодонт”.

Типовой вид — *Novocynodon kutorgai sp. nov.*

Диагноз. Буккальные зубы высокие (высота средних зубов нижнего ряда составляет не менее 70% высоты зубной кости под ними). В заклыковом ряду только семь зубов, с высокими коронками и очень небольшими аксессуарными буграми, главная вершина очень слабо наклонена назад (не более 1° – 1.5°), ее высота значительно больше половины высоты всей коронки.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От остальных родов семейства отличается очень высокими коронками буккальных зубов (соответствующая высота коронок обычно около 50% высоты *dentale*, даже у *Thrinaxodon* не более 40%), коротким зубным рядом (у остальных форм не менее 10 зубов), высотой главной вершиной (обычно примерно половина высоты коронки, а у *Thrinaxodon* даже менее).

Замечания. Зубы *Novocynodon* представляют собой очень примитивную конструкцию. Фактически коронку зуба формирует большая главная вершина с очень маленькими латеральными передним и задним аксессуарными бугорками и еще более мелкими немногочисленными лингвальными. При этом главная вершина сохраняет краевые режущие канты, но почти не уплощена, широкоовальная в сечении даже своей верхней части, и очень слабо наклонена назад. Такой зуб может рассматриваться как прямое производное зуба типа I; в свою очередь, его производными могут быть зубы типа *Thrinaxodon* со значительным сжатием коронки и сильным наклоном основного бугра — как переход к режущим зубам типа III, или расширенному, с зачатком цингулюма зубу *Uralocynodon*, в свою очередь, исходному и для широких давящих зубов типа IV, и для дробящих зубов с усиленными немногочисленными аксессуарными буграми линии *Nanocynodon* — *Bolotriodon*.

Novocynodon kutorgai Ivachnenko, sp. nov.

Название вида в честь российского палеонтолога, автора описаний первых восточноевропейских тероморф, С.С. Куторги.

Голотип — ПИН, № 2793/6, часть левой зубной кости; Оренбургская обл., Александровский р-н, местонахождение Ново-Никольское-3; средняя пермь, уржумский ярус.

Описание (рис. 2). Фрагмент левой зубной кости, спереди ограниченный задней стенкой альвеолы клыка. Судя по сохранившемуся основанию, корonoидный отросток был узким и, видимо, очень пологим (менее 30°). Семь заклыковых зубов, первый и предпоследний (от последнего сохранилась лишь альвеола) заметно уступают по высоте средним. Коронка предпоследнего зуба (рис. 2, в) имеет более низкую главную вершину и слабые развитые аксессуарные бугорки, чем коронки сохранившихся третьего и четвертого зубов (рис. 2, г). Сечение основания коронки (рис. 2, д) неправильно-овальное, с выпуклой лабиальной поверхностью и несколько уплощенными лингвальной и задней поверхностями.

Размеры в мм. Длина фрагмента *dentale* — 14.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PROCYNOSUCHIDAE BROOM, 1937

Род *Sludica Ivachnenko, gen. nov.*

Название рода по местонахождению МARYOШКИНА СЛУДА.

Типовой вид — *Sludica bulanovi sp. nov.*

Диагноз. Коронка последних буккальных зубов поперечно-овальная, с примерным соотношением осей как 4 : 3, овал более широкий лабиально, заужен лингвально. Ширина цингулюма примерно равна ширине основания главной вершины. По краю цингулюма развито 10 аксессуарных бугров, основания переднего и заднего латеральных несколько выступают на лабиальную поверхность коронки.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. Полностью сохраняя все особенности строения зубов, характерные для других родов семейства, отличается поперечным удлинением цингулюма с большим числом краевых аксессуарных бугорков.

Замечания. Формально данный род принадлежит к семейству *Procynosuchidae*, поскольку имеет заклыковые зубы, наиболее близкие к типу IV. В то же время, очень сильное развитие цингулюма с увеличенным числом аксессуарных бугорков может означать и принадлежность к особому надродовому таксону, хотя пока материала для такого утверждения явно не достаточно. Специальное изучение имеющегося материала по *Dvinia prima* (колл. ПИН, экз. №№ 2005/2469, 2245/237) показало, что у этой формы даже передние заклыковые зубы, еще округлые в сечении основания, уже имеют узкий лабиальный цингулюм с аксессуарными бугорками. Возможно, тип строения зубов *Sludica* может быть исходным для более сложных зубов *Dvinia* (см. ниже), а также для зубов высших цинодонтов с краевым основным бугром (типа зубов *Diademodon*).

Sludica bulanovi Ivachnenko, sp. nov.

Название вида в честь автора находки, палеонтолога В.В. Буланова.

Голотип — ПИН, № 4412/20, коронка нижнечелюстного буккального зуба; Вологодская обл., Великоустюгский р-н, местонахождение Марьюшкина Слуда-С; верхняя пермь, верхнесеверодвинский подъярус.

Описание (рис. 3, *д–е*). Несмотря на очень маленькие размеры, все известные экземпляры представляют собой коронки уже функционировавших зубов. Об этом говорят хорошо развитые площадки стирания, лингвальные у верхнечелюстных зубов, и лабиальные у нижних (см. Kemp, 1979). Так, голотип несет площадку по наружной поверхности главной вершины (рис. 3, *д*), экз. ПИН, № 4412/21 (рис. 3, *е*) имеет сильно выраженные, почти плоские площадки по средним бугоркам цингулома, экз. ПИН, № 4412/22, с очень высокой главной вершиной (видимо, один из передних заклыковых зубов) — такие же площадки, но очень маленькие.

Размеры в мм. Наибольший диаметр коронки голотипа — 1.7.

Материал. Кроме голотипа, из типового местонахождения три изолированных передних буккальных зуба, экз. ПИН, №№ 4412/21–23.

* * *

Остатки *Cynodontia* редки в отложениях перми территории Восточной Европы, тогда как для Южной Африки они являются достаточно обычным компонентом ориктоценозов. Вряд ли это связано с малой ролью группы в наземных сообществах, скорее, соответствует относительно высоконаземному образу жизни большинства представителей и коррелирует с более водным характером известных экотопов, реконструируемых по исследованным местонахождениям территории Восточной Европы (Ивахненко, 2005). Это в определенной мере подтверждается достаточным разнообразием состава восточноевропейских *Cynodontia*, поскольку, по сравнению с Южной Африкой, здесь отсутствуют только *Galesauridae*, но в то же время имеются эндемичные *Dviniidae*. Интересно, что *Dvinia* имеет очень своеобразную зубную систему, с сильным развитием аддукторной мускулатуры и своеобразными “дробящими” зубами. Не исключено, что эта биоморфа была связана с приводными экотопами, являлась в определенной мере склерофагом и питалась раковинными членистоногими, остатки которых обычны для ориктоценозов местонахождений приводных экотопов.

На территории Гондваны примитивные *Cynodontia* известны пока только из отложений верхней перми (Botha et al., 2007), в зоне *Tropidostoma*

(*Charassognathus*), зоне *Cistecephalus* (*Scalopocynodon* = *Procynosuchus*) и зоне *Dicynodon* (*Procynosuchus*, *Nanictosaurus*, *Cynosaurus*). На территории Восточной Европы наиболее древняя форма, *Novocynodon kutorgai*, происходит из отложений средней перми. Это хорошо подтверждено комплексом типового местонахождения Ново-Никольское-3: *Melosauridae* Fritsch, 1885: *Konzhukovia vetusta* (Konzhukova, 1955); *Lanthanosuchidae* Efremov, 1946: *Chalcosaurus lukjanovae* (Ivachnenko, 1980); *Anteosauridae* Boonstra, 1954: *Titanophoneus* sp.; *Ulemicidae* Ivachnenko, 1996: *Ulemica efremovi* Ivachnenko, 1995. Этот состав полностью отвечает Ишеевскому фаунистическому комплексу (приблизительно соответствует фауне зоны *Tariposcephalus* Южной Африки).

Все остальные находки происходят из отложений верхней перми. Одно местонахождение (Марьюшкина Слуда-С, *Sludica bulanovi*) отвечает Ильинскому фаунистическому субкомплексу (соответствует фауне зоны *Cistecephalus* Южной Африки). Остальные местонахождения: Гороховец (*Procynosuchus vladimirensis*), Соколки (*Dvinia prima*), Климово-1 (*Uralocynodon* sp.), Блюменталь-3 (*Uralocynodon tverdokhlebovae*) и Большое Линово (*Nanocynodon seductus*) — приблизительно одновозрастны, отвечают Соколовскому фаунистическому субкомплексу (соответствует фауне зоны *Dicynodon* Южной Африки).

В триасовых отложениях Восточной Европы остатки *Cynodontia* пока не обнаружены, описанные ранее формы (*Antecosuchus ochevi* Tatarinov, 1973, *Neotrirachodon expectatus* Tatarinov, 2002, *Scalenodon boreus* Tatarinov, 1973) относятся к тероцефалам семейства *Bauriidae* (Battail, Surkov, 2000). Напротив, на территории Южной Африки наибольшее таксономическое разнообразие *Cynodontia* приходится, пожалуй, именно на триасовое время (см. Rubidge, 1995). Пока не ясно, является ли отсутствие находок цинодонт в триасе Восточной Европы артефактом или связано с какими-то неизвестными пока особенностями биоты или экотопов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ивахненко М.Ф. Сравнительный мониторинг фаун позднепермских тетрапод территорий Восточной Европы и Южной Африки // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 69–75.
- Конжукова Е.Д. К морфологии *Permocynodon* и эволюции зубного аппарата *Cynodontia* // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 20. С. 94–129.
- Сушкин П.П. *Permocynodon*, новый род *Cynodontia* // Тр. 3 Всеросс. съезда зоол. анат. гистол. Л.: Изд-во АН СССР, 1928. С. 125–128.
- Сушкин П.П. *Permocynodon*, цинодонт из верхнепермских отложений р. Северной Двины // Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. 1935. Т. 4. С. 49–52.

- Татаринов Л.П.* Новые териодонты из верхней перми СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 32–46.
- Татаринов Л.П.* К морфологии и систематике северодвинских цинодонтов // Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971. С. 114–142 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 130).
- Татаринов Л.П.* Териодонты СССР. М.: Наука, 1974. 240 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 143).
- Татаринов Л.П.* Новый примитивный цинодонт из верхней перми южного Приуралья // Палеонтол. журн. 1987. № 3. С. 110–114.
- Татаринов Л.П.* Позднепермские териодонты (Reptilia) из местонахождения Гороховец (Россия, Владимирская область) // Палеонтол. журн. 2004. № 3. С. 81–83.
- Татаринов Л.П.* Инфракласс Therosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. М.Ф. Ивахненко, Е.Н. Курочкин. М.: Геос, 2008. С. 184–223.
- Abdala F., Allinson M.* The taxonomic status of Parathrinaxodon proops (Therapsida, Cynodontia), with comments on the morphology of the palate in basal cynodonts // Palaeontol. Afr. 2005. V. 41. P. 45–52.
- Amalitzky V.P.* Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the upper Permian of North Dvina // Bull. Acad. Sci. St. Petersburg. Ser. 6. 1922. V. 16. P. 329–340.
- Battail B.* Les cynodontes (Reptilia, Therapsida): une phylogenie // Bull. Muséum Nat. Hist. Natur. Sect. C. 1991. V. 13. № 1–2. P. 17–105.
- Battail B., Surkov M.V.* Mammal-like reptiles from Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia/ Eds. M. Benton, M.A. Shishkin, D.M. Unwin, E.N. Kurochkin. Cambridge: Univ. Press, 2000. P. 108–115.
- Botha J., Abdala F., Smith R.* The oldest cynodont: new clues on the origin and early diversification of the Cynodontia // Zool. J. Linn. Soc. 2007. V. 149. P. 477–492.
- Brink A.S.* A new skull of the procynosuchid cynodont *Leavachia duvenhagei* Broom // Palaeontol. Afr. 1963. V. 8. P. 57–75.
- Brink A.S.* Illustrated bibliographical catalogue of the Synapsids (2) // Rep. S. Afr. Geol. Surv. Pretoria. 1988. V. 10. № 2. P. var.
- Crompton A.W.* Tooth replacement in the cynodont *Thrinaxodon liorhinus* Seeley // Ann. S. Afr. Museum. 1963. V. 46. P. 479–521.
- Haughton S.H., Brink A.S.* A bibliographical list of Reptilia from the Karroo beds of Africa // Palaeontol. Afr. 1954. V. 2. P. 1–187.
- Hopson J.A., Kitching J.W.* A revised classification of cynodonts (Reptilia; Therapsida) // Palaeontol. Afr. 1972. V. 14. P. 71–85.
- Hopson J.A., Kitching J.W.* A probainognathian cynodont from South Africa and the phylogeny of nonmammalian cynodonts // Bull. Museum Comp. Zool. Harvard Univ. 2001. V. 156. P. 5–35.
- Ivakhnenko M.F.* Morphology of the Gorgonopidae and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) // Paleontol. J. 2005. V. 39. Suppl. 4. P. 393–511.
- Ivakhnenko M.F.* Cranial morphology of the Dinomorpha (Eotherapsida) // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 9. P. 859–995.
- Kammerer C.F., Abdala F.* *Procynosuchus* Broom, 1937 (Therapsida, Cynodontia): proposed precedence over *Cyrbasiodon* Broom, 1931 and *Parathrinaxodon* Parrington, 1936 // Bull. Zool. Nomencl. 2009. V. 66. № 1. P. 64–69.
- Kemp T.S.* The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships // Phil. Trans. Roy. Soc. Ser. B. 1979. V. 285. P. 73–122.
- Mendrez C.H.* Revision du genre *Protocynodon* Broom, 1949 et discussion de sa position taxonomique // Palaeontogr. Afr. 1972a. V. 14. P. 19–50.
- Mendrez C.H.* On *Cyrbasiodon boycei*, Broom, 1931 (Cynodontia, Procynosuchidae) from South Africa // Palaeontol. Afr. 1972b. V. 14. P. 51–69.
- Rubidge B.S.* (ed.) Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup). Biostratigraphic, ser. 1. Witwatersrand: B. Price Inst. Palaeontol. Press, 1995. P. 1–46.
- Sidor C.A., Smith R.M.H.* A new galesaurid (Therapsida: Cynodontia) from the Lower Triassic of South Africa // Palaeontology. 2004. V. 47. Pt 3. P. 535–556.
- Sushkin P.P.* Permocynodon, a cynodont reptile from the Upper Permian of Russia // Proc. X Intern. Zool. Congr. Sect. 4, Vertebrates. Budapest, 1929. P. 804–808.
- Tatarinov L.P.* Morphology and systematics of the Northern Dvina cynodonts (Reptilia, Therapsida; Upper Permian) // Postilla. 1968. V. 125. P. 1–51.
- Van Heerden J.* The cranial anatomy of *Nanictosaurus rubidgei* Broom and the classification of the Cynodontia (Reptilia: Therapsida) // Navors. Nasion. Museum. 1976. V. 3. P. 141–164.
- Watson D.M.S., Romer A.S.* A classification of therapsid reptiles // Bull. Museum Com. Zool. Harvard Univ. 1956. V. 114. № 2. P. 37–89.
- Woodward A.S.* Zittel's text-book of palaeontology. V. 2. Pt 1. L.: McMillan & Co, 1932. 464 p.

Permian Cynodontia (Theromorpha) of Eastern Europe

M. F. Ivakhnenko

A collection of Cynodontia from the Permian of Eastern Europe is revised. The taxonomic position of a number of previously described forms is reconsidered. New taxa, *Novocynodon kutorgai* gen. et sp. nov. (Thrinaxodontidae) from the Middle Permian and *Sludica bulanovi* gen. et sp. nov. (Procynosuchidae) from the Upper Permian, are described.

Keywords: Theromorpha, Cynodontia, systematics, new taxa, Permian, Eastern Europe.