

На правах рукописи

СУЧКОВА Юлия Александровна

**ПЕРМСКИЕ ПРИСТЕРОЗАВРИИ
(THEROSERHALIA)
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ**

1.6.2 – палеонтология и стратиграфия

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва
2022

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук (ПИН РАН)

Научный руководитель:

Голубев Валерий Константинович, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник лаборатории палеогерпетологии ПИН РАН

Официальные оппоненты:

Наугольных Сергей Владимирович, доктор геолого-минералогических наук, главный научный сотрудник лаборатории палеофлористики отдела стратиграфии Федерального государственного бюджетного учреждения науки Геологический институт Российской академии наук

Скучас Павел Петрович, доктор биологических наук, доцент кафедры зоологии позвоночных биологического факультета Санкт-Петербургского государственного университета

Ведущая организация:

Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования Казанский (Приволжский) федеральный университет

Защита состоится 30 марта 2022 г. в 15:00 на заседании диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01) на базе ПИН РАН по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (г. Москва, Ленинский проспект, д.33) и на официальном сайте ПИН РАН: <https://www.paleo.ru/upload/medialibrary/771/fvvxxagbgl7ychgc05rzflewae884ng.pdf>

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просим направлять по адресу: 117647, г. Москва, ул. Профсоюзная, д. 123, ПИН РАН, ученому секретарю диссертационного совета 24.1.200.01 (Д 002.212.01); факс +7 (495) 339-12-66

Автореферат разослан « » января 2022 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
к.г.-м.н.



В.А. Коновалова

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность проблемы

Тероцефалы – морфологически и экологически разнообразная группа пермских и триасовых тероморф. На территории Европейской России ее эволюционная история изучалась по позднепермским находкам, но более ранний этап развития оставался практически неизвестным. На территории Южной Африки этот этап охарактеризован находками примитивных (ранних, или базальных) тероцефалов, широко распространенных в среднепермских¹ фаунах *Eodicynodon*, *Tapinoscephalus* и *Endothiodon* (Smith et al., 2020).

Морфологически примитивные тероцефалы обычно определяются наличием зазубренных режущих кантов на зубах верхней и нижней челюсти, трех нижнечелюстных резцов, узких несрастающихся сошников, плоской пластинчатой кости и слабого нижнечелюстного симфиза, а также сохранением заднелобной кости и характерным строением зубной кости с покатым, отнесенным назад подбородочным выступом и массивным задне-нижним углом. Экологически все представители – хищники средних и крупных размеров с длиной черепа 13–47 см.

С территории Европейской России до недавнего момента был описан только один вид примитивных тероцефалов – *Porosteognathus efremovi* (Вьюшков, 1952), остатки которого составляют незначительную долю в сборах из местонахождения Ишеево (Республика Татарстан). В некоторых других коллекциях среднепермского возраста (местонахождение Малая Кинель и местонахождения в медистых песчаниках, Оренбургская обл.) были отмечены находки костей тероцефалов (Ефремов, 1954; Вьюшков, 1955б), но для точного определения их оказалось недостаточно. Таким образом, долгое время материалы по этой группе были крайне малочисленны и фрагментарны.

Открытие местонахождения Сундырь-1 (Республика Марий Эл) с новым фаунистическим комплексом пермских тетрапод, в котором роль доминирующих хищников играли примитивные тероцефалы (Голубев и др., 2011; Сучкова, 2018в), позволило собрать большое количество нового материала. Изолированные кости довольно хорошей сохранности из данного местонахождения открыли возможность для детального изучения морфологических структур черепа российских примитивных тероцефалов.

¹В данной диссертационной работе под «среднепермским» понимается интервал, примерно соответствующий гваделупскому отделу/эпохе.

Одновременно с этим был описан новый примитивный тероцефал *Gogynychus masyutinae* (Kammerer, Masyutin, 2018) из местонахождения Котельнич (Кировская обл.).

Последующая ревизия коллекций Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН (ПИН, Москва) и Вятского палеонтологического музея (ВПМ, Киров) выявила наличие в сборах с территории Европейской России еще двух таксонов примитивных тероцефалов (Сучкова, Голубев, 2019в).

Ранее известная по одному представителю группа на территории Европейской России теперь насчитывает пять родов и шесть видов. Новый материал позволяет существенно расширить наши знания об этих животных, уточнить их систематику и филогению, получить новые данные о палеогеографических связях с фаунами Гондваны, а также их экологии.

Степень разработанности темы исследования

До недавнего момента примитивные тероцефалы были известны на территории Европейской России по единственному представителю. Открытия новых примитивных тероцефалов в средней перми Европейской России были сделаны в последние годы (2018–2019 гг.), поэтому до настоящего исследования тема являлась практически неразработанной.

Цели и задачи исследования

Основными целями диссертационной работы являются: 1) определение таксономического разнообразия примитивных тероцефалов Европейской России, описание новых таксонов; 2) установление родственных связей внутри группы на основе анализа краниальной морфологии и ревизия ее системы; 3) выяснение особенностей экологии примитивных тероцефалов и их положения в структуре сообществ пермских тетрапод Европейской России.

Для достижения указанных целей были поставлены и решены следующие задачи: 1) изучение имеющихся в коллекциях ПИН и ВПМ образцов примитивных тероцефалов; 2) определение и каталогизация остатков примитивных тероцефалов из местонахождения Сундырь-1; 3) описание новых таксонов примитивных тероцефалов; 4) анализ их морфологических особенностей и установление родственных связей между таксонами внутри группы; 5) анализ экологической роли примитивных тероцефалов в сообществах пермских тетрапод Европейской России.

Научная новизна

В результате работы было описано два новых рода (*Julognathus*, *Koksharovia*) и три новых вида (*Julognathus crudelis*, *Koksharovia grechovi*, *Gogynychus sundyrensis*), а также определен как примитивный тероцефал

Biarmosuchooides romanovi. Представлена новая система группы, составлены и уточнены диагнозы всех входящих в него таксонов с территории Европейской России. Уточнены родственные связи российских ранних тероцефалов с южноафриканскими представителями, установлена их примитивность по отношению к южноафриканским ранним тероцефалам. Рассмотрены экология примитивных тероцефалов Европейской России и их положение в сообществах пермских тетрапод.

