П.К. ЧУДИНОВ

РАННИЕ ТЕРАПСИДЫ

Оцифровано МАУК МЦБ, г. Очёр, 2017

Инв. №

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ТРУДЫ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА
Том 202

П.К. ЧУДИНОВ

РАННИЕ ТЕРАПСИДЫ

В Очёрский краеведческий Музей им. А.В. Неуймина от автора

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"
Москва 1983

УДК:56

Чудинов П.К. Раннне терапсиды. М.: Наука, 1983.

Первая сводка по морфологии, систематике, экологии и филогении зверообразных пресмыкающихся начала поздней перми. Рассмотрены вопросы формирования некоторых структур черепа, описаны кожные окостенения и остатки покровов. Тафономический и стратиграфический очерки обобщают сведения об условиях захоронения и распределения остатков терапсид в верхней перми СССР, Южной Африки и Северной Америки.

Для палеонтологов, геологов и зоологов.

Фототаблиц 8, ил. 82, библиогр. 322 назв.

Ответственный редактор

академик Л.П. ТАТАРИНОВ

Ч $\frac{2002000000-503}{42(02)-83}$ 245-83-IV

© Издательство "Наука", 1983 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В истории развития древнейших наземных позвоночных особая роль принадлежит ранним терапсидам – зверообразным пресмыкающимся инфракласса Therapsida, историческое развитие которых ограничено первой половиной позднепермской эпохи. Терапсиды происходят от пеликозавров ранней перми. Начало поздней перми уже знаменуется становлением и широкой дивергенцией ранних терапсид. В этот период истории развития наземных позвоночных терапсидные пресмыкающиеся дают, по существу, первый пример массового освоения суши и формирования прототипов наземных адаптаций, повторенных позднее в других группах четвероногих.

По современным данным, терапсиды как прогрессивная ветвь пресмыкающихся глубоко отличны от завроморфных современных, пресмыкающихся. Во многом сохраняя исходный "пеликозавровый" тип строения, ранние терапсиды уже в период становления показывают неожиданно широкий диапазон морфологических преобразований, весьма интересных для понимания их происхождения, особенно в более поздних, прогрессивных группах, близких к млекопитающим. Вместе с тем в силу различных причин начальные этапы становления основных групп ранних терапсид мало известны, и до настоящего времени в геологической летописи имелись немногие, так называемые дейноцефаловые фауны, характеризующие преимущественно лишь заключительные этапы в существовании побочных групп терапсид. далеких от предков млекопитающих. В числе немногих позднепермских фаун были известны ишеевская фауна Поволжья, фауна медистых песчаников Западного Приуралья и фауны зоны Tapinocephalus из серии карру Южной Африки.

До открытия ишеевской фауны сведения о ранних терапсидах СССР базировались лишь на многих и сравнительно неполных остатках из медистых песчаников. Единых взглядов на возраст фауны медистых песчаников не существовало, но исследователи отмечали ее большую древность по сравнению с "классическими" терапсидами северодвинской фауны, открытой В.П. Амалицким.

Изучение зверообразных Приуралья привело исследователей к выводу о том, что эта фауна является связующим звеном между раннепермской фауной Северной Америки и позднепермской фауной зоны Tapinocephalus Южной Африки. Этот вывод, сделанный еще венгерским палеонтологом Ф. Нопшей, был подтвержден и расширен И.А. Ефремовым, который провел полную ревизию всего комплекса фауны медистых песчаников и дал ее детальное сравнение с пермскими фаунами Северной Америки и Южной Африки. При этом Ефремов полагал, что медистые песчаники

практически во всем их объеме соответствуют верхней части серии экка, залегающей под слоями зоны Tapinocephalus. Однако геологические исследования, новые находки и переизучение коллекционного материала показали, что верхние горизонты медистых песчаников синхроничны нижнетатарским отложениям Поволжья с местонахождениями ишеевской фауны. Более того, фауна верхних горизонтов медистых песчаников включала типичных представителей ишеевской фауны. Оказалось также, что некоторые представители этой фауны являются, по существу, "южноафриканскими" и характерны для нижнего горизонта зоны Tapinocephalus.

Все эти данные позволили полагать, что отложения, включающие ишеевскую фауну на востоке европейской части СССР, соответствуют не верхним горизонтам серии экка, а лишь нижнему горизонту зоны Tapinocephalus. Картина стратиграфического положения русских дейноцефаловых фаун в ряду остальных пермских фаун наземных позвоночных становится поэтому более сложной. Ишеевскую фауну, а отчасти и некоторые компоненты фауны медистых песчаников уже нельзя рассматривать как промежуточное звено в развитии пермских зверообразных Северной Америки и Южной Африки. На сегодняшний день таким промежуточным звеном является очерская фауна, открытая в Приуралье в конце 50-х годов. Весьма разнообразная по составу, единая по времени существования и месту находок, она дала не только новые факты о малоизвестных ранних этапах формирования различных групп терапсид и о последовательности дейноцефаловых фаун, но также позволила более обоснованно установить место верхней перми СССР в мировом разрезе перми.

В составе очерской фауны удачно сочетаются находки представителей трех надотрядов терапсид: териодонтов, дейноцефалов и аномодонтов. Первые из них – эотериодонты, особенно близкие к пеликозаврам примитивные терапсиды или примитивные териодонты, в морфологическом отношении стоят между пеликозаврами, с одной стороны, и дейноцефалами и горгонопсиями, с другой. Дейноцефалы отличаются значительным разнообразием. Они включают хищных титанозухий, морфологически близких к эотериодонтам и стоящих у начала дивергенции дейноцефалов, и растительноядных титанозухий, уже показывающих черты тапиноцефалоидной специализации, присущей более поздней группе. Аномодонты представлены венюковиоидеями, которые по морфологическим особенностям близки к предкам дийинодонтов и могут быть поставлены в основание ветви аномодонтов. Наконец, общий примитивный облик этой фауны подчеркивается лабиринтодонтами – диссорофидами, обычными для нижней перми Северной Америки. Эти обстоятельства и определили глубокий "двусторонний" интерес зарубежных специалистов к очерской фауне. Североамериканские коллеги оценивали ее с позиций "дотерапсидного" уровня развития и видели в ней терапсидное продолжение пеликозавров, тогда как исследователи южноафриканской фауны рассматривали ее сквозь призму фауны зоны Tapinocephalus, видя в ней морфологических предшественников и возможные истоки некоторых южноафриканских терапсид.

Таким образом, очерская фауна, ставшая одной из опорных пермских фаун наземных позвоночных, послужила основой для настоящей работы, в которой рассматриваются ранние терапсиды СССР Южной Африки и Северной Америки. Разумеется, из этого обзора выпали неизвестные в

казанских–нижнетатарских отложениях СССР дицинодонты, дромазавры, горгонопсии и практически отсутствующие зуториодонты. Данные о североамериканских терапсидах основаны на фрагментарных материалах. В конце концов не исключено, что эти формы являются особыми и близкими к пеликозаврам зверообразными, менее связанными с ранними терапсидами Старого Света. Так или иначе, помимо общего интереса, рассмотрение в работе североамериканских форм оправдано их биостратиграфическим значением, где вместе с другими наземными позвоночными они дают основу для межконтинентальной корреляции.

Работа состоит из трех частей. Первая, вводная объединяет данные по тафономии и стратиграфическому значению ранних терапсид. Вторая часть, наибольшая по объему, содержит систематическое описание большинства видов для территории СССР. Описанные в работе ранние терапсиды принадлежат 3 надотрядам, 4 отрядам, 12 семействам, 46 родам и 58 видам. В том числе с территории СССР описано 24 рода. 2 семейства,1 подсемейство, 11 родов и 12 видов установлены автором. Графа "сравнения" для родов, отсутствующих в фауне СССР, и таксонов надродового ранга, как не несущая новой информации исключена. Распространение в таксонах надродового ранга не приводится, поскольку эти данные имеются в описании родов. В третьей части освещены некоторые вопросы морфологии, филогения и экология ранних терапсид.

Основным материалом для работы явилась обширная и уникальная коллекция остатков ранних терапсид, полученная автором в течение четырех полевых сезонов у д. Ежово Очерского района Пермской области. Дополнительно из того же района, у д. Лужково, были собраны сравнительно немногие остатки, дополнившие очерскую фауну. Часть материалов также собрана автором в разные годы на востоке европейской части СССР, другие переданы сотрудниками различных учреждений. Кроме того, в работе использованы коллекции по фауне медистых песчаников, собиравшихся исследователями на протяжении более ста лет и включающих голотипы и оригиналы к работам русских и зарубежных ученых. Вошли в работу обширные ишеевские коллекции с голотипами и оригиналами к работам А.Н. Рябинина, И.А. Ефремова, Ю.А. Орлова и Л.П. Татаринова.

Все перечисленные коллекции хранятся в Палеонтологическом институте АН СССР под № 48 (сборы проф. П.Н. Венюкова в 1908 г. в районе Каргалинских рудников, включающие оригиналы к работе В.П. Амалицкого), № 140 (несколько образцов из медистых песчаников – оригиналы к работе С. Куторги), № 157 (Ишеево), № 273 (разрозненные сборы из медистых песчаников), № 294 (коллекция слепков с образцов из медистых песчаников, хранящихся в различных музеях Западной Европы), № 296 (коллекция слепков с оригиналов к работам Куторги, Фишера Вальдгейма и Э. Эйхвальда из медистых песчаников, хранящихся в музее МГРИ), № 708 (Лужково), № 1758 (Ежово), № 1954 (коллекция из медистых песчаников, включающая оригиналы Эйхвальда, Сили и Нопша; в работе Ефремова имеет индекс ЛГМ/ЧМП), № 1955 (коллекция из медистых песчаников – оригиналы к работам Траутшольда и Сили; в работе Ефремова обозначена индексом КГУ/ЧМП), № 2225 (сборы Б.П. Вьюшкова, Л.П. Татаринова и автора в 1956 г. у д. Б. Китяк Кировской области), №2505 (сборы А.К. Гусева и автора из Актюбинской области), № 2608 (сборы В.Г. Очева из Оренбург-

ской области), № 2629 (сборы Очева из Оренбургской области), № 2793 (сборы автора из Оренбургской области), № 2902 (коллекция из Ишеево, переданная музеем ЦНИГР и включающая оригиналы к работам А.Н. Рябинина, И.А. Ефремова и Л.П. Татаринова). В работе использована также коллекция А.А. Штукенберга с р. Камы, хранящаяся в музее ЦНИГР за № 2/1727 и включающая оригиналы к работе Ефремова.

Работа выполнена в Лаборатории низших четвероногих Палеонтологического института АН СССР, где сосредоточено большинство остатков ранних терапсид с территории СССР. Часть материалов по Актюбинскому и Оренбургскому Приуралью была любезно передана в распоряжение автора доцентом Казанского государственного университета А.К. Гусевым и профессором Саратовского государственного университета В.Г. Очевым.

Большую помощь в получении ценных научных материалов при совместных полевых исследованиях в Оренбургском Приуралье оказал начальник тематической партии Научно-исследовательского института геологии при Саратовском государственном университете В.П. Твердохлебов.

Препаровка материалов заняла более 10 лет и была выполнена М.П.Жуковой, М.В. Ивановой, М.Ф. Лукьяновой, Н.Ф. Фролкиным и В.А. Чистогановым. Рйсунки к работе выполнены художниками К.П. Мешковым и Н.А. Яньшиновым, фотографии рисунков и фототаблицы В.А. Пресняковым, А.В. Скиндером и Н.П. Филогеновым. Проф. К.К. Флеров любезно выполнил некоторые реконструкции внешнего облика терапсид. Комплекс двустворчатых моллюсков ежовского местонахождения был обработан А.К. Гусевым; изучение растительных остатков проведено С.В. Мейеном.

Неоценимую помощь при подготовке рукописи оказывал заведующий лаборатории Л.П. Татаринов.

При обсуждении работы много ценных замечаний сделано академиком В.В. Меннером и профессорами В.Г. Очевым, П.А. Софроницким и Е.И. Тихвинской.

Всем перечисленным лицам автор выражает свою искреннюю признательность.

Постановка настоящей темы стала возможной благодаря проф. И.А. Ефремову, который многие годы был заведующим лабораторией и настоял на проведении очерских раскопок. При подготовке рукописи содержание многих разделов обсуждалось с И.А. Ефремовым и в значительной мере автор рассматривает свою работу как продолжение того же направления исследований по фауне, тафономии и биостратиграфии.

ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

ТАФОНОМИЧЕСКИЙ ОЧЕРК МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ

В настоящее время на востоке европейской части СССР зарегистрировано свыше 70 местонахождений, которые могут быть отнесены к приуральскому и ишеевскому дейноцефаловым комплексам I и II зон биостратиграфической схемы Ефремова [1952а]. В их числе насчитывается около 50 местонахождений приуральского дейноцефалового комплекса с 20 местонахождениями, включающими достоверные остатки дейноцефалов. Для многих из них точное местоположение забыто и остатки позвоночных частично утеряны или рассеяны по различным музеям мира. Из 20 местонахождений ишеевского комплекса достоверные остатки дейноцефалов содержатся всего лишь в 10.

Местонахождения приуральского дейноцефалового комплекса [Ефремов, 1954а] часто сопровождаются концентрацией соединений меди. Фация медистых песчаников с остатками позвоночных широко распространена в Западном Приуралье. Как известно, медистые песчаники более 200 лет служили сырьем для получения меди, и только на территории бывшей Пермской губернии, по данным Н.А. Третьякова [1928], насчитывалось около 4000 рудников, причем многие из них имели по несколько шахтных полей.

Очерк местонахождений дейноцефаловой фауны целесообразно начать с наиболее полно известных и фаунистически охарактеризованных местонахождений Мал. Кинель, Мал. Уран, Ишеево и Очер. Первые три частично связаны общностью фаунистического комплекса и содержат дейноцефаловую фауну ишеевского типа. Очерские местонахождения тяготеют к приуральскому дейноцефаловому комплексу (несмотря на глубокие фациальные различия), но за исключением амфибий (род Melosaurus), не имеют общих форм ни с ишеевской, ни с приуральской фаунами.

Местонахождения ишеевской фауны

Малая Кинель

Местоположение. Правый берег р. Мал. Кинель в 500 м ниже пос. Шихан Краснопартизанского района Оренбургской обл.

Условия захоронения остатков. По данным Ефремова и Вьюшкова [1955], местонахождение приурочено к линзе песчаников дельтового типа. Остатки рыб, земноводных, пресмыкающихся залегают отдельными разобщенными костями или фрагментами хорошей сохранности. В песчаниках встречаются многочисленные остатки растений и ядра двустворчатых моллюсков – антракозиид. Согласно Вьюшкову [1955а], среди остатков несколько преобладают стегоцефалы, в равном числе присутствуют растительноядные и хищные дейноцефалы и териодонты.

Состав фауны. Вьюшков [1955а], изучавший фауну местонахождения, отмечает ее значительное видовое разнообразие. Лабиринтодонты представлены тремя видами; два из них не названы, третий условно отнесен к новому виду мелозавра. Среди дейноцефалов тапиноцефалы представлены редкими и фрагментарными остатками Moschops minutus [Вьюшков, 1955а]; остатки хищных дейноцефалов отнесены к родам титанофонеус и сиодон. Териодонты включают редкие остатки двух неназванных видов тероцефалов и горгонопсий.

Таким образом, остатки животных принадлежат восьми видам. Все они представлены единичными костями и, за исключением лабиринтодонтов, не показывают преобладания остатков какого-либо вида, что обусловлено слабой выборочностью захоронения. Однако видовое разнообразие остатков говорит также о большом масштабе захоронения. Остатки, собранные с площади 15 × 6 м, приурочены, по-видимому, к прирусловой части линзы, образовавшейся в зоне сравнительно быстрого течения; частично окатанный материал сопровождается многочисленными створками раковин антракозий и захоронен в песке. Разнообразие состава фауны и разобщенность скелетных остатков позволяют полагать, что раскопки захватили лишь незначительный участок прирусловой дельты; основная зона захоронения скелетных скоплений располагалась, вероятно, ближе к береговому врезу.

Малый Уран

Местоположение. Правый берег р. Мал. Уран, ниже фермы совхоза им. Свердлова Оренбургской обл.

Условия захоронения остатков. По данным Ефремова и Вьюшкова [1955], местонахождение приурочено к крупной линзе песчаников дельтового типа. Максимальная мощность линзы достигает 15 м; протяженность ее не менее 200 м. Костные остатки встречены на разных уровнях, но приурочены в основном к песчаникам изменчивого литологического состава. В линзе отмечены три типа захоронения остатков: в краевых надлинзовых мелкогалечных конгломератах найдены редкие разрозненные, иногда окатанные кости; в зеленоватых конгломератовидных песчаниках вместе с остатками рыб и ядрами створок антракозий и отпечатками растений встречаются довольно частые отдельные кости и целые скелеты земноводных и пресмыкающихся; в глинистых песчаниках краевой части линзы отмечены разрозненные остатки и скелетные скопления лабиринтодонтов и хищных дейноцефалов. Судя по этим данным, местонахождение сформировалось в участке замедленного течения в краевой зоне дельтового русла.

Состав фауны. Лабиринтодонты, так же как и на местонахождении Мал. Кинель, представлены родом Melosaurus (M. vetustus Konzhukova, 1955), из батрахозавров отмечен Lanthanosuchus sp.; тапиноцефалы представлены мосхопсом, а хищные дейноцефалы – родом Doliosauriscus. Наличие трех различных типов условий захоронения в разных участках линзы и ее значительные пространственные размеры показывают, что известный видовой состав не отражает всей полноты тафономического комплекса, присущего этому местонахождению.

Ишеево (Каменный овраг)

Местоположение. Каменный овраг (Курмы-Чугор) в 2,5 км к западу-юго-западу от д. Теникеево Апастовского района Татарской АССР.

Условия захоронения остатков. По данным Ефремова [1940а], местонахождение приурочено к крупной линзе красно-бурых песков дельтового типа. Пески неравномерно слоистые, косослоистые, нормально слоистые, разнозернистые, составляющие серию мелких линз различного размера, цвета и мощности. В основном для местонахождения характерны два типа костеносных песков: серые горизонтально- и косослоистые пески с редкими разрозненными костями и красно-коричневые, красно-бурые косослоистые пески, к которым приурочено подавляющее количество скелетных остатков. Согласно Ефремову [1950] линия контакта серых и красноватых песков приблизительно ориентирована с северо-запада на юго-восток и частично совпадает с направлением ручья, рассекающего местонахождение на левую и правую стороны. Таким образом, левая сторона сложена главным образом серыми песками, правая – красными. В последних, как отмечает Ефремов [1940б], встречаются тонкие прослои из очень мелкой костной брекчии. По наблюдениям автора, проведенным на местонахождении в 1962 г., в толще красных песков встречаются также тонкие горизонтальные прослои светлого или голубовато-серого песка, разделенные полуметровыми слоями красных песков. В этом интервале, в свою очередь, отмечены косые прослои грубозернистых песков, переполненные костной брекчией или костным детритом.

Промежутки между косыми слоями костной брекчии заполнены неотсортированными глинистыми песками и содержат много одиночных костей. Мощность костеносных песков в целом составляет не менее 5 м. Остатки позвоночных залегают на разных уровнях в виде отдельных костей и окатанных обломков или неполных скелетных скоплений и целыми скелетами. Следует отметить, что скелеты растительноядных дейноцефалов–мосхопсов, залегавшие в зоне контакта красных и серых песков, сильно разрушены и неполны, тогда как скелеты из красных песков значительно полнее. Так, например, скелет титанофонеуса (ПИН № 157/1) полностью сохранил естественную взаимосвязь скелетных элементов. Эти скелеты, по данным Ефремова [1940б], залегали на глубине 0,7–0,8 м от поверхности серых песков. Скелет крупного хищного дейноцефала–долиозавриска залегал беспорядочной грудой костей на поверхности красных песков, покрытых красными глинами. По мнению Ефремова, все более или менее крупные скелетные скопления включены в полосу красных песков, которая вытянута с запада на восток и совпадает с предполагаемым восточным направлением течения древнего потока. Ширина этой полосы составляет 6–8 м. Б.А. Штылько [1938] указывает, что большинство остатков позвоночных сосредоточено главным образом на уровне 2 м от кровли, а в целом мощность песков, слагающих главную линзу местонахождения, составляет не менее 10 м. Верхние слои линзы затронуты раскопками до глубины 3 м; ниже этого уровня пески не исследованы вследствие сильного притока грунтовых вод.

Местонахождение, как считает И.А. Ефремов, образовалось в дельтовой части постоянного водного потока, в его низовьях, о чем говорит отсутствие грубого осадочного материала типа галечников. Красные пески аккумулировались в зоне мелководья с небольшими скоростями течения; серые пески – в более глубоких участках русла при большей скорости течения. Полнота скелетных комплексов указывает на непродолжительность водной мацерации, что исключает возможность дальнего переноса трупов или скелетов животных.

Отмеченные выше особенности сложения линзы и распределение скелетных остатков не исключают того, что местонахождение сформировалось в зоне неустойчивого осадконакопления, где аккумуляция осадков и остатков животных сопровождалась незначительным периодическим субаквальным размывом, связанным с усилением течения во время сезонных разливов и паводков. Если учесть к тому же сравнительно недалекую транспортировку остатков в район захоронения, то вполне вероятно, что местонахождение образовалось в верхнем участке дельты. При этом фация серых песков с редкими разрозненными костями была расположена ближе к русловой части потока, а фация красных песков со скелетными скоплениями образовалась в участке прибрежного мелководья.

Ишеевское местонахождение раскапывалось в течение пяти полевых сезонов (1930, 1931, 1934, 1935 и 1939 гг.) до уровня грунтовых вод, и общая площадь раскопок составила около 1200 м^2. Говоря о перспективе дальнейших раскопок местонахождения, Ефремов указывал, что минимальная ширина костеносных песков составит 40 м при длине линзы не менее 100 м и мощности песков, равной 5 м. Помимо этого, имеется полоса серых песков с редким, но устойчивым залеганием костей. Таким образом, это богатейшее местонахождение раскопано и изучено пока неполно.

Состав фауны. Характерно большое родовое и видовое разнообразие. Лабиринтодонты представлены архегозавроидом Melosaurus (=Tryphosuchus) paucidens (Konzhukova, 1955); батрахозавры – Lanthanosuchus watsoni Efremov, 1946, и, по-видимому, Enosuchus breviceps Konzhukova, 1955; хищные дейноцефалы – Titanophoneus potens Efremov, 1938; Syodon biarmicum Kutorga, 1838; Doliosauriscus yanshinovi (Orlov, 1958); тапиноцефалы – Moshops svijagensis (Riabinin, 1938); примитивные аномодонты – Venyukovia prima Amalitzky, 1922; тероцефалы – Porosteognathus efremovi Vjuschkov, 1952. Общее число видов наземных позвоночных равно 9. Среди них преобладают хищные и растительноядные дейноцефалы, в меньшем числе присутствуют лабиринтодонты и батрахозавры и редки примитивные аномодонты и тероцефалы.

Остатки последних, по данным Вьюшкова [1955б], составляют не более 1,5% от общего числа находок. Описанная Рябининым копытная фаланга териодонта [1938, с. 32, рис. 22] в действительности представляет свободный интерцентр атласа, который принадлежит мосхопсу.

Ишеевское местонахождение по условиям захоронения (отчасти и по составу фауны) сходно с малокинельским. Для первого характерна несколько бóльшая выборочность захоронения остатков, выраженная преобладанием дейноцефалов. Вместе с тем малокинельское местонахождение, изученное на небольшом участке, по числу видов почти не уступает ишеевскому. Вероятно, раскопки в Мал. Кинели затронули лишь краевую часть костеносной полосы линзы, лежащей неподалеку от основных скелетных скоплений, и отмеченная выше выборочность захоронения остатков отнюдь не исключает обнаружения новых форм. Это в первую очередь касается "экзотичных" групп (батрахозавров, примитивных аномодонтов, тероцефалов) и разнообразия их представителей, остатки которых могут быть локализованы в неисследованных участках местонахождения, благодаря различиям условий захоронения.

Ишеевское местонахождение представляет особый интерес в связи с присутствием "южноафриканских" родов – мосхопса и поростеогната. Род Porosteognathus, описанный Вьюшковым [1952] по нескольким фрагментам различных особей, рассматривается как ранний представитель семейства пристерогнатид, известных уже из низов зоны Tapinocephalus. Остатки тероцефалов, условно отнесенные к пристерогнатидам, известны также из малокинельского местонахождения. Кроме того, все основные местонахождения ишеевской фауны всегда содержат главную группу русских дейноцефалов–бритоподид, группу не менее характерную и для приуральского дейноцефалового комплекса, но неизвестную в дейноцефаловой фауне Южной Африки. Однако следует отметить, что типичные ишеевские бритоподиды (титанофонеус и сиодон) в местонахождениях медистых песчаников известны главным образом по фрагментарным остаткам.

Примитивные аномодонты–венюковии, кроме Ишеева, известны по редким находкам из Каргалинских рудников. Их остатки обычно фрагментарны и представлены тем же видом, что и в Ишеево.

Из других местонахождений ишеевской фауны следует отметить открытое в 1963 г. в Актюбинской области местонахождение Жаксы-Карагала, на правом берегу р. Жаксы-Карагала, в 8 км к югу от пос. Туражол. По данным А.К. Гусева и др. [1968] и автора [Tschudinov, 1968], остатки позвоночных приурочены к крупной линзе светло-серых песчаников, видимая мощность которой составляет около 6 м. Песчаники косослоистые и неслоистые, с мелкими линзочками песчаника, включающего глинистую гальку и гравий. В верхней части линзы встречены прослои серых песчанистых глин с охристыми и углисто-сажистыми включениями, со множеством отпечатков стволов и листьев крупных растений (гинкговых, каламитов и хвойных); здесь же часты строматолиты. Серые костеносные песчаники замещаются по простиранию зеленовато-бурым косослоистым песчаником.

Костные остатки найдены в верхней части линзы в конкреции серого глинистого песчаника. Местонахождение не раскапывалось и условия захоронения неизвестны. По-видимому, здесь имеется местонахождение дельтового типа с редкими гнездовыми скоплениями скелетных остатков. Кости темного цвета, превосходной сохранности, как и в Ишеево.

Скелетные остатки принадлежат хищному дейноцефалу–бритоподиду рода Notosyodon, близкому к сиодону из Ишеева. Некоторые особенности в строении черепа нотосиодона, как указывалось ранее [Tchudinov, 1968], могут быть истолкованы как показатель более позднего геологического возраста.

Отмеченные выше особенности ишеевской фауны (наличие "южноафриканских" форм и форм, общих с фаунистическими группировками приуральского дейноцефалового комплекса) подчеркивают узловое значение этой фауны как для понимания истории развития и происхождения ранних пермских терапсид, так и для корреляции

ее с приуральской и южноафриканской фаунами. Поэтому детальное изучение и пополнение состава тафономических комплексов местонахождений ишеевской фауны становится делом первостепенной важности.

Местонахождения очерской фауны

Очер (Ежово)

Местоположение. Правый высокий склон ручья, напротив д. Ежово Очерского района Пермской области[1].

Условия захоронения остатков. По данным автора [Чудинов, 1959, 1962], местонахождение приурочено к краевой части крупной линзы песчаников и аргиллитов дельтового типа. Максимальная мощность костеносной линзы на ее исследованном участке около 20 м при протяженности более 250 м. Край линзы, уцелевший от современного размыва, прислонен к древнему эрозионному врезу, ориентированному с северо-северо-запада на юго-юго-восток. Песчаники, аргиллиты и конгломераты, слагающие костеносную линзу, образуют серию мелких линз, линзочек и прослоев, оси которых параллельны оси главной линзы и совпадают с направлением древнего эрозионного вреза.

Остатки позвоночных приурочены главным образом к неслоистым песчаникам и аргиллитам и встречены на разных уровнях. Однако максимальное количество их сосредоточено в интервале от 1,5 до 9 м от дневной поверхности. В целом костные остатки составляют устойчивую полосу шириной 15–20 м, вытянутую вдоль берегового вреза. В плане костеносная полоса от нижних горизонтов к верхним заметно смещается в сторону берегового вреза. В отдельных мелких линзах распределение остатков также неравномерно: участки, расположенные неподалеку от берегового вреза, содержат скелеты и скелетные комплексы; участки, расположенные ближе к руслу, как правило, включают редкие отдельные кости. Большую часть материала составляют скелеты и скелетные скопления. Полные скелеты довольно часты и принадлежат преимущественно мелким хищникам – биармозухам. Скелеты крупных эстемменозухов обычно неполны с частично утраченной взаимосвязью скелетных элементов. Скелетные скопления захоронены преимущественно беспорядочно наваленными грудами костей или рассыпанных скелетов. Скелеты и скелетные скопления обычно вытянуты вдоль береговой линии, разделены значительными промежутками (обычно не менее 10 м) и залегают гнездообразно. Каждое гнездо вмещает обычно остатки одной особи. Размеры гнезд не превышают 4–5 м. Среди остатков довольно много костей и фрагментов черепов аноплозухов, однако целые черепа редки, а более или менее полные скелетные комплексы неизвестны. Тоже самое можно сказать о крупных хищниках эотитанозухах и археосидонах, причем у последних черепа, как правило, всегда сильно деформированы, особенно у крупных особей. Краниальные остатки ивантозавра, наиболее крупного хищника, не уступающего по размерам иностранцевии, очень редки и разобщены, но разобщенные элементы (экз. №1758/292) найдены вместе. Мелкий вид эстемменозуха более редок, чем крупный; единственный полный скелет (экз. № 1758/6) был найден в линзе плотных коричневато-серых песчаников в центральном участке раскопки на глубине около 6 м. Скелет был ориентирован на юго-юго-восток и лежал у внешнего края костеносной полосы. В полуметре впереди лежала нижняя челюсть. Один из наиболее полных скелетов крупных эстемменозухов (экз. №1758/100), найденный в западной части раскопки, в сильно глинистых красно-коричневых песчаниках, был ориентирован подобно экз. № 1758/6, но располагался ближе к береговой линии. Другой скелет эстемменозуха был захоронен непосредственно на подводном склоне берега с наклоном в сторону русла. Череп его, лежащий в 3 м, был сдвинут течением и сполз по склону на 0,5 м ниже скелета.

[1] Предварительные сведения о местонахождении даны в работах Ефремова и Вьюшкова [1955] и автора [Чудинов, 1959, 1960, 1962, 1964а, б]. В настоящей работе эти сведения значительно пополнены и уточнены.

Из распределения остатков в скелетных скоплениях совершенно очевидно, что большинство скелетов, особенно крупных животных, подверглось расчленению и мацерации непосредственно в районе местонахождения или на месте захоронения.

Сохранность костей резко различна. Наилучшей сохранностью отличаются одиночные кости, особенно дистальных отделов конечностей, найденные в конкрециях песчаников по внешнему краю костеносной полосы. В линзах глинистых конгломератов кости обычно неполны и слабо окатаны. Изредка в верхних участках линзы были отмечены хорошо окатанные костные "гальки". Сравнительно хорошую сохранность имеют кости и скелеты, покрытые тонкой коркой уплотненной породы. Плохая сохранность свойственна скелетным скоплениям в глинистых песчаниках и алевролитах. В подобных случаях нередко наблюдалось замещение кальцитом или песчаником периферических участков костей. В верхней части костеносной линзы, в зоне наиболее интенсивного выветривания, кости разбиты трещинами и иногда выщелочены. Большая часть остатков деформирована в процессе диагенеза, но характер деформации обусловлен положением костей при захоронении. Различные типы деформации хорошо прослеживаются на черепах. Черепа, лежащие на боку, сжаты с боков и выглядят высокими и длинными; черепа, захороненные в нормальном положении, расширены латерально и выглядят широкими и низкими; черепа, обращенные небом вверх, почти не деформированы. Одиночные кости в плотных конкрециях обычно сохраняют первоначальную форму, но иногда разбиты трещинами. Плотность костей также различна, но всегда меньше плотности окружающей породы. Окраска костей широко изменчива. В зоне интенсивного выветривания преобладают кости черного или темно-коричневого цветов. В глубоких участках линзы кости окрашены светлее окружающей породы. Обычный цвет костей серый, желтовато-серый, красно-коричневый, желтовато-коричневый. Порода вокруг костей (особенно около скелетов и скелетных скоплений) имеет яркую темно-вишневую или красно-оранжевую окраску. Появление этой окраски всегда безошибочно указывает на близкое залегание костей (в пределах 5–10 см) и, таким образом, служит важнейшим поисковым признаком. Аналогичная окраска отмечена и около раковин двустворчатых моллюсков, но зона окрашивания здесь незначительна.

Остатки растений встречаются по всему разрезу, но наиболее хорошо сохранившиеся приурочены к тонкослоистым аргиллитам, где обычны отдельные листья и ветви гинкговых, папоротниковые и древние хвойные. Среди остатков для местонахождения отмечены Paracalamites sp., Compsopteris cf. adzvensis Zal., Odontopteria rossica Zal. С.В. Мейен, изучивший растительные остатки, отмечает, что последние два вида до сих пор были известны только для верхнеказанских отложений (белебеевской свиты) Поволжья и Прикамья. Одновременно С.В. Мейен указывает на слабую изученность нижнетатарской флоры и в связи с этим допускает, что в дальнейшем эти виды могут быть найдены в нижнетатарских отложениях. В верхнетатарских отложениях они уже отсутствуют.

Двустворчатые моллюски из костеносной лизны изучены А.К. Гусевым и принадлежат к различным прижизненным сообществам. Среди них отмечены преимущественно обитатели песчаных грунтов и более редки обитатели илистых грунтов. Те и другие за редкими исключениями обитатели бассейнов, типичные речные обитатели отмечены в виде единичных находок. Среди двустворчатых моллюсков А.К. Гусев установил Palaeoanodonta rhomboidea (Netschaev) и Palaeomutela cf. umbonata (Fischer), которые типичны для средней части верхнеказанского подъяруса.

Остатки земноводных очень редки и, судя по количеству черепов, встречаются в 15–20 раз реже пресмыкающихся. Одиночные черепа земноводных найдены в 10–15 м друг от друга в западной части раскопки в плотных серых песчаниках у внешнего края костеносной полосы. Остатки рыб чрезвычайно редки и представлены плавниковыми шипами и кожными костями палеонисцид.

Общее число особей, обнаруженных в исследованной части метонахождения, не поддается точному учету, но известные краниальные остатки принадлежат по меньшей мере 50 животным. Местонахождение в значительной степени уничтожено современным

Инв. № 1432.

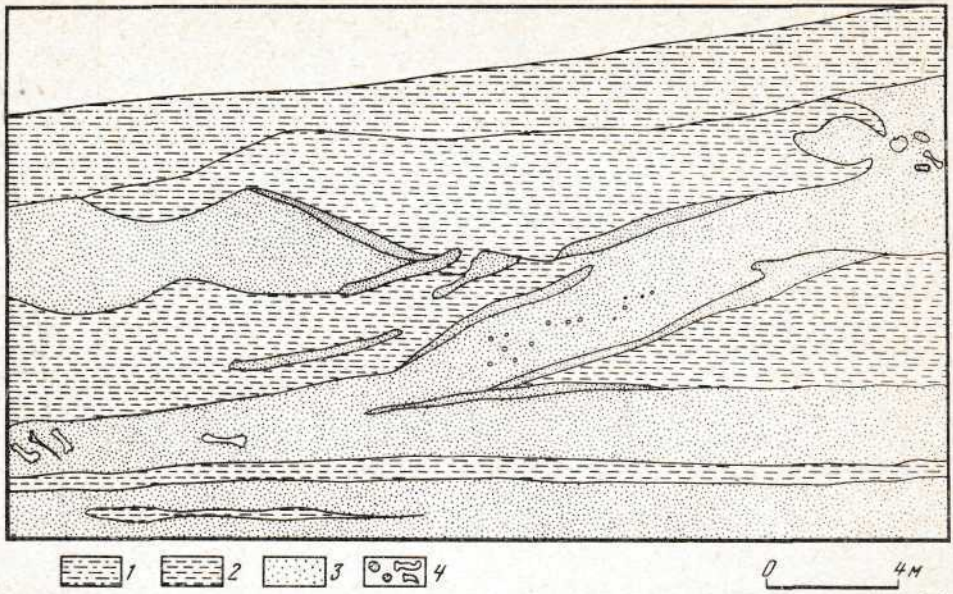


Рис. 1. Размыв верхней части костеносной линзы местонахождения Ежово Очерского района Пермской области; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус. Передняя стенка раскопки, 1952 г.

1 – элювиальные суглинки; *2* – глины; *3* – песчаники; *4* – кости наземных позвоночных и окатанная костная "галька"

размывом; в 1952 г. непосредственно под почвенным слоем были найдены части скелетов с естественным положением скелетных элементов. Кроме того, в основании элювия песчаники показывают следы древнего, вероятно пермского, размыва и содержат окатанные костные "гальки" и полуокатанные и неокатанные костные обломки. Следовательно, количество особей, попавших в захоронение, исчислялось, вероятно, сотнями (рис. 1–2).

Комплекс мелких костеносных линз, слагающих главную линзу местонахождения, как было отмечено выше, характеризуется пестротой наслоения, литологического состава и большим разнообразием органических остатков. Вмещающие осадки показывают повышенное содержание минералов тяжелой фракции при наличии грубого обломочного материала из глинистых галек. По-видимому, осадки, вмещающие кости, представляли ближние выносы речных потоков, аккумулированные в прирусловых частях дельты. Неоднократное появление конгломератовидных осадков обусловлено, вероятно, местными размывами песчано-глинистых отложений. Накопление скелетных осадков происходило в прибрежном участке вдоль подводного склона. Величина эрозионного вреза показывает, что глубины, на которых происходило захоронение, постепенно уменьшались с заполнением русла осадками. Скорость седиментации была, по-видимому, незначительной, о чем говорит характер захоронения двустворчатых моллюсков. Створки их раковин часто не раскрыты, а окружающая порода имеет ярко-вишневую окраску. Следовательно, процесс накопления песков и глин шел с большей скоростью, чем процесс мацерации мягких тканей моллюсков внутри раковин. Остатки животных были перенесены к месту захоронения в виде трупов и в разной степени мацерированных частей скелетов. Течение прибивало остатки к берегу, к основанию подводного склона, где сила течения была достаточной для того, чтобы повернуть скелеты в положение наименьшего сопротивления струям потока. Таким образом, положение скелетов, направленных черепами против течения, показывает, что в районе местонахождения поток имел западное-северо-западное направление. Скорость течения при формировании костеносной линзы, судя по минералогическому составу и величине зерен песчаников, изменялась от 1 до 2,5 км/ч. Степень сохранности

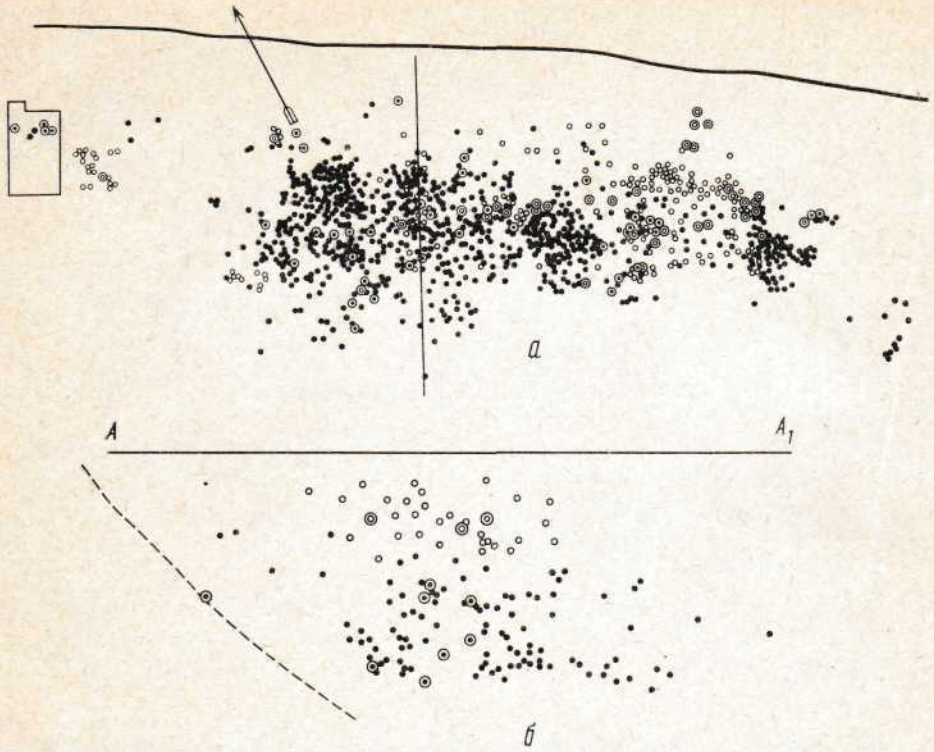


Рис. 2. Костеносная линза местонахождения Ежово по раскопкам 1957–1958 гг.; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

а – план части линзы; масштаб 1 : 800; *б* – поперечный разрез линзы по линии А–А^1; масштаб по вертикали 1 : 100; по горизонтали 1 : 200.

Усл. обозн.: крупные кружки костные скопления и скелеты; мелкие кружки отдельные кости; прямоугольником обозначена раскопка 1952 г. (а – раскопка, Чудинов, 1962)

и полнота остатков позволяют заключить, что расстояние переноса не было далеким. Местами обитания животных были, вероятно, приустьевые участки берега, расположенные выше по течению в нескольких десятках километров от места захоронения. Фрагментарность многих остатков (аноплозухов, эотитанозухов, ивантозавров и археосиодонов) наталкивает на мысль о их поступлении из танатоценозов, свойственных другим биотопам. Возможно также, что до переноса к месту захоронения трупы и скелеты этих животных испытали воздействие субаэральных факторов, наложивших отпечаток на сохранность и полноту остатков.

Ежовское местонахождение раскапывалось в течение четырех полевых сезонов (1952, 1957, 1958, 1960 гг.). В первом сезоне автором были проведены рекогносцировочные раскопки, которые дали представление о размерах местонахождения и масштабах захоронения [Ефремов, Вьюшков, 1955]. В последующие годы были предприняты крупные раскопки с использованием бульдозеров. В 1960 г. общая площадь раскопки составила 6000 м^2 (рис. 2). В центральном и западном участках на отрезке более 200 м костеносная линза выработана в среднем до глубины 8–9 м. На восточном участке в основном вскрыты до глубины 2–3 м лишь верхние слои, содержащие редкие и частично окатанные фрагменты. За пределами западной части раскопки также имеется участок линзы, где направление древнего берегового вреза меняется с северо-северо-западного на северо-западное. По-видимому, неизученные краевые участки линзы благодаря различиям в условиях захоронения могут обнаружить новые формы, не отмеченные в изученном участке.

Состав фауны. Тафономический комплекс местонахождения – один из наиболее известных в дейноцефаловой фауне Западного Приуралья. Лабиринтодонты представлены обычным для верхней перми архегозавроидом (Melosaurus uralensis Meyer, 1858) и одним неназванным родом, который по предварительному заключению принадлежит к диссорофидам. Среди хищных терапсид присутствуют биармозухиды (Biarmosuchus tener Tchudinov, 1960), эотитанозухиды (Eotitanosuchus olsoni Tchudinov, 1960 и Ivantosaurus ensifer Tchudinov, gen. et sp. nov.) и дейноцефалы–бритоподиды (Archaeosyodon praeventor Tchudinov, 1960 и Chthomaloporus lenocinator Tchudinov, 1964). Растительноядные дейноцефалы представлены эстемменозухидами (Estemmenosuchus uralensis Tchudinov, 1960; E. mirabilis Tchudinov, 1968; Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov, 1968; Zopherosuchus luceus Tchudinov, gen. et sp. nov.). Из редких элементов фауны отмечены примитивные аномодонты семейства венюковиид (Otsheria netzvetajevi Tchudinov, 1960). По числу родов и количеству остатков дейноцефалы составляют главную группу фауны местонахождения. Остатки рыб, лабиринтодонтов и аномодонтов играют подчиненную роль и количественно составляют лишь доли процента. Дейноцефалы не показывают четкой выборочности захоронения, хотя эстемменозухиды по количеству посткраниальных остатков и преобладают над другими родами. Среди эотериодонтов обычны скелеты мелких хищников – биармозухов. Крупные хищники – эотитанозухи и археосиодоны также довольно часты, но не найдены в виде скелетных скоплений. Среди эстемменозухид довольно редок мелкий вид эстемменозуха; аноплозухи обычны, но черепа их, как правило, встречены в виде разрозненных фрагментов.

Очер (Лужково)

Местоположение. В 3 км от г. Очера по тракту на ст. Верещагино, близ левого берега ручья у д. Лужково Очерского района Пермской обл.

Условия захоронения остатков. Местонахождение детально не раскопано и не изучено. Кости приурочены к линзе песчаников, которая выклинивается к юго-западу на расстоянии 20 м от вскрытого костеносного участка. Костеносные песчаники характеризуются большим содержанием желтой охры, отсутствием растительных остатков и двустворчатых моллюсков. Остатки позвоночных редкие, разобщенные, в виде конечностей, позвонков, ребер, фаланг и фрагментов черепов. Сохранность остатков неудовлетворительная. Кости обычно деформированы, сильно ожелезнены, каналы костной ткани заполнены лимонитом. Часто костная ткань полностью замещена темным кальцитом, образующим псевдоморфозы по кости. В ежовском и лужковском местонахождениях обращает на себя внимание сходный тип сохранности краниальных остатков аноплозухов. Сохраняются преимущественно межглазничная и заглазничная части крыши черепа, где кости отличаются наибольшей толщиной и массивностью. Совершенно очевидно, что их черепа, тонкокостные в предглазничном и височном отделах, рассыпались в процессе переноса к месту захоронения. По-видимому, местонахождение образовалось в зоне осадконакопления с постепенным убыванием скоростей потока. Костный материал до захоронения прошел довольно длительный путь транспортировки.

Состав фауны. Среди остатков установлены эстемменозухиды: Estemmenosuchus uralensis Tchudinov, 1960 и Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov, 1968.

К местонахождениям очерской фауны отнесены местонахождения Оханск и Межевая, расположенные вне главного поля распространения медистых песчаников, которые датировались прежде как местонахождения II зоны [Ефремов, Вьюшков, 1955]. Первое из них, наиболее близкое к ежовскому, расположено на правом берегу р. Камы у г. Оханска. Здесь в основании берегового обрыва в слое песчаника, сменяющегося вниз конгломератом из гальки уральских пород, найдена серия грудных позвонков хищного дейноцефала – бритоподида Brithopus priscus Kutorga [Ефремов, 1954а]. Полнота и сохранность остатков могут исключать их принадлежность к названному роду, поскольку типовой вид был установлен по отдельному фрагменту дистального конца плечевой кости. С другой стороны, их сходство с позвонками хищных дейно-

цефалов типа биармозуха не исключает их возможной принадлежности к очерской фауне.

В местонахождении Межевая, на правом берегу р. Камы, ниже г. Сарапула, в песчаниках, переходящих в конгломерат с уральской галькой, А.А. Штукенберг [1898] обнаружил фрагмент челюсти, систематическая принадлежность которой долгое время оставалась неясной. С открытием эстемменозухид выяснилось, что этот фрагмент челюсти принадлежит не парейазаврам, как полагали ранее, а эстемменозухидам.

Весьма характерно, что во всех рассмотренных местонахождениях очерской фауны остатки позвоночных приурочены к песчаникам, причем в основании их залегают конгломераты из гальки уральских пород. Вместе с тем толща очерских песчаников и конгломератов прослеживается к югу от Очера по правобережью р. Камы, где эти породы содержат остатки позвоночных и редкий минерал волконскоит, который придает отложениям характер маркирующего горизонта. Так, например, остатки диссорофид были найдены нами в Частинском районе в 0,5 км выше пристани Ерзовка в линзе песчаников, которая, как и в предыдущих случаях, залегала на конгломератах из гальки изверженных и метаморфических пород. Ниже по правобережью р. Камы волконскоит отмечен в 2,5 км выше д. Головниха и в 3 км выше с. Галево, причем из последнего пункта ранее были известны остатки позвоночных. Ниже г. Сарапула у местонахождения Межевая эта толща, содержащая фауну очерского типа, слабо обнажена, так как погружена почти до уреза воды р. Камы.

Область распространения очерских песчаников ограничена в основном правобережьем р. Камы[1]. К востоку от Оханска вниз по Каме, по левобережью протягивается толща медистых песчаников. По правобережью очерские песчаники распространены довольно широко на запад и, судя по находкам волконскоита, ограничены преимущественно междуречьем рек Камы, Чепцы и Вятки. В настоящее время нет достаточно надежных оснований считать, что волконскоит встречается в разновозрастных горизонтах. Более вероятно, что песчаники и глинистые конгломераты, включающие остатки позвоночных и волконскоит, представляют единую толщу, сформировавшуюся за короткий промежуток времени. Как и в медистых песчаниках, здесь имеется своеобразный "парагенетический" комплекс, в котором остатки позвоночных связаны с особым и, по-видимому, исключительно редким типом оруденения, представленным соединениями хрома. Для характеристики местонахождений дейноцефаловой фауны весьма примечательно, что в обоих случаях оруденение так или иначе связано с остатками древесины. Отчасти оно имело, вероятно, эпигенетический характер, о чем говорит ослабление интенсивности минерализации к центральным участкам древесины. Вместе с тем медное оруденение не было столь локализовано и захватывало вмещающие линзы песчаников и кости позвоночных. Волконскоитовое оруденение всегда узко локализовано, и минерализация ограничена исключительно растительными остатками, заключенными в песчаниках. В аргиллитах растительные остатки весьма часты, но волконскоит отсутствует, что указывает, по-видимому, на эпигенетическое образование минерала.

Комплекс основных особенностей ежовского местонахождения (древний облик фауны, подчеркнутый присутствием эотериодонтов биармозухид и эотитанозухид и диссорофид, отсутствие представителей этой фауны в фаунистических комплексах медистых песчаников) позволяет предположить, что очерские песчаники с волконскоитом представляют особый тип фаций, отчасти синхроничных верхнеказанским фациям медистых песчаников Пермского Приуралья[2]. Разумеется, различие фаций и типов захоронения не исключает возможности обнаружения общих форм как в том, так и в другом фаунистических комплексах, поэтому продолжение исследований в этом

[1] Имеются старые непроверенные указания о находках волконскоита по р. Паль, на левом берегу р. Камы ниже Оханска [Пустовалов, 1928]. В этом же районе геологом А.А. Кареловым был найден фрагмент челюсти хищного дейноцефала.

[2] Единственный род Melosaurus – общий для этих фаунистических комплексов, проходит через верхнеказанские–нижнетатарские отложения, включая слои с ишеевской фауной.

направлении чрезвычайно важно и перспективно. Не менее важно проведение целенаправленных поисков новых фаунистических комплексов в районах распространения волконскоитовых фаций. Решение этих вопросов дает надежную основу для биостратиграфии континентальных верхнепермских отложений Западного Приуралья.

Местонахождения фауны медистых песчаников[1]

Предшествующий обзор показывает, что известные ныне местонахождения очерской фауны сравнительно узко локализованы в пределах Среднего Приуралья, тогда как более близкие к Уралу местонахождения расположены в полосе медистых песчаников, вытянутой вдоль западного склона Урала на многие сотни километров. В отличие от типично красноцветных фаций, присущих очерским местонахождениям, медистые песчаники с их фауной позвоночных выражены сероцветными фациями, и смена последних красноцветными фациями всегда сопровождается наличием переходной зоны. Толща медистых песчаников разнородна по литологическому составу, и оруденению подвержены не только песчаники, но также глины, мергели и известняки. По данным М.А. Третьякова [1928], рудоносные песчаники обычно мелкозернисты, и их глинистые разности отличаются меньшим содержанием меди. Глины рудоносны только в переходной зоне, там, где они контактируют с песчаниками. Показательно, что для меденосных глин характерно полное отсутствие остатков пресмыкающихся. Местонахождение Бол. Китяк (Акбатыровский рудник) в Малмыжском районе Кировской области представляет толщу темно-серых медистых мергелей, которые подстилаются ржаво-коричневыми песчаниками с остатками поздних дейноцефалов. В местонахождении Сантагулово (Башкирская АССР) остатки наиболее ранней приуральской дейноцефаловой фауны (I зона, по И.А. Ефремову, 1952) залегают на морских меденосных известняках с нижнеказанской фауной беспозвоночных. Среди континентальных пестроцветных отложений толща медистых песчаников образует громадный "слоеный пирог", составленный неправильно наслоенным комплексом линз мергелей, аргиллитов, песчаников и конгломератов. Общей особенностью медистых песчаников, как указывает Ефремов [1954а], является уменьшение размеров линз и их рудоносности, уменьшение зернистости осадков и уменьшение размеров органических остатков вверх по разрезу. Линзы конгломератов и конгломератовидных пород, присущих в целом красноцветной толще Приуралья, составляют обычный компонент разрезов меденосной толщи и сложены галькой уральских пород или мергельной галькой. Конгломераты первого типа, как правило, не содержат остатков позвоночных.

Органические остатки в медистых песчаниках представлены растениями, беспозвоночными и позвоночными. Первые встречаются в виде отпечатков листьев, веточек, стволиков и крупных стволов, причем стволы образуют иногда крупные нагромождения в нижних горизонтах медистых песчаников. Мелкие растительные остатки, как правило, обуглены и при хорошей сохранности приурочены исключительно к меденосным песчаникам и мергелям.

Беспозвоночные представлены остатками насекомых, филлопод, створками пресноводных двустворчатых моллюсков. Остатки насекомых обычно обособлены от костеносных пород; так, например, в местонахождении Бол. Китяк эти остатки вместе с отпечатками растений содержатся в слое тонкоплитчатых надрудных мергелей. Пресноводные моллюски принадлежат к антракозиидам, которые часто сопровождаются остатками растительности и встречаются не только в меденосных сероцветных породах, но и в сопровождающих красноцветах, где образуют крупные скопления и прослои в конгломератовидных песчаниках с галькой мергельных глин. Иногда ядра раковин двустворок окружены тонкой корочкой порошковидного лимонита; именно такой тип сохранности раковин отмечен на ежовском местонахождении. Ефремовым

[1] Тафономический очерк этих местонахождений подробно дан Ефремовым [1954а]. В настоящем разделе приведены лишь краткие сведения, представляющие интерес для сравнительной характеристики различных типов местонахождений.

[1954а] указывается, что двустворчатые моллюски по сравнению с другими органическими остатками наименее связаны с медистыми песчаниками. Здесь следует обратить внимание на то, что в крупных костеносных линзах в неслоистых песчаниках раковины моллюсков действительно редки и, по-видимому, заносились течением. Другие случаи, когда в линзах встречаются прослои, переполненные нераскрытыми створками раковин, указывают на обитание моллюсков непосредственно в участках захоронения. Рассеянные одиночные створки раковин в костеносных линзах говорят о участках слабого течения, куда заносились трупы и скелеты животных; прослои же ракушняка указывают на обстановку чистых проточных вод, более благоприятную для существования моллюсков. Подобная картина захоронения двустворок в равной степени свойственна местонахождениям медистых песчаников, очерским и северодвинским местонахождениям и отражает сходство гидродинамических процессов, обусловивших формирование крупных костеносных линз.

Остатки рыб (палеонисцид, платисомид) встречаются в нижних горизонтах меденосной толщи в крупных рудных линзах, надрудных мергелях и часто сопровождаются растительностью, копролитами, остатками лабиринтодонтов и батрахозавров. В верхних горизонтах, как подчеркивает Ефремов [1954а], остатки рыб редки и встречаются в виде отдельных чешуй и ихтиодорулитов. Остатки рыб всегда связаны с тонкозернистыми меденосными породами крупных линз и сопутствуют стегоцефалам и батрахозаврам. Остатки лабиринтодонтов обычно фрагментарны; батрахозавры известны в виде полных скелетов. Лабиринтодонты-диссорофиды, как считает Ефремов, тафономически объединяются с пресмыкающимися, составляя вместе с последними наиболее сухопутные элементы фауны. Общая особенность остатков наземных позвоночных в медистых песчаниках, по мнению Ефремова, состоит в том, что они за редким исключением (батрахозавр Discosauriscus) не встречаются в виде полных скелетов. Вместе с тем остатки пресмыкающихся распределены в этой толще весьма характерно: в наиболее древних горизонтах Демских рудников встречены лишь разрозненные кости конечностей фреатозухид. В группе Демских рудников, особенно богатых костями пресмыкающихся, главным образом дейноцефалами, остатки отличаются большей полнотой и часто сохраняют прижизненную связь скелетных элементов. Для нижних горизонтов Каргалинских рудников интересно отметить особый тип захоронения единичных костей дейтерозаврид и бритоподид в канадообразных линзах песчаников, которые образовались, по-видимому, в небольших дельтовых руслах с повышенной скоростью потоков. В средних и верхних горизонтах медистых песчаников в крупных линзах обычны разобщенные кости крупных дейноцефалов.

Сохранность остатков позвоночных в медистых песчаниках обычно хорошая. В сравнительно редких случаях поверхность костей несет следы обтачивания или частичного растворения (местонахождение Сантагулово). Кости обычно плотные, с блестящей гладкой поверхностью; цвет их и степень фоссилизации широко варьируют. Как правило, кости сильно минерализованы, и костная ткань замещена фтор-апатитовыми соединениями или солями и окислами меди и железа. Среди различных типов минерализации костей заслуживает упоминания наличие порошковидного лимонита на поверхности костей и их эпифизах, что весьма обычно и для ежовского местонахождения, в котором кости и особенно черепа эстемменозухов покрыты тончайшим слоем порошковидного лимонита. Из нерудных минеральных образований в костях из медистых песчаников, так же как и в костях из очерских местонахождений, наиболее обычен кальцит, который в виде зерен заполняет каналы костной ткани или присутствует в виде друз, замещающих пустоты или корневые участки зубных альвеол. Цвет костей белый, шоколадный, темный до черного или зеленовато-серый и зеленовато-синий вследствие наличия малахита, халькозина и ковеллина. Последние типы минерализации преобладают и всегда связаны с оруденением вмещающих пород, в различной степени интенсивным. Этот своеобразный "парагенезис", отмеченный многими исследователями, отражает и историю формирования медистых песчаников и отчасти историю развития приуральской фауны в течение этого интервала геологической лето-

писи. Именно эту особенность фауны медистых песчаников неоднократно подчеркивал И.А. Ефремов.

Выше упоминалось, что для местонахождений медистых песчаников остатки позвоночных в общем фрагментарны и почти не встречаются в виде полных скелетов. Это заключение представляется спорным. В материалах по медистым песчаникам, имевшихся в распоряжении Ефремова и просмотренных автором, подавляющее большинство остатков действительно крайне фрагментарно. Однако здесь необходимо еще раз подчеркнуть, что все эти материалы (часть их – более чем столетней давности) были добыты попутно с рудой или породой в темных тесных подземных выработках, пробиваемых в толще пород крайне примитивными средствами с помощью кайлы, пороха и позднее динамита. Следует напомнить, что оконтуренный для гипсовки монолит с полным скелетом полутораметрового биармозуха весит около четверти тонны, а скелет средних размеров дейноцефала–эстемменозуха от 1,5 до 2 тонн. Даже в условиях открытых раскопок трудно брать целиком крупные скелеты. При подземной проходке пустая (не рудоносная) порода (которая также может включать кости) проходилась с минимальным поперечным сечением выработок, а линзовидные рудные залежи вырабатывались в наиболее богатых участках при обычной максимальной мощности менее одного метра, руда же подавалась наверх в раздробленном виде. В этом отношении для характеристики меденосных линз показательны следующие данные, приведенные Н.А. Третьяковым [1928]. Длинные оси линз (гнезд) чаще всего колеблются от 60 до 200 м; короткие оси – обычно 40–80 м. Мощность их равна 0,15–0,40 м. В редких случаях наблюдаются линзы от 1 до 3 км длиной при ширине от 200 до 400 м и максимальной мощности от 2 до 6 м. Средние размеры линз для Юговских рудников составляют соответственно 150 × 80 × 0,2 м при их средней площади около 10 000 м^2. К сожалению, указанный автор приводит только размеры меденосных линз, считавшихся промышленными, и не указывает мощности всего линзового комплекса. В большинстве разрабатывавшихся рудников, как указывает этот же автор, была открыта лишь одна рудная линза, так как выработка проходилась до первого рудного слоя. Однако в некоторых рудниках встречено 2–3 и даже 6 рудных линз, как, например, на руднике Святотроицком, где общая мощность линзового комплекса составила 40 м. Судя по ежовскому местонахождению, крупные линзы медистых песчаников, вероятно, также имеют мощность 10–20 м. Если это справедливо, то во многих крупных линзах медистых песчаников выработано лишь по одному маломощному, но наиболее богатому рудой горизонту, что отнюдь не означает, что таковой был также наиболее богат скелетными остатками. Если справедливо также, что остатки позвоночных из медистых песчаников фрагментарны, то вполне уместно предполагать, что наиболее богатые медью рудные залежи располагались в краевых частях, по внешнему краю костеносных полос, которые присущи крупным линзам песчаников. Это вполне согласуется с данными по ежовскому местонахождению, где наблюдается очень широкий диапазон скелетных остатков от окатанных костных галек до полных скелетов, причем полные скелеты располагаются узкой полосой, приближенной к береговому врезу, а фрагментарный материал широко рассеян за внешним краем этой полосы.

В целом для области захоронения в медистых песчаниках Ефремов [1954а] отмечает следующие особенности: близость к области сноса, располагавшейся в типично материковой обстановке; короткий путь переноса остатков наземных позвоночных; очень быстрое захоронение остатков в ультрафациях подводных дельт, с быстрым отложением осадков и интенсивной фоссилизацией, с оруденением органических остатков, в том числе и костей. Как видно из описания ежовского местонахождения, тафономические особенности, свойственные местонахождениям медистых песчаников, в значительной степени повторяются в Ежово, которое отличается типом минерализации (оруденения) растительных остатков и отсутствием соединений меди. Очерские волконскоитовые песчаники, развитые преимущественно к западу от поля распространения медистых песчаников, по существу представляют особую и практически малоизвест-

ную область кратковременно существовавших фаций подводных дельт, несколько более удаленных от области сноса и возможно вклинивающихся широким языком в районы Удмуртии. По восточной границе распространения волконскоитовых фаций, прослеженной по местонахождениям очерской фауны, эта область напоминает фации медистых песчаников, отличаясь от последних неповторимостью фаунистического состава и кратковременностью существования.

Рассмотрение костеносных линз основных местонахождений дейноцефаловой фауны приводит к выводу, что при общей пестроте их сложения они имеют близкие пространственные размеры: их протяженность составляет, как правило более 100 м при мощности от 10 до 20 м. Сказанное в равной степени справедливо для костеносных линз медистых песчаников очерских местонахождений и для более поздних костеносных линз ишеевской фауны. Кроме того, линзы этого типа характеризуются общим комплексом остатков, включающем обычно растительные остатки, двустворчатых моллюсков, рыб, земноводных и пресмыкающихся.

В связи с изложенным интересно отметить, что костеносные линзы местонахождений северодвинской фауны также характеризуются перечисленным комплексом органических остатков, близкими пространственными размерами и пестротой сложения. Таковы, по данным В.П. Амалицкого [1931], главные костеносные линзы Соколки, Голодаево, Завражье и Савватий, которые имеют соответственно следующие размеры: 100 × 10,5; 150 × 7; 150 × 12 м; 200 × 8 м. Весьма интересные данные приведены у М.Б. Едемского [1929], специально занимавшегося изучением северодвинских и сухонских линз и поисками в них остатков позвоночных. Так, например, костеносные линзы на Сухоне имеют следующие размеры: 100 × 12 м (линза у Марюшиной Слуды); 75 × 6 м (линза у Климово, которая, по Едемскому, составлена сложным чередованием мелких линз песков, песчаников и мергельной гальки). Для костеносных линз Сухоны и Северной Двины указанный автор приводит следующие размеры: 300 × 5 м (линза у р. Мутовки); 200 × 4 (линза у д. Исады); 600 × 12 (линза у д. Ровдино); 200 × 6 (линза у д. Мартыновской); 160 × 6 (линза у р. Ерги) и 300 × 7 м (линза у Марковой Слуды). Если обозначить отношение длины линзы к ее максимальной мощности в качестве индекса, выражающего ее пространственные размеры, то для костеносных линз величина этого индекса изменяется в пределах от 9 до 25, достигая оптимальных значений 12–13 для главных костеносных линз пермских местонахождений. Для некостеносных линз величина этого индекса, как правило, больше 25.

Фаунистический комплекс северодвинских линз, как известно, представлен очень крупными растительноядными парейазаврами, хищными горгонопсиями, затем идут сравнительно редкие терапсиды–териодонты и дицинодонты и еще более редкие батрахозавры.

Таким образом, в крупных костеносных линзах пермских местонахождений независимо от различий в составе фауны и возрасте тафономический комплекс любого из местонахождений этого типа всегда достаточно четко подразделяется на ряд групп. 1. Крупные растительноядные пресмыкающиеся, по-видимому, обитатели сходных экологических ниш. В дейноцефаловых фаунах – это эстемменозухиды, дейтерозавриды, тапиноцефалиды; в парейазавровых – парейазавриды. 2. Крупные хищные звероподобные пресмыкающиеся, связанные, вероятно, местами обитания с растительноядными пресмыкающимися. В дейноцефаловых фаунах это – эотитанозухиды и крупные бритоподиды; в парейазавровых – горгонопсии. 3. Некрупные звероподобные пресмыкающиеся преимущественно наземного облика. Это мелкие биармозухи, примитивные аномодонты–венюковииды и типичные териодонты и дицинодонты. 4. Амфибии в дейноцефаловых фаунах – это лабиринтодонты; в парейазавровых – батрахозавры.

По-видимому, эта дифференциация скелетных остатков, очерчивающая тафономические комплексы пермских местонахождений, показывает общую слабую выборочность захоронений. Очевидно, формирование такого типа линз есть результат сходства гидродинамических процессов не только в области осадконакопления, но и в об-

ласти транспортировки и сноса осадков. Таким образом, для крупных костеносных линз пермских местонахождений европейской части СССР можно отметить следующую особенность: чем более разнородны линзы по своему сложению и литологическому составу, тем богаче их тафономический комплекс и тем меньше выборочность захоронения остатков позвоночных. Говоря о выборочности захоронения в пермских местонахождениях европейской части СССР, мы часто переоцениваем имеющиеся данные, хотя в действительности для многих местонахождений неполные и поэтому искаженные данные о комплексах обусловлены неполнотой раскопок или неполнотой сохранности костеносных линз. В приведенных выше наиболее полно изученных местонахождениях тафономические комплексы содержат обычно не менее 10 форм. Примеры строгой выборочности захоронения для пермских местонахождений немногочисленны, и к их числу принадлежат огромные по площади местонахождения парейазавров на р. Вятке, где узкий тафономический отбор дает обычно "идеальную" картину выборочности захоронения одного вида животных.

Высказанные здесь соображения весьма предварительны, и автор лишь стремился показать, что тафономические процессы могут быть подвергнуты точному изучению, в котором детальные раскопки местонахождений есть первое и необходимое условие в выявлении количественных и качественных сторон процесса, без которых немыслимо дальнейшее проведение целенаправленных поисков и раскопок.

Немногое можно сказать о условиях захоронения наземных позвоночных в южноафриканских верхнепермских местонахождениях из мощных континентальных серий экка и бофорт. Верхняя часть серии экка, которая представляется аналогом отложений с фауной нижних зон верхней перми СССР, сложена главным образом темными аргиллитами и подчиненными прослоями песчаников. Эта мощная толща, как указывают Ефремов [1950] и Бунстра [Boonstra, 1963a], практически не содержит остатков позвоночных[1]. Вышележащая серия бофорт, согласно залегающая на серии экка, в ее нижней части – зоне Tapinocephalus, имеет мощность свыше 2000 м и сложена преимущественно аргиллитами и подчиненными линзами песчаников. В многочисленных местонахождениях зоны Tapinocephalus остатки позвоночных часты, но рассеяны. Остатки дейноцефалов, известные исключительно из этой зоны, обычно не образуют крупных скелетных скоплений и, как указывает Бунстра [Boonstra, 1955a], полные скелеты в захоронениях не найдены, а относительно полные – представлены обычно тапиноцефалами. Среди других групп фауны для зоны Tapinocephalus и вышележащей зоны Endothiodon в песчаниках и глинистых мергелях встречаются скелеты и скелетные скопления дицинодонтов. Парейазавры, как и в большинстве захоронений европейской части СССР, приурочены к аргиллитам и обычно захоронены целыми скелетами, перевернутыми на спину. Хищные формы более наземного облика, как например, тероцефалы–пристерогнатиды зоны Tapinocephalus, характеризуются неполнотой захоронения остатков. Среди 14 родов и 26 видов указанного семейства, по данным Хоутона и Бринка [Haughton, Brink, 1954], только два рода и два вида представлены полными посткраниальными остатками. Сохранность костей обычно плохая. Кости, как правило, выветрелые, слабо минерализованные, с нечеткой поверхностью. Следует однако отметить, что аналогичная сохранность обычна для разобщенных скелетных комплексов в местонахождениях Ишеево (Moshops, Doliosauriscus) и Ежово (Estemmenosuchus), расположенных к западу от местонахождений медистых песчаников. Вместе с тем в упомянутых местонахождениях полные скелеты часто имеют неповрежденную блестящую поверхность костей. Очевидно, на степень сохранности

[1] Согласно сообщению Барри [Barry, 1970], в Карру, в верхней части серии экка открыто местонахождение с остатками дицинодонтов. Эти, в высшей степени интересные, но пока еще единичные находки в смысле датировки возраста и эволюционного уровня, по-видимому, нуждаются в подтверждении и по другим группам фауны, например, дейноцефалам, преобладающим в нижнем горизонте зоны Tapinocephalus. Иначе не исключено, что эти находки (как было уже с предыдущими находками из серии экка) в действительности характеризуют фауну нижнего горизонта зоны Tapinocephalus.

материала влияет не только удаленность от области сноса, но также время мацерации и скорость осадконакопления. Остатки позвоночных в целом для серии бофорт сопровождаются анатракозиидами и для зоны Tapinocephalus отмечены находки костей также вместе с многочисленными створками раковин [Huene, 1925]. Бунстра [Boonstra, 1962] отметил, что у тапиноцефалов перед захоронением зубы выпадали из альвеол значительно чаще, нежели у других дейноцефалов. У титанозухов, в отличие от других дейноцефалов, зубы обычно обломаны на уровне края альвеол. Аналогичную картину можно видеть и на примере ишеевского местонахождения, где дейноцефалы очень резко разделены на явно хищных титанозухов и растительноядных тапиноцефалов, причем у последних зубы часто выпадали полностью. Для ежовских дейноцефалов отмечено, что выпадение зубов свойственно лишь аноплозухам, которые по своему облику промежуточны межу типичными поздними титанозухами и тапиноцефалами. По Бунстра, эта закономерность в выпадении зубов обусловлена различиями в длине корневой части и типа замещения у разных дейноцефалов. Судя по имеющимся материалам, предклыковые зубы тапиноцефалов по сравнению с титанозухами имеют меньшую длину корня. Корни же щечных зубов тех и других мало отличаются длиной и пропорциями корневой части и коронки. Замещение зубов и тех и других многократное, происходит волнами и не имеет, вероятно, решающего значения. По-видимому, в этом процессе важен другой факт – степень мацерации остатков и длительность их транспортировки до места захоронения. Не являются ли эти различия следствием более длинного для тапиноцефалов пути переноса остатков и, следовательно, показателем их более наземного образа жизни? На мой взгляд, это предположение более правдоподобно, поскольку в ежовском местонахождении остатки эстемменозухов всегда полнее, чем остатки аноплозухов.

Большая отсортированность осадков, длительная устойчивость осадконакопления, отсутствие грубого материала и в какой-то степени полнота и сохранность скелетных остатков определенно говорят о том, что пермские местонахождения Карру по сравнению с местонахождениями медистых песчаников Приуралья более удалены от области сноса и расположены, вероятно, в краевых зонах пресных эпиконтинентальных бассейнов. В этом смысле местонахождения дейноцефаловой фауны европейской части СССР, расположенные к западу от полосы медистых песчаников, как и местонахождения русских парейазавровых фаун, лежащие вне зоны предгорного прогиба, по-видимому, довольно сходны по условиям образования и тафономическим комплексам, несмотря на то что последние представлены различными группами фауны.

Как бы то ни было, здесь следует особо отметить, что мы не имеем отчетливых представлений ни о тафономических комплексах, ни о условиях захоронения фауны в местонахождениях Карру. Парадоксально, что именно в этом, наиболее благоприятном для изучения захоронений районе богатейшей пермской фауны мира, специальные тафономические исследования не ставились[1]. Все исследователи ограничивались лишь сбором фауны и последующим описательно-анатомическим изучением. В результате богатейшие коллекции оказались слабо документированными в смысле зональной биостратиграфической привязки, и датировка ограничивалась иногда лишь указанием района находки материала. К тому же биостратиграфическая схема района Карру, установленная Брумом еще в 1907 г., практически осталась без существенных изменений, что естественно вызывает вопрос о точности этой схемы применительно к сдвигам в изучении пермской фауны и стратиграфии на других континентах за истекшие 75 лет. Пробел тафономических и фаунистических комплексов южноафриканских местонахождений прежде всего имеет отношение к зонам Tapinocephalus и Endothiodon, которые наиболее важны, поскольку именно в этом участке мирового разреза верхней перми фауна европейской части СССР смыкается с южноафриканской. Насколько из-

[1] К немногим исключениям принадлежит работа Новака [Nowack, 1937], в которой описаны местонахождения позвоночных из грабена Рухуху в Танганьике. Однако эти отложения рассматриваются лишь как восточноафриканские аналоги формации Карру.

вестно, парейазавры, обильно представленные уже в зоне Tapinocephalus южноафриканских захоронений, проходят через всю серию бофорт; дейноцефалы же приурочены преимущественно к нижнему и среднему горизонтам зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1965a]. Между тем исследователи этой фауны многократно отмечали уже для нижнего горизонта зоны Tapinocephalus наличие остатков весьма разнообразной и далеко ушедшей в развитии фауны – парейазавров, тероцефалов и горгонопсий. Отсутствие истоков этой фауны в геологической летописи более древней серии экка естественно подсказывало вывод о иммиграции этой фауны на южноафриканский материк с началом времени тапиноцефалус. Однако убедительных доказательств, подтверждающих иммиграцию фауны, нет.

В настоящее время общепризнано, что к южноафриканской фауне серии бофорт наиболее близко примыкает позднепермская фауна европейской части СССР, которая является более древней в эволюционном отношении. Следовательно, фауна европейской части СССР, если и не является исходной для южноафриканской, то она близка к истокам этой фауны. Между тем в дейноцефаловых фаунах СССР и Южной Африки имеется одно очень существенное различие: ни в одном из местонахождений СССР дейноцефалам не сопутствуют парейазавры. В комплексе казанских-нижнетатарских отложений СССР в дейноцефаловых фаунах нет вполне достоверных остатков парейазавров или примитивных парейазавроидов, которые могли бы стоять в ряду форм, близких к предкам парейазавров[1]. В хорошо известной ишеевской фауне также нет остатков парейазавров, хотя в состав ее входят и ранние пристерогнатиды и тапиноцефалы. В южноафриканских местонахождениях пристерогнатиды проходят через всю зону Tapinocephalus; дейноцефалы преобладают в нижнем и среднем горизонтах, а парейазавры проходят через всю серию бофорт. Для всех этих групп разнообразие родов и видов заметно убывает от нижнего к верхнему горизонтам зоны Tapinocephalus. Парейазавровая фауна СССР содержит основные группы форм, в основном характерных для зоны Kistecephalus. Таким образом, дейноцефаловые и парейазавровые фауны СССР не просто разобщены в захоронениях, но и отделены значительным промежутком времени, причем пресмыкающиеся дейноцефаловых фаун с достаточным основанием могут рассматриваться как экологические предшественники отдельных групп и представителей парейазавровых фаун. Временной разрыв объясняет отсутствие парейазавров в тафономических комплексах более древних, чем ишеевский, а отсутствие предковых форм может быть обусловлено разобщенностью в захоронениях или неполнотой геологической летописи. Однако и в многочисленных местонахождениях ишеевского типа, где временной разрыв значительно меньше и где имеются "южноафриканские" элементы фауны, парейазавры или примитивные парейазавроиды неизвестны. Вместе с тем в местонахождениях зоны Tapinocephalus парейазавры рассматриваются как современники дейноцефалов. Каковы в действительности временные и экологические соотношения между этими группами в Карру? Разобщены ли они в тафономических комплексах, или остатки этих казалось бы экологически несовместимых групп встречаются совместно? Или же общая картина распространения позвоночных в зонах Tapinocephalus и Endothiodon искажена неточностью биостратиграфической схемы? Очевидно, старые, хотя и многочисленные сборы, проводившиеся без геолого-тафономической документации, к тому же разрозненные по отдельным группам и рассеянные по различным музеям, не дадут ответа на эти вопросы. Между тем, по-видимому, именно здесь и заключены те трудности, с которыми мы сталкиваемся при попытках детальной межконтинентальной корреляции верхнепермских отложений. Здесь могут помочь только новые исследования, которые не будут ограничены сбором материалов по отдельным группам пресмыкающихся лишь с дневной поверхности, а будут включать обязательные раскопки с полным сбором тафономического комплекса местонахождения и соответствующей документацией материала.

---

[1] Местонахождение Белебей, откуда известен один из немногих примитивных парейазавроидов – Rhipaeosaurus tricuspidens Efremov, не содержит дейноцефалов.

Заканчивая тафономический обзор местонахождений, следует подчеркнуть, что познание тафономических закономерностей неизбежно вызывает к жизни другую сторону вопроса – прогнозирование (теоретическое и практическое), которое в отрыве от тафономии практически не имеет отношения к направленным поискам. В этом смысле показателен ретроспективный экскурс в историю изучения южноафриканских рептилий. Представление о феноменальном богатстве Карру окаменелостями сложилось не без участия влияния и взглядов Роберта Брума – выдающегося знатока южноафриканских рептилий, отдавшего полвека их изучению. По данным Брума [Broom, 1932], костеносные слои Карру занимают площадь около 200 тыс. кв. миль (т.е. более 500 тыс. км^2). В среднем на квадратную милю Брум допускает одну тысячу экземпляров, что в целом по площади составляет 200 млн. ископаемых. Эта цифра, помноженная на среднюю мощность отложений (равную по скромным подсчетам, как указывает Брум, не менее 2 тыс. футов, из которых каждые несколько дюймов открывают новые страницы летописи жизни), дает сумму 800 миллиардов животных. Из этого числа собрано около 1200 черепов, принадлежащих приблизительно 350 видам. Далее этот автор указывает, что имеется около 1 млн. видов, которые должны быть описаны и, по меньшей мере, 1 млн. экземпляров, лежащих у дневной поверхности, которые могут быть добыты и частично непрерывно разрушаются. При будущих интенсивных сборах в течение 20–50 ближайших лет в Карру будут известны не 350, а от 20 до 50 тыс. видов. Между тем современная картина палеонтологической изученности Карру довольно далека от этих прогнозов. По данным Хоутона и Бринка [Haughton, Brink, 1954], общий список ископаемых рептилий Карру содержит около 800 видов, причем этот список по большинству групп недостаточно ревизован и, по-видимому, сильно преувеличен. Уотсон и Ромер [Watson, Romer, 1956] в составе этого списка указывают 688 видов. Разумеется, автор не подвергает сомнению богатство Карру окаменелостями, иллюстрацией чему служит хотя бы упоминание Торьена [Toerien, 1953] о двух тысячах черепов, имеющихся только в одном Иоганнесбургском музее. Здесь следует лишь отметить, что "усредненная" картина равномерного распределения окаменелостей сложилась у Брума под влиянием общей прекрасной обнаженности и видимого на поверхности богатства скелетных остатков, поражающего воображение. Тафономия зародилась недавно, и Брум вряд ли виновен в незнании процессов захоронения. К тому же сам Брум совершенно справедливо отметил, что в разных участках число видимых экземпляров на квадратную милю колеблется от 0 до 100. С современных позиций его ошибка состояла именно в усреднении числа ископаемых на единицу площади при равномерном распределении по вертикали. Картина обилия ископаемых и их на первый взгляд равномерного распределения по площади и по вертикали в действительности обманчива еще и по другим причинам, которые связаны с литологией и типами местонахождений и, как ни странно, с процессами современной эрозии.

Рассмотренные выше пермские местонахождения европейской части СССР и южноафриканские представляют довольно близкий линзовый тип местонахождений. Распределение костных остатков в линзах неравномерно, и наиболее богатые участки вытянуты вдоль краев крупных линз, т.е. приближены к границам линзового комплекса и вмещающих его осадков, которые литологически обычно отличны от этого комплекса. Современная же эрозия и ее интенсивность (обусловленная гипсометрией и другими причинами) отчасти избирательна, не идет равномерно и часто связана с границами литологически разнородных участков костеносных линз. Таким образом, вдоль эродированных поверхностей (особенно в таких районах, как высоко приподнятое плоскогорье Карру) могут возникать зоны видимого обогащения, отчетливо выраженные на дневной поверхности. При дальнейшей эрозии эти зоны могут быть подвергнуты вторичному обогащению за счет вымывания слабо сцементированных осадков из костеносных линз и оставления in situ обильного костного материала или сильно минерализованного или заключенного иногда в плоских конкрециях, что, кстати, показательно для

многих южноафриканских местонахождений[1]. Поэтому, как ни богат окаменелостями район Карру, это богатство сосредоточено лишь на определенных, ограниченных пространственно участках и в каждом конкретном случае обусловлено определенными типами осадконакопления. В этой связи приведенные цифры невольно вызывают сомнение. Для нас, несомненно, более важно составление практических прогнозов, исходящее не только из знания общих тафономических процессов, но и изучения отдельных типов местонахождений, что в целом обращено на решение вполне конкретных задач – поисков, раскопок и оценок перспективности мало- или недостаточно исследованных местонахождений.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ РАННИХ ТЕРАПСИД

Вопросы стратиграфического распределения ранних тераспид, равно как и других наземных позвоночных, по-прежнему остаются одним из слабых звеньев в изучении континентальных пермских отложений. Ограниченное использование наземных позвоночных в качестве руководящих ископаемых обусловлено многими существенными причинами. Сюда относятся сравнительная редкость находок, не всегда удовлетворительная степень сохранности и полноты остатков, трудности проведения раскопок, длительность технической обработки и последующего палеонтологического изучения раскопанных фаун.

За немногими исключениями проведение специальных поисков и раскопок позвоночных в континентальной перми европейской части СССР началось в 30-х годах и совпало с широкими геологическими исследованиями в годы первых пятилеток. С тех пор и до настоящего времени темпы геологического изучения пермских отложений неизменно опережали темпы развития палеонтологии позвоночных и изучения всего комплекса органических остатков (беспозвоночных, спор, пыльцы и растений), связанных с этими отложениями и дающих основу биостратиграфии.

Одной из трудностей биостратиграфических корреляций является то обстоятельство, что большинство находимых форм – новые, и лишь незначительная часть находок, повторенных в различных пунктах этой обширной территории, переходит в разряд руководящих форм.

Общая картина недостаточности биостратиграфической основы усиливается также общеизвестной трудностью изучения континентальных толщ с их необычайным обилием фациальных типов, сложными взаимоотношениями с морскими фациями и многими другими особенностями. Следует также добавить, что необычайный размах геологических исследований и переход от мелкомасштабных съемок к детальным – неизбежно привел к появлению множества локальных стратиграфических схем. Общая увязка этих схем, в основу которых часто положены различные методы и исходные представления, весьма затруднительна и нуждается в дополнительных тематических исследованиях. При малой доступности использования наземных позвоночных для биостратиграфии применение остатков других групп организмов (насекомых, остракод, филопод, двустворчатых моллюсков, спор, пыльцы и макрофлоры) в сочетании с литологическими методами также не всегда дает надежную степень точности, как не дают ее и другие методы, часто использующие биостратиграфические данные лишь в виде дополнения к исходному геологическому методу.

Таким образом, и на сегодняшний день стратиграфия пермских красноцветов евро-

[1] В ряде случаев аналогичная картина типична для некоторых мезокайнозойских местонахождений полупустынных районов Гобийского плато, где процесс вторичного обогащения захватывает иногда широкие участки местонахождений и благодаря сравнительно слабой эрозии длится десятки и, возможно, сотни лет (например, на местонахождении Баин-Дзак – с позднемеловыми млекопитающими и протоцератопсами или Гашато – с сильно минерализованными костями раннетретичных млекопитающих). В этих случаях полнота тафономической документации материала также очень важна, поскольку поверхностные сбросы иногда неузнаваемо меняют облик местонахождения и неизбежно влияют на его оценку.

пейской части СССР во многих чертах остается недостаточно ясной. Отсюда вытекают трудности изучения мощного и широко распространенного комплекса отложений, который не без оснований получил образное название "геологического хамелеона". Эти "трудности роста" особенно в стратиграфии верхней перми отчетливо выражены в незатухающей дискуссии, в которую вовлечены сторонники всех методов, включая биостратиграфический.

Первые схемы стратиграфического распределения остатков наземных позвоночных в континентальных пермских отложениях европейской части СССР были предложены А.П. Гартманн-Вейнберг [1937] и И.А. Ефремовым [1937, 1939а]. Схема первого автора не касалась детального рассмотрения фауны нижних горизонтов верхней перми, а была построена на анализе парейазавровой фауны, характеризующей наиболее молодые верхнепермские отложения этой территории.

Биостратиграфические схемы Ефремова [1937, 1939а] охватывали распределение пермских и триасовых позвоночных и поскольку рассмотрение фауны верхней перми затрагивало узловые и дискуссионные вопросы стратиграфии красноцветов, постольку эти схемы надолго оказались в центре внимания, хотя и претерпели изменения благодаря критическим замечаниям геологов-стратиграфов.

Полный список пермской фауны наземных позвоночных СССР с указанием зонального распределения впервые был дан И.А. Ефремовым в 1941 г. В общей сложности этот список включал 25 родов, в том числе 9 родов земноводных и 16 – пресмыкающихся, причем в верхнепермских месторождениях (исключая IV зону) было 14 родов тех и других. Со времени опубликования этого списка состав пермской фауны позвоночных резко увеличился, кроме того, часть прежних таксонов получила иную систематическую интерпретацию соответственно современному уровню знаний [Каландадзе и др., 1968].

Поэтому, прежде чем перейти к рассмотрению стратиграфического распределения ранних терапсид, составляющих основной компонент в фауне наземных позвоночных нижних горизонтов верхней перми, необходимо привести их ревизованный перечень. Необходимость этого тем более очевидна, что в общем комплексе фауны в ряде местонахождений имеются представители других групп, стратиграфическое положение которых требует обсуждения. Кроме того, даже в новейшей литературе при обсуждении дискуссионных вопросов биостратиграфии позднепермских отложений часто используются невалидные названия и синонимы, вносящие путаницу.

Родовой и видовой состав позднепермских зверообразных европейской части СССР:

Род Ennatosaurus Efremov, 1956: E. tecton Efremov, 1956 – нижнетатарский подъярус; р. Пинега (Архангельская обл.).

Род Phreatophasma Efremov, 1954: Ph. aenigmatum Efremov, 1954 – нижнеказанский подъярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Род Biarmosuchus Tchudinov, 1960: B. tener Tchudinov, 1960 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Eotitanosuchus Tchudinov, 1960: E. olsoni Tchudinov, 1960 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Ivantosaurus Tchudinov, gen. nov.: I. ensifer Tchudinov, sp. nov. – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Phthinosuchus Efremov, 1954: Ph. discors Efremov, 1954 – верхнеказанский–нижнетатарский(?) подъярусы; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Род Phthinosaurus Efremov, 1940: Ph. borissiaki Efremov, 1940 – верхнеказанский подъярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Род Proburnetia Tatarinov, 1968: P. viatkensis Tatarinov, 1968 – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; бассейн р. Вятки (Кировская обл.).

Род Sauroctonus Bystrow, 1955: S. (Arctognathus) progressus (Hartmann–Weinberg), 1938 – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; Среднее Поволжье (Татарская АССР).

Род Inostracevia Amalitzky, 1922: I. alexandri Amalitzky, 1922; I. latifrons Pravoslav-

lev, 1927 – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; бассейн р. Сев. Двины (Архангельская обл.). I. uralensis Tatarinov, 1969 – верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; бассейн р. Урал (Оренбургская обл.).

Род Pravoslavlevia Vjuschkov, 1953: P. (=Inostrancevia) parva (Pravoslavlev), 1927 – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; бассейн р. Сев. Двины (Архангельская обл.).

Род Hexacynodon Tatarinov, 1969: H. purlensis Tatarinov, 1974 – верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; бассейн р. Вятки (Горьковская обл.).

Род Scylacosuchus Tatarinov, 1968: S. orenburgensis Tatarinov, 1968 – нижнетатарский подъярус, сухонская свита; бассейн р. Урал (Оренбургская обл.).

Род Porosteognathus Vjuschkov, 1952: P. efremovi Vjuschkov, 1952 – нижнетатарский подъярус, сухонская свита; Среднее Поволжье (Татарская АССР).

Род Annatherapsidus Kuhn, 1963: A. (=Anna) petri (Amalitzky), 1922 – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; бассейн р. Сер. Двины (Архангельская обл.).

Род Moschowhaitsia Tatarinov, 1963: M. vjuschkovi Tatarinov, 1963 – верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; бассейн р. Оки (Владимирская обл.).

Род Chthonosaurus Vyuschkov, 1955: Ch. velocidaens Vjuschkov, 1955 – верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; бассейн р. Самары (Оренбургская обл.).

Род Nanocynodon Tatarinov, 1968: N. seductus Tatarinov, 1968 – верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; бассейн р. Вятки (Кировская обл.).

Род Dvinia Amalitzky, 1922: D. prima Amalitzky, 1922 (= Permocynodon sushkini Woodward, 1932) – верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; бассейн р. Сев. Двины (Архангельская обл.).

Род Archaeosyodon Tchudinov, 1960: A. praeventor Tchudinov, 1960 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Chthomaloporus Tchudinov, 1964: Ch. Lenocinator Tchudinov, 1964 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Brithopus Kutorga, 1838: B. priscus Kutorga, 1838; B. bashkyricus Efremov, 1954; B. ponderus Efremov, 1954 – верхнеказанский–нижнетатарский подъярусы; Приуралье (Пермская обл., Башкирская АССР, Оренбургская обл.).

Род Admetophoneus Efremov, 1954: A. kargalensis Efremov, 1954 – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Оренбургская обл.).

Род Doliosauriscus Kuhn, 1961: D. (= Doliosaurus) yanschinovi (Orlov, 1958) нижнетатарский подъярус; Поволжье (Татарская АССР). D. (= Doliosaurus) adamanteus (Orlov, 1958) – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Оренбургская обл.).

Род Mnemeiosaurus Nopcsa, 1928: M. jubulaei Nopcsa, 1928 – нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Род Syodon Kutorga, 1838: S. biarmicum Kutorga, 1838 (= Cliorhizodon orenburgansis Twelvetrees, 1880) (= Syodon efremovi Orlov, 1958) – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье и Поволжье (Оренбургская обл., Татарская АССР).

Род Titanophoneus Efremov, 1940: T. potens Efremov, 1940 – нижнетатарский подъярус; Поволжье (Татарская АССР), ? Южное Приуралье.

Род Notosyodon Tchudinov, 1968: N. gusevi Tchudinov, 1968 – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Актюбинская и Оренбургская обл.).

Род Deuterosaurus Eichwald, 1860: D. biarmicus Eichwald, 1860; ? D. gigas Efremov, 1954 – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Род Estemmenosuchus Tchudinov, 1960: E. mirabilis Tchudinov, 1968; E. uralensis Tchudinov, 1960 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Anoplosuchus Tchudinov, 1968: A. tenuirostris Tchudinov, 1968 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Parabradysaurus Efremov, 1954: P. udmurticus Efremov, 1954 (= Rhopalodon wangenheimi Stuckenberg, 1898) – верхнеказанский подъярус; р. Кама (Удмуртская АССР).

Род Zopherosuchus Tchudinov, gen. nov.: Z. luceus Tchudinov sp. nov. – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Molybdopygus Tchudinov, 1964: M. arcanus Tchudinov, 1964 – нижнетатарский подъярус; бассейн р. Вятки (Кировская обл.).

Род Moschops Broom, 1911: M. (= Ulemosaurus) svijagensis (Riabinin, 1938) – нижнетатарский подъярус; Поволжье (Татарская АССР). M.? (= Ulemosaurus) minutus (Vjuschkov, 1955) – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье.

Род Otsheria Tchudinov, 1960: O. nestzvetaevi Tchudinov, 1960 – верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Род Venyukovia Amalitzky, 1922: V. prima Amalitzky, 1922 (= V. invisa Efremov, 1940) – нижнетатарский подъярус; Поволжье (Татарская АССР) и Южное Приуралье (Оренбургская обл.).

Род Phreatosuchus Efremov, 1954: Ph. qualeni Efremov, 1954 – казанский ярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Род Phreatosaurus Efremov, 1954: Ph. bazhovi Efremov, 1954 – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР). Ph. menneri Efremov, 1954 – нижнетатарский подъярус; Южное Приуралье (Башкирская АССР).

Приведенный список включает 38 родов зверообразных. Из них 27 родов характеризуют нижние горизонты верхней перми, причем 23 относятся к ранним терапсидам, преимущественно дейноцефалам и эотериодонтам.

В первых вариантах зональной схемы по наземным позвоночным для континентальных отложений Ефремов [1937, 1939а] выделял для перми четыре зоны, в которых предполагал последовательную смену фауны от первой к четвертой зонам, причем фауна последней резко отличалась от предыдущих по составу, отмечая большой разрыв во времени.

При выделении фаунистических зон Ефремов брал за основу последовательность этапов в развитии фауны позвоночных, отраженных в смене фаунистических комплексов. Последние в континентальных отложениях не приурочены к строго определенным и выдержанным горизонтам, и фаунистические зоны (в понимании Ефремова) охватывают сравнительно широкий диапазон отложений.

Первая дейноцефаловая зона (зона Rhopalodon) соответствовала в основном спириферовому подъярусу и в континентальных фациях характеризовала нижнюю часть толщи медистых песчаников, т.е. юговскую и частично "уфимскую" свиту казанских геологов [Тихвинская, 1937, 1946]. Первоначально в числе основных местонахождений первой зоны Ефремов указывал Аврюзский, Дурасовский, Ключевской, Сантагуловский и Тятерский рудники Башкирской АССР; группу Каргалинских рудников (Власьевский, Кузьминовский, Левский, Рождественский, Средний, Старо-Мясниковский и Щербаковский), некоторые рудники Пермской области (Ахматовский, группу Юговских рудников), а также песчано-конгломератовые толщи с остатками позвоночных по р. Каме между Пермью и Сарапулом (местонахождения Оханск, Безяки, Котловка, Голюшерма, Межевая).

Согласно Ефремову [1937, 1939а], для местонахождений первой зоны из ранних терапсид отмечены род "Rhopalodon" (т.е. Phthinosuchus и собственно Rhopalodon в понимании Фишера), Deuterosaurus, Mnemeiosaurus; из амфибий роды Zygosaurus, Platyops и Melosaurus (с видом M. uralensis).

Вторая дейноцефаловая зона (зона Titanophoneus) характеризовала верхнюю часть толщи медистых песчаников и практически приравнивалась к белебеевской свите, синхроничной пелеципподовому подъярусу. К местонахождениям второй зоны Ефремов относил некоторые Каргалинские рудники Оренбургской области, местонахождения Башкирии (Белебей), Пермской области, местонахождение Акбатырово Малмыжского района Кировской области и местонахождение Ишеево. Последние два местонахождения, как полагал Ефремов, лучше всего характеризуют верхние слои медистых песчаников. Фауна второй зоны включает те же роды лабиринтодонтов, что и в первой зоне, и дополнительно брахиопоида Chalcosaurus, ранние терапсиды представ-

лены в основном дейноцефалами ишеевской фауны и ранними аномодонтами—венюковиидами.

Третья зона (зона Pelycosauria) сопоставлялась Ефремовым с "переходной толщей" в районе Казани и уржумской свитой А.Н. Мазаровича [1952]. Местонахождения этой зоны, как ошибочно полагал Ефремов, занимают более высокое стратиграфическое положение по сравнению с местонахождениями второй зоны. Они сравнительно немногочисленны и расположены в трех удаленных друг от друга районах. К ним относятся: группа мезенских местонахождений в Архангельской области с остатками котилозавров-никтифруретид (Nycteroleter ineptus, Nyctiphruretus acudens) и лепидозавров (Mesenosaurus), местонахождения в нижнем течении р. Сухоны (Березовая Слободка, Гремячий ключ) с неполно известными остатками никтифруретид и мезенозаврид и местонахождение Шихово-Чирки в Кировской области с многочисленными остатками позвоночных (земноводные представлены архегозавроидами: Platyops watsoni и Melosaurus ?uralensis; батрахозавры – Nyctiboetus liteus; котилозавры – Nycteroleter kassini, ?Rhipaeosaurus talonophorus и Leptoropha novojilovi).

Четвертая зона (парейазавровая) характеризовала татарский ярус, точнее его верхнюю часть или сарминскую свиту Мазаровича. К четвертой зоне Ефремов относил группу северодвинских местонахождений (Завражье, Голодаево, Соколки и др.), местонахождения среднего течения р. Сухоны, р. Вятки у г. Котельнича и волжские местонахождения (Горький, Тетюши, Ильинское). Фауна северодвинских местонахождений, согласно Ефремову, характеризовалась брахиопоидами (Dvinosaurus primus), батрахозаврами (Kotlassia prima и Karpinskiosaurus secundus), крупными парейазаврами (Scutosaurus) и горгонопсиями (Inostrancevia), тероцефалами (Annatherapsidus), цинодонтами (Dvinia) и дицинодонтами (Dicynodon trautscholdi и Dicynodon amalitzkii). Местонахождения около г. Котельнича на р. Вятке с парейазаврами (Anthodon rossicus) соответствовали, по мнению Ефремова, более поздним горизонтам татарского яруса по сравнению с фауной типичных местонахождений северодвинских линз. Близким по возрасту или даже более ранним, чем котельнические местонахождения, Ефремов считал и местонахождение на р. Оке у г. Горького.

В 1944 г. Ефремов отметил правильность основных положений стратиграфической схемы по позвоночным и подчеркнул некоторые несоответствия ее с новыми геологическими данными. Важнейшим вопросом Ефремов [1944] считал установление истинного стратиграфического положения первой дейноцефаловой зоны. Поскольку наиболее глубокие горизонты Каргалинских рудников с фауной первой зоны должны, по мнению большинства геологов, относиться к белебеевской свите, возник вопрос о правильности соответствия первой зоны спириферовому подъярусу. Поэтому Ефремов полагал, что первая зона стратиграфически должна быть повышена. Ефремов также обратил внимание, что выделение первой зоны в общем разрезе перми основано в значительной мере не на палеонтологических данных, а на геологической характеристике важнейших местонахождений, приуроченных преимущественно к наиболее древним горизонтам медных рудников, которые рассматриваются геологами как континентальные фации спириферового подъяруса. Верхние горизонты Каргалинских рудников Ефремов относил ко второй зоне и полагал, что в этом районе имеется переход между типичными фаунами первой и второй зон.

Для большинства местонахождений с типичной фауной второй зоны Ефремов предполагал приуроченность к белебеевской свите. Однако в двух местонахождениях (Черемушка на р. Волге у г. Казани и на р. Мал. Кинель в Оренбургской области) типичная дейноцефаловая фауна второй зоны, по данным казанских геологов, залегала над переходной толщей, т.е. выше третьей зоны, характеризующей, по Ефремову, основание татарского яруса. Аналогичная картина была отмечена и для ишеевского местонахождения с типичной фауной второй зоны, также залегающей не под переходной толщей, как полагал Ефремов, а значительно выше последней – в верхней части нижнетатарского подъяруса. Исходя из этого, был сделан вывод о том, что дейноцефаловая фауна второй зоны залегает в верхней части казанского и ниж-

них слоях татарского ярусов и, следовательно, граница между казанскими и татарскими красноцветами по дейноцефаловой фауне не может быть установлена, и вторая зона осуществляет непосредственный контакт с четвертой. Вместе с тем Ефремов подчеркнул непосредственную преемственность в развитии фауны первой и второй зон, более высокий эволюционный уровень фауны четвертой зоны, четкое разграничение второй и четвертой зон во всех местонахождениях и полное отсутствие смешанных фаунистических комплексов. Все это подчеркивало, что между фаунами двух нижних и четвертой зон существовал значительный промежуток времени. Поэтому Ефремов, подвергая сомнению раннетатарский возраст главных местонахождений второй зоны, предполагал, что повышение первой зоны повлечет за собой полное перекрытие третьей зоны второй, существовавшей одновременно, но захороненной в других фациальных условиях.

Недостатки биостратиграфических схем Ефремова [1937, 1939а, 1944] вызвали ряд критических замечаний и поправок со стороны геологов-стратиграфов [Тихвинская, 1946, 1952; Чепиков, 1946, 1948; Красильников, 1947, 1953; Люткевич, 1948, 1953; Рачитский, 1949; Мазарович, 1952]. Многочисленные данные, опубликованные этими авторами по результатам геологических съемок, показали, что главные местонахождения дейноцефаловой фауны второй зоны приурочены в действительности к нижнетатарскому подъярусу. Этим подчеркивалось резкое несоответствие между принятыми стратиграфическими подразделениями и зональной биостратиграфической схемой И.А. Ефремова. Выяснилось также, что в ряде случаев для местонахождений второй зоны была установлена синхроничность местонахождениям третьей зоны или даже их более поздний возраст по сравнению с последней. Кроме того, некоторые местонахождения, отнесенные Ефремовым к первой зоне, в действительности характеризовали вторую и тем самым делали расплывчатой фаунистическую характеристику первой зоны. Поэтому в более поздних вариантах схемы Ефремов [1952а, 1956; Ефремов, Вьюшков, 1955] отказался от выделения особой третьей зоны, но предложил условно именовать в качестве таковой еще неизвестный фаунистический комплекс, который по своему эволюционному уровню был бы переходным от дейноцефаловых фаун нижних зон к парейазавровой фауне четвертой зоны. Поскольку такой комплекс не был известен, Ефремов заключил, что на время, соответствующее третьей зоне, приходится перерыв в захоронении фауны и, следовательно, перерыв в осадконакоплении.

В приуральском дейноцефаловом комплексе Ефремов рассматривал три разновозрастные группы, связанные постепенными переходами в стратиграфическом и фаунистическом отношениях. К наиболее древней группе принадлежит местонахождение Сантагулово, где остатки позвоночных приурочены к нижнеказанским брахиоподовым известнякам, и местонахождения с терригенными породами, залегающими на брахиоподовых известняках. К числу последних отнесены местонахождения Голюшерма, Безяки и Котловка. Таким образом, первая зона, ограниченная перечисленными местонахождениями, охарактеризована ранними эдафозавроидными терапсидами (Phreatophasma aenigmatum Efremov, Phreatosuchus qualeni Efremov) из сантагуловского местонахождения, близкими, как отмечал Ефремов, к раннепермским казеидам Северной Америки.

Следующая возрастная группа характеризует вторую зону и объединяет ряд местонахождений преимущественно в медистых песчаниках Башкирии. Она характеризуется эдафозавроидными терапсидами и эотериодонтами (Phreatosaurus и Phthinosuchus), дейноцефалами-бритоподидами (Brithopus), лабиринтодонтами-диссорофидами (Zygosaurus), обычными для нижней перми Северной Америки, а также родом ропалодон (Rh. wangenheimi), имеющим, как полагал Ефремов, не вполне ясное систематическое положение. Местонахождения у г. Оханска с остатками бритоподид (Brithopus priscus Kutorga) и у г. Сарапула с остатками "примитивного парейазавроида" (Parabradysaurus udmurticus Efremov) по стратиграфическому положению приравнивались Ефремовым к местонахождениям башкирских рудников и рассматривались в составе средней группы приуральского дейноцефалового комплекса.

Для верхней каргалинской группы местонахождений приуральского дейноцефалового комплекса, относимых ко второй зоне, указаны дейноцефалы (Deuterosaurus, Syodon, Titanophoneus, Doliosauriscus, Admetophoneus, Moschops) и аномодонты (Venyukovia).

Местонахождения ишеевского дейноцефалового комплекса распространены к западу от меденосной полосы Приуралья и, как правило, не связаны с медными рудами. Стратиграфическое положение этих местонахождений Ефремов считал крайне неясным, но предполагал в составе этого комплекса две возрастные группы. Главная группа (с классическим местонахождением Ишеево) синхронична поздней группе приуральского комплекса и в основном содержит дейноцефалов ишеевского типа. Помимо Ишеево к местонахождениям этой группы отнесены Малый Уран и, по-видимому, Бутлеровка. В ишеевском местонахождении Ефремов предполагал существование позднего вида рода Venyukovia, а Орлов [1958] – позднего вида рода Syodon.

К более поздней группе ишеевского комплекса отнесены местонахождения Малый Кинель, Черемушка (Печищи), фауна которых недостаточно известна.

Местонахождения мезенско-белебеевского комплекса в целом рассматривались Ефремовым как аналоги приуральского и ишеевского комплексов, с которыми однако разобщены тафономически. В этих местонахождениях условно намечены две группы, по-видимому, не связанные постепенным фаунистическим переходом. Местонахождения первой группы (Белебей) содержат котилозавров: рипеозаврид (Rhipaeosaurus tricuspidens Efremov), никтифруретид (Nycteroleter bashkyricus Efremov), диадектид (Belebey vegrandis Ivachnenko), эотериодонтов (Phthinosaurus borissiaki Efremov) и лабиринтодонтов – платиопид и мелозаврид. К этой же группе ошибочно отнесено местонахождение Шихово-Чирки. Вторую, более позднюю группу составляют мезенские местонахождения с никтифруретидами и ранними депидозаврами. Эта группа, как полагал Ефремов, еще не получила точной стратиграфической характеристики, но рядом исследователей рассматривалась в нижнетатарском подъярусе. Ее более поздний возраст по сравнению с первой группой не вызывал сомнений.

Таким образом, фауна местонахождений казанского–раннетатарского возраста в целом соответствовала, по Ефремову [1952а, 1954а, 1956], двум фаунистическим зонам. Первая, сопоставляемая с нижнеказанским подъярусом, была ограничена по сравнению с прежним объемом и включала лишь местонахождения нижней (Камско-Демской) группы. Все остальные местонахождения ранних тераспид (вместе с мезенско-белебеевским котилозавровым комплексом) были включены в состав верхнеказанского подъяруса, причем ишеевский дейноцефаловый комплекс рассматривался как более поздний по сравнению с каргалинской группой приуральского дейноцефалового комплекса.

Местонахождения четвертой зоны с фауной северодвинского типа выдерживаются по составу и в других местонахождениях этого комплекса, удаленных от Сев. Двины, – в Поволжье (Семин овраг, Ильинское). Парейазавры, близкие к северодвинским, известны из Оренбургской области (местонахождение Каменка). Параллельно главному северодвинскому парейазавровому комплексу Ефремов выделил горьковский батрахозавровый комплекс с батрахозаврами (Chroniosuchus, Buzulukia), тероцефалами (Chthonosaurus) и парейазаврами. К местонахождениям четвертой зоны отнесено также захоронение парейазавров на р. Вятке у г. Котельнича.

Рассматривая деноцефаловую и парейазавровую фауны, Ефремов снова подчеркивал необходимость их разграничения как отдельных этапов развития позднепермских позвоночных – этапов, которые должны находить отражение в естественных границах принимаемых стратиграфических подразделений. Исходя из этого, Ефремов полагал, что объединение дейноцефаловой и парейазавровой фаун в одном стратиграфическом подразделении – татарском ярусе – носит явно искусственный характер, поскольку оно совмещает значительные по времени разнокачественные этапы развития пермской фауны, и в целом татарский ярус становится синонимом всей верхней половины континентальной перми. Поэтому в пояснениях к биостратиграфической схеме Ефремов

[1952а] подчеркивал следующие основные положения. 1. Граница между верхней и нижней пермью должна проводиться по моменту появления гондванских зверообразных пресмыкающихся и исчезновению настоящих пеликозавров. 2. Граница между ярусами верхней перми (при двучленном делении) должна быть проведена по моменту смены дейноцефаловой фауны на парейазавровую с крупным перерывом. 3. Если принять трехчленное деление верхней перми, то между нижним и верхним ярусами должен быть включен третий – приходящийся на период между дейноцефаловой и парейазавровой фаунами. Этот период еще не охарактеризован соответствующей ему фауной наземных позвоночных. 4. Верхняя граница верхней перми, проводимая между четвертой и пятой зонами, близка к истинной. Нижняя граница верхней перми представляет собой еще искомый стратиграфический уровень, однако близкий к нижнеказанским отложениям Голюшермы и Сантагулово. Вопрос может быть решен, если будут находки позвоночных в настоящих уфимских отложениях.

Противоположные взгляды на оценку возраста нижних горизонтов верхней перми и их фауны высказаны Е.М. Люткевичем [1951]. Сущность этих взглядов, отстаиваемых и в более поздних работах [Люткевич, 1955, 1962], применительно к затронутым здесь вопросам формируется следующими положениями.

1. "В казанских отложениях, охарактеризованных морской фауной, ни одной находки наземных позвоночных до настоящего времени сделано не было" [Люткевич, 1951, с. 57]. Нет находок и в нижнеказанском подъярусе, даже в его континентальной голюшерминской свите, так же как нет и в белебеевской, т.е. ниже пропластков известняков с морской фауной. Распространение же белебеевской свиты узко локализовано, а находки позвоночных в Приуралье, относимые ранее к белебеевской свите, характеризуют татарский ярус.

2. Медистые песчаники Камского Приуралья относятся к татарскому ярусу, и его объем значительно больше, чем представлялось ранее.

3. Все находки позвоночных приурочены исключительно к татарскому ярусу, а в нижнетатарском подъярусе – преимущественно к сухонской свите.

Критика этих положений была дана Ефремовым [1952б], который указал, что именно в голюшерминской свите, в основании разреза оврага Тахташур (местонахождение Голюшерма), ниже углей раннеказанского возраста давно известны наземные позвоночные первой зоны. Ефремов указывает, что Люткевич не упоминает и сантагуловское местонахождение в меднорудном нижнеказанском известняке, послужившее одним из важнейших местонахождений при установлении первой зоны. Белебеевское местонахождение наземных позвоночных с классическим разрезом одноименной свиты также не упомянуто Люткевичем.

В 1962 г. Е.М. Люткевич повторяет свой старый тезис о том, что фауна первой зоны встречается лишь с татарского яруса и всегда выше пропластков с морской фауной в белебеевской фации. В этой работе не цитируются работы Ефремова [1952а, б, 1954, 1956; Ефремов, Вьюшков, 1955], в которых он отказался от выделения пеликозавровой зоны и сузил пределы первой зоны, включив в нее лишь упомянутые выше, но давно известные местонахождения казанского возраста, в том числе и непосредственно связанные с морской фауной.

Характеристика распространения морских и континентальных фаций казанского яруса и замещение морских фаций континентальными детально освещены в работах казанских геологов-стратиграфов [Тихвинская, 1952; Тихвинская и др., 1963]. В последней работе эти авторы отмечают замещение верхнего горизонта морских нижнеказанских отложений вверх по р. Каме от устья р. Вятки косослоистыми песчаниками, выше которых еще сохраняется прослой известняка с морской фауной; последний по направлению к Елабуге выклинивается, и верхний горизонт полностью замещается песчано-глинистыми образованиями, в которых в ряде пунктов отмечены медистые соединения. Согласно данным этих авторов, верхнеказанские образования Поволжья, Прикамья и Вятского вала относятся к двум фациальным типам. Первый слагается морскими и лагунно-морскими карбонатными и карбонатно-сульфатными отложения-

ми с вклинивающимися в них с востока терригенными сероцветными породами. Второй тип – "белебеевский" представлен красноцветными терригенными отложениями, которые к востоку полностью вытесняют из разреза морские карбонатные фации. К этой полосе замещения карбонатных пород красноцветами белебеевской свиты приурочены массовые скопления медистых соединений, встречающиеся и в смежных сероцветных породах. Эти медные руды "белебеевского" возраста (вместе с нижнеказанскими рудами) были основой меднорудной промышленности в Низовом Прикамье. С этой же полосой замещения авторы связывают присутствие в красноцветах белебеевской свиты скоплений растений, насекомых и остатков наземных позвоночных.

Согласно Люткевичу [1951, 1955], на востоке Русской платформы синонимом сухонской свиты является уржумская свита, а нижнеустьинская в этих районах отсутствует, будучи развитой только по северо-западному краю Русской платформы. Уржумская свита, по мнению этого автора, соответствует нижним горизонтам медистых песчаников, а сарминская – верхним, развитым в Пермском Прикамье.

С сухонским временем Люткевич [1955] связывает появление на платформе наземных позвоночных, которые представлены двумя комплексами фауны. Более древний комплекс раннесухонского времени характеризуется фауной "пеликозавровой" зоны (т.е. белебеевским комплексом по схеме Ефремова и группой мезенских местонахождений. – *П.Ч.*); позднесухонский комплекс – дейноцефаловой фауной второй зоны. Соответственно этим представлениям шихово-чирковское местонахождение отнесено к нижнетатарскому подъярусу, но так как уржумская свита в понимании Люткевича равна сухонской, а нижнеустьинской в этом районе отвечает перерыв, то фауна Шихово-Чирков характеризует сухонскую свиту, т.е. стратиграфический уровень ишеевской дейноцефаловой фауны, что совершенно исключается имеющимися общепризнанными данными.

Местонахождение у г. Оханска рассматривается Люткевичем в составе уржумской свиты, но местонахождения с очерской фауной у г. Очера, с. Ерзовки, с. Галево и у г. Сарапула (Межевая) уже отнесены к сарминской или северодвинской свитам верхнетатарского подъяруса. В этом случае очерская фауна превращена в аналог северодвинской парейазавровой фауны четвертой зоны. При этом единственным "доказательством" сарминского возраста для всего этого района Пермского Прикамья оставалась находка в медистых песчаниках, в черте г. Перми (местонахождение Вышка), позвоночных, которые были отнесены Е.М. Люткевичем к Kotlassia prima Amalitzky, известной из северодвинских местонахождений[1].

Возможно, что северодвинская свита имеет несколько горизонтов с позвоночными, как отмечает Люткевич, однако это не дает оснований завышать практически на целый ярус стратиграфическое положение очерской фауны. Весьма показательно, что Н.Н. Форш [1966] относит местонахождение у г. Перми вместе с группой Юговских местонахождений в медистых песчаниках (Юговские, а также Ахматовский рудники) к уфимскому ярусу. Юговские местонахождения по составу фауны прежде рассматривались автором [Tchudinov, 1965] вместе с группой очерских местонахождений в нижнеказанском подъярусе – в первой зоне схемы Ефремова.

В своей поздней работе Люткевич [1969] говорит о приуроченности пермских наземных позвоночных на Русской платформе и в Приуралье преимущественно к татарскому ярусу, не ограничивая, как прежде, появление этой фауны сухонским временем. В этой работе впервые упомянуты нижнеказанские местонахождения (Голюшерма и Сантагулово). Эти местонахождения, как отмечено выше, всегда упоминались Ефремовым среди местонахождений первой зоны и в последних вариантах схемы эта зона ограничена Ефремовым, но не расширена, как утверждает Люткевич.

При обсуждении очерской (ежовской) фауны Люткевич [1969] указывает, что

---

[1] Переизучение этих старых находок проведено М.Ф. Ивахненко. По его мнению, они принадлежат батрахозаврам–лепторофидам, т.е. их стратиграфический интервал не выходит за пределы белебеевской-нижнеустьинской свит.

последняя, согласно П.К. Чудинову [1960], является более ранней по сравнению с ишеевской и, следовательно, относится к приуральскому дейноцефаловому комплексу, характеризующему медистые песчаники. Это высказывание понимается Люткевичем только как сопоставление с первой зоной Оренбургского Приуралья или третьей зоной на севере Русской платформы. Автор не проводил подобных сопоставлений и лишь указывал на преждевременность отнесения очерской фауны к какой-либо из возрастных группировок приуральского дейноцефалового комплекса. Поскольку ишеевская дейноцефаловая фауна при всех биостратиграфических "катаклизмах" всегда оставалась фауной второй зоны, постольку более ранняя – очерская была отнесена к первой зоне.

Со времени опубликования биостратиграфических схем Ефремова в различных горизонтах верхней перми были открыты новые местонахождения наземных позвоночных и накопились многочисленные геологические данные, которые представили существенный интерес для уточнения стратиграфического распределения позвоночных.

В приложении ко второй зоне схемы Ефремова геологические данные касались прежде всего уточнения стратиграфического положения типичной дейноцефаловой фауны ишеевского типа. На раннетатарский ("горьковский", "уржумский") возраст медистых песчаников Каргалинского района неоднократно указывала Тихвинская [1946, 1949, 1952] и предлагала для них название "каргалинской свиты", охарактеризованной дейноцефаловой фауной второй зоны [Тихвинская, 1952]. Согласно этому автору медистые песчаники Каргалинского района залегают на двух стратиграфических уровнях. Основные меднорудные горизонты с фауной позвоночных двустворчатых моллюсков, флорой и энтомофауной расположены выше верхнеказанских образований в слоях, аналогичных ишеевским в Поволжье и шихово-чирковским на р. Вятке. Нижние горизонты каргалинских рудников Тихвинская сопоставила с основанием белебеевской свиты и полагала, что они приурочены к границе с нижнеказанскими морскими осадками. Эти отложения через ряд промежуточных пунктов сопоставлялись Тихвинской с отложениями у г. Белебея в Башкирии и у г. Мамадыша на р. Вятке.

К аналогичным выводам о положении дейноцефаловой фауны второй зоны пришел К.Р. Четников [1946, 1948], который показал, что в западных районах Оренбургской области и Татарской АССР слои с этой фауной располагаются в разрезах выше переходной толщи и, следовательно, имеют раннетатарский возраст. Согласно Б.Н. Красильникову [1947, 1953], в Каргалинских рудниках слои с фауной второй зоны залегают выше пелециподового горизонта и их положение в основании татарского яруса и взаимоотношения с вышележащими участками разреза позволяют сравнивать их с уржумской свитой Мазаровича. Размыв в кровле нижележащих белебеевских отложений отмечает перерыв, и этот автор полагает, что граница между каргалинской свитой и размытыми подстилающими отложениями отвечает границе между татарским и казанским ярусами.

В более поздней работе В.И. Рачитский [1969] дает обзор стратиграфического положения ряда местонахождений наземных позвоночных дейноцефалового комплекса. Этот автор приводит список местонахождений с указанием их фауны и стратиграфического положения различными исследователями.

Все местонахождения, как указывает Рачитский, приурочены к нижнетатарскому подъярусу, главным образом к его сухонской свите. Сюда же отнесено и Ежовское местонахождение, в стратиграфическом положении которого Рачитский ориентировался на предварительное сообщение Ефремова и Вьюшкова [1965], опубликованное до раскопок и изучения фауны. Однако следует напомнить, что до 1969 г. по этому местонахождению опубликован ряд работ, которые могли быть известны указанному автору.

Таким образом, за последним исключением данные Рачитского убедительно подтверждают стратиграфическое положение дейноцефаловой фауны ишеевского типа, определяемое сухонской (уржумской) свитой, т.е. верхней частью нижнетатарского подъяруса. Не исключено, что сухонский возраст имеет и Акбатыровский руд-

ник, упомянутый Рачитским, откуда автором [Чудинов, 1964а] описан поздний дейноцефал (Molybdopygus).

Наблюдения Рачитского [1969] над местонахождениями Демской группы в Башкирской АССР (около д. Теняево Федоровского района) убедило его в том, что медистые песчаники и конгломераты с остатками растений и позвоночных представляют "чужеродное тело" в горизонтально наслоенных морских отложениях белебеевской свиты. Рачитский полагал, что эти медистые песчаники и конгломераты, врезанные в белебеевскую свиту, являются нижнетатарскими. Эти данные, безусловно, представляют интерес и, в первую очередь, для решения вопроса о возрасте Демской группы местонахождений. Помимо Сантагулово сюда входят Воскресенский, Аврюзский и Тетерский рудники, отнесенные Ефремовым и Вьюшковым [1955] ко второй зоне. Следовательно, вопрос о возрасте всей группы в целом может иметь не единственное решение. Поэтому экстраполяция возраста (местонахождения Теняево до изучения его фауны и фауны других местонахождений Демской группы) на некоторые местонахождения Прикамья (Ахматовский, Юговской рудники, Оханск) и р. Вятки (Березовые Полянки) представляется преждевременной.

Мазарович [1952], как и большинство исследователей, принимает для этого района границу татарского яруса на общепринятом уровне, т.е. по кровле переходной толщи, и пересматривает свои прежние представления о казанском возрасте дейноцефаловой фауны. Местонахождения Ишеево, Черемушка, Мал. Кинель, Мал. Уран и группа каргалинских местонахождений, включающие ишеевскую фауну, отнесены этим автором к одному стратиграфическому горизонту – уржумской свите нижнетатарского подъяруса. Следует напомнить, что в первых вариантах схемы Ефремова первая зона определенно включала ряд местонахождений второй зоны (например, "глубокие горизонты" Каргалинских рудников). Поэтому Мазарович целиком распространил на уржумскую свиту местонахождения первой и второй зон, оставляя вне рассмотрения явно казанские местонахождения Камско-Демской группы.

Таким образом, геологические данные и находки ишеевских родов и видов в Каргалинских рудниках в том числе недавние находки черепов мосхопса и венюковии, и пересмотр старых материалов из Каргалинских рудников и Ишеева приводят к заключению о том, что верхняя (каргалинская) группа приуральского дейноцефалового комплекса синхронична ишеевскому. В числе общих видов в обоих районах имеются бритоподиды (Syodon biarmicun Kutorga), тапиноцефалиды (Moschops svijagensis (Riabinin) и венюковииды (Venyukovia prima Amalitzky).

В составе ишеевского дейноцефалового комплекса Ефремов [1952а] предполагал две возрастные группировки. Последние в настоящее время представляются одновозрастными, как по геологическим, так и по палеонтологическим данным. Однако не исключено, что более поздняя группа ишеевской фауны может быть представлена бритоподидами (Notosyodon gusevi Tchudinov) в Актюбинском Приуралье. Это местонахождение, по данным А.К. Гусева [Гусев и др., 1968], приурочено к верхам нижнеактюбинской подсвиты. Последняя по составу двустворчатых моллюсков сопоставляется со слоями II свиты в районе Казани, т.е. с теми же слоями, которые включают ишеевскую фауну. По данным автора, нотосиодон показывает черты большей специализации по сравнению с ишеевским сиодоном, что может быть следствием несколько более позднего возраста актюбинской формы.

Несомненный интерес представило открытие в европейской части СССР поздних котилозавров – капториноид и пеликозавров – казеид североамериканского облика в слоях, синхроничных второй зоне. Капториниды были найдены на р. Вятке у г. Малмыжа в 1955 г. в отложениях, относимых к белебеевской свите. Позднее, тот же род и вид (Cecatogomphius kavaejevi Vjuschkov et Tchudinov) был вторично отмечен в низовьях р. Вятки у г. Мамадыша. В последнем пункте, по-видимому, из тех же отложений известны лабиринтодонты Melosaurus uralensis Meyer, Platyops stuckenbergi Trautschold. По данным ряда исследователей [Тихвинская, 1946, 1952; Тихвинская и др., 1963], континентальные белебеевские отложения, к которым, по-видимому, и

приурочены остатки позвоночных, замещаются в этом районе морскими прибрежными отложениями раннеказанского возраста. Ни в одном из пунктов эти редкие для СССР позднепермские позвоночные не сопровождались находками ранних терапсид, а известные отсюда лабиринтодонты не имеют узкого стратиграфического значения. Капторинид с р. Вятки, как показано нами ранее [Вьюшков, Чудинов, 1957; Чудинов, 1957б], по ряду особенностей примыкает к некоторым поздним капторинидам Красных слоев (свиты клир-форк и сан-анжело) Северной Америки, но несет признаки более высокой специализации, соответствующей его более позднему геологическому возрасту.

Единственные известные в СССР пеликозавры-казеиды (Ennatosaurus tecton Efremov) найдены на р. Пинеге, ниже с. Капогоры М.А. Плотниковым и Т.А. Девятой. По данным Н.А. Пахтусовой [1963], нижнеустьинская свита этого района литологически подразделяется на три пачки слоев (снизу вверх): марьегорские, карпогорские и шардинские. Остатки казеид приурочены к верхней части карпогорских слоев. Нижележащие марьегорские слои, согласно этому автору включают мезенский котилозавровый комплекс с остатками никтифруретид и лепидозавров. Шардинские слои, венчающие нижнеустьинскую свиту, в основании содержат остатки пресмыкающихся, которые были обнаружены Н.С. Иголкиной на р. Соге (притоке р. Пинеги) в 1948 г. Эти остатки не были изучены и впоследствии утеряны. На основании этих находок слои по р. Согу сопоставлялись с нисогорской свитой Я.Д. Зеккеля [1939] и сухонской свитой Е.М. Люткевича [1955].

Редкость капторинид и казеид в нашей фауне, очевидно, не случайна и обусловлена их малочисленностью в комплексе фауны. Мало сомнений в том, что те и другие являются реликтами в фауне нижних горизонтов верхней перми СССР, и заключительные этапы в развитии этих групп в Северной Америке и СССР, по-видимому, близки по времени. Однако здесь возникает вопрос, с каким стратиграфическим уровнем связано исчезновение капторинид и казеид и вымирают ли первые в конце казанского века (белебеевское время) или исчезновение тех и других следует связывать с началом татарского века (раннеустьинским или сухонским временем), т.е. практически с заключительным этапом в развитии дейноцефаловой фауны? Ответ на вопрос заключен, по-видимому, в степени точности стратиграфических корреляций, но прежде чем пытаться дать косвенный ответ, рассмотрим открытую в Западном Приустье очерскую фауну, существенно дополнившую палеонтологическую характеристику нижних горизонтов верхней перми.

По своему составу очерская фауна – совершенно новая для Приуралья и среди 11 родов земноводных и пресмыкающихся исключение составляет лишь единственный вид Melosaurus uralensis Meyer, распространенный в верхнеказанских-нижнетатарских отложениях. Другой род и вид, Kamacops acervalis Gubin принадлежит к диссорофидам, известным преимущественно в верхнем карбоне–нижней перми Северной Америки.

По числу родов хищные и растительноядные дейноцефалы составляют главную группу очерской фауны. Первые представлены известным для Приуралья семейством бритоподид (Archaeosyodon, Chthomaloporus). Растительноядные дейноцефалы–эстемменозухиды включают три рода (Anoplosuchus, Estemmenosuchus и Zopherosuchus). Эотериодонты представлены двумя семействами – биармозухидами (Biarmosuchus) и эотитанозухидами (Eotitanosuchus, Ivantosaurus). Ранние аномодонты представлены подсемейством очериин (род Otsheria).

Перечисленный состав показывает, что очерская фауна подобно фаунам медистых песчаников и Ишеева в крупных таксонах содержит те же группы наземных позвоночных. В целом для терапсид медистых песчаников и Ишеева Ефремов [1954а] отмечал близкое сходство с поздними сфенакодонтными пеликозаврами. В этой связи следует подчеркнуть, что среди ранних терапсид европейской части СССР наибольшее сходство с пеликозаврами обнаруживают именно очерские эотериодонты – биармозухиды и эотитанозухиды. В меньшей степени это сходство выражено у других приуральских эотериодонтов, которые в ряде особенностей представляются более специализированными и, по-видимому, более поздними.

В эндемичном для Приуралья семействе бритоподид очерский род Archaeosyodon, несомненно, близок к ишеевским родам семейства, но отличается рядом более примитивных особенностей. Эти же черты отличают растительноядных очерских титанозухов-эстемменозухид от хищных титанозухов–бритоподид ишеевского типа.

В составе очерской фауны аномодонты–очериины (Otsheria) отличаются весьма примитивным обликом и по эволюционному уровню они, несомненно, ниже поздних венюковиин ишеевского типа.

Очерские аномодонты и эотериодонты рассматривались ранее [Чудинов, 1960] в составе дейноцефалов и в целом для ранних терапсид очерской фауны очевидна близость к пеликозаврам, которая подчеркивает недавнее происхождение от последних. Вместе с тем это совмещение пеликозавровых и терапсидных особенностей строения подчеркивает не только древний облик терапсид очерской фауны, но и показывает трудность практического разграничения различных групп, стоящих в эволюционном отношении недалеко от сфенокодонтных предков.

Изучение очерской фауны показало, что по уровню эволюционного развития эта фауна, как и фауна медистых песчаников, занимает промежуточное положение между пермскими фаунами Северной Америки и Южной Африки. Однако по сравнению с фауной медистых песчаников этот промежуточный характер очерской фауны еще более усилен в обоих направлениях. Во-первых непосредственной близостью эотериодонтов к сфенакодонтам и возможном североамериканском источнике их происхождения. Во-вторых, очерские эстемменозухиды объединяют в себе признаки двух групп дейноцефалов – титанозухов и тапиноцефалов, которые уже обособлены в ишеевской фауне и позднее еще более отчетливо – в южноафриканской. Наконец, наличие в очерской фауне самых ранних из известных аномодонтов, а также диссорофид подчеркивает древний облик этой фауны.

Изучение очерской фауны показало, что она определенно древнее ишеевской и является одной из наиболее ранних фаун в нижних горизонтах верхней перми СССР. А.К. Гусев, изучавший двустворчатых моллюсков из Очера, и С.В. Мейен [1971], обработавший растительные остатки, пришли к заключению о позднеказанском возрасте этой фауны. Поэтому очерская фауна рассматривалась нами [Чудинов, 1964а, 1968а, 1969] в первой зоне как синхроничная или наиболее близкая по возрасту к фауне наиболее низких горизонтов медистых песчаников.

Для выяснения стратиграфического положения и биостратиграфического значения очерской фауны приобретает большое значение приуроченность этой фауны (в ее основном – ежовском местонахождении) к своеобразным рудным залежам редкого минерала волконскоита. Очерские песчаники с волконскоитом представляют особый тип фаций, ограниченных в основном правобережьем р. Камы ниже г. Оханска. К западу и юго-западу от г. Очера волконскоит распространен в междуречьи Камы, Чепцы и Вятки. Установление в местонахождениях связи остатков позвоночных с волконскоитом позволило автору дать новую трактовку стратиграфического положения некоторых известных ранее местонахождений. Так, местонахождение у г. Оханска с остатками, отнесенными к хищному дейноцефалу Brithopus [Ефремов, 1954а], по мнению автора, синхронично очерским местонахождениям Ежово и Лужково. Местонахождение у пристани Ерзовка включает, по данным Ю.М. Губина [1980], тот же вид нового рода диссорофид, что и в Очере. Наконец, остатки из местонахождения Межевая ниже г. Сарапула принадлежат не примитивным парейазаврам, а эстемменозухидам очерского типа.

Приведенные данные вполне подтверждаются общим тектоническим строением района. К востоку и северо-востоку от г. Очера кровля соликамского горизонта показывает значительное погружение. Аналогичное, но более плавное погружение прослежено на юг к зоне сарапульского прогиба. В обоих случаях амплитуда погружений, отмеченная по кровле соликамских слоев, составляет около 100 м. Таким образом, низкий гипсометрический уровень местонахождений Оханск и Межевая по сравнению с очерскими местонахождениями (Ежово и Лужково) не противоречит синхроничности

всех этих местонахождений, что находит подтверждение и в составе фауны и в особенностях сложения песчаниково-конгломератовой толщи, вмещающей остатки позвоночных и волконскоит. Однако если находки волконскоита в Пермском Прикамье могут быть поставлены в тесную взаимосвязь с фауной очерского типа, то этого нельзя сказать о находках волконскоита в Удмуртской АССР, для которых эта связь с позвоночными не установлена. Кроме того, здесь сразу же возникает вопрос о стратиграфической приуроченности волконскоитового "горизонта". Тихвинская [1952] указывает, что в Удмуртии волконскоит приурочен к третьей свите татарского яруса по схеме Н.Г. Кассина [1928], т.е. к основанию горьковских слоев или к основанию нижнетатарского подъяруса. Поэтому с упомянутым стратиграфическим уровнем Тихвинская связывает и находки волконскоита у с. Галево на р. Каме. Вся нижележащая толща отнесена этим автором к белебеевской свите. Выше по правобережью р. Камы в Оханском и Очерском районах Тихвинская указывает распространение белебеевской и юговской свит, причем первая отличается для этих районов большой мощностью (до 300 м) и отсутствием медистых соединений. При этом следует отметить, что волконскоит в этих районах связан с песчано-конгломератово-глинистой толщей белебеевской свиты. Таким образом, вопрос о стратиграфической приуроченности волконскоита и о синхроничности его залежей в Пермском Прикамье и Удмуртии остается открытым, хотя мы на основании изложенных данных склонны рассматривать волконскоит как единое по времени образование, приуроченное к белебеевской свите и палеогеографически связанное с зонами захоронения наземных позвоночных.

Одним из немногих местонахождений, стратиграфическое положение которых вызывает мало сомнений у большинства исследователей, является упомянутое выше шихово-чирковское местонахождение, которое содержит фауну менее сухопутного облика по сравнению с фауной местонахождений ранних терапсид. Тихвинская [1946] указывает, что это местонахождение приурочено к основанию нижнетатарских отложений (шихово-чирковскому горизонту), к II свите схемы Кассина или, по данным других исследователей, к максимовским слоям, уржумской свите или к основанию нижнеустьинских слоев. В.И. Игнатьев [1955] также связывает это местонахождение с основанием нижнетатарских отложений, но называет фауну местонахождения дейноцефаловой, хотя оно не содержит ранних терапсид и, по-видимому, было разобщено с дейноцефаловой фауной не только в захоронениях, но и в области обитания.

Таким образом, мезенско-белебеевский котилозавровый комплекс стратиграфической схемы Ефремова [1952а, 1956] приложим, вероятно, к двум стратиграфическим уровням: 1) белебеевской свите (с местонахождениями капториний на р. Вятке, Белебею – с рипеозавридами, диадектидами и эотериодонтами – Rhipaeosaurus, Belebey, Phthinosaurus) и 2) к основанию нижнетатарского подъяруса – нижнеустьинской свите с местонахождением Шихово-Чирки, группой мезенских местонахождений с котилозаврами и лепидозаврами и пинежским местонахождением с казеидами. В этом случае реликтовые "северо-американские" капториниды и казеиды и диадектиды нашей пермской фауны становятся более разобщены во времени (что мало вероятно), но так или иначе характеризуют нижние горизонты верхней перми по сравнению с дейноцефаловой фауной ишеевского типа, связанной с сухонской свитой.

Для очерского (ежовского) местонахождения критерием возраста остается сама фауна, которая представляется одной из наиболее ранних пермских фаун европейской части СССР. Однако в том случае, если волконскоит характеризуется повсеместно одним и тем же стратиграфическим уровнем – основанием нижнетатарского подъяруса, существует вероятность, что это местонахождение синхронично местонахождению Шихово-Чирки и другим нижнеустьинским местонахождениям. Последнее противоречит данным о белебеевском местонахождении, которое стратиграфически будет занижено, хотя имеющиеся отсюда эотериодонты представляются более специализированными по сравнению с очерскими.

Следовательно, геологические данные по комплексу казанских–нижнетатарских отложений допускают существование четырех стратиграфических уровней с фауной

наземных позвоночных. Наиболее низкий уровень имеют местонахождения (Сантагулово, Голюшерма), связанные с морскими или континентальными фациями нижнеказанского подъяруса. Сюда же относится недавно открытое местонахождение Усть-Коин (бассейн р. Вымь, Коми АССР) с новой, еще не описанной фауной рыб, лабиринтодонтов, котилозавров и ранних терапсид. Местонахождение приурочено к линзам песчаников, залегающих среди известняков, охарактеризованных типичной нижнеказанской фауной морских беспозвоночных. Второй уровень – местонахождения верхнеказанского подъяруса (белебеевский комплекс местонахождений, группа очерских и, возможно, вятские местонахождения капторинид). Два уровня в нижнетатарском подъярусе связаны с нижнеустьинской и сухонской свитами, т.е. с началом и концом раннетатарского века. При возможной неточности стратиграфических корреляций белебеевский и нижнеустьинский уровни в действительности могут представлять лишь один, принадлежащий или к белебеевской или к нижнеустьинской свите, но и в этом случае для нижних горизонтов верхней перми остается три стратиграфических уровня, охарактеризованных наземными позвоночными.

Для верхнетатарской фауны позвоночных сделаны первые шаги для более дробной детализации. Так, по мнению Игнатьева [1962а], выделяемый в этой фауне парейазавровый фаунистический комплекс соответствует только северодвинскому (нижнему) горизонту верхнетатарского подъяруса, а батрахозавровый – верхнему, вятскому горизонту. Эти представления правильны, видимо, лишь отчасти. Если парейазавровые местонахождения действительно тяготеют к низам верхнетатарского подъяруса, то батрахозавры встречаются в обоих его горизонтах (Dvinosaurus). Частота находок батрахозавров наиболее велика в тонкозернистых фациях, что определенно указывает на специфику тафономических условий, как и полагал Ефремов. В целом для вятского горизонта, по-видимому, характерны батрахозавры (Buzulukia, Bystrowiana, Chroniosuchus), териодонты (Chthonosaurus, Hexacynodon, Moschowhaitsia, Nanocynodon) и текодонты (Archosaurus). Очень вероятно, что к вятскому горизонту принадлежат верхнепермские отложения в верховьях р. Камы у с. Аверинское, где Г.И. Блом [1968] открыл местонахождение позвоночных с остатками очень крупных парейазавров и горгонопсий, откуда Л.П. Татариновым [1974] описан крупный горгонопс (Inostrancevia sp.). На принадлежность этого местонахождения к наиболее поздним горизонтам верхней перми указывает приведенный Г.И. Бломом комплекс остракод нижнетриасового облика.

Таким образом, ранние терапсиды представлены двумя наиболее полно известными пермскими фаунами – очерской и ишеевской. В верхнетатарском подъярусе добавляется северодвинская фауна, резко отличная не только по составу терапсид, но и по составу других наземных позвоночных. Эти фауны датируют с большими разрывами почти весь верхний отдел континентальной перми европейской части СССР.

Неясности в представлениях о стратиграфическом распределении пермских наземных позвоночных и возможность существования весьма крайних точек зрения, несомненно, отражают недостаточно четкую картину геологической изученности отложений, в которой надежность корреляции остается слабым звеном. Причина этого отчасти палеонтологическая – малочисленность хорошо известных пермских фаун.

Для удобства и сохранения возможностей дальнейшего уточнения и детализации биостратиграфической схемы было предложено [Чудинов, 1969] отказаться от зональной биостратиграфической схемы и проводить датировку возрастных комплексов, называя их по фаунам или по наиболее характерным представителям этих фаун, как это было сделано М.А. Шишкиным и В.Г. Очевым [1967] для триасовых отложений.

Нельзя не отметить, что употребление в новейшей литературе анахронизмов, как например, "третья пеликозавровая зона" совершенно не оправдано и вносит лишь путаницу. Необходимость в этом термине фактически отпала после работы К.Р. Чепикова [1946], уточнившего стратиграфическое положение местонахождений третьей зоны, и позднее ни Ефремов, ни другие палеонтологи не употребляли этот термин в первоначальном значении.

Другим недостатком, увеличивающим путаницу, является непонимание неразрывной исторической связи фауны с вмещающими отложениями. Примером подобного подхода, как упоминалось, служит рассмотрение очерской фауны в верхнетатарском подъярусе вопреки всем фактам, показывающим, что эта фауна всеми своими истоками связана с "дотерапсидным" эволюционным уровнем развития.

Одним из основных вопросов в стратиграфии континентальных пермских отложений по наземным позвоночным по-прежнему остается вопрос о объеме и границах стратиграфических подразделений и особенно дискуссионно распределение позвоночных в комплексе казанских-нижнетатарских отложений. Имеющиеся здесь факты явно недостаточны, но тем не менее они вынуждают ставить эти вопросы в свете основных положений, высказанных Ефремовым [1952а, 1954а, 1956].

Для очерской дейноцефаловой фауны автор [Чудинов, 1960] допускал раннеказанский возраст, принимая во внимание наибольшую близость очерских терапсид к пеликозаврам среди известных приуральских терапсид. Эта преемственность в развитии очерских терапсид настолько очевидна, что более ранний эволюционный уровень может быть представлен лишь в виде "дотерапсидной" ступени развития. Поэтому рассмотрение этой фауны в уфимском ярусе, как это сделано Н.Н. Форшем [1966], во всех отношениях более оправдано, нежели перенесение ее Е.М. Люткевичем [1969] на северодвинский стратиграфический уровень, отстоящий выше на несколько порядков. Весьма важно, что для районов востока европейской части СССР исследователи [Тихвинская и др., 1963] отмечают повсеместные следы перерыва в осадконакоплении в подошве образований татарского яруса. Размыв в кровле костеносных слоев ежовского местонахождения (констатируемый и для других местонахождений очерской фауны), возможно, отмечает этот перерыв и, следовательно, более древний возраст очерской фауны.

Однако изучение очерской фауны вновь подняло старый вопрос о том, что существующие стратиграфические подразделения не соответствуют изменениям в составе фауны и дейноцефаловые фауны – очерская и ишеевская, не имеющие резкого качественного отличия, оказываются разобщенными в казанском и татарском ярусах. Вместе с тем две качественно резко отличные фауны – ишеевская и северодвинская объединены в одном татарском ярусе.

Эти же причины не дают достаточных оснований связывать с татарским ярусом заключительные этапы в развитии "североамериканских" казеид, капторинид и, как выяснилось недавно, диадектид, остатки которых стратиграфически не достигают уровня ишеевской фауны.

Таким образом, предложенное Бломом [1951] и Игнатьевым [1962а, 1963] трехчленное деление татарского яруса на горьковский, северодвинский и вятский подъярусы лишь частично решает общую проблему преимущественно для верхних горизонтов верхней перми, не меняя положения очерской фауны, хотя Игнатьев и полагал, что дейноцефаловая фауна характеризует только горьковский подъярус. Отнесение же местонахождений очерской фауны к татарскому ярусу (и без того увеличенному и объеме за счет вятских отложений) еще более увеличит его объем, и вся фауна терапсид окажется в татарском ярусе, практически подменяющем всю верхнюю пермь.

Из сказанного вытекает, что для дейноцефаловой фауны должно быть установлено крупное стратиграфическое подразделение, объединяющее нижние горизонты верхней перми. Положение нижней границы этого подразделения еще требует уточнений по фауне позвоночных; верхняя граница его более отчетлива и практически определяется массовым исчезновением дейноцефаловой фауны на стратиграфическом уровне, близком к ишеевскому. Граница между двумя ярусами верхней перми, как и полагал Ефремов [1952а], должна быть проведена по моменту смены дейноцефаловой фауны на парейазавровую с крупным перерывом, соответствующим ярусу. В связи с этим Игнатьев [1962а] указывает, что изменение видового состава двустворчатых моллюсков и остракод в этом интервале не отражает повсеместного перерыва, равного геологическому веку. Отсутствие переходных форм между дейноцефаловой и парейазавровой фаунами Игнатьев склонен объяснять недостаточной изученностью наземных позвоноч-

ных на Русской платформе. Этот автор указывает также, что известные в Поволжье местонахождения парейазавровой фауны, по данным геологических съемок, приурочены преимущественно к верхней трети разреза северодвинских отложений. Следовательно, вопрос о выделении нового яруса на палеонтологической основе может быть решен только после изучения позвоночных в нижней части разреза северодвинских слоев.

Важным вопросом в корреляции континентальной перми по наземным позвоночным остается уточнение стратиграфического положения пермских отложений европейской части СССР в мировом разрезе и прежде всего их коррелятивных отношений с пермскими разрезами Северной Америки и Южной Африки.

Ефремов [1962а, 1954а, 1956] отмечал низкое положение континентальной перми в мировом разрезе и подчеркивал, что ее наиболее низкие горизонты почти смыкаются с североамериканской нижней пермью. Находки в СССР казеид и капторинид и многолетние исследования Олсона [Olson, 1962, 1968, 1974] позволяют полагать, что верхнепермские отложения СССР, включающие казеид и капторинид, по-видимому, являются аналогами свит флоуэр-пот и чикаша, сопоставляемых Олсоном с казанским ярусом.

Свита флоуэр-пот характеризуется казеидами (Angelosaurus, Caseopsis, Cotylorhynchus) и капторинидами (Kahneria, Rothia), причем некоторые виды перечисленных родов казеид и капторинид известны из более древней свиты – сан-анжело Техаса. Из свиты флоуэр-пот известны близкие к фтинозухидам "терапсиды" (Steppesaurus), которые характерны и для верхней части свиты сан-анжело (роды Gorgodon и Knoxosaurus).

Свита чикаша (штат Оклахома), помимо земноводных (микрозавры, эриопоиды – тримерорахиды и диссорофиды), содержит капторинид (Rothia), поздних сфенакодонтов-варанопсид (Varanodon) и казеид (Cotylorhynchus и Angelosaurus), которые в целом позволили Олсону [1965] сопоставлять эту свиту со средней частью флоуэр-пот. С этими же слоями Олсон [1974] связывает находку в свите чикаша рода Watongia – первого горгонопса из Северной Америки. По его данным [1968], в Оклахоме свиты флоуэр-пот и чикаша подстилаются без перерыва свитой дункан. Последняя не содержит позвоночных, но ограничена снизу свитой хеэнесси, включающей казеид. Свита дункан сопоставляется Олсоном [1974] со свитой сан-анжело и обе эти свиты помещены в основание казанского яруса. Следует отметить, что свита сан-анжело подразделяется в Техасе на три горизонта, причем большинство родов приурочено к верхнему горизонту.

Таким образом, исчезновение капторинид и казеид, как и появление горгонопсий в американской верхней перми, связано со свитами флоуэр-пот и чикаша и среди других родов здесь исчезают поздний казеид Cotylorhynchus (близкий к Ennatosaurus) и поздний капторинид Rothia (близкий к Cecatogomphius). В свите блэйн, перекрывающей флоуэр-пот, отмечены лишь редкие неопределимые остатки казеид и, наконец, в свите дог-крик, заканчивающей разрез верхней перми, остатки позвоночных не известны.

Корреляционные соотношения для свиты флоуэр-пот могут быть дополнены и очерской фауной, содержащей эриопоидов-диссорофид, а также эотериодонтов, весьма близких к фтинозухоподобным терапсидам, происходящим из основания свиты флоуэр-пот и главным образом из верхнего горизонта свиты сан-анжело. Последний содержит крупных дейноцефалоподобных терапсид (Driveria, Mastersonia, Tappenosaurus) и близкий к бритоподидам род Eosyodon, сходный с очерским родом Archaeosyodon. Таким образом, очерская фауна по своему стратиграфическому положению явно тяготеет к верхнему горизонту свиты сан-анжело. В этом случае нижнеказанские местонахождения – Сантагулово с остатками казеид (Phreatophasma) и Голюшерма сопоставляются со средним горизонтом свиты сан-анжело, а граница между верхней и нижней пермью, как и полагал Олсон [1968], может быть проведена в основании нижнего горизонта свиты сан-анжело.

Естественно, что при справедливости этих соотношений сухонская свита практически сопоставляется лишь со свитой блэйн или даже дог-крик Техаса и Оклахомы, в которых однако нет терапсидных аналогов поздних дейноцефаловых фаун.

За пределами СССР поздняя дейноцефаловая фауна широко известна в районе Карру

Южной Африки из зоны Tapinocephalus, составляющей основание серии бофорт и залегающей согласно на серии экка. Граница между зоной Tapinocephalus и вышележащей зоной Endothidon, как указывает Бунстра [Boonstra, 1969], еще требует уточнений; нижняя граница с серией экка – более отчетлива, но установлена не повсеместно. Исследователи, изучавшие фауну зоны Tapinocephalus, в течение долгого времени исходили из горизонтального залегания слоев и только Руссов и Вилье [Russouw, Villiers, 1952] установили моноклинальное залегание слоев с более высоким гипсометрическим положением зоны в северных районах ее развития. Эти же авторы на основании литологических различий разделили зону Tapinocephalus на три горизонта – нижний, средний и верхний, составляющие в целом 1800–2100 м. Поэтому Бунстра [1969] указывал, что для ряда старых местонахождений стратиграфическое положение находок должно быть пересмотрено заново.

Зона Tapinocephalus в типичных районах ее развития по мощности во много раз превышает мощность сухонской свиты, включающей позднюю дейноцефаловую фауну. Недавняя ревизия фауны этой зоны проведена Бунстра [1968b, 1969], согласно которому общий список пресмыкающихся включает 58 родов и 95 видов. Систематически эти роды распределяются следующим образом. Парейазавриды представлены подсемейством Bradysaurinae, включающим роды Bradysaurus (с четырьмя видами) и Embrithosaurus (с одним видом). Большая часть остатков брадизаурин относится к нижнему горизонту и выше среднего горизонта они не встречаются. Бунстра отмечает, что все виды этих двух родов проходят нижний и средний горизонты (составляющие в целом 900 м разреза) не изменяясь.

Семейство Eunotosauridae, помещенное среди капториноморф [Cox, 1959], включает монотипический род, проходящий через все три горизонта.

Зауропсидные пресмыкающиеся (миллереттиды) и сфенакондонтные пеликозавры (варанопсиды) представлены тремя монотипическими родами из нижнего горизонта.

Дейноцефалы насчитывают 18 родов, относящихся к 29 видам. Все дейноцефалы резко сокращаются по числу родов и видов от нижнего горизонта к среднему. Антеозавриды включают два монотипических рода – Anteosaurus и Paranteosaurus, причем первый из них, как неоднократно отмечал Бунстра [1963a, 1969], очень близок к ишеевскому роду Doliosauriscus. Титанозухиды представлены также двумя родами: Jonkeria (с восемью видами) и монотипическим Titanosuchus. Тапиноцефалиды объединяют четыре подсемейства: Struthiocephalinae (четыре рода), Moschopinae (четыре рода), Riebeeckosaurinae (один род) и Tapinocephalinae (четыре рода). Среди москопин род Moschops включает четыре южноафриканских вида и один русский, распространенный в ишеевской дейноцефаловой фауне. В тапиноцефалинах, как отмечает Бунстра [1963a], монотипические роды Phocosaurus и Tapinocephalus проходят не изменяясь через все три горизонта. Риебеекозаурины встречаются лишь в среднем горизонте и весьма специализированные стиракоцефалины – в верхнем.

Дицинодонты представлены тремя семействами, которые по числу родов и видов преобладают в среднем горизонте.

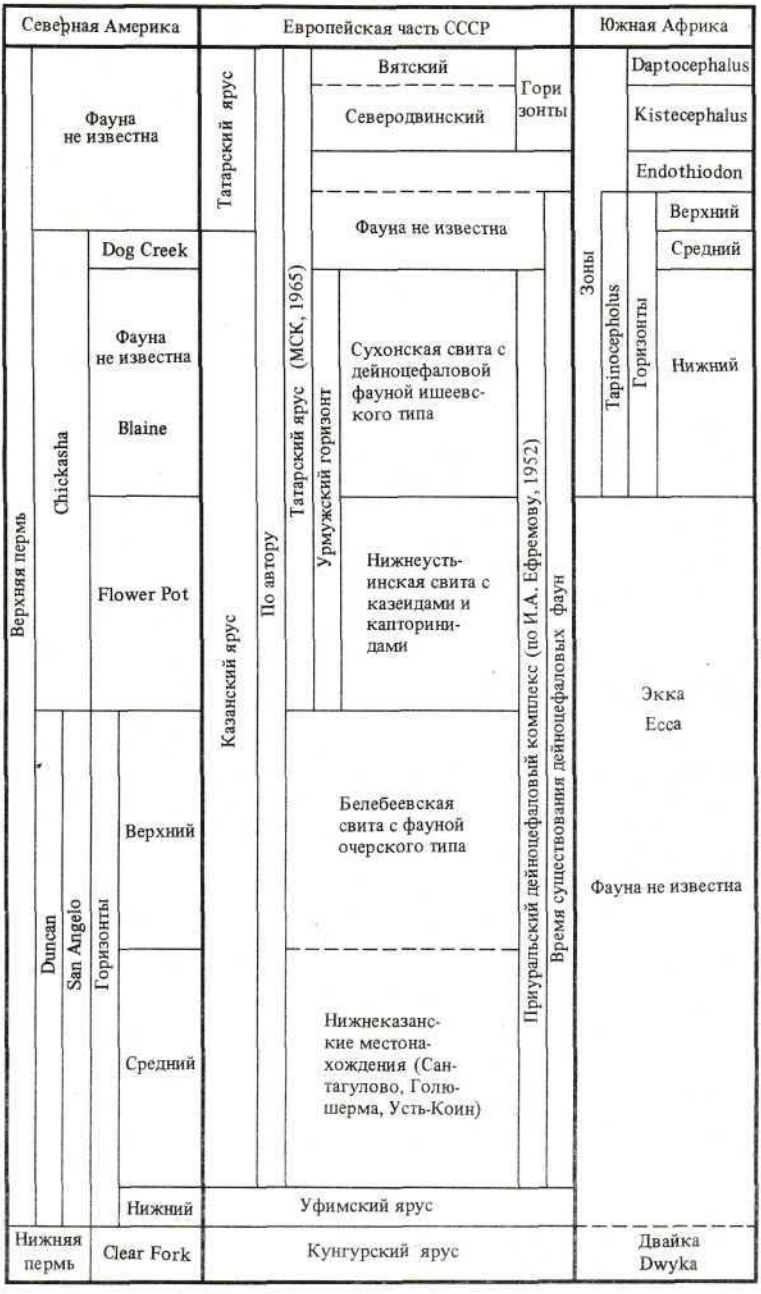
Горгонопсии включают два семейства, более полно представленные в нижнем горизонте.

Четыре семейства тероцефалов распространены преимущественно в нижнем горизонте. Из них лишь семейство пристерогнатид имеет представителей в ишеевской фауне (род Porosteognathus).

В таксономическом отношении и по числу известных экземпляров нижний горизонт наиболее полно охарактеризован наземными позвоночными. Верхний горизонт по сравнению с нижним и средним сильно обеднен фауной.

В зоне Tapinocephalus лишь фауна нижнего горизонта наиболее близко сопоставима с ишеевской дейноцефаловой фауной. Веским критерием для их сопоставления является присутствие среди дейноцефалов общего рода Moschops (южноафриканские виды которого известны лишь в нижнем горизонте), наличие в ишеевской фауне близких к антеозавридам поздних бритоподид и, наконец, наличие общего семейства ранних

Таблица



тероцефалов–пристерогнатид. Средний горизонт зоны уже отличается общим изменением состава фауны и заметной специализацией в пределах отдельных групп. Вместе с тем нельзя не отметить, что ишеевская фауна, также имеющая свои эндемичные группы, резко обеднена по сравнению с фауной нижнего горизонта зоны Tapinocephalus.

Малочисленность или отсутствие в ишеевской фауне групп "южноафриканского" облика (горгонопсий, тероцефалов, дицинодонтов) объяснимо в какой-то мере общей

недостаточной изученностью этой фауны. Менее объяснимо отсутствие в ишеевской фауне ранних пайреазаврид, которые вообще не отмечены в дейноцефаловых фаунах в верхней перми СССР. Единственный "парейазавроидный" котилозавр (Rhipaeosaurus), известный из белебеевского местонахождения, не меняет общей картины и отсутствие ранних парейазаврид в нижних горизонтах верхней перми СССР, по-видимому, не может быть объяснено разобщенностью тафономических комплексов.

Поскольку ишеевская дейноцефаловая фауна сухонской свиты близко сопоставляется с фауной нижнего горизонта зоны Tapinocephalus, постольку очерская фауна с ранними дейноцефалами, эотериодонтами и аномодонтами, не имеющая близких аналогов в южноафриканской, по своему стратиграфическому положению, безусловно, тяготеет к верхней части разреза свиты экка. Однако, допуская разрыв между очерской и ишеевской фаунами, равный по меньшей мере времени образования нижнеустьинской свиты, мы можем полагать, что последняя соответствует и наиболее высоким горизонтам свиты экка. В этой связи большой стратиграфический интерес приобретают данные Барри [Barry, 1970] о находке дицинодонтов в свите экка. Если датировка этих находок будет подтверждена, мы получим дополнительные доказательства в пользу наших представлений о корреляции верхней перми.

Средний и верхний горизонты зоны Tapinocephalus, по-видимому, не имеют аналогов в фауне верхней перми СССР и, таким образом, южноафриканская дейноцефаловая фауна представляется более поздней. Давно известно, что фауна зоны Endothiodon, лишенная дейноцефалов и резко отличная от фауны зоны Tapinocephalus по составу других групп терапсид, также не имеет аналогов в верхней перми СССР. Поэтому нет никаких оснований параллелизовать сухонскую (уржумскую) свиту, включающую ишеевскую дейноцефаловую фауну, с зоной Endothiodon.

В какой мере этот разрыв в фауне отмечает выпадение из разреза слоев, синхронных нижнему и среднему горизонтам зоны Tapinocephalus и зоне Endothiodon, решать преждевременно. Вместе с тем несовместимость эволюционных уровней дейноцефаловой и парейазавровой фаун европейской части СССР, многократно подчеркиваемая исследователями, не вызывает сомнений и северодвинская фауна парейазавров, горгонопсий при всех различиях близка к фауне зоны Kistecephalus[1]. Можно надеяться, что дополнительные находки наземных позвоночных усилят фаунистическое обоснование вятского горизонта и тем самым не только детализируют корреляцию с зоной Kistecephalus и Daptocephalus, но и послужат существенным уточнением в стратиграфии верхней перми СССР.

Рассмотренные выше коррелятивные соотношения по фаунам пермских наземных позвоночных приведены в таблице

---

[1] По современным данным, верхняя часть зоны Kistecephalus выделена в зону Daptocephalus, которая, однако, еще не получила детальной фаунистической характеристики [Kitching, 1970].

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

ПОДКЛАСС THEROMORPHA

ИНФРАКЛАСС THERAPSIDA

НАДОТРЯД THERIODONTIA[1]

ОТРЯД EOTHERIODONTIA

Краткое описание. Среднего размера и крупные хищные зверообразные с высоким треугольным черепом, расширенным в теменной области. Кости крыши черепа не утолщены. Дорсальные отростки предчелюстных костей длинные. Внешний отросток септомаксиллярной кости глубоко вклинен между челюстной и носовой костями. Слезная кость короткая. Глазницы крупные, обычно имеется кольцо склеротики. Дорсальная и боковая поверхности крыши черепа в предглазничной области резко разграничены перегибом. Заглазничная дуга стержневидная. Височные впадины расположены сравнительно низко, по размерам обычно не превышают глазниц, удлинены дорсовентрально и слабо открыты сверху. Шов между лобными и теменными костями проходит в основании переднего склона теменного бугра. Предтеменная кость отсутствует. Пинеальное отверстие крупное, окружено костным валиком или цилиндром и всегда приближено к краю затылка. Затылочная область высокая, вогнутая, обычно наклонена верхней частью вперед, реже вертикальна. Предклыковый край челюсти образует ступенчатый уступ. Хоанная область глубокая. Сошник обычно непарный, длинный, приподнятый над уровнем нёбной поверхности. Нёбные бугры массивные, длинные, составлены медиальными участками нёбных и крыловидных костей и покрыты многочисленными мелкими зубами. Вентральные гребни мощных поперечных ветвей также покрыты мелкими зубами. Вентральные гребни квадратных ветвей крыловидных костей обычно высокие. Межптеригоидная яма расположена у базиптеригоидной области, реже сохраняется между поперечными флангами. Вторичное нёбо отсутствует. Квадратная кость короткая. Вентральный киль базисфеноида обычно высокий, короткий и хорошо окостеневший. Входные отверстия внутренних сонных артерий сближены и, подобно видиевым, открываются вдоль боковых стенок киля базисфеноида. На дорсальную сторону они выходят непарным отверстием. Переднеушная кость полностью слита с заднеушной и составляет с последней единое образование. Нижняя челюсть с приподнятым симфизом. Внешняя пластинка угловой кости хорошо развита. Венечный отросток обычно отсутствует. В предчелюстной кости от четырех до шести зубов. В челюстной кости предклыковые зубы отсутствуют. Заклыковые зубы, в числе 9–12, конические, с удлиненно-овальными сечениями коронок и приостренными слабо отогнутыми кзади вершинками.

Посткраниальный скелет, если известен, легкий. В предкрестцовой серии 27 позвонков. Комплекс атлас-аксис по числу составляющих элементов не отличается от такового у пеликозавров. Шейные позвонки удлиненные, с интерцентрами; тела позвонков снизу глубоко седловидные. В крестце три укороченных позвонка. Тазовый пояс удлиненный, узкий, с округлыми и хорошо очерченными вертлужными впадинами. Проподии и эпиподии заметно удлинены. Автоподии пеликозаврового типа.

Состав. Четыре семейства: Biarmosuchidae Olson, 1962; Eotitanosuchidae Tchudinov, 1960; Phthinosuchidae Efremov, 1954 и Phthinosauridae Tatarinov, 1974.

Замечания. До установления современного объема эотериодонты преимущест-

[1] Отряды Gorgonopia и Eutheriodontia, представители которых известны с конца поздней перми, рассмотрены в работах Л.П. Татаринова [1974, 1976].

венно были известны по единственному семейству фтинозухид, выделенному Ефремовым [1954а]. Этот автор рассматривал фтинозухид в качестве прогоргонопсий, близких к сфенакодонтным пеликозаврам и хищным дейноцефалам-бритоподидам и соответственно помещал фтинозухид среди горгонопсий. Для фтинозухид среди общих со сфенакодонтами особенностей Ефремов указывал высокий и клиновидный череп, узкую заглазничную дугу, форму и соотношение костей крыши черепа, утолщение края глазниц, длинные и узкие хоаны и сошники, мелкие зубы на нёбных и крыловидных костях, вертикальный и вогнутый затылок, строение переднего отдела черепа и предклыковую ступеньку челюстного края. В числе дейноцефаловых признаков, свойственных хищным дейноцефалам-бритоподидам, Ефремов отмечает для фтинозухид сильное развитие теменного бугра, нёбных бугров, снабженных настоящими зубами, появление кольца склеротики, расширение черепа в скуловой области, развитие глубокой хоанной ямы, укорочение слезных костей, наличие большого наружного лепестка на угловой кости, общее строение заднего отдела нижней челюсти, лишенного отчетливого короноидного выступа зубной кости. Наконец, среди диагностических особенностей для примитивных горгонопсий–фтинозухид Ефремовым отмечено общее укорочение переднего отдела черепа, тонкая скуловая дуга, некоторое расширение теменной области крыши черепа, сравнительно низкая затылочная область, высокое положение челюстных мыщелков, горизонтальное положение околозатылочных отростков и длинные кожевидные заклыковые зубы.

Ефремов полагал, что сочетание перечисленных признаков на фоне архаических пеликозавровых черт ставит фтинозухид в ряд наиболее примитивных горгонопсий.

Ромер [Romer, 1961] поместил фтинозухид в основание ствола терапсид и предложил рассматривать их в качестве инфраотряда Phthinosuchia – примитивных териодонтоподобных терапсид. При этом Ромер подчеркивал у фтинозухид отсутствие предтеменной кости, наличие обычного ряда многочисленных заклыковых зубов (число которых значительно уменьшено у горгонопсий), очень слабый "пахиостоз" костей крыши черепа и развитие зубов, заметно отличающихся от таковых у хищных дейноцефалов–бритоподид.

Отряд эотериодонтов в ранге инфраотряда Eotheriodontia был выделен Олсоном [Olson, 1962], который объединил в этой группе примитивных терапсид, близких к фтинозухидам.

Олсон объединил эотериодонтов в три семейства: Phthinosuchidae, Biarmosuchidae, Brithopodidae. Семейство Eotitanosuchidae было упразднено и его типовой род был отнесен к первому из перечисленных семейств. Второе – включало единственный типовой род и третье – бритоподиды – понималось этим автором в обычном объеме, принятом исследователями.

Бунстра [Boonstra, 1963a, b] придал эотериодонтам новое название – Eotitanosuchia и объединил в этом подотряде два семейства: этитанозухид (включающих биармозухид) и фтинозухид. Этот автор также подчеркнул, что в целом эотитанозухии совмещают особенности горгонопсий (териодонтов) и дейноцефалов (аномодонтов). Среди примитивных териодонтовых особенностей было отмечено, что верхняя часть заглазничной кости все еще остается костью дорсальной поверхности, от которой берет начало часть аддукторной мускулатуры; межвисочная область широкая, с теменной и заглазничной костями, нависающими над височной ямой, хоаны длинные, занимающие переднее положение, ноздри терминальные. Среди дейноцефаловых особенностей, помимо длинных дорсальных отростков предчелюстных костей, указано сильное развитие квадратной ветви крыловидных костей, прочно связанных с квадратной костью, и отсутствие венечного отростка зубной кости. Сошник приподнят над уровнем нёбной поверхности, как у поздних горгонопсий. Исходя из этого, Бунстра полагал, что эотитанозухиды более близки к ранним дейноцефалам, а фтинозухиды – к ранним горгонопсиям.

Позднее эотериодонты, включая биармозухид и эотитанозухид, были включены Ромером [1966] в единственное семейство Phthinosuchidae инфраотряда фтинозухий.

Как и в предшествующей классификации, этот автор поместил фтинозухий в основание ствола терапсид с двумя основными линиями, ведущими к териодонтам и аномодонтам.

Семейство бритоподид, рассматривавшееся Олсоном [1962] среди эотериодонтов, отнесено мною к дейноцефалам, так же как это сделано Ромером [1961] и Бунстра [1963]. Близкое сходство эотитанозухид и бритоподид было неоправданно подчеркнуто при установлении первого семейства [Чудинов, 1960]. Это представление, отраженное в названии рода и семейства, и помещение последнего среди титанозухов, сложилось главным образом из-за недостатка имевшихся первоначально материалов и из переоценки общих, унаследованных от пеликозавров, примитивных признаков.

Ряд исследователей [Romer, 1961; Boonstra, 1963; Татаринов, 1969; 1974; Чудинов, 1972; Sigogneau, Tchudinov, 1972] помещали эотериодонтов среди териодонтов, отделяя первых от ранних дейноцефалов. В недавней классификации Татаринов [1976] включил фтинозухий (эотериодонтов) как подотряд в отряде Gorgonopia, сближая с горгонопсиями не биармозухид, а более специализированных, очень неполно известных и, по-видимому, более поздних фтинозухид.

Мы рассматриваем эотериодонтов в объеме, принятом Бунстра [1963a, b] для эотитанозухий, но сохраняем название, предложенное Олсоном [1962]. Последнее подчеркивает положение отряда эотериодонтов в основании ствола терапсид и позволяет рассматривать их в системе в качестве первого отряда в первом надотряде терапсид.

СЕМЕЙСТВО BIARMOSUCHIDAE OLSON, 1962

Диагноз. Среднего размера примитивные териодонты с высоким черепом, слабо скульптированным в предглазничной области. Височные впадины низко расположенные, по размерам значительно меньше глазниц. Теменная область не вогнутая. Пинеальное отверстие окружено высоким и массивным костным цилиндром. Хоанная область вогнутая, глубокая, сошник не парный. Базисфеноид небольшой, слабо окостеневший, с очень высоким и коротким вентральным килем. Входные отверстия внутренних сонных артерий и видиевы расположены у основания вентрального киля базисфеноида и соединены слабыми бороздками. Передние участки базиптеригоидных отростков сомкнуты сагиттально. Между базиптеригоидными отростками и основанием пресфеноидного ростра имеется удлиненно-овальная межптеригоидная щель, прикрытая снизу килем базисфеноида. Дорсально видиевы каналы выходят из межптеригоидной щели у основания пресфеноидного ростра. Концы верхних клыков достигают симфиза нижней челюсти. В предчелюстной кости шесть мелких зубов. Заклыковые зубы мелкие, около 10 штук. Нижняя челюсть высокая, с хорошо развитым подбородочным выступом. Венечный отросток и наружное нижнечелюстное окно отсутствует. В предкрестцовой серии 27 позвонков, в том числе семь шейных, тела которых заметно удлинены. Три крестцовых позвонка. Посткраниальный скелет легкий и стройный. Фаланговая формула 2, 3, 4, 5, 3.

Состав. Один род Biarmosuchus Tchudinov, 1960.

Род Biarmosuchus Tchudinov, 1960

Biarmosuchus: Чудинов, 1960, с. 84, 1964а, с. 91; 1964в, с. 248; Tchudinov, 1961, с. 82; Olson, 1962, с. 56; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83; Татаринов, 1969, с. 79; Sigogneay, 1970, с. 400; Sigogneau, Tchudinov, 1962, с. 82.

Biarmosaurus: Olson, 1962, с. 57; Чудинов, 1964а, с. 91; 1964в, с. 248; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 82.

Типовой вид – Biarmosuchus tener Tchudinov, 1960; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Среднего размера животные от 1 до 1,5 м длиной. Предглазничная часть черепа удлиненная и суженная, заглазничная – короткая и расширенная. Глазницы большие, округлые, с широким кольцом склеротики. Височные впадины заметно

меньше глазниц. Теменной бугор хорошо выражен, канал пинеального органа продольно-овальный и ориентирован снизу вверх и назад. Верхний край заглазничной кости не утолщен и лишен выступа. Затылок наклонен верхней частью вперед. Околозатылочные отростки тонкие, задние височные отверстия небольшие. Квадратные кости длинные, ориентированные вертикально. Поперечные фланги крыловидных костей широкие, высокие, но тонкие; их вентральные участки несут многочисленные мелкие зубы. Передние участки хоан не расширены вырезками. Нижняя челюсть высокая, тонкая, с хорошо выраженным подбородочным выступом и высоким, но слабым симфизом. Предклыковые зубы верхней и нижней челюсти мелкие, круглые в сечении, со слабо вздутыми наружными сторонами коронок. Клыки короткие, тонкие, сильно сжаты с боков, слабо отогнуты вперед, с пильчатостью по заднему краю. Зубная формула $I\frac{(5,6)}{4}\ C\frac{1}{1}PC\frac{9}{10}$. В передней конечности вторая фаланга третьего и третья фаланга четвертого пальцев редуцированы.

Состав. Род монотипический.

Замечания. Первоначально род Biarmosuchus рассматривался автором [Чудинов, 1960, 1964а, в; Tchudinov, 1961] в составе эотитанозухид на основании сходства с эотитанозухом в общей форме черепа, развитии нёбных бугров, зубов на нёбных и крыловидных костях, удлиненности предглазничной области, развитии теменного бугра, наличии саблевидных клыков и других признаков, большей частью примитивных и присущих сфенакодонтным пеликозаврам.

Олсон [1962] первый подчеркнул значение териодонтовых особенностей биармозуха, выделил этот род в самостоятельное семейство в составе инфраотряда эотериодонтов.

Род Biarmosaurus, как показали новые материалы и ревизии старых, был выделен ошибочно. В действительности, за типовой экземпляр биармозавра, как справедливо предполагал Олсон, была принята взрослая особь биармозуха, в то время как типовой вид последнего — Biarmosuchus tener Tchudinov, 1960 — был выделен по ювенильной особи, единственной, имевшейся в распоряжении автора. Среди таксономических различий были указаны [Чудинов, 1964а]: размеры и форма глазниц, положение предклыкового челюстного края и пинеального отверстия, величина клыков и другие различия, оказавшиеся индивидуальными. К тому же эти различия были необычно усилены латеральной деформацией, особенно затронувшей кранильные остатки.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Biarmosuchus tener Tchudinov

Табл. I, фиг. 1; рис. 3–6

Biarmosuchus tener: Чудинов, 1960, с. 84, рис. 2; 1964а, с. 91, рис. 2; 1964в, с. 248, рис. 202; Tchudinov, 1961, с. 82, рис. 10; Olson, 1962, с. 56, рис. 25,*a*–25,*g*, табл. XIII, фиг. *a*; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83; Sigogneau, 1970, с. 400, рис. 243; Sigogneau, Tchudinov, 1972, с. 82.

Biarmosaurus antecessor: Olson, 1962, с. 57, рис. 25,*h*; Чудинов, 1964а, с. 81, рис. 1; 1964в, с. 248; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83.

Голотип — № 1758/2, ПИН; неполный скелет с черепом, сочлененным с нижней челюстью; Пермская обл. Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подъярус; рис. 3.

Описание. Череп треугольный, в предглазничной области узкий, с большими глазницами. Предглазничная область длинная, с резким перегибом между дорсальной и боковой сторонами крыши черепа. Межглазничная область сравнительно узкая,

Рис. 3–6. Biarmosuchus tener Tchudinov

3 — голотип № 1758/2, ПИН: *а* — череп сбоку, *б* — череп сверху [Sigogneau, a.Tchudinov, 1972]; *4* — экз. № 1758/7, тазовый пояс сбоку [Чудинов, 1964]; *5* — экз. № 1758/13, бедро; *а* — дорсальная сторона, *б* — вентральная сторона; *6* — экз. № 1758/320, конечности: *а* — правая передняя лапа снизу, *б* — правая стопа сверху; Пермская обл., Ежово, верхняя пермь, верхнеказанский подъярус.

Усл. обозн.: C — centrale; Il — ilium; Im — intermedium, Isch — Ischium; Pb — publis; Pis — pisiforme; R — radius; r — radiale; U — ulna; u — ulnare; 1–5 — carpalia (tarsalia) distalia; I–V — metacarpalia (metatarsalia)

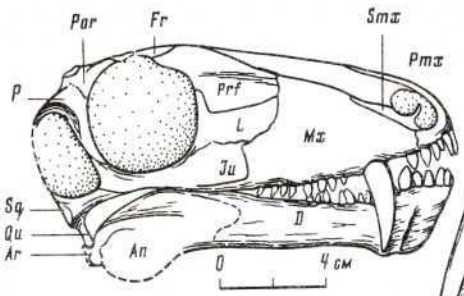
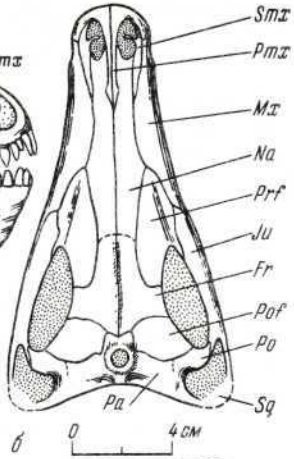


Рис. 3



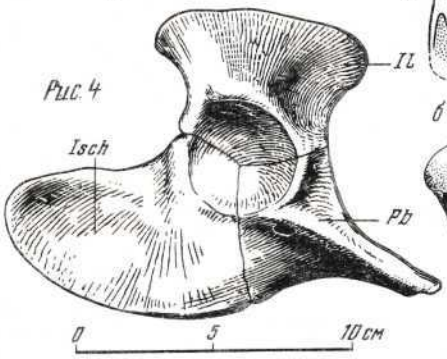


Рис. 4

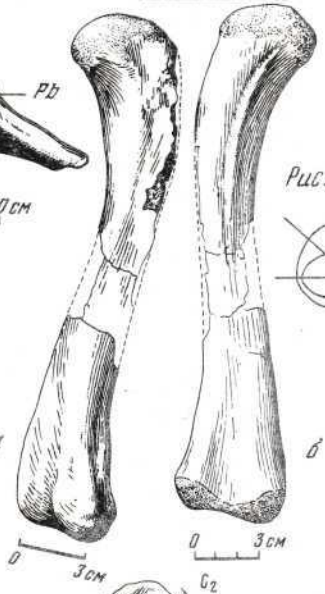
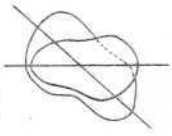


Рис. 5



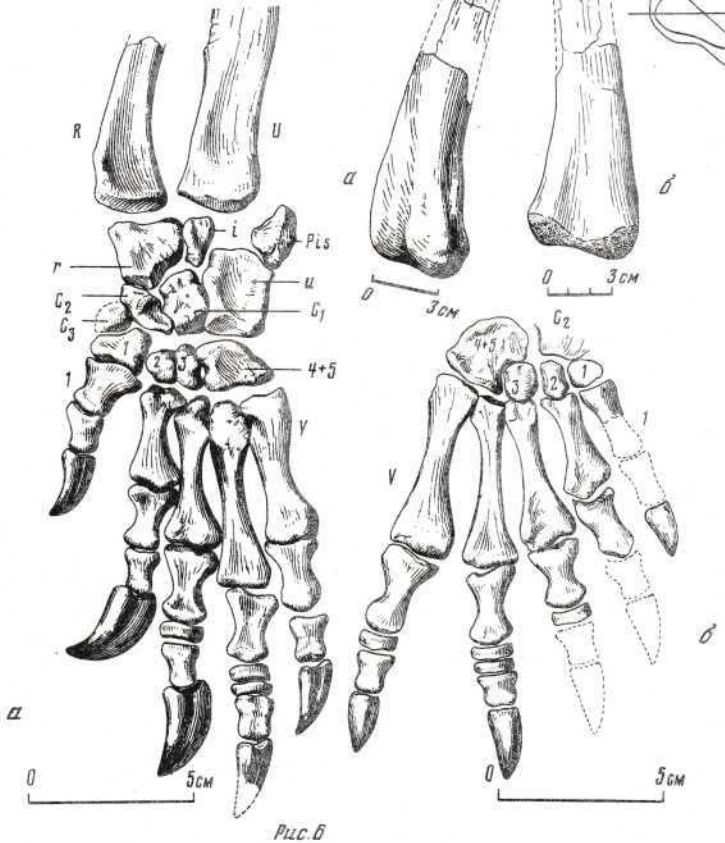


Рис. 6

теменная – широкая и слабо вогнутая. От задних участков носовых костей к переднему краю теменного бугра проходит непарный срединный гребень, который наиболее высок и массивен в заднем участке. Глазницы круто поставленные, у взрослых особей круглые и сравнительно небольшие и расширенные дорсовентрально и очень крупные у молодых особей. Глазничный край заглазничной кости на взрослых экземплярах слабо утолщен. В глазнице отмечены остатки кольца склеротики в виде сглаженных прямоугольных пластинок размерами 4х6 мм (экз. № 1758/18) или в виде сочлененного кольца шириной около 7 мм, в котором длинные оси пластинок ориентированы радиально к центру глазницы (№ 1758/8).

Поверхность костей крыши черепа у молодых особей гладкая, кости чрезвычайно тонкие и слабые, у взрослых кости предглазничной области несут бугорчато-ямчатую скульптуру. Височные впадины вертикально поставленные, по размерам значительно меньше глазниц. Отмеченное ранее [Чудинов, 1960] слабое окостенение верхнего ограничения височной впадины присуще, по-видимому, молодым особям. Помимо того, как видно на экз. № 1758/19, височные впадины имеют большие размеры и несколько иные очертания, чем было показано ранее. Верхний отдел височной впадины заметно расширен, передненижний сужен, и нижний край впадины, вероятно, близок к уровню нижнего края глазницы.

Praemaxillaria – сравнительно тонкие и слабые, с длинными и узкими дорсальными отростками, ограничивающими передние участки сближенных и очень крупных терминальных носовых отверстий. Зубной край кости скошен вверх и сбоку кость на значительном протяжении чешуйчато прикрыта передним пластиновидным отростком челюстной кости, так что в боковом аспекте в предчелюстной кости видны лишь три передних резца. В действительности вся серия предклыковых зубов в числе пяти-шести расположена в предчелюстной кости, как это видно на экз. № 1758/18, где предчелюстные смещены деформацией, вдоль шва с челюстными, которая затронула всю серию предклыковых зубов. Таким образом, прежние указания о наличии у биармозуха рудиментарных клыков в челюстной кости [Чудинов, 1960, 1964; Olson, 1962] ошибочны.

Nasalia – обычных очертаний, длинные, тонкие и слабые окостеневшие по краю носового отверстия. Задние участки костей соединены в сагиттальном гребне. Их контакт с лобными глубоко зубчатый.

Septomaxillaria – небольшие, в передних участках ложковидно изогнутые, с тонкими и узкими задними отростками, глубоко вклиненными между челюстными и носовыми костями. Расширенный медиально нёбный отросток, выстилающий дно носового отверстия, частично прикрывает изнутри предчелюстную и челюстную кости. Септомаксиллярный канал направлен назад и его отверстие приближено к наружному краю ноздри. С внешней стороны черепа между передним отростком челюстной и септомаксиллярной костями открывается небольшое септомаксиллярное отверстие.

Maxillaria – обычных треугольных очертаний, крупные, пластиновидные, у молодых особей очень тонкие и гладкие, у взрослых утолщенные и скульптированные. В заднем участке вдоль челюстного края кость на значительном протяжении частично прикрыта скуловой. На голотипе, несколько позади клыка и выше челюстного края, виден центр окостенения, от которого расходится тонкая радиальная струйчатость. Передний участок кости позади границы с предчелюстной пронизан открывающимся вперед каналом для поверхностных сосудов и нервов. Зубной край кости в заклыковом отделе слабо выпуклый вентрально. Впереди клыка челюстной край поднимается вверх. У молодых особей этот подъем плавный и не сопровождается образованием отчетливой ступенчатой вырезки. У взрослых особей (№ 1758/7) эта вырезка и уступ хорошо выражены.

Jugalia – тонкие, снаружи пластиновидные, с расширенным дорсовентрально передним участком. Сзади скуловая имеет глубокую полукруглую вырезку, разделяющую заглазничный и чешуйчатый отростки, которые с одноименными костями имеют, по-видимому, слабое соединение. На вентральной стороне скуловая кость имеет обычные контакты с челюстной и наружной крыловидной костями.

Lacrimalia – сравнительно короткие, тонкие пластиновидные, с несколько приподнятым и вытянутым передневерхним краем. Глазничный край кости слабо утолщен в виде невысокого гребня, который более выражен у взрослых особей.

Praefrontalia – впереди узкие клиновидные, сзади расширенные и значительно утолщенные по глазничному краю. Впереди глазницы кость имеет обычный резкий перегиб между дорсальной и боковой сторонами крыши черепа.

Frontalia – обычных ограничений и впереди заметно сужены. Длина костей превышает диаметр глазницы. Задняя граница кости проходит перед основанием теменного бугра и шов с теменной костью зубчатый. По осевой линии кости соединены в высоком гребне, который, расширяясь, переходит на передний склон теменного бугра. Глазничный край кости тонкий и ограничение глазницы этой костью имеет большую протяженность, чем у эотитанозуха.

Postfrontalia – довольно крупные, языковидных очертаний, напоминающие аналогичные кости эотитанозуха (№ 1758/19). Глазничный край кости незначительно утолщен; задне-медиальный участок широко вклинен между лобной и заглазничной и на значительном протяжении прикрывает теменную.

Parietalia – очень короткие по осевой линии, с длинными и широкими заднебоковыми отростками, принимающими участие в ограничении верхнего края затылочной поверхности. Медиальный участок крыла теменной спереди прикрыт широким языком заглазничной кости, которая почти достигает края затылочной поверхности. Боковой участок крыла в пределах теменной области необыкновенно широкий, вследствие чего заглазничная кость оттеснена латерально и теменная область значительно расширена. Теменной бугор занимает, по существу, всю длину костей и по бокам резко обособлен от крыши черепа в виде высокого и массивного костного цилиндра, окружающего верхний участок канала пинеального органа. Теменной бугор приближен к краю затылка, а не смещен вперед, как было указано ранее [Чудинов, 1964а]. Это ошибочное представление сложилось в результате недооценки роли боковой деформации черепов (№ 1758/7 и № 1758/18), в которых затылочная область в ее верхней части получила дорсальное положение. Среди имеющихся семи черепов лишь один (№ 1758/19) дает наиболее точное представление о теменной области. Высота и массивность теменного бугра весьма значительно варьируют. У молодых особей (№ 1758/2, голотип) теменной бугор слабый, сравнительно невысокий, и стенки канала пинеального органа тонкие, у взрослых (№ 1758/7, 1758/18 и 1758/19) стенки канала толстые, а внешняя поверхность костного цилиндра грубо ругозная.

Postorbitalia – некрупные, изогнутые и умеренно утолщенные по глазничному краю. Дорсальный вогнутый участок кости широким языком вклинен между заднелобной и теменной костями, причем с вентральной стороны заглазничная глубоко подстилает теменную. При переходе с дорсальной поверхности к заглазничной дуге кость согнута под прямым углом. Ниже перегиба заглазничная дуга между краем глазницы и височной впадиной образует глубокий и широкий желоб, затухающий к отростку скуловой кости.

Interparietale – крупная накладная кость округлых очертаний с утолщенным верхним отделом. С теменными соединена прямым швом. По сагиттальной линии межтеменная имеет отчетливый широкий гребень, заканчивающийся на контакте с верхней затылочной. Боковые листовидные участки кости прикрывают таблитчатые кости; нижний край, имеющий небольшую сагиттальную вырезку, чешуйчато прикрывает верхнюю затылочную.

Tabularia – крупные и высокие, тонкими листовидными верхними участками. Контакт с теменной в медиодорсальном участке не ясен; в нижне-медиальном – таблитчатая соединена с верхней затылочной мелковолнистым швом, который спускается к верхнему краю задневисочного окна. Латерально таблитчатая смыкается с чешуйчатой в обычном боковом затылочном гребне. Нижний массивный и утолщенный участок таблитчатой опирается на верхний край околозатылочного отростка заднеушной кости.

Squamosa – на имеющихся экземплярах сильно деформированы и сохранились преимущественно в верхних участках, примыкающих к боковому затылочному гребню. По гребню височной впадины верхнее окончание кости прикрыто сзади таблитчатой, однако чешуйчатая кость определенно не поднималась высоко, как это имеет место у британодид и ограничивала лишь задний отдел височной впадины. Скуловой отросток чешуйчатой кости пластиновидный. Контакт с квадратной и квадратно-скуловой костями не выяснен. В височной впадине и на передней стороне затылочной поверхности чешуйчатая глубоким языком вдается медиально (экз. № 1758/19), где ее нижний участок чешуйчато прикрывает переднюю сторону околозатылочного отростка заднеушной кости, а верхний участок прикрывает спереди верхнюю затылочную на уровне ее верхнего края.

Границы quadratojugale не установлены, хотя на голотипе сохранился участок этой кости в виде тонкой пластинки, расположенной выше параквадратного отверстия и частично прикрывающий сбоку квадратную кость. Параквадратное отверстие овальное, расширенное дорсовентрально.

Вентральная сторона черепа не сохранилась удовлетворительно ни на одном из экземпляров, так как большая часть черепов сочленена с нижними челюстями и сильно деформирована боковым сжатием.

Vomer – непарная, выпуклая вентральная кость, разделяющая глубокую и узкую хоанную область. Границы сошника с окружающими костями не выяснены.

Palatina – крупные, обычных треугольных очертаний, с вершиной, обращенной вперед. Латеральный участок кости примыкает к челюстной без образования шва. Переднемедиальный участок ограничивает задний отдел глубокой хоанной ямы. Задне-медиальный участок кости позади сошника разделен узким желобком, продолжающимся на крыловидные кости. По бокам этого желобка нёбная кость несет продольные, расходящиеся вперед ряды мелких шпильковидных зубов, которые несколько различаются в размерах.

Pterygoidea – очень крупные кости с широко расставленными и высокими поперечными ветвями. Впереди последних крыловидные образуют два массивных и выпуклых вентрально бугра, которые разделены отчетливым продольным желобком. Бугры на крыловидных костях покрыты множеством мелких беспорядочно помещенных зубов. Впереди гребня поперечной ветви крыловидная кость имеет глубокий и широкий поперечный желоб, который переходит на наружную крыловидную. Вентральные участки поперечных ветвей утоненные, ориентированы перпендикулярно продольной оси и покрыты многочисленными мелкими зубами.

Квадратные ветви более полно сохранились лишь в передних участках (№ 1758/2 и 1758/18). Позади поперечных флангов крыловидные сомкнуты в высоком вентральном киле, который примыкает к вентральному гребню базисфеноидного ростра. Боковые участки задних ветвей не образуют высоких гребней, столь характерных для дейноцефалов. Контакт с квадратными костями не ясен. Строение дорсальных участков крыловидных и верхних крыловидных костей неизвестно.

Ectopterygoidea – имеют обычные очертания и границы.

Quadrata – сохранились неполностью и обычно деформированы боковым сжатием. Наружный мыщелок, как видно на голотипе, более массивный, широкий и короткий, опущенный несколько ниже внутреннего. Сочленовные мыщелки квадратной кости (№ 1758/7) показывают значительный радиус кривизны и разделены узким косым желобком. Мыщелки ориентированы под некоторым углом к поперечной оси черепа.

Основание черепа обычно сильно деформировано.

Supraoccipitale – широкая, невысокая, массивная и в верхнем отделе на значительном протяжении чешуйчато прикрыта межтеменной (№ 1758/19). Очертания верхней части этой кости на голотипе отличаются большой округлостью, что объясняется, повидимому, эрозией кости на контакте с таблитчатой. Нижнебоковой участок крыла верхней затылочной частично ограничивает сверху задневисочное окно. Шов с заднеушной, как обычно, утрачен. Швы с боковыми затылочными, образующими высокие сус-

тавные площадки для проатланта, проходит почти вертикально. Затылочное отверстие вертикально-овальное.

Condylus occipitalis – небольшой, округлый, с сочленовной поверхностью, обращенной задне-вентрально. Максимальный поперечник мыщелка (№ 1758/19) составляет около 14 мм.

Затылочная поверхность широкая, слабо вогнутая, наклоненная вверх и вперед, вниз и назад.

Opisthotica – на затылочной поверхности сравнительно невысокие, но длинные и расширенные в медиальных участках, примыкающих к базисфеноиду. Околозатылочные отростки крупные и утолщенные в переднезаднем направлении. У взрослых особей (№ 1758/19) они почти горизонтальны, у молодых – тонкие и слабо отогнуты вентрально. Швы с верхней затылочной и предушной костями не выражены.

Обе ушные кости полностью слиты в виде массивной периотики. Границы последней с базисфеноидом не установлены.

Basisphenoideum – в заднем участке короткий и слабо окостеневший. Передний отдел базисфеноида отчетливо подразделяется на очень высокий и узкий вентральный гребень базисфеноидного ростра и расширенное поперечное тело, образующее боковые крылья базиптеригоидной области. В боковом участке крыла базисфеноида имеется полукруглая вырезка, ограничивающая базиптеригоидный отросток сзади и отделяющая его от медиального участка квадратной ветви крыловидной кости. Задний участок базисфеноида разделен обычной глубокой воронковидной полостью на два слабо окостеневших валика, которые очень широко расходятся в стороны.

Базиптеригоидное сочленение наиболее полно сохранилось на экз. № 1758/18. Входные отверстия внутренних сонных артерий на вентральной стороне открываются по бокам базисфеноидного ростра впереди поперечных валиков базисфеноида. Отверстия видиевых каналов расположены также по бокам ростра, но лежат впереди сонных на расстоянии 5 мм. Оба отверстия небольшие, около 1 мм в поперечнике. Между сонным и видиевым отверстиями по базисфеноиду проходит неглубокий желобок. Латерально отверстие видиевого канала ограничено базиптеригоидным отростком, медиально вентральным гребнем крыловидной кости. Соединение вентральных гребней кости с базисфеноидом было, по-видимому, слабым. Базиптеригоидный отросток с вентральной стороны выглядит коротким, соединенным с крыловидным прямым швом, причем последняя далеко наползает на базисфеноид и в медиальных участках лежит перед видиевым отверстием, переходя далее в вентральный срединный гребень.

Строение дорсальных участков базиптеригоидной области частично выяснено на экз. № 1758/86. Каналы внутренних сонных артерий открываются дорсально непарным удлиненно-овальным отверстием в передней части гипофизарной ямки, причем отверстие сильно смещено вперед и приподнято к основанию базисфеноидного ростра, так что переднее ограничение канала частично захватывает задний край основания ростра. Спереди в теле ростра имеется вертикальная полуовальная вырезка, которая, спускаясь вниз и назад, переходит на базиптеригоидные отростки, образуя удлиненную в основании межптеригоидную щель. Спереди она замкнута сомкнутыми сагиттально передними участками базиптеригоидных отростков, снизу – прикрыта дорсальным участком вентрального киля базисфеноида и сагиттальным гребнем крыловидных костей. Таким образом, по сагиттальной плоскости эта щель своими заднежним участком довольно глубоко вдвинута между базисфеноидным ростром и дорсальным основанием вентрального киля базисфеноида.

Видиев канал, входное отверстие которого открывается впереди сонного у вентрального киля базисфеноида, проходит на дорсальную сторону вдоль бокового края межптеригоидной щели, огибая ее в переднем участке в виде желобка по внутренней стороне базиптеригоидного отростка. Далее дорсально этот желобок отгибается назад и переходит на вогнутую переднюю сторону базисфеноидного ростра. На этом участке оба желобка разделены по оси коротким и узким костным гребешком. Последний

дорсально скоро затухает, а видиев нерв выходит за пределы межптеригоидной щели. Таким образом, костное ограничение видиевого канала весьма незначительно и большая часть пути видиевого нерва отмечена только желобком на внутренней стороне базиптеригоидного отростка, причем впереди желобка базиптеригоидные отростки вскоре смыкаются по осевой линии. Стенки, ограничивающие межптеригоидную щель, гладкие, хорошо окостеневшие, в задней части щели кость прободена мелкими сосудистыми отверстиями. Гладкая поверхность стенок указывает на следы прикрепления мышц, которыми здесь были, очевидно, задние глазные мышцы группы bulbi-rectus posterior [Save-Soderbergh, 1946].

Крыловидные кости сверху ограничивают трабекулярную лишь с боков вместе с базиптеригоидными отростками, которые спереди полностью прикрыты крыловидными. Чешуйчатое прикрытие базиптеригоидных отростков крыловидными отчетливо видно на уровне переднего края основания базисфеноидного ростра. Базиптеригоидные отростки уплощены дорсовентрально и их боковые участки тонкие. Эти отростки охвачены крыловидными костями снизу и сверху, причем с вентральной стороны крыловидные проходят кзади более далеко.

Stapes – сохранилось лишь на одном экземпляре (№ 1758/19) в его проксимальной половине, которая пронизана очень крупным отверстием.

Нижняя челюсть высокая, тонкая с сильно выступающим вентрально подбородочным выступом и высоким симфизным отделом, приподнятым соответственно изгибу верхнечелюстного альвеолярного края. У молодых особей симфиз был слабым и не вполне окостеневшим, на что указывает посмертное смещение ветвей челюсти по плоскости симфиза. Позади подбородочного выступа на уровне третьего четвертого заклыковых зубов челюсть имеет наименьшую высоту. Далее кзади высота челюсти постепенно увеличивается к слабо выраженному короноидному отделу, составленному зубной и надугловой костями. Ангулярный лепесток угловой кости хорошо выражен и кзади почти достигает уровня заднего края челюсти. По внутреннему краю челюсти угловая далеко вклинена вперед между зубной и пластинчатой костями. Сочленовная кость в заднем участке широкая и массивная. Границы предсочленовной не установлены.

Зубы. В предчелюстной кости пять-шесть зубов с острыми вершинками, постепенно уменьшающихся в размерах от первого резца к последнему. Клыки длинные, сжатые с боков, с острыми и пильчатыми передним и задним краями. Клыки отогнуты вперед и вершины их достигают основания подбородочного выступа. Заклыковые зубы 10 штук отличаются слабо вздутыми снаружи и уплощенными изнутри коронками. Передние и задние края коронок острые и сбоку коронки ланцетовидные. От первого заклыкового до четвертого включительно зубы постепенно увеличиваются в размерах, от четвертого к последнему зубу щечного ряда – постепенно уменьшаются.

В нижней челюсти четыре предклыковых зуба, которые в противоположность аналогичным верхнечелюстным постепенно увеличиваются в размерах от первого к четвертому, и первый резец почти вдвое меньше четвертого. Нижнечелюстные клыки почти вдвое меньше верхних и в прикусе расположены вдоль переднего края верхнечелюстных. Вершины клыков входят в углубления между вырезкой предчелюстной кости и передней частью сошника. Заклыковые нижние зубы, в числе не менее 10, по форме коронок аналогичны верхним. Четвертый–шестой зубы в этой серии несколько увеличены. Зубная формула $I\frac{(5)\,6}{4}\,C_1^1PC\frac{9-10}{10}$.

Позвоночный столб. Комплекс атлас-аксис частично сохранился на экз. № 1758/18. Дуги проатланта с дорсальной стороны представляют парные, вытянутые поперечно довольно массивные пластинки, приподнятые навстречу друг другу по сагиттальной линии. По переднему краю дуги латерально от сочленовной фасетки для сочленовного бугорка боковой затылочной имеется небольшая полукруглая вырезка. Интерцентр атласа сильно деформирован, но имеет обычные очертания полулунного сегмента, длина которого по осевой линии около 6 мм. Атлас короткий, массивный, длиной около 15 мм. Невральная дуга атласа сильно деформирована, но задняя часть ее крыла,

образующая сочленовную фасетку для переднего зигапофиза аксиса, длинная. Второй интерцентр не сохранился. Аксис длинный, массивный, амфицельный, со слабо расширенным телом, скошенным для интерцентров. С вентральной стороны тело аксиса седловидное с высоким килем. Длина тела аксиса 32 мм. Невральная дуга низкая, с удлиненным, но невысоким и толстым остистым отростком. Задние зигапофизы массивнее передних и шире расставлены. В целом комплекс атлас-аксис биармозуха примитивен и по числу составляющих элементов не отличается от аналогичного комплекса пеликозавров. Последующие пять шейных позвонков, как и у пеликозавров, также имеют интерцентры и характеризуются постепенным укорочением длины тел и невральных дуг, но в целом в серии шейных позвонков длина тел значительно превосходит их длину в туловищных позвонках.

Число предкрестцовых позвонков, как у сфенакодонтов и офиакодонтов [Romer, 1956], равно 27. Крестец из трех несросшихся позвонков, хвостовых не менее 35. Длина тела первого предкрестцового позвонка 16 мм, первого хвостового – 14 мм, третьего крестцового – 19 мм. Предкрестцовые позвонки с широкими остистыми отростками и короткими ребрами. Первые хвостовые позвонки с узкими и прямыми остистыми отростками; в последующих – остистые отростки наклонены назад. Гипоцентры с гемальными дугами начинаются с третьего позвонка и продолжаются, по-видимому, на большей части длины хвоста. Первые спинные ребра вдвое толще задних.

Тазовый пояс – тонкостенный, легко построенный, V-образного поперечного сечения, с хорошо очерченной вертлужной впадиной. Наибольшая толщина костей отмечена по краю вертлужной впадины, особенно у подвздошной и лобковой костей. Дистальные участки костей очень тонкие. Подвздошные кости невелики; крыло кости впереди более широкое и округлое. Лобковые и в большей степени седалищные кости – длинные. Передние края лобковых костей несут небольшую треугольную вырезку, отвечающую участкам слабого окостенения. Впереди вертлужной впадины подвздошная и лобковая кости несут слабо выраженный вырост, возможно, соответствующий, как у пеликозавров [Romer, Price, 1940] участку прикрепления экстенсоров бедра. Переднебоковые участки лобковой кости наклонены вниз и отогнуты латерально в виде суживающихся лопастей. Запирательное отверстие большое, продольно-овальное. Задние края седалищных костей образуют глубокую медиальную вырезку (см. рис. 4).

Отличия в строении тазового пояса биармозуха и "биармозавра", принятые ранее [Чудинов, 1964а] совместно с другими в числе диагностических, в действительности отчасти сводятся к индивидуальным (возрастным и половым). Сюда относятся некоторые вариации в размерах седалищных костей, вертлужной впадины и наличие впереди последней выроста, образованного лобковой и седалищной костями. Другие отличия в тазовом поясе (глубина вертлужной впадины, угол наклона лобковых костей, вогнутость лонного симфиза и общая ширина таза) вторичны и могут быть обусловлены механическими воздействиями различного рода деформаций.

Кисть. Запястье биармозуха (№ 1758/320) состоит из 11 элементов: в проксимальном ряду radiale, intermedium, ulnare и pisiforme; центральных – три и карпальных дистальных – четыре. Лучевая кисти (radiale) – массивная, крупная блоковидная кость, утолщенная дистально, где сочленовные площадки с центральными костями в виде прямоугольного клина видвинуты между центральными. Промежуточная (intermedium) сильно сжата с боков и утолщена дорсовентрально. Локтевая кисти (ulnare) – наиболее крупная и удлиненная кость запястья, максимально утолщенная в сочленении с centrale I. С внешней стороны она имеет скошенную площадку для сочленения с гороховидной. Гороховидная (pisiforme) кость небольшая, удлиненная с тонким вентральным краем. Ее внутренняя сторона имеет вогнутую сочленовную поверхность для бокового края ulnare. Centrale I крупная и довольно глубоко вдвинута между основными проксимальными элементами кисти. Постаксиальная сторона centrale I выпуклая, округлая и входит в сочленовную вырезку ulnare. Centrale II сравнительно невелика и имеет вогнутую округлую поверхность сочленения с лучевой

кистью и преаксиально – с centrale III и первой костью дистального ряда запястья. Centrale III наименьшая и глубоко вдвинута между centrale II и первой костью дистального ряда. Первая дистальная значительно крупнее третьей центральной. Вторая и третья дистальные меньше по размерам и сочленяются соответственно со второй и третьей пястными. Последняя дистальная наиболее крупная, составленная, по-видимому, из слившихся четвертой и пятой костей. Проксимальный отдел этой кости округлый, дистально она утолщена и имеет довольно ровную, слабо вогнутую поверхность сочленения с четвертой и пятой пястными.

Пястные косточки (metacarpalia) увеличиваются в размерах от первой к четвертой, а пятая, будучи более массивной, почти равна по длине третьей. Проксимальный эпифиз первой пястной расширен поперечно, в последующих – эпифизы утолщенные головчатые. Дистальные эпифизы расширенные, с хорошо очерченными округлыми сочленовными поверхностями. Фаланги основного ряда с расширенными и слабо округлыми проксимальными эпифизами и с узкими и округлыми дистальными. Вторая фаланга третьего пальца, вторая и третья фаланги четвертого пальца сильно укорочены и представляют тонкие дисковидные элементы. Когтевые фаланги уплощенные с боков, изогнутые и очень мощные и высокие в проксимальных отделах. Сочленовные поперечные желобки на когтевых фалангах расположены высоко; по задне-вентральному краю фаланг имеются мощные обособленные костные бугры для сухожилий сгибателей.

Подвижность кисти довольно значительна по проксимальному ряду запястья, а также в плоскости между центральными и локтевой кисти, с одной стороны, и между карпальными-дистальными – с другой. Незначительный общий изгиб кисти мог осуществляться по линии, соединяющей сравнительно ровно расположенные проксимальные эпифизы метакарпалий. На уровне дистальных эпифизов последних подвижность была ограничена сильной диспропорцией в величине пястных костей. К концевым фалангам подвижность, по-видимому, вновь увеличивалась благодаря сильному укорочению части фаланг и развитию высоких когтевых фаланг, снабженных внизу мощными сухожилиями-сгибателями. По числу элементов в запястье и по фаланговой формуле (2, 3, 4, 5, 3) кисть биармозуха не отличается от кисти пеликозавров. Однако в кисти биармозуха резко увеличена последняя кость дистального ряда запястья и более отчетлива диспропорция в размерах метакарпалий. Эти же особенности отличают кисть биармозуха от кисти хорошо известного бритоподида–титанофонеуса, который отличается к тому же и сокращенной фаланговой формулой (рис. 6, *а*).

Стопа. В предплюсне биармозуха (№ 1758/320) не менее восьми элементов. В мезоподии из центральных костей сохраняется, по-видимому, одна уплощенная кость. В дистальном ряду предплюсны имеется четыре кости, первая из которых значительно расширена поперечно. Последняя дистальная, как и в кисти необычно крупная, с преаксиальным уступом, прикрывающим проксимальный конец третьей дистальной. Проксимальный отдел последней дистальной со скошенным вперед боковым краем. Дистальный отдел менее утолщен и опирается сочленовной поверхностью на проксимальные отделы четвертой и пятой плюсневых костей (рис. 6, *б*).

Первая плюсневая (метатарзальная) уплощена и, по-видимому, короче второй. Третья сильно увеличена, с узким проксимальным и широким дистальным эпифизами. Четвертая и пятая слабо увеличены, причем последняя наиболее массивная и длинная. Фаланги основного ряда во втором и третьем пальцах почти равны по величине, а в четвертом и пятом – заметно удлинены. В третьем пальце вторая фаланга, как и в кисти, сильно редуцирована; в четвертом пальце редуцированы вторая и третья фаланги. В пятом пальце, в отличие от кисти, вторая фаланга редуцирована до тонкого дисковидного элемента. Когтевые фаланги заметно менее сжаты и менее высоки, слабее изогнуты и укорочены. В отличие от кисти стопа имеет значительную подвижность по линии дистальных эпифизов метатарзалий, что связано с меньшей диспропорцией в размерах этих элементов. Фаланговая формула стопы 2, 3, 4, 5, 4.

Размеры черепа, мм.

1 – длина, 2 – длина предглазничной области, 3 – ширина межглазничной области, 4 – ширина лобно-теменной области, 5 – длина глазницы, 6 – длина ряда верхних щечных зубов, 7 – длина нижней челюсти.

№ экз.	1	2	3	4	5	6	7
1758/2	152	99	–	–	40	35	122
1758/7	206	131	–	–	51	–	180
1758/8	195	127	–	–	42	–	–
1758/18	230	140	60	85	46	–	202
1758/19	–	–	–	86	–	–	–
1758/255	170	–	–	–	43	–	–

Кроме того, у голотипа (№ 1758/2) длина плечевой кости 138 мм, длина бедра 142 мм.

Диапазон изменчивости. Длина черепа от 152 мм (у молодых особей) до 230 мм (у старых). Голотип и экз. № 1758/255 принадлежат, по-видимому, молодым особям, которые, помимо небольших размеров, отличаются непропорционально крупными глазницами и общим слабым окостенением скелета. Показательно, что степень деформации весьма значительно меняет соотношения даже в пределах одного экземпляра. Так, на голотипе длина левой ветви нижней челюсти 122 мм, правой – 148 мм.

У молодых и взрослых особей, как показывают промеры, длина конечностей изменяется в меньших пределах, чем длина черпа, и молодые особи отличаются некоторой удлиненностью (до 6–7%) передних и задних конечностей.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 1758/7, неполный скелет с черепом; экз. № 1758/8, почти полный скелет с черепом; экз. № 1758/18, череп с нижней челюстью и шейными позвонками; экз. № 1758/19, неполный череп с частью позвоночника; экз. № 1758/86, неполный деформированный скелет с разрушенным черепом; экз. № 1758/255, череп с нижней челюстью и шейными позвонками; экз. № 1758/320, фрагменты конечностей. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

СЕМЕЙСТВО *EOTITANOSUCHIDAE TCHUDINOV*, 1960

Диагноз. Крупные и очень крупные примитивные териодонты горгонопсидного облика с высоким длинным черепом, грубо скульптированным в предглазничной области. Височные приподняты и впадины по размерам несколько крупнее глазниц. Теменная область слабо вогнутая, пинеальное отверстие небольшое и окружено невысоким костным валиком. Хоанная область сильно вогнутая, сошник частично сросшийся. Базисфеноид широкий, массивный, хорошо окостеневший. Пара входных отверстий внутренней сонной артерии соединена с видиевым очень глубоким желобком, отделяющим базисфеноид от парасфеноида. Межптеригоидная щель ограничена спереди медиальными участками крыловидных костей; сзади – парасагиттальными гребнями парасфеноида, которые образуют U-образную вогнутую кзади вырезку. Видиевы каналы не связаны с межптеригоидной щелью и выходят дорсально между отростками крыловидной кости, базиптеригоидным отростком и парасагиттальным гребнем парасфеноида. В предчелюстной кости четыре крупных зуба. Клыки саблевидные, концы верхних клыков опущены ниже симфиза нижней челюсти. Заклыковые зубы в числе менее 10, крупные с уплощенными пильчатыми коронками.

Состав. Два рода: Eotitanosuchus Tchudinov, 1960 и Ivantosaurus Tchudinov, gen. nov.

Замечания. Первоначально семейство было нами помещено [Чудинов, 1960]

среди дейноцефалов надсемейства титанозухов, в котором эотитанозухиды противопоставлялись широко известному из Приуралья семейству бритоподид. Последние до открытия эотитанозухид и фтинозухид были, пожалуй, единственным семейством приуральских терапсид, наиболее близким к сфенакодонтным пеликозаврам. Позднее выяснилось, что отличия эотитанозухид от бритоподид проявляются как черты сходства со сфенакодонтными пеликозаврами, которые усилены общим планом строения и сфенакодонтоподобным обликом черепа. Таким образом, среди приуральских терапсид эотитанозухиды (в широком смысле) наиболее близки к сфенакодонтным пеликозаврам. Отличия эотитанозухид (как и большинства других эотериодонтов) от сфенакодонтов выражены в большем развитии отростков предчелюстных и септомаксиллярных костей, в большем развитии поперечных флангов крыловидных костей и небных бугров; в сближении крыловидных костей по сагиттальной линии, в укорочении слезной кости, в уменьшении числа заклыковых зубов, в развитии мощных клыков.

Первоначально эотитанозухи, помимо типового рода, включали род Biarmosuchus. При выделении семейства было подчеркнуто также близкое сходство с фтинозухидами. Основываясь на сходстве эотитанозухид со сфенакодонтами, с одной стороны, и другими группами терапсид, с другой, автор [Чудинов, 1960] подчеркивал трудности практического разграничения ранних терапсид, стоящих в эволюционном отношении близко к сфенакодонтным предкам.

Олсон [Olson, 1962], изучавший голотип Eotitanosuchus olsoni, придавал большое значение горгонопсовым особенностям эотитанозуха, упразднил семейство и включил типовой род в семейство фтинозухид инфраотряда эотериодонтов.

Бунстра [Boonstra, 1963a] рассматривал эотитанозухид как семейство примитивных терапсид в подотряде Eotitanosuchia, показывающих сходство с ранними дейноцефалами. В числе диагностических признаков семейства этот автор указывал: 1) длинные дорсальные отростки предчелюстных костей; 2) мощные квадратные ветви крыловидных костей; 3) заглазничную кость, показывающую начало внедрения аддукторной мускулатуры на боковую поверхность; 4) укороченный ряд заклыковых зубов; 5) наклонный затылок; 6) отсутствие венечного отростка, умеренное участие лобной кости в ограничении глазницы.

Первый из отмеченных признаков присущ не только эотериодонтам, но также дейноцефалам и примитивным аномодонтам (венюковиидам). Второй – судя по имеющимся материалам, выражен у эотитанозухид и у других эотериодонтов в значительно меньшей степени: гребни квадратной ветви крыловидных костей у эотитанозухид сравнительно слабо развиты; связь квадратной кости с крыловидной не выяснена. Третий и шестой признаки характерны для всех эотериодонтов. Четвертый, пятый и, возможно, седьмой признаки присущи собственно эотитанозухидам.

Род Eotitanosuchus Tchudinov, 1960

Eotitanosuchus: Чудинов, 1960, с. 82; 1964в, с. 247; Tchudinov, 1961, с. 81; Olson, 1962, с. 49; Boonstra, 1963a, с. 189; Татаринов, 1966а, с. 112; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83; Sigogneau, 1970, с. 397; Sigogneau, Tchudinov, 1972, с. 99.

Типовой вид – E. olsoni Tchudinov, 1960; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Крупный эотитанозухид с узким, клиновидным черепом и высокой круто оканчивающейся мордой. Глазницы продольно-овальные. Височные впадины крупные. Зубной край челюстной кости выпуклый и сильно отогнутый вниз по отношению к уровню предчелюстной и скуловой костей. Крыша межглазничной и теменной областей тонкая. Теменная область широкая, слабо вогнутая. Пинеальное отверстие небольшое, расположено у края затылка и обычно окружено невысоким костным валиком. Верхний край заглазничной кости образует слабо утолщенный нависающий выступ. Затылок слабо наклонен верхней частью вперед. Околозатылочные отростки

длинные, массивные и сильно отогнуты вниз. Поперечные ветви крыловидных костей очень массивные, высокие и сближенные. Передние участки хоан расширены полукруглыми вырезками в предчелюстных костях. В предчелюстной кости четыре округлых в сечении зуба с отогнутыми лингвально вершинками. Верхняя часть клыкового вздутия не разделена желобком. Верхние клыки вертикальные, их концы незначительно опущены за край симфиза нижней челюсти. Заклыковые зубы в числе девяти с удлиненно-овальными основаниями и сжатыми с боков, смещенными к заднему краю вершинками. Передние края зубов закругленные, задние приостренные, пильчатые.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Приведено в описании второго рода семейства.

Замечание. Этот род рассматривался автором [Чудинов, 1960, 1964а, 1964в; Tchudinov, 1961] в качестве типового рода одноименного семейства среди дейноцефалов-титанозухов. Олсон [1962] подчеркнул его примитивные горгонопсовые особенности и поместил род Eotitanosuchus в семейство фтинозухид. Бунстра [1963а, b], как и автор, рассматривал этот род среди эотитанозухид в составе дейноцефалов. Этот автор отметил, что эотитанозух по многим морфологическим признакам лежит как между диметродоном и сиодоном, ведущим к титанозухам, так и между диметродоном и фтинозухом, ведущим к горгонопсиям.

Диагностические особенности эотитанозуха здесь значительно дополнены по новым материалам. Оказалось, что в ряде черт этот род более близок к биармозуху, нежели к фтинозуху, как это полагал Олсон, и по сравнению с фтинозухом имеет большее число признаков эотериодонтовой специализации.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Eotitanosuchus olsoni Tchudinov

Табл. I, фиг. 2; рис. 7

Eotitanosuchus olsoni: Чудинов, 1960, с. 82, рис. 1; 1964в, с. 247, рис. 201; Tchudinov, 1961, с. 81, рис. 9; Olson, 1962, с. 49, рис. 19, табл. XII, фиг. а; Татаринов, 1966, с. 112; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83; Sigogneau, 1970, с. 397, рис. 243,*c*; Sigogneau, Tchudinov, 1972, с. 99.

Голотип – № 1758/1, ПИН; череп без нижней челюсти; Пермская обл. Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подъярус; табл. I, фиг. 2; рис. 7.

Описание. Череп длинный, высокий, узкий с резким перегибом крыши в предглазничной области. Межглазничный и, особенно, теменной отделы расширены; последний вогнут и несет слабо выраженный теменной бугор. Глазницы крупные, продольно-овальные, почти вертикально поставленные. Их задние участки на контакте заглазничной и скуловой костей сужены. Глазничный край костей тонкий, за исключением слабого утолщения заглазничной. Передний и нижний края глазницы резко очерчены гребнем, который выступает латерально над поверхностью костей боковой стороны черепа. Поверхность костей в предглазничной области повсюду скульптирована, причем наиболее рельефная бугорчато-ямчатая скульптура отмечена на челюстных костях. Височные впадины по площади несколько меньше глазниц и слабо открыты сверху. Верхний отдел впадины расширен (рис. 7).

Praemaxillaria – в передних, наиболее утолщенных участках, ограничивают отвесно наклоненную морду и передний край наружных носовых отверстий. Дорсальный отросток кости очень длинный и узкий. Швы – сагиттальный и с носовой костью прямые. Граница с челюстной снаружи проходит на уровне заднего края четвертого резца. С вентральной стороны шов глубоко зубчатый и проходит косо назад и внутрь к переднему краю клыкового выроста челюстной кости. В переднем участке хоан предчелюстная несет отчетливую полукруглую вырезку, в которую входила вершина нижнего клыка. Шов с сошником зубчатый. У передней части сошника предчелюстная несет довольно крупное парасагиттальное отверстие. На заднем участке кости позади полукруглой вы-

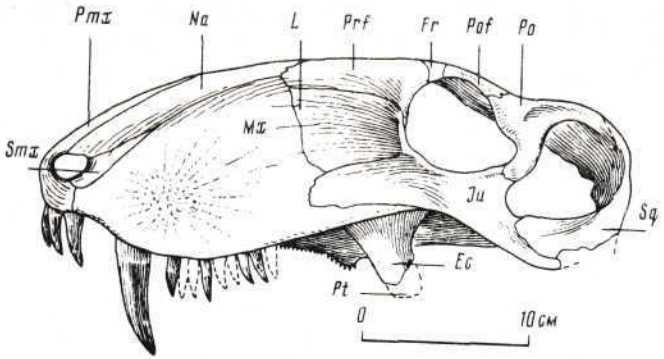


Рис. 7. Eotitanosuchus olsoni Tchudinov; голотип № 1758/1, ПИН, череп сбоку; Пермская обл. Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

резки имеется второе менее крупное отверстие. По-видимому, то и другое — небные отверстия для нервов и сосудов. В предчелюстной кости четыре зуба.

Nasalia — очень длинные, сравнительно толстые, слабо изогнутые с гребнистой впереди и бугорчатой позади поверхностями. Передний участок кости у края носового отверстия и на границе с септомаксиллярной костью был слабо окостеневшим. Челюстная и предлобная кости чешуйчато прикрывают носовую и соединены с ней прямыми швами. По вентральной стороне костей проходят обычные парасагиттальные гребни, которые наиболее высоки на границе с лобными.

Septomaxillaria — сравнительно крупные, массивные, дуговидно изогнутые. Передний, глубоко расширенный медиально отдел изогнут под прямым углом. Его горизонтальная внутренняя пластина составляет большую часть дна носового отверстия; задняя стенка дна образована вертикальным участком кости. Отверстие септомаксиллярного канала направлено вниз и приближено к наружному краю носового отверстия.

Maxillaria — очень крупные, высокие, пластиновидные и занимают большую часть боковой поверхности лицевого отдела черепа. В клыковой области и над зубным краем внешняя поверхность кости преимущественно бугорчато-ямчатая; в верхнем и заднем участках — желобчато-ямчатая. Полукруглые дихотомирующие желобки открываются на поверхности небольшими, обращенными кзади отверстиями и неправильная сеть их переходит на предлобную, слезную и скуловую кости. Задний край кости на большей части длины почти ровный и лишь внизу, у края боковой поверхности челюстная посылает назад обычный длинный и тонкий отросток, налегающий сбоку на наружную крыловидную и скуловую кости. Зубной край кости впереди клыка довольно круто поднимается вверх до границы с предчелюстной, образуя глубокий уступ. Позади клыка зубной край кости опущен вниз и сбоку имеет очертания дуги. С внутренней стороны передняя часть кости имеет массивное вздутие для корня клыка. Передняя стенка вздутия проходит параллельно переднему краю кости, тело которой почти под прямым углом сменяется вздутием. На этом участке между вздутием и пластиной челюстной кости открываются довольно многочисленные мелкие отверстия питающих сосудов и нервов. У переднего края вздутия в его основании челюстная кость имеет медиальный вырост для упора септомаксиллярной кости; этот же упор формирует верхнюю часть глубокого кармана для контакта с предчелюстной костью. Верхний край клыкового вздутия по внутренней стороне плавно переходит в пластину кости. В основании вздутия по его задней стороне также имеется довольно глубокий карман, в вершине которого лежит крупное отверстие клыкового нерва и сосудов. Контакт с нёбной костью представляет длинную ровную площадку, максимально расширенную позади клыка.

У голотипа (№ 1758/1) на левой челюстной кости около контакта с задним отростком предчелюстной имеются разобщенные остатки кожного покрова в виде мелких темных чечевиц.

Jugalia – крупные длинные и тонкие кости, с расширенным поперечно глазничным краем. Передний широкий отдел кости в виде языка вклинен между слезной и задним отростком челюстной костей. С вентральной стороны позади контакта с челюстной в скуловой имеется клиновидная вырезка, в которую входит заднее окончание наружной крыловидной. Под глазницей скуловая кость листовидная, ее глазничный край, расширенный поперечно, желобовидный. Заглазничный отросток верхним концом входит в глубокую вырезку по заднему краю заглазничной кости; расширение же глазничного края кости подстилается скуловым отростком заглазничной кости. Шовное соединение между этими костями слабое. Чешуйчатый отросток кости представляет тонкую и слабую пластинку, частично прикрытую снаружи скуловым отростком чешуйчатой кости. Соединение этих костей также слабое. Край кости между заглазничным и чешуйчатым отростками тонкий и несет глубокую вырезку, ограничивающую височную впадину спереди и снизу.

Lacrimale – крупные, четырехугольных очертаний, с расширенным поперечно глазничным краем. Шов с предлобной костью прямой; по краю глазницы он проходит косо вниз и внутрь, так что слезная кость чешуйчато прикрывает предлобную. Каналы слезно-носового протока открываются в кости посредине края глазницы двумя сближенными отверстиями, расположенными одно над другим; нижнее из них – более крупное. Выступающий край кости в ограничении глазницы острый и образует гребень, отмечающий также и пережим предглазничной области.

Praefrontalia – крупные, изогнутые и поперечно расширенные в задних участках. Перегиб дорсального и бокового участка кости очень резкий и непосредственно впереди глазницы составляет прямой угол. Ниже перегиба кость грубо скульптирована. Переднее тонкое листовидное окончание кости прикрывает латеральный участок носовой кости и достигает челюстной. С вентральной стороны на медиальном выросте глазничного края имеется два отверстия: из них внутреннее – более крупное. Оба отверстия, как указывает Татаринов [1969], соответствуют, по-видимому, прохождению лобных ветвей глубокого глазничного нерва.

Frontalia – впереди узкие и утолщенные, сзади широкие и вогнутые. Снаружи по сагиттальной линии они соединены в отчетливом гребне. Поверхность костей гладкая. Шов с носовой костью короткий и глубоко зубчатый; с теменной – мелко зубчатый и проходит поперечно перед основанием теменного бугра. Переднебоковой край кости имеет глубокую ровную вырезку для контакта с предлобной. Шов с последней сверху волнистый; снизу линия контакта этих костей смещена вперед, так что в передне-медиальном участке послелобная подстилает лобную. Парасагиттальные гребни лобных костей тонкие и высокие, особенно в передних участках.

Postfrontalia – сравнительно крупные и поперечно-удлиненные, с тонким глазничным краем. Медиальный участок кости, вклиненный между лобной и заглазничной, округлый и на значительном протяжении контактирует с теменной. Шов с заглазничной на дорсальной стороне волнистый; на нижней поверхности граница в медиальном участке смещена кзади. Формой, размерами и соотношениями с окружающими костями заднелобная напоминает эту кость у диметродона.

Parietalia – короткие, с очень длинными заднебоковыми отростками. Их шов с межтеменной позади теменного бугра глубоко зубчатый и проходит по верхнему краю затылка. Контакт с заднелобной и заглазничной идет вдоль переднего края заднебокового отростка теменной, параллельно верхнему затылочному гребню. Теменной бугор круглый, невысокий, но отчетливо обособлен от крыши черепа, особенно в боковых участках. Отверстие канала пинеального органа сверху круглое, снизу – поперечно-овальное и более крупное. Максимальная толщина кости в теменном бугре составляет около 10 мм. В целом теменная область очень широкая по сравнению с предглазничной и сзади затылок глубоковогнутый.

Postorbitalia – расширенные и утолщенные, по верхнему краю ограничивают верхнюю половину височной впадины. Глазничный утолщенный край кости расширен переднелатерально, вследствие чего задний участок глазницы сужен и пережат. Скуловой

отросток кости короткий и на глазничном крае вогнутый. Позади утолщения глазничного края посредине кости протягивается изогнутый гребень, отмечающий верхнюю границу височной впадины. У эотитанозуха этот гребень сильно смещен латерально; у типичных бритоподид он проходит вдоль медиального края и перемещается на заднелобную и даже лобную кости. Задняя сторона заглазничной кости уплощена и на всем протяжении прикрыта сзади отростком теменной кости; спереди кость прикрыта восходящим отростком чешуйчатой.

Interparietale – крупная, тонкая, листовидная со слабо выраженным затылочным гребнем. Верхний отдел кости вытянут поперечно, нижний – сзади имеет округлые очертания. Спереди верхний участок кости полностью прикрыт латеральными выростами теменных костей и, вероятно, переднеушной, контакт с которой не ясен. Нижний участок глубоко налегает на верхнюю затылочную; последняя на поверхности этого контакта несет вертикальную гребнистость. Близ контакта с таблитчатой межтеменная очень тонкая, но границы между ними не выяснены.

Tabularia – сохранились неполностью. Верхнебоковой пластинчатый отдел кости на значительном протяжении прикрывает боковой отросток теменной, а ниже вдоль края затылка – чешуйчатую кость, вместе с которой принимает участие в образовании бокового затылочного гребня. С медиальной стороны в кости имеется глубокая полукруглая вырезка. Контакт между таблитчатой и чешуйчатой костями, по-видимому, слабый. Нижне-медиальный участок кости ограничивает весь боковой отдел задневисочного окна.

Squamosa – неполно известны и на голотипе сохранились лишь в правой половине черепа в интервале между скуловой и заглазничной костями. По заднему краю височной впадины эта кость тонкая, листовидная. Скуловой отросток высокий и слабо выпуклый снаружи. Внутренняя сторона, налегающая на одноименный отросток скуловой кости, плоская, и соединение костей здесь было слабым.

Quadratojugalia – сохранились в сочленении с квадратной костью (№ 1758/85). Это небольшая, вытянутая, дорсовентрально кость с пластинчатым и суженным верхним отделом и довольно массивным нижним, который опирается на верхнюю часть внешнего мыщелка квадратной кости. Верхний отдел кости выше параквадратного отверстия прикрывает сзади боковой участок квадратной кости; нижний под упомянутым отверстием имеет довольно глубокий медиальный крючковидный отросток, который налегает на переднюю сторону квадратной кости выше сочленовного мыщелка. Нижнебоковой отдел частично прикрывает боковую поверхность внешнего мыщелка. Далее шов между этими костями по задней стороне проходит вверх и медиально образуя задний крючковидный вырост. Таким образом, тело квадратно-скуловой кости над внешним мыщелком разделено на два выроста, охватывающих квадратную кость спереди и сзади. F. paraquadratum крупное, удлиненное дорсовентрально.

Хоанная область глубокая и длинная. Небный бугор начинается непосредственно позади хоан опущенными медиальными участками нёбных костей и затем, также покрытый мелкими губами, продолжается на медиальные участки крыловидных, заканчиваясь перед поперечными гребнями.

Vomera – длинные, выпуклые вентрально, впереди широкие и отчетливо парные; сзади суженные на большей части длины хоан и утолщенные дорсовентрально. По вентральной стороне сагиттальный шов прослеживается на одну треть длины. Контакт с предчелюстными костями глубоко зубчатый и неполный. Передний отдел сошников на контакте с предчелюстными подразделен на три ветви: широкую – медиальную и узкие боковые ветви. Боковая отделена от медиальной косой щелевидной вырезкой, сужающейся кзади. На вентральной стороне сошника против переднего конца щели в предчелюстной кости имеется небольшая округлая вырезка. От этой вырезки щель вертикально рассекает сошник кзади и несколько внутрь и заканчивается приблизительно в 10 мм от вырезки. На дорсальной стороне щель параллельна сагиттальной оси и частично рассекает сошник на вдвое большем отрезке. На дорсальной поверхности сошника от основания сагиттальной межносовой перегородки щель сменяется кзади глубоким и длинным желобком.

Довольно близкая картина строения сошника и положения выводных каналов якобсонова органа была описана Татариновым [1965] у тапиноцефала Moschops svijagensis (Riabinin), 1938. Позднее эти каналы у мосхопса Татаринов [1969] связывал с прохождением передней ветви небного нерва и сопровождающих сосудов, как это обычно имеет место у поздних терапсид.

Таким образом, более вероятно, что и у эотитанозуха дорсальные желобки в передней части сошника были связаны не с якобсоновым органом, а с прохождением передней ветви нёбного нерва.

Межносовая перегородка парная и ее септы, по-видимому, сближены. Основание септы слабо утолщено и вытянуто в переднезаднем направлении. Дорсальный край перегородки сбоку выпуклый и, очевидно, повторяет линию вентральной поверхности носовых костей. Общая длина дорсального края около 50 мм, длина основания перегородки 30 мм. Задний край ее в боковом аспекте имеет глубокую вырезку, благодаря которой окончание перегородки напоминает узкий клин.

Близкая форма межносовой перегородки отмечена у горгонопса Inostrancevia latifrons Pravoslavlev, 1927. Кроме того, у некоторых горгонопсий [Broom, 1932] эта перегородка протягивается далеко назад, тогда как вырезка, отмеченная для эотитанозуха, составляет у горгонопсий лишь переднюю половину крупного окна, которое полностью замкнуто перегородкой.

Позади хоан на контакте с нёбными тело сошника с дорсальной стороны представляет округлый гребень, переходящий латерально в тонкие широкие крылья. Границы их с крыловидными костями не выяснены.

Palatina – длинные, треугольные, с суженными передними участками, ограничивающими заднюю половину глубокой хоанной области. Переднебоковой участок кости отделен от медиального бугра глубоким желобком, спускающимся в хоанную область. Бугры небных костей представляют опущенные длинные и суженные впереди площадки. Последние, возможно, разделены сагиттальным желобком. Переднее окончание бугра почти достигает уступа к хоанной области. Площадка небного бугра слабо выпуклая и покрыта многочисленными шпильковидными зубами. Последние расположены в виде продольных рядов, которые кпереди несколько смещены латерально. Зубы мелкие, тесно расположенные, шпильковидные, с круглыми поперечными сечениями, почти равные по величине. Задне-медиальный участок небной кости на границе с крыловидной свободен от зубов.

Pterygoidea – сохранились лишь на голотипе в основном в участке передних ветвей. Передне-медиальные участки костей впереди поперечных ветвей служат продолжением общего небного бугра, но они несколько обособлены в виде округлых площадок, более опущенных вентрально по отношению к площадкам небных костей. По сагиттальной линии площадки крыловидных костей разделены отчетливым желобком, который, начинаясь позади хоанной области, продолжался, по-видимому, до медиальных участков передних ветвей. С задней стороны площадка небного бугра отделена от вентральных гребней широким поперечным желобком, плавно переходящим к крыше ротовой полости. Площадка бугра крыловидной кости покрыта беспорядочно расположенными однородными зубами, по форме и размерам аналогичными зубам небных костей.

Поперечные гребни крыловидных костей очень высокие и массивные. Их передняя поверхность вертикальная и плоская, перпендикулярна осевой плоскости черепа. Боковые стороны поперечных ветвей расширены кзади и в вентральном плане задняя поверхность ветвей имеет полукруглые очертания. Нижняя поверхность вентральных гребней повреждена и не позволяет судить о наличии или отсутствии зубов. Однако последние имеются на этом участке у пеликозавров и многих дейноцефалов.

Задние ветви крыловидных костей сохранились лишь в переднем участке, где с вентральной стороны они имеют обычный невысокий срединный гребень.

Строение дорсального отдела крыловидных костей не выяснено, но на обоих черепах частично видна вертикальная очень тонкая септа крыловидной кости. Последняя начинается, по-видимому, позади хоанной области и продолжается до предглазничной. Вы-

сота септы составляет не менее двух третей высоты черепа. Во всяком случае, септа имеет большие размеры, чем у диметродона [Romer, Price, 1940] или у титанофонеуса [Орлов, 1958].

Ectopterygoidea – крупные, удлиненные по боковой линии черепа, с массивным медиальным выростом, принимающим участие в образовании высоких переднебоковых углов поперечных флангов. Между челюстной и небной костями наружная крыловидная протягивается до уровня последнего челюстного зуба. По заднему краю боковой стенки черепа наружная крыловидная вклинена в медиальный вырост скуловой на уровне переднего края глазницы. Медиальный вырост кости, осуществляющий упор поперечного фланга, высокий и занимает почти всю переднебоковую сторону вентрального гребня.

Quadrata – сохранились неполностью и имеется лишь латеральная часть левой квадратной кости, по которой можно судить, что кость была невысокой, но массивной верхнем и нижнем отделах. Верхнебоковой участок кости прикрыт сзади пластинкой квадратно-скуловой, и главным образом чешуйчатой. Поверхность контакта с последней слабо выпуклая. Массивный и утолщенный верхнемедиальный отдел кости круто скошен внутрь и имеет вид небольшой площадки для соединения с заднеушной костью. Передняя сторона кости слабо вогнутая. Сочленовный отдел кости представлен лишь внешним мыщелком, блок которого не расширен, как обычно, и не показывает четкой суставной поверхности. По-видимому, он был слабо окостеневшим. Общая высота кости составляет 57 мм (№ 1758/85).

На имеющихся экземплярах мозговая коробка сильно повреждена и наиболее полно сохранились лишь ее нижний и затылочный отделы.

Basioccipitale – крупная кость, которая соединена с боковой затылочной без поверхностного желобка, намечающего обычную трехраздельность мыщелка. Впереди мыщелка на контакте с парасфеноидом и базисфеноидом кость имеет зубчатый шов. Ее боковой участок довольно далеко вклинен между заднеушной и боковой затылочной по направлению к югулярному отверстию.

Exoccipitalia – сравнительно крупные и массивные, с хорошо обособленными округлыми площадками для проатланта, расположенными на уровне средины затылочного отверстия. Боковой отросток кости, налегающий на заднеушную кость, массивный и по нижней границе имеет обычную вырезку для югулярного отверстия. Отверстие XII нерва расположено в кости позади югулярного; каналы этих отверстий проходят в мозговую коробку параллельно и отверстие XII нерва открывается у края большого затылочного отверстия, а югулярное впереди него в дне мозговой полости. Боковые сегменты мыщелка значительно меньше основного и в целом затылочный мыщелок короткий, широкий, округлый и отогнут постеровентрально. Сочленовная поверхность мыщелка отличается большим радиусом кривизны.

Supraoccipitale – крупная, массивная и широкая. Ее верхний отдел несет сзади полукруглую вырезку для межтеменной, причем в медиальном участке вырезка образует уступ для кости. Боковые крылья кости на границе с таблитчатой округлые, утолщенные и слабо окостеневшие. Шов с заднеушной по затылочной поверхности неразличим и, по-видимому, утрачен. Нижние боковые участки крыльев верхней затылочной ограничивают дорсально крупные задне-височные окна.

Opisthotica – очень массивные и утолщенные, с отогнутыми вентрально околозатылочными отростками. По передней стороне границы кости с верхней затылочной и переднеушной утрачены. Вдоль контакта с основной затылочной и передне-медиальный участок кости имеет обычное расширение в переднезаднем направлении. Граница заднеушной с базисфеноидом проходит в коротком шве на уровне переднего конца слуховой кости. Околозатылочные отростки очень массивные и в задних участках сильно расширены латерально, и боковая поверхность их имеет глубокую вертикальную желобовидную вырезку для верхнемедиального участка квадратной кости.

Prootica – показывают наиболее четкий контакт с базисфеноидом в передне-нижнем отделе, где дорсальный зубчатый шов между ними постепенно смещается кзади и затем,

опускаясь вниз, теряется в овальном окне. Передне-медиальные участки переднеушной кости позади границы с базисфеноидом служат продолжением дорсального базисфеноидного желоба, который заканчивается костной спинкой, круто спадающей к мозговой полости.

Basisphenoideum – очень крупная, массивная, обычных треугольных очертаний, короткая кость, утолщенная дорсовентрально в заднем отделе. С нижней стороны задний отдел базисфеноида разделен очень глубоким желобком, который заканчивается в теле кости тупой воронковидной полостью. Средняя часть этой полости впереди контакта с основной затылочной занята парасфеноидом. Последний отделен от базисфеноида ровным швом и составляет дно воронковидной полости. Впереди этой полости границы парасфеноида, как обычно у зверообразных, неотчетливы и базисфеноид переходит в очень короткий, высокий и поперечно-утолщенный вентральный киль. Последний рассечен впереди вертикальной сагиттальной полуовальной вырезкой, которая ограничена тонкими вытянутыми вперед участками базисфеноидного (возможно, парасфеноидного) киля. Эти боковые участки в виде тонких вертикальных пластинок продолжаются дорсально и заканчиваются у основания базисфеноидного ростра, с которым составляют единое целое. Латерально эти пластинки отделены вырезкой видиевого канала. Вентральный киль базисфеноида отделен от бокового участка глубоким, замкнутым сзади и суженным вперед желобком. В его задней расширенной части открываются отверстия двух каналов внутренней сонной артерии. Заднее из них расположено в латеральном участке жалобка на уровне основания гребня, второе отверстие, отделенное от заднего широкой костной перемычкой, лежит в вершине желобка у стенки вентрального киля. От этого отверстия желобок продолжается вперед и затем круто вверх, выходя на дорсальную сторону у основания базисфеноидного ростра. Медиально этот щелевидный канал ограничен вертикальной пластинкой базисфеноида, к которой спереди свободно примыкает узкий медиальный отросток крыловидной кости. Латерально щель ограничена передне-боковым отростком базисфеноида, который по своему положению соответствует базиптеригоидному отростку. Таким образом, эта щель, частично замкнутая медиально, представляет видиев канал, а медиальные участки базисфеноида, ограниченные парасагиттальными гребнями, представляют рудиментарное основание базисфеноидного ростра, которое прорезано сквозной межптеригоидной ямой.

Дорсальная поверхность базисфеноида выпуклая и разделена глубоким и широким желобком для промежуточного мозга. Назад желобок продолжается на передневнутренние участки переднеушных костей, образующих гребень. Передняя, несколько приподнятая часть желобка, лежащая позади основания базисфеноидного ростра, несет гипофизарную ямку, в которую открывается крупное непарное отверстие внутренней сонной артерии. Продольные дорсальные валики базисфеноида довольно резко отделены от боковых участков, образующих широкие боковые крылья. На контакте с основной затылочной окостенение парасфеноидного участка базисфеноида весьма значительно, и только область овального окна отличается обычным неполным окостенением.

Зубы. В предчелюстной кости четыре зуба, продольно-овальных в поперечном сечении. Первый и второй резцы довольно крупные, с отогнутыми назад вершинками. Передние стороны коронок несут скошенные поверхности истирания, в результате чего вершинки коронок смещены к заднему краю. Третий и четвертый зубы несколько уменьшены, с уплощенными с боков коронками. Зубной край предчелюстной кости перед клыком сильно приподнят и образует глубокую ступеньку. Клыки длинные, изогнутые, саблевидные, в основании с продольно-овальными сечениями. Между клыком и последним зубом предчелюстной кости имеется глубокая диастема, отмечающая также ступенчатый перегиб челюстного края. Заклыковые зубы 9 штук имеют продольно-овальные основания и сжатые с боков и смещенные к заднему краю вершинки. Передние края зубов слабо закруглены, задние – приостренные, пильчатые. Зубной край челюстной кости выпуклый вентрально и последние два-три зуба наклонены назад.

Размеры черепа, мм

1 – длина, 2 – длина предглазничной области, 3 – ширина межглазничной области, 4 – ширина теменной области на уровне переднего края пинеального отверстия, 5 – длина ряда заклыковых зубов, 6 – максимальная длина глазницы.

№ экз.	1	2	3	4	5	6
1758/1	350	225	80	124	60	70
1758/85	405	255	100	130	70	–

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Кроме голотипа экз. № 1758/85, череп; экз. № 1758/319, неполный череп с сильно поврежденным фрагментом нижней челюсти. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

Род Ivantosaurus Tchudinov, gen. nov.

Название рода дано в честь И.А. Ефремова.

Типовой вид – Ivantosaurus ensifer Tchudinov, sp. nov.; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Очень крупные эотитанозухиды с высоким клиновидным черепом. Челюстная кость короткая и высокая. Внешняя поверхность кости в клыковом отделе с грубой бугорчато-ямчатой скульптурой. Альвеолярное вздутие для клыка широкое, толстое и высокое. Верхняя часть вздутия разделена желобком, отмечающим обособление для альвеолы замещающего клыка. Клыки саблевидные, отогнутые вперед и сжатые с боков. Длина клыков почти вдвое превосходит высоту симфизного отдела нижней челюсти.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Новый род отличается от эотитанозуха вдвое большими размерами черепа, клыковым вздутием, разделяемым пережимом для альвеолы замещающего клыка и развитием необыкновенно мощных клыков, длина которых значительно превышает высоту нижней челюсти.

Замечания. Фрагментарность материала оставляет некоторые сомнения в отнесении этого рода к семейству эотитанозухид. Не исключено, что этот род, показывающий крайнюю степень горгонопсоидной специализации, составляет особое семейство приуральских эотериодонтов.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Ivantosaurus ensifer Tchudinov, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1; рис. 8

Название вида от ensifer греч. – меченосец.

Голотип – № 1758/292, ПИН; фрагменты черепа (левая и правая челюстные кости и квадратум[1]); Пермская обл., Очерский район д. Ежово, верхнеказанский подъярус; табл. II, фиг. 1; рис. 8.

Описание.

Maxillaria – крупные пластиновидные кости с громадным внутренним вздутием для корневой части клыка. Внешняя сторона кости слабо выпуклая. Позади клыка

[1] Фрагменты черепа, принятые в качестве голотипа, были найдены в непосредственной близости, и положение челюстных костей, симметрично раскинутых в стороны (наиболее крупных и тяжелых костей черепа), а также сравнительно тонкие, неповрежденные края костей показывают, что расчленение черепа завершилось на месте захоронения, причем наиболее легкие и мелкие кости черепа были унесены течением. Таким образом, нет сомнений в том, что указанные в голотипе фрагменты принадлежат одному черепу.

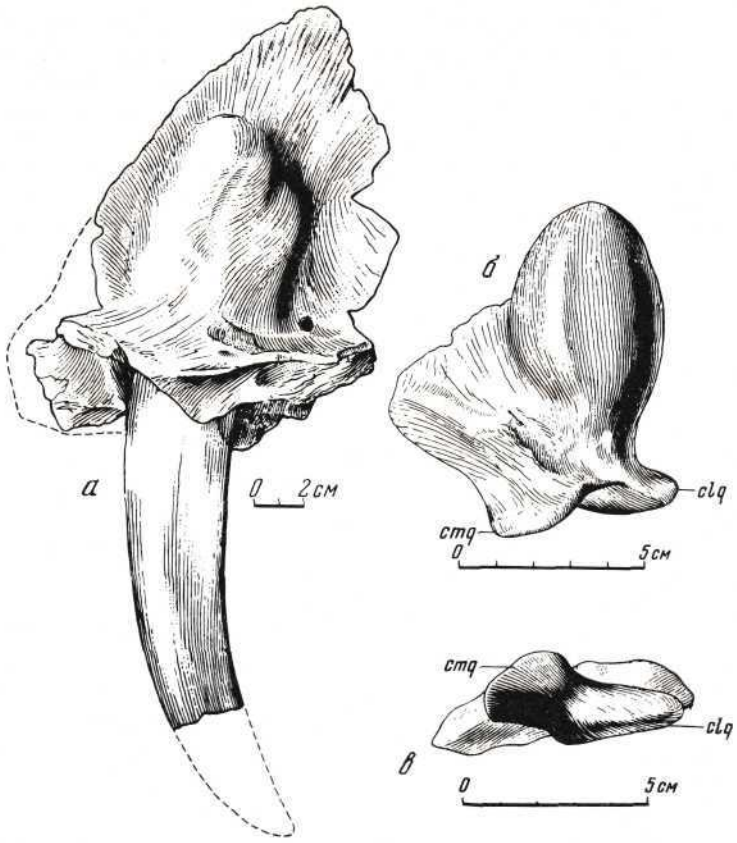


Рис. 8. Ivantosaurus ensifer Tchudinov, gen. et sp. nov.; голотип № 1758/292, ПИН
а — правая челюстная кость изнутри, *б* — квадратная кость сзади, *в* — квадратная кость снизу; Пермская обл., Ежово, верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

кость несет грубую бугорчато-ямчатую скульптуру. Передневерхний край вдоль контакта с носовой костью тонкий. С внутренней стороны по этому краю имеется гребнистая струйчатость, которая показывает, что край носовой кости был прикрыт челюстной. С внутренней стороны передне-нижний край кости у альвеолы клыка расширен медиально в довольно широкую горизонтальную пластину; ее верхняя поверхность принимает участие в образовании дна носовой полости; нижняя — вместе с внутренней стороной кости образует очень глубокий карман, вмещающий задне-нижний отросток предчелюстной кости. Поверхность этого контакта на челюстной кости гребнистая и, судя по гребнистости, предчелюстная кость по внутренней стороне челюстной достигала передней стенки альвеолы клыка. Челюстной край кости в клыковом отделе сильно утолщен внутрь. Позади клыка этот край имеет медиальную площадку; ее вентральная гребнистая поверхность отмечает контакт с передним участком нёбной кости. С дорсальной стороны выше этой пластины вперед по поверхности альвеолы проходит широкий и глубокий желоб, который затухает на уровне средины альвеолярного вздутия. Позади клыка челюстной край постепенно сужается, но заднее окончание кости не сохранилось. Альвеолярное расширение кости для клыка в своей верхней части разделено на два отдела широким косым желобком, затухающим к пластиновидной части кости. Передний более высокий отдел образует почти прямоугольный уступ с основной пластиной челюстной кости; задний — вмещавший замещающий клык, менее высок, значительно меньших размеров и нечетко обособлен от основной пластины. С внутренней стороны у основания вздутия челюст-

ная кость имеет обращенное кзади крупное отверстие, которое является, вероятно, отверстием клыкового канала и одноименной нёбной артерии. Аналогичное, но менее крупное отверстие отмечено у эотитанозуха. Максимальная высота альвеолярного расширения до уровня нёбной поверхности составляет около 100 м; ширина его в средней части и у основания около 65 мм (рис. 8, *а*).

Клык очень длинный, слабо изогнутый, сжатый с боков. Задняя сторона его слабо приостренная. Длина клыка без корневой части достигает 180–190 мм. ширина в основании – 40 мм. Судя по положению контакта с носовой костью и по участку сохранившегося зубного края челюстной кости, клыки были сильно отогнуты вперед и вниз.

Число зубов в заклыковой серии неизвестно. Корни двух передних заклыковых зубов в сечениях слегка удлиненно-овальные, с поперечником около 7–8 мм. По положению корней в альвеолах видно, что коронки передних зубов были сильно наклонены назад. Весьма сходная картина положения передних заклыковых зубов отмечена для иностранцевии.

Quadrata – умеренно крупные и высокие, с расширенным верхним отделом. Передняя поверхность кости, обращенная к височной впадине, слабо вогнутая, почти плоская; задняя – в верхнем отделе подразделена на два крыла. Внешнее – наиболее массивное и высокое крыло имеет крупную, обращенную кзади слабо выпуклую площадку для контакта с чешуйчатой костью. По ширине этой площадки можно предполагать, что чешуйчатая кость довольно далеко заходила на затылочную поверхность. Медиально к этой площадке под углом около 110° располагается меньшая по величине ровная площадка, отмечающая область шва с заднеушной костью. Эта площадка отделена от медиального невысокого крыла кости глубокой желобовидной и короткой впадиной. Медиальное крыло ограничено изнутри довольно длинной ровной площадкой, контактирующей с задней ветвью крыловидной кости. Вентральный гребень этой кости в области шва с квадратной был, по-видимому, высокий. Место причленения дитального конца слуховой кости лежало, вероятно в слабо окостеневшей зоне квадратной кости в желобовидной впадине между площадками для крыловидной и заднеушной костей (рис. 8, *б*).

Суставной отдел квадратной кости невысокий и разделен на два мыщелка широким желобком (рис. 8, *в*). Внутренний мыщелок более короткий и широкий по сочленовной оси; наружный – сужен в переднезаднем направлении и удлинен по сочленовной оси. В целом сочленовная поверхность широкая, округлая, с большим радиусом кривизны, но дорсовентрально сочленовные блоки невысоки. Сочленовная поверхность мыщелков показывает, что для широкого открывания пасти при длинных клыках квадратная кость должна быть наклонена верхним отделом вперед или же сочленовные фасетки нижней челюсти были ориентированы назад и вверх. Над внешним сочленовным мыщелком имеется обычная вырезка для параквадратного отверстия и квадратно-скуловой кости. По передневерхней стороне внешнего мыщелка имеется небольшая площадка для шва с нижним участком квадратно-скуловой поверхности внешнего мыщелка до вершины переднего крыла составляет 95 м.

Размеры (голотип). Максимальная длина фрагмента челюстной кости 140 мм; максимальная высота фрагмента челюстной кости 178 мм; максимальный поперечник основания клыка 40 мм; максимальная высота квадратной кости 95 мм.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Голотип.

СЕМЕЙСТВО PHTHINOSUCHIDAE EFREMOV, 1954

Диагноз. "Череп высокий и узкий, с большими округлыми глазницами и бобовидными височными окнами, вогнутыми по переднему краю и расширяющимися книзу. Затылок почти вертикальный, умеренно вогнутый с боков. Хоанная область глубоко вогнутая, сошник парный. Озубленные нёбно-птеригоидные бугры разделены

глубоким носоглоточным желобом. Палатинная часть бугров резко обособлена от птеригоидной и имеет вид выпуклого наружу вентрального гребня, покрытого крупными зубами; птеригоидная часть бугров, расширяющаяся кпереди, покрыта относительно мелкими зубами. Поперечные отростки крыловидных костей не отгибаются назад, а образуют резко выраженные, ориентированные вертикально фланги, вентральный край которых несет зубы. Межптеригоидная яма дейноцефалового типа между поперечными отростками крыловидных костей; базиптеригоидные отростки короткие и широкие, соединяющиеся швом с крыловидными костями. Верхний край челюсти круто загибается вниз от надугловой кости к сочленовной и челюстное сочленение расположено немного ниже затылочного. Обособленного венечного отростка нет. Ангулярный лепесток не достигает уровня заднего края челюсти. Заклыковых зубов около 10" [Татаринов, 1974, с. 37].

Состав. Один род: Phthinosuchus Efremov, 1954.

Замечания. Помимо двух родов, помещенных в семейство Ефремовым, Олсон [1962] присоединил к фтинозухидам род Eotitanosuchus, который отличается специфическими особенностями, представляющимися весьма важными, если сравнивать типовые роды всех четырех семейств отряда эотериодонтов.

Отличия фтинозухид от биармозухид, как показали новые материалы, в действительности менее резки, чем представлялось Олсону [1962]. Прежде всего это касается височной области биармозухид, у которых височные впадины по форме, размерам и положению сходны с височными впадинами фтинозухид. Взаимное расположение костей крыши черепа неполно известно, но контакт лобных и теменных костей занимает очень сходное положение у тех и других, что в равной степени касается и положения теменного бугра. Представление о больших размерах глазниц у биармозухид сложилось вследствие неверной трактовки типового экземпляра, который, как показано в описании, принадлежит молодой особи. То же самое относится отчасти к развитию предклыкового ступенчатого уступа, который отчетливо выражен у взрослых экземпляров. Более резкие различия между этими семействами выражены у фтинозухид расширением теменной и укорочением предглазничной областей, большей дифференцировкой зубов на костях нёба, развитием сравнительно крупных кинжаловидных заклыковых зубов, передним – дейноцефаловым положением межптеригоидной щели, расположенной между поперечными флангами, и, по-видимому, более глубокими различиями в базиптерогоидной области.

Кроме того, Олсон включил в семейство североамериканские роды: Steppesaurus, Knoxosaurus, Gorgodon и один неназванный род. Морфологические особенности всех этих родов, по мнению Олсона, не препятствуют их включению в семейство, хотя систематическое положение их может измениться с получением более полных материалов. Узкое распространение известных эотериодонтов, представленных исключительно приуральскими формами, и явная неполнота североамериканских родов делают, по нашему мнению, преждевременным их рассмотрение в составе семейства фтинозухид. Автор, не имея оснований существенно менять систематическое положение североамериканских родов, близких по возрасту к приуральским, также склонен сохранить их среди эотериодонтов, не указывая, однако, их семейственной принадлежности.

Бунстра [Boonstra, 1963a] рассматривал фтинозухид как семейство примитивных терапсид, показывающих сходство с ранними горгонопсиями. К диагностическим признакам семейства этим автором отнесены: 1) короткий задний отросток заглазничной кости, который соединен с высоким дорсальным отростком чешуйчатой кости, формирующей выступ, нависающий над височной впадиной; 2) начало аддукторной мускулатуры под поверхностью костей крыши черепа; 3) длинный ряд заклыковых зубов; 4) вертикальный затылок; 5) слабо развитый венечный отросток; 6) значительное участие лобных костей в ограничении края глазницы.

Переизучение материалов позволило внести ряд уточнений. Задний отросток заглазничной кости, как и у других эотериодонтов (а также у дейноцефалов-бритоподид),

длинный и чешуйчатая кость у фтинозухид не формирует выступа, нависающего над височной впадиной, этот выступ целиком образован заглазничной костью. Среди других эотериодонтов этот выступ слабо намечен у биармозухид; у этитанозухид ему соответствует гребень на заглазничной кости, отмечающий верхнее ограничение аддукторных мускулов. Третий–пятый признаки характерны для фтинозухид и, наконец, протяженность глазничного края лобной кости не может быть установлена вследствие неполноты материала.

Р о д Phthinosuchus Efremov, 1954

Rhopalodon: Seeley, 1894a, c. 693 (pars); Watson, 1921, c. 88 (pars); 1942, c. 110; Gregory, 1926, c. 226; Nopcsa, 1928b, c. 13; Huene, 1956, c. 309.

Phthinosuchus: Ефремов, 1954a, c. 274; Heyler, 1961, c. 127; Olson, 1962, c. 49; Boonstra, 1963a, c. 190; Вьюшков, 1964, c. 260; Каландадзе, Очев и др., 1968, c. 85; Татаринов, 1969, c. 81; 1974, c. 38.

Phthinosaurus: Huene, 1956, c. 308 (in errore).

Т и п о в о й в и д – Phthinosuchus discors Efremov, 1954; верхнеказанский (?нижнетатарский) подъярус; по-видимому, Дурасовский или Ключевской рудник Башкирской АССР, точное местонахождение неизвестно.

Д и а г н о з. "Диаметр глазницы несколько превышает горизонтальный диаметр височного окна. Пинеальное отверстие окрывается в четком бугре, расположенном у затылочного края крыши черепа. Затылочная поверхность высокая и узкая, с короткими парокципитальными отростками и щелевидными задневисочными отверстиями, слегка наклонена верхней частью назад; от крыши черепа она отделена резко выраженным перегибом. Задняя поверхность чешуйчатых костей слабо развита. Квадратные кости высокие, наклоненные нижним концом вперед. Челюстное сочленение вследствие этого смещено вперед и расположено почти на уровне середины нижнего края височного окна. Нижняя челюсть тонкая и низкая, плавно повышающаяся к надугловой кости; нижний край челюсти прямой. Заклыковые зубы конические, слабо сжатые с боков" [Татаринов, 1974, с. 38].

С о с т а в. Род монотипический (рис. 9).

З а м е ч а н и я. Со времени описания Сили [Seeley, 1894] и до описания рода Ефремовым фтинозух был известен в литературе как Rhopalodon. Сили отождествил череп фтинозуха с родом Rhopalodon Fischer, 1841 и отнес его к типовому виду – Rh. wangenheimi Fischer, 1841. Сили указал на булавовидность зубов фтинозуха, хотя в действительности, как отметил Ефремов, зубы фтинозуха не булавовидны, и коронки зубов значительно длиннее и уже, чем у ропалодона, описанного Фишером.

Сили и позднее Хюне [Huene, 1905] отметили сходство фтинозуха с дейтерозавром, причем последний из авторов включил этот род в семейство дейтерозаврид. Уотсон [Watson, 1921] детализировал сходство "ропалодона" с пеликозаврами, но рассматривал этот род среди дейноцефалов. Реконструкция черепа фтинозуха, выполненная этим автором, во многом ошибочна, как было показано Ефремовым [1954a]. Грегори [Gregory, 1926], базируясь на реконструкции Уотсона, связывал с фтинозухом возникновение титанозухов. Нопша [Nopcsa, 1928] подчеркнул горгонопсовые особенности рода, но отметил, что этот род более примитивен по сравнению с южноафриканскими горгонопсиями.

Ефремов [1954a] дал подробное описание рода, показал, что Rhopalodon Fischer не имеет отношения к Rhopalodon, описанному Сили, и предложил новое название. Горгонопсовые особенности фтинозуха были отчасти преувеличены Ефремовым. Оказалось, что чешуйчатая кость менее развита и не принимает участия в образовании выростов, нависающих над верхними краями височных впадин. Эти выросты целиком составлены заглазничной костью. Задние боковые участки теменной кости показаны укороченными (в действительности они удлинены не только у эотериодонтов, но и у дейноцефалов), а граница этих костей с лобными ошибочно смещена вперед. В действительности