Теоретическое и практическое значение

Изучение ранних этапов эволюции тероцефалов очень важно для понимания происхождения, начальной радиации и последующей эволюции тероморф, для реконструкции процесса маммализации, а также для выяснения причин фаунистических преобразований в сообществах пермских тетрапод. Последнее особенно актуально при изучении кризисных тетраподных фаун, к которым относится сундырская.

Представленная работа выполнена в лаборатории палеогерпетологии Палеонтологического института РАН им. А.А. Борисяка под руководством кандидата геолого-минералогических наук В.К. Голубева.

Положения, выносимые на защиту

1. В средней перми Европейской России широко распространены примитивные тероцефалы: два рода и два вида в ишеевском комплексе, два рода и два вида в сундырском комплексе, два рода и два вида в котельничском субкомплексе соколковского комплекса.

2. Примитивные тероцефалы выделяются в подотряд *Pristerosauria* в составе семейств *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*. На территории Европейской России сем. *Scylacosauridae* представлено родами *Pogosteognathus*, *Biarmosuchooides*, *Julognathus*, *Koksharovia* gen. nov., а сем. *Lycosuchidae* – родом *Gorynychus*.

3. Открыт уникальный в эволюции тероцефалов и сообществ пермских тетрапод этап, в котором ниша доминирующего хищника полностью занята тероцефалами (сундырский фаунистический комплекс).

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность работы определяется значительным объемом детально изученного материала, хранящегося в коллекциях ПИН РАН (Москва) и ВПМ (Киров).

В процессе подготовки работы ее результаты докладывались на сессиях Палеонтологического общества (2017, 2018, 2019), на конференции «Пятнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов» (2018), годовичном собрании (научной конференции) секции

палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Палеострат-2018), на Международной молодежной конференции Головкинского (2020), на Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева (2020). По теме диссертации опубликованы две статьи в журнале, рекомендованном ВАК.

Структура и объем работы

Диссертация состоит из следующих разделов. Введение. Материалы и методы. Глава 1. История изучения пристерозаврий. Глава 2. Морфология черепа пристерозаврий. Глава 3. Систематическая часть. Глава 4. Филогенетические взаимоотношения пристерозаврий Европейской России. Глава 5. Пристерозаврии в животном мире тетрапод пермского периода. Заключение. Список литературы. Список условных обозначений к таблицам и рисункам. Объяснения к фототаблицам. Фототаблицы. Приложение. Объем работы 180 страниц машинописного текста, 16 рисунков, 13 фототаблиц. Список литературы включает 131 наименование, из них 88 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Во введении обоснована актуальность выбранной темы, указаны цель и задачи работы; описана степень научной разработанности проблемы, ее научная новизна, сформулированы основные положения, выносимые на защиту, обоснована теоретическая и практическая значимость исследования, даны сведения об апробации его результатов.

Материалы и методы

В этом разделе приводится список материалов по примитивным тероцефалам Европейской России из коллекций ПИН, №№ 5388 (Сундырь-1), 157 (Ишеево), 5468 (Дубовка-1), 272 (Малая Кинель), 5813 (Гремячка) и ВПМ, который включает в себя 194 образца. Большая часть этих образцов принадлежит сундырским тероцефалам и была найдена, отпрепарирована и каталогизирована с участием автора. К ранее известному материалу из коллекции № 157 (Ишеево) добавлены некоторые новые образцы, определенные автором как принадлежащие примитивному тероцефалу *Porosteognathus efremovi*. Материалы из местонахождения Гремячка (Татарстан) также были собраны в 2020 г. с участием автора.

Почти весь материал из местонахождения Сундырь-1 был отпрепарирован механически либо химически (с использованием 10% раствора уксусной кислоты). Изучение материала осуществлялось стандартным сравнительно-анатомическим методом.

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ПРИСТЕРОЗАВРИЙ

В этой главе в хронологическом порядке подробно описывается история изучения примитивных тероцефалов Южной Африки и Европейской России, начиная с 1894 г. и заканчивая 2021 г.

Отряд *Therogcephalia* был установлен Р. Брумом в 1903 г. Представители примитивных тероцефалов описывались в его работах, а также работах Л.Д. Бунстры, С. Хафтона, А. Бринка и Дж. Китчинга и др., морфологические исследования проводили Д.М.С. Вотсон, Л.Д. Бунстра, Э. Олсон, К. Кермак, К. Мендрез и др. Наиболее значимая работа была выполнена Ю. ван ден Хивером (*Van den Heever, 1994*), она определила современное понимание морфологии и систематики примитивных тероцефалов.

В классификациях разных авторов примитивные тероцефалы рассматривались в составе семейств *Pristerognathidae* Haughton, 1924, *Scylacosauridae* Broom, 1903, *Lycosuchidae* Nopsca, 1923, *Ictidosauridae* Broom, 1932, либо выделялись в самостоятельный таксон надсемейственного ранга: *Pristerosauria* Boonstra, 1953, *Scylacosauroida* Tatarinov, 1974, *Pristerosaurida* Tatarinov, 2008 или *Lycosuchida*, Ivakhnenko, 2011.

На территории Европейской России первый примитивный тероцефал был описан в 1952 г. Б.П. Вьюшковым. Только недавно стало ясно, что эти животные были гораздо обширнее распространены в пермских фаунах Европейской России. Этому способствовали открытия представителей группы в котельничском субкомплексе соколковского комплекса и сундырском комплексе (2018), а также определение как примитивного тероцефала *Biarmosuchooides* из ишеевского комплекса (2018).

Глава 2. МОРФОЛОГИЯ ЧЕРЕПА ПРИСТЕРОЗАВРИЙ

В этой главе рассмотрены особенности морфологии черепа примитивных тероцефалов.

Тероцефалы рассматриваются в данной работе как таксон отрядного ранга в составе класса *Theromorpha*. Дефиниция *Theromorpha* разработана М.Ф. Ивахненко (*Ivakhnenko, 2003, 2008, 2011; Ископаемые..., 2008*): тероморфы относятся к ангустистабулярам, апопарейалам, субапсидам, синапсидам и периангуляриям. *Theromorpha* разделяются на два подкласса: *Eotherapsida* и *Eutherapsida*, – различающиеся особенностями строения височного окна.

Тероцефалы относятся к Eutherapsida и характеризуются сохранением эпиптериковой полости между латеральной стенкой мозговой коробки и медиальной стенкой аддукторной ямы и сквамозобазальной конструкцией черепа. При сквамозобазальной конструкции чешуйчатая кость располагается топографически выше *crista parotica* и дорсально перекрывает теменную кость, а контакт заглазничной и чешуйчатой костей отсутствует. Оптимизация аддукторной мускулатуры при такой конструкции связана с латеральным отгибом скуловой дуги. В состав Eutherapsida входят Therocerphalia и Synodontia.

Дефиниция самого отряда Therocerphalia связана с наличием подглазничных окон на небе (*fenestropalatalia*). При этом в отряд обычно включаются *Whaitsiidae* и *Euchambersiidae*, хотя было высказано предположение об ошибочности такого подхода (Ivakhnenko, 2011). Другое отличие тероцефалов от цинодонтов – отсутствие характерного для вторых расширения задней части носовых костей с оттеснением челюстных от предлобных. У наиболее прогрессивных тероцефалов наблюдаются признаки формирования вторичного неба, но у них в его образовании не участвуют небные кости, как это происходит у цинодонтов.

Ниже приведены признаки, характеризующие примитивных тероцефалов (*Pristerosauria*).

1) Наличие на резцах, клыках и заклыковых зубах зазубренных режущих кантов, как у горгонопий и биармозухий. У всех прогрессивных хищных тероцефалов зазубренность и сами режущие канты на зубах исчезают. Клыки при этом становятся округлыми в сечении, тогда как у примитивных тероцефалов они остаются уплощенными.

2) Характерное строение нижнечелюстного симфиза: он рыхлый, со слабо выраженными контактными гребнями, как правило, вытянутый; пластинчатая кость либо не участвует в его образовании, либо участвует, но не образует латерального разрастания симфизной области, оставаясь плоской.

3) Подбородочный выступ развит, обычно покатый, низкий и отнесен далеко назад по зубной кости. Исключение – тероцефалы рода *Gorynychus*.

4) Наличие трех резцов в нижней челюсти.

5) Сохранение заднелобной кости.

6) Четко выраженный угловой изгиб задне-нижнего угла зубной кости и массивность кости в этой области.

7) Парные, несрастающиеся сошники.

Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В этой главе на основе морфологических данных рассмотрена систематика пристерозаврий и уточнен состав группы с включением в нее новых представителей из Европейской России.

Подотряд *Pristerosauria* в составе отряда *Therocephalia* противопоставляется подотряду *Eutherocephalia*. К настоящему моменту наиболее разработанной классификацией пристерозаврий является система Ю. ван ден Хивера (Van den Heever, 1987, 1994), изучившего обширный южноафриканский материал по этой группе и на основании более чем двадцати признаков в строении черепа разделивший ее на два семейства – *Scylacosauridae* Broom, 1903 и *Lycosuchidae* Nopsca, 1923. Последующие работы, в которых использовалась традиционная систематика, строились с учетом его наработок (Abdala et al., 2008, 2014), но и в кладистических исследованиях нашло свое отражение деление примитивных тероцефалов на сцилякозаврид и ликозухид (Huttenlocker, 2009; Kammerer, Masyutin, 2018). В данной работе автор придерживается взглядов на валидность указанных семейств и подразделяет подотряд *Pristerosauria* на семейства *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*. Семейства различаются длиной предглазничной части черепа, зубной формулой, развитием либо отсутствием *crista choanalis*, размерами межптеригоидной ямы и сфено-окципитальных бугров.

Российские *Pristerosauria*, как и южноафриканские, представлены длинномордыми *Scylacosauridae* (*Julognathus*, *Porosteognathus*, *Biarmosuchoides*, *Koksharovia*) и короткомордыми *Lycosuchidae* (*Gorynychus*). В то же время существует ряд отличий между российскими и южноафриканскими пристерозавриями. У южноафриканских *Scylacosauridae* зубы расположены на птеригоидном бугре, но отсутствуют на поперечных флангах птеригоидов, а у *Lycosuchidae* – наоборот, озублены поперечные фланги и нет зубов на бугре. У всех пристерозаврий Европейской России, для которых можно проследить эту деталь строения (*Porosteognathus*, *Gorynychus*, ?*Julognathus*), озублены как поперечные фланги, так и бугры птеригоидов. Есть некоторые отличия в зубной системе: у *Biarmosuchoides* и *Koksharovia* наблюдается необычно большое количество заклыковых зубов (15 и 13 соответственно), не отмеченное у южноафриканских сцилякозаврид. Число верхнечелюстных резцов у *Julognathus* (пять) меньше, чем у южноафриканских сцилякозаврид (шесть-семь). Кроме того, у него и у *Porosteognathus* не развит удлинённый сошниковый отросток на этой кости, характерный для южноафриканских представителей семейства. У *Julognathus* и *Gorynychus masyutinae* отсутствует предглазничная впадина, широко распространенная у южноафриканских пристерозаврий.

Из сказанного выше следует, что *Julognathus* наиболее отклоняется от южноафриканских пристерозаврий; возможно, он заслуживает помещения в собственное семейство, но данных для этого пока недостаточно.

В настоящей работе предложена следующая система пристерозаврий.

- КЛАСС **THEROMORPHA**
- ПОДКЛАСС **EUTHERAPSIDA**
- ОТРЯД **THEROCEPHALIA**
- ПОДОТРЯД **PRISTEROSAURIA**
- СЕМЕЙСТВО **SCYLACOSAURIDAE Broom, 1903**
 - Pristerognathus** Seeley, 1894
 - Pristerognathus polyodon* Seeley, 1894
 - Scylacosaurus** Broom, 1903
 - Scylacosaurus sclateri* Broom, 1903
 - Ictidosaurus** Broom, 1903
 - Ictidosaurus angusticeps* Broom, 1903
 - Glanosuchus** Broom, 1904
 - Glanosuchus macrops* Broom, 1904
 - Pardosuchus** Broom, 1908
 - Pardosuchus whaitsi* Broom, 1908
 - Alopecodon** Broom, 1908
 - Alopecodon priscus* Broom, 1908
 - Porosteognathus** Vjushkov, 1952
 - Porosteognathus efremovi* Vjushkov, 1952
 - Biarmosuchoides** Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994
 - Biarmosuchoides romanovi* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994
 - Julognathus** Sutschkova et Golubev, 2019
 - Julognathus crudelis* Sutschkova et Golubev, 2019
 - Koksharovia** gen. nov.
 - Koksharovia grechovi* gen. et sp. nov.
- СЕМЕЙСТВО **LYCOSUCHIDAE Nopsca, 1923**
 - Lycosuchus** Broom, 1903
 - Lycosuchus vanderrieti* Broom, 1903
 - Simorhinella** Broom, 1915
 - Simorhinella baini* Broom 1915
 - Gorynychus** Kammerer et Masyutin, 2018
 - Gorynychus masyutinae* Kammerer et Masyutin, 2018
 - Gorynychus sundyrensis* Sutschkova et Golubev, 2019

В этой же главе представлены новые диагнозы таксонов пристерозаврий Европейской России.

Семейство Scylacosauridae имеет следующий диагноз: предглазничная часть черепа длинная и узкая, crista choanalis на медиальной стороне альвеолы клыка присутствует, межптеригоидная яма узкая, сфено-окципитальные бугры маленькие, зубная формула I 5-7/3 prC 0-2/0 C 1-2/1 Pс 5-10/6-15. Некоторые признаки, характерные, по мнению ван ден Хивера (van den Heever, 1994), для данного семейства, исключены из диагноза: направление орбит, сужение морды позади клыков, характеристика вентральной поверхности лобных костей и др. (как сомнительные), вентромедиальный гребень на сошнике (известен у Eutherocerphalia и ликозухида Simorhinella) и развитие сошникового отростка предчелюстной кости. Распространение: средняя пермь Южной Африки (комплексные зоны *Eodicynodon*, *Tapinocephalus* и *Lycosuchus–Eumotosaurus*) и средняя пермь Европейской России (комплексные зоны *Ulemosaurus svijagensis*, *Suchonica vladimiri* и *Deltavjatia vjatkensis*).

Если Porosteognathus и ранее упоминался в работах зарубежных авторов как сцилякозаврид (Abdala et al., 2008), то Biarmosuchoides, Julognathus и Koksharovia отнесены к этому семейству впервые.

Biarmosuchoides был описан как представитель семейства Biarmosuchidae с указанием на необычное положение подбородочного выступа, смещенного далеко назад (Твердохлебова, Ивахненко, 1994). Позднее М.Ф. Ивахненко перенес его в Ictidorhinidae (Gorgonopia) (Ivakhnenko, 2003; Ивахненко, 2008). Но у биармозухид иначе выглядит вентральный край зубной кости, уплощенный и не имеющий расширенной площадки подбородочного выступа, характерной для пристерозаврий. Кроме того, сам подбородочный выступ у этих животных не смещен назад. Spleniale накладывается на dentale по «горгонопиевому» типу. При действительном сходстве в строении заклыковых зубов и скульптуре поверхности зубной кости Biarmosuchoides отличается и от иктидоринид строением подбородочного выступа и резцовой области зубной кости. По строению последней Biarmosuchoides удовлетворяет всем доступным для сравнения признакам примитивных тероцефалов: смещенный назад подбородочный выступ; медиальная поверхность кости за симфизом не несет характерного для горгонопий вдавления impressio mentalis ossis dentalis для вмещения передней части spleniale; симфизная площадка вытянутая, со слабо выраженными контактными гребешками; заклыковые зубы несут зазубренность по переднему и заднему режущим кантам. Вентральный край зубной кости Biarmosuchoides очень похож по строению на вентральный край зубной кости Julognathus. Поскольку для Julognathus известно количество нижнечелюстных резцов (три), строение задне-нижнего края зубной кости, венечного отростка и spleniale, его принадлежность к Pristerosauria несомненна. Это дает дополнительное основание

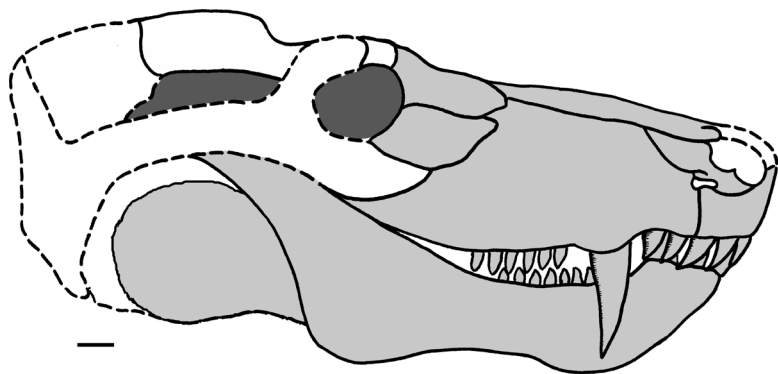


Рисунок 1. Реконструкция черепа *Julognathus crudelis* Sutschkova et Golubev, вид сбоку. Длина масштабной линейки – 2 см.

считать и *Viarmosuchoides* пристерозаврией, а не биармозухидом или иктидоринидом. Среди примитивных тероцефалов *Viarmosuchoides* заметно отличается от всех южноафриканских форм большим количеством заклыковых зубов – 15, тогда как у тех оно не превышает 9. Данных для выделения в самостоятельный таксон надродового ранга пока недостаточно, поэтому на данный момент *Viarmosuchoides* включен в состав семейства *Scylacosauridae*.

Julognathus – крупный тероцефал с зубной формулой $I\ 5/3\ C\ 1-2/1\ P_c\ 6/7-9$, удлинённой предглазничной частью черепа, хорошо развитой *crista choanalis* и зубами на птеригоидах как на бугре, так и на поперечных флангах (**рис. 1**). Отличается от всех южноафриканских форм меньшим количеством верхнечелюстных резцов (пять) в дополнение к типичному для всех российских примитивных тероцефалов озублению поперечных флангов птеригоидов.

Koksharovia имеет низкую, вытянутую, с многочисленными (13) заклыковыми зубами зубную кость и предклыковый зуб в челюстной кости. Наличие предклыкового зуба отличает ее от всех российских форм, кроме *Porosteognathus*, а большое число заклыковых зубов – от всех южноафриканских.

Семейство *Lycosuchidae* Nopsca, 1923. Диагноз: предглазничная часть черепа укороченная, *crista choanalis* обычно не развита, межптеригоидная яма широкая, сфено-окципитальные бугры большие, зубная формула $I\ 4-5/3\ C\ 1-2/1\ P_c\ 3-5/3-5$. Распространение: средняя

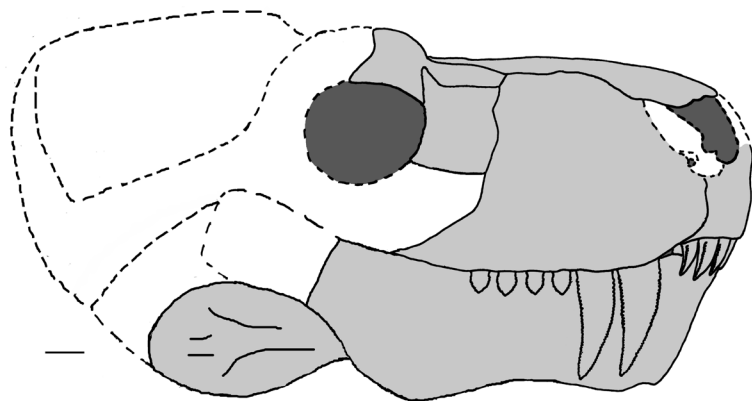


Рисунок 2. Реконструкция черепа *Gorynychus sundyrensis* Sutschkova et Golubev, вид сбоку. Длина масштабной линейки – 2 см.

пермь Южной Африки (комплексные зоны *Tapinocephalus* и *Lycosuchus–Eumotosaurus*), средняя пермь Европейской России (комплексные зоны *Suchonica vladimiri* и *Deltavjatia vjatkensis*).

Gorynychus отличается от *Lycosuchus* и *Simorhinella* крупной зазубренностью на челюстных зубах, озублением птеригоидного бугра и массивной зубной костью с высоким передним краем и невытянутым подбородочным выступом. Он содержит два вида: *Gorynychus masyutinae* и *Gorynychus sundyrensis* (рис. 2). Эти виды из разновозрастных фаунистических комплексов очень близки между собой и различаются характером зазубренности кантов зубов и количеством заклыковых зубов.

Глава 4. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ ПРИСТЕРОЗАВРИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

Сходство российских и южноафриканских пристерозаврий говорит об их общем происхождении. Признаки, отличающие российских пристерозаврий от южноафриканских, считаются примитивными (van den Heever, 1994), таким образом, можно заключить, что пристерозаврии Европейской России примитивнее южноафриканских представителей этой группы. По всей видимости, эволюция пристерозаврий Европейской России протекала независимо от южноафриканских форм (рис. 3), с которыми они, тем не менее, сохраняли принципиальное сходство на уровне

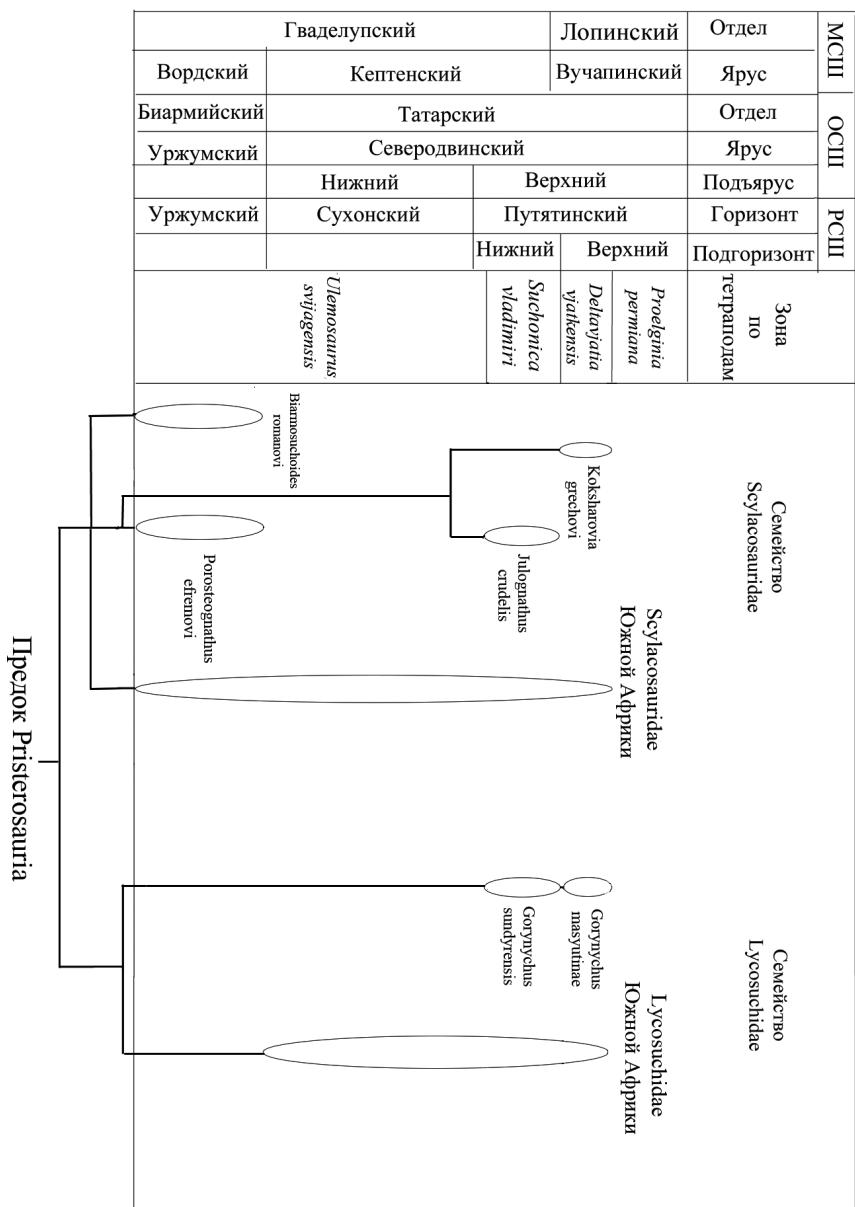


Рисунок 3. Схема филогенетических отношений Pristerosauria.

семейств. Это заставляет предположить, что примитивные тероцефалы сформировались и мигрировали в Южную Африку и Европейскую Россию независимо из общего центра.

Ликозухиды рода *Gogynuchus* очень близки морфологически, по всей видимости, *Gogynuchus masyutinae* происходит от предшествующего ему *Gogynuchus sundyrensis*. Сцилякозавриды в Европейской России разнообразнее и филогенетические связи между ними сложнее для понимания. *Biarmosuchooides romanovi* известен по очень фрагментарному материалу, но несомненно отличается и от южноафриканских сцилякозаврид, и от *Porosteognathus efremovi*. Последний наиболее близок к южноафриканским формам, но уже имеет свойственные российским пристерозавриям отличия в озублении птеригоидов и строении сошниковой отростка. *Julognathus crudelis* происходит, вероятно, от общего с ним предка. *Koksharovia grechovi* также продолжает эту линию и близка по некоторым морфологическим признакам к *Julognathus*.

Глава 5. ПРИСТЕРОЗАВРИИ В ЖИВОТНОМ МИРЕ ТЕТРАПОД ПЕРМСКОГО ПЕРИОДА

5.1. Пристерозаврии в фаунистических комплексах Европейской России

Самые ранние достоверные примитивные тероцефалы известны из ишеевского фаунистического комплекса (сцилякозавриды *Porosteognathus* и *Biarmosuchooides*). В этом комплексе ведущую роль играли диноцефалы – растительноядные тапиноцефалы *Ulemosaurus* и хищные антеозавриды *Titanophoneus*. Другими тероморфами в комплексе были диноцефалы *Microuraniidae* (*Microurania*), *Deuterosauridae* (*Deuterosaurus*) и *Syodontidae* (*Syodon*), аномодонты *Ulemicidae* и *Galeopidae*, прогрессивные тероцефалы *Perplexisauridae* (*Perplexisaurus*) и цинодонты (*Novocynodon*).

В сундырском комплексе крупнейшие фитофаги по-прежнему тапиноцефалы (aff. *Ulemosauridae*), доминирующие хищники представлены двумя семействами пристерозавриды: сцилякозавридами (*Julognathus*) и ликозухидами (*Gogynuchus sundyrensis*). Присутствуют также аномодонты *Parasuminia*. Из двух местонахождений сундырской фауны – Полдарса (Вологодская обл.) и Сундырь-1 – тероморфы известны только из второго и очень хорошо представлены в сборах из него. К тероцефалам в коллекции ПИН, № 5388 (Сундырь-1) отнесено 159 экземпляров. Остатки *Gogynuchus sundyrensis* (34 экз.) встречаются в местонахождении Сундырь-1 реже, чем остатки *Julognathus crudelis* (95 экз.).

Образование следующего за сундырским котельничского суб-комплекса связывается с развалом диноцефалового сообщества и инвазией фауны с территории Гондваны. Последняя определяет появление на территории Европейской России парейазавров (*Deltavjatia*), дицинодонтов (*Australobarbarus*) и типичных горгонопий (*Viatkogorgon*, *Nochnitsa*). В большом количестве также найдены разнообразные прогрессивные тероцефалы – *Ictidosuchidae* (*Scalopodontes*), *Karenitidae* (*Karenites*), *Kotelcephalonidae* (*Kotelcephalon*), *Moschorhinidae* (*Viatkosuchus*), *Scaloposauridae* (*Muchia*). В то же время прослеживаются связи с предшествующими сообществами (ишеевским и сундырским): галепиды *Suminia* близки к *Parasuminia* из сундырского комплекса (Куркин, 2017), прогрессивные тероцефалы *Perplexisauridae* (*Perplexisaurus*) известны из ишеевского комплекса и отнесены к одному роду (Ivakhnenko, 2011), примитивные тероцефалы *Scylacosauridae* (*Koksharovia grechovi*) и *Lycosuchidae* (*Gorgynuchus masyutinae*) близки к сундырским формам, особенно *Gorgynuchus* (Сучкова, Голубев, 2019б). Находки пристерозаврий в котельничском сообществе позволяют несколько иначе взглянуть не только на характер среднепермского кризиса, но и на процесс фаунистического обмена с Гондваной в это время, поскольку котельничские таксоны (*Gorgynuchus*, *Scylacosauridae*) известны из предшествующей сундырской фауны и являются нативными, а не инвазиантами из Гондваны.

5.2. Экология и синэкология пристерозаврий

В этом разделе рассмотрены экология пристерозаврий и их место в сообществах пермских тетрапод Европейской России.

Как и в среднепермских тетраподных сообществах Южной Африки (Boonstra, 1954, 1969), в ишеевском сообществе Европейской России примитивные тероцефалы сосуществовали с крупными хищными диноцефалами и небольшими прогрессивными эутерапсидами. Они представляли собой среднеразмерных хищников с длиной черепа 20–30 см (*Porosteognathus*) и некрупных хищников с длиной черепа до 15 см (*Biarmosuchoides*).

Julognathus (длина черепа до 43 см) и *Gorgynuchus* (длина черепа до 40 см) – доминирующие хищники в сундырском сообществе. Они имеют гораздо большие размеры, чем ишеевский *Porosteognathus*. Ранее было высказано мнение, что тероцефалы никогда не играли ведущих ролей в тетраподных сообществах (Ivakhnenko, 2011). Крупных размеров хищные тероцефалы (*Megawhatsia*) достигали в вязниковском сообществе Европейской России, но делили эту нишу с архозаврами-протерозухидами (Ивахненко, 2008б). В других пермских сообществах мира тероцефалы иногда занимали ниши крупных хищников (*Theriongnathus*,

Moschorhinus), но делили их с крупными представителями Gorgonoria (Clelandina, Dinogorgon, Rubidgea) (Viglietti, 2020). Открытие сундырского фаунистического комплекса показало, что такой уникальный в эволюции тероцефалов и сообществ пермских тетрапод эпизод все же был: в этой фауне ниша доминирующего хищника полностью занята примитивными тероцефалами (Julognathus и Gorynychus). Они не делили ее с какими-либо хищниками из других групп.

В котельничском субкомплексе примитивные тероцефалы Gorynychus при длине черепа в 20 см все еще доминируют по размеру, но лишь немного превосходят в этом отношении прогрессивных тероцефалов Viatkosuchus (17 см) и горгонопий Viatkogorgon (14–16 см). Koksharovia, как и Biarmosuchoides в ишеевской фауне, была некрупным хищником с длиной черепа не более 15 см. Они же имели очень большое для пристерозаврий количество заклыковых зубов и могли принадлежать к особой, неизвестной в Гондване, биоморфе примитивного тероцефала.

Интересной особенностью примитивных тероцефалов как группы является зубная система с уплощенными клыками, несущими зазубренные режущие канты, как у горгонопий и биармозухий, тогда как у всех прогрессивных хищных тероцефалов клыки округлые и не имеют зазубренных кантов. Зубная система прогрессивных тероцефалов без зазубренных кантов была названа Ивахненко «разрывающей конструкцией» и противопоставлялась «разрезающей конструкции» хищных Dinomorpha (Gorgonoria, Dinocephalia). Разрезающая конструкция зубной системы должна была, по его мнению, накладывать ограничения на размер потребляемой добычи: такие хищники могли охотиться только на животных, сходных с ними в размерах, тогда как хищники с разрывающей конструкцией зубной системы могли охотиться также на животных меньших размеров и быть более универсальными (Ivakhnenko, 2011).

Ранее считалось, что в своей эволюции тероцефалы последовательно утрачивали зазубренные канты и приобретали округлые зубы разрывающей конструкции (Ivakhnenko, 2011), но последние открытия продемонстрировали параллельное существование примитивных тероцефалов с разрезающей конструкцией (Gorynychus, Koksharovia) и прогрессивных тероцефалов с разрывающей конструкцией (Viatkosuchus, Kotelcephalon, Karenites, Scalopodontes, Perplexisaurus) в котельничском сообществе. Вероятно, примером подобного сосуществования может служить также и более древнее ишеевское сообщество, из которого известны пристерозаврии Porosteognathus и Biarmosuchoides и прогрессивный тероцефал Perplexisaurus.

Выраженное визуальное сходство в строении предглазничной части черепа между примитивными тероцефалами и горгонопиями,

слабое скрепление между предчелюстной и челюстной костями у крупных хищников *Julognathus* и *Gorynychus*, а также отмеченный Татариновым (1974) низкий, как у горгонопий, челюстной сустав могут быть не просто унаследованными от предковых форм чертами, но и признаками иной специализации и образа жизни *Pristerosauria*, близких к специализации хищных *Gorgonopida*, но не *Eutherocephalia*.

Крупноразмерный *Julognathus crudelis*, по-видимому, составлял трофическую пару с растительноядным тапиноцефалом, также хорошо представленным в сборах. Формирование таких трофических пар типично для олигобиоморфных сообществ средней перми (Ивахненко, 2015).

Для *Gorynychus* предполагается также ниша падаляеда, поскольку его особенностью является заметная прижизненная стертость поверхностей коронок зубов на внешней и внутренней сторонах.

5.3. Погрызы на костях тетрапод сундырской фауны

Местонахождение Сундырь-1 отличается от других пермских местонахождений не только уникальным составом фауны тетрапод с доминированием хищных тероцефалов, но и наличием в сборах из него костей со следами воздействия зубов. Такие свидетельства трофических отношений в сообществах пермского возраста очень редки, сундырские кости с погрызами – первые найденные в пермских отложениях Европейской России (Сучкова, 2020).

Погрызы обнаружены на пяти костях: ПИН, № 5388/81 (*jugale Pristerosauria* gen. indet.), ПИН, № 5388/142 (*jugale Gorynychus*), ПИН, № 5388/484 (*costa*), ПИН, № 5388/519 (*dentale Gorynychus*), ПИН, № 5388/531 (*costa*). Из них наиболее интересны те образцы, которые несут на себе следы латерального смещения режущего канта зуба по поверхности кости в виде серии неглубоких параллельных бороздок (экз. ПИН, №№ 5388/142, 484 и 519). Эти повреждения предстают собой отпечаток канта зуба. По ним можно оценить размер зазубрин и частоту их расположения на канте зуба и таким образом определить до вида животное, оставившее эти отметины на костях, т. к. тероцефалы сундырской фауны отличаются по этому параметру (Сучкова, Голубев, 2019б; Сучкова, 2021). У сундырских пристерозаврий зазубренность может быть мельче в начале и в конце режущего канта, а у *Julognathus* относительно более крупные зубы отличаются более грубой зазубренностью (возможно, по мере индивидуального роста юлогнатуса его зубы становились более грубозазубренными), но в целом пропорции сохраняются: типичная зазубренность *Julognathus* – 3–6 зазубрин на 1 мм, *Gorynychus* – 1–2,5 зазубрины на 1 мм. Судя по размеру бороздок и расстоянию между ними, погрызы на экз. №№ 5388/142 и 519 оставлены *Gorynychus*, а на экз. № 5388/484 –

Julognathus. Таким образом, поврежденные кости №№ 5388/142 и 5388/519 принадлежат особям того же вида, что и хищники, оставившие на них погрызы.

ВЫВОДЫ

1. Описаны новые таксоны примитивных тероцефалов – *Julognathus crudelis*, *Koksharovia grechovi* и *Gorynychus sundyrensis*, а также определен как примитивный тероцефал, ранее считавшийся биармозухидом, бурнетиидом либо иктидоринидом *Biarmosuchooides romanovi*. Открытие новых примитивных тероцефалов существенно увеличило список представителей этой группы на территории Европейской России, поскольку ранее были известны только *Porosteognathus efremovi* и *Gorynychus masjutinae*.

2. Примитивные тероцефалы формируют морфологически изолированную группу *Pristerosauria*, представители которой характеризуются наличием зазубренности на кантах резцов, клыков и заклыковых зубов и характерной формой зубной кости с массивным задне-нижним углом и развитым подбородочным выступом, как правило, покатым и отнесенным далеко назад.

3. Российские пристерозаврии принадлежат к двум семействам – *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*, широко распространенным в перми Южной Африки (комплексные зоны *Eodicynodon*, *Tapinocephalus* и *Lycosuchus–Eunotosaurus*). Представители этих семейств легко различимы по длине предглазничной части черепа и количеству резцов и заклыковых зубов, а также по наличию или отсутствию предклыковых зубов на челюстной кости и развитию либо отсутствию специфической структуры на альвеоле клыка – *crista choanalis*. Российские сцилякозавриды и ликозухиды отличаются также строением зубной кости и характером зазубренности на резцах, клыках и заклыковых зубах.

4. Было признано целесообразным поместить пристерозаврий Европейской России в южноафриканские семейства, хотя по ряду признаков они различаются: у всех российских форм озублены как небные бугры, так и поперечные фланги птеригоидов; у сцилякозаврид (*Julognathus*, *Porosteognathus*) не развит удлиненный сошниковый отросток на предчелюстной кости, а число их верхних резцов (*Julognathus*) не всегда соответствует диагностическому признаку *Scylacosauridae* по ван ден Хиверу (van den Heever, 1987, 1994). Эти признаки считаются примитивными, таким образом, можно заключить, что пристерозаврии Европейской России примитивнее известных южноафриканских пристерозаврий.

5. Среди российских пристерозаврий наибольшее сходство между собой имеют ишеевские сцилякозавриды *Porosteognathus* и *Biarmosuchoides*, а также сундырский *Julognathus* с котельничской *Koksharovia*, а ликозухиды в сундырской и котельничской фаунах отличаются очень незначительно и отнесены к одному роду *Gorgynuchus*.

6. Сходство российских и южноафриканских примитивных тероцефалов говорит об их общем происхождении. Эволюция примитивных тероцефалов Европейской России протекала независимо от южноафриканских форм.

7. Уточнен состав фаунистических комплексов пермских тетрапод Европейской России, из которых известны примитивные тероцефалы. В ишеевском комплексе присутствуют *Porosteognathus efremovi* и *Biarmosuchoides romanovi*, в сундырском комплексе – *Julognathus crudelis* и *Gorgynuchus sundyrensis*, в котельничском субкомплексе – *Gorgynuchus masyutinae* и *Koksharovia grechovi*.

8. Установлена экологическая роль пристерозаврий в сообществах пермских тетрапод Европейской России. В ишеевском сообществе это были некрупные и среднеразмерные хищники, уступающие по размерам и численности диноцефалам. В сундырском сообществе тероцефалы достигали очень крупных размеров и являлись доминирующими хищниками, не разделяя эту нишу ни с какими другими хищными тетраподами, что не было ранее отмечено в других пермских фаунах. В сундырском и в последующем котельничском сообществах тероцефал *Gorgynuchus* занимал нишу падалеяда. В котельничском сообществе примитивные тероцефалы оставались крупнейшими хищниками и сосуществовали с многочисленными прогрессивными тероцефалами и появившимися на территории Европейской России типичными горгонопиями.

9. *Koksharovia grechovi* и *Biarmosuchoides romanovi* имели маленькие размеры и очень большое для пристерозаврий количество заклыковых зубов, что может быть признаком принадлежности к особой, неизвестной для территории Гондваны биоморфе примитивного тероцефала.

10. В местонахождении Сундырь-1 обнаружены кости с погрызами – первые найденные в пермских отложениях Европейской России. Изучение погрызов и сопоставление с данными о строении зубной системы пристерозаврий из данного сообщества позволило определить до вида оставившего эти погрызы хищника. Большинство обнаруженных погрызов было оставлено *Gorgynuchus sundyrensis*, причем некоторые поврежденные кости принадлежат также *Gorgynuchus sundyrensis*. Значительно реже встречаются погрызы, оставленные *Julognathus crudelis*.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи:

1. *Сучкова Ю.А., Голубев В.К.* Новый примитивный тероцефал (*Therocerphalia, Theromorphia*) из средней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019. № 3. С. 88–96.

2. *Сучкова Ю.А., Голубев В.К.* Новый пермский тероцефал (*Therocerphalia, Theromorphia*) из сундырского комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019. № 4. С. 87–92.

Тезисы конференций:

3. *Сучкова Ю.А.* Первая находка погрызов на костях пермских тетрапод Восточной Европы // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Мат-лы 63 сессии Палеонтол. об-ва при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург, 2017). СПб.: ВСЕГЕИ, 2017. С. 210–211.

4. *Сучкова Ю.А.* Новые данные о составе фауны пермских терапсид из местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) // Фундаментальная и прикладная палеонтология. Мат-лы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (2–6 апреля 2018 г., Санкт-Петербург). СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2018. С. 231.

5. *Сучкова Ю.А.* Новые данные о составе доминантного блока сундырского сообщества тетрапод средней перми Восточной Европы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Пятнадцатая всероссийская научная школа молодых ученых-палеонтологов, 1–3 октября 2018 г. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2018. С. 33.

6. *Сучкова Ю.А.* Новые данные о среднепермском тероцефале *Porosteognathus efremovi* из Восточной Европы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева. М.–Самара–Тольятти: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН – Ин-т географии РАН – СамГТУ, 2020. С. 26–27.

7. *Сучкова Ю.А.* Новые данные о погрызах на костях пермских терапсид из местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) // Биogeография и эволюционные процессы. Мат-лы LXVI сессии палеонтологического общества при РАН (апрель 2020, Санкт-Петербург). СПб.: Картофабрика ВСЕГЕИ, 2020. С. 272–273.

8. *Сучкова Ю.А.* Зазубренность на режущих кантах зубов примитивных тероцефалов // ПАЛЕОСТРАТ-2021. Годишное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 25–26 января 2021 г.).

Программа и тезисы докладов. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2021. С. 72–73.

9. **Сучкова Ю.А., Голубев В.К.** Прimitивные тероцефалы средней перми Восточной Европы // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Мат-лы LXV сессии Палеонтологического общества при РАН (1–5 апреля 2019 г., Санкт-Петербург, 2019). СПб.: ВСЕГЕИ, 2019. С. 272–274.

10. **Ульяхин А.В., Сучкова Ю.А.** Тафономия и генезис костеносных отложений позднепермского местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) / Палеострат-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 28–30 января 2019 г.). Программа и тезисы докладов. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2019. С. 64–65.

11. **Suchkova Yu.A.** Primitive therocephalians in Permian tetrapod assemblages of Eastern Europe // Kazan Golovkinsky Young Scientists' Stratigraphic Meeting, 2020. Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources (October 26–30, 2020). Kazan: Kazan University Press, 2020. P. 73.

Подписано в печать 18 января 2022 г. Формат 60x84/16
Бумага офсетная. Печать офсетная.
Тираж 100 экз.

Отпечатано в ИТО ПИН РАН
Москва, Профсоюзная, 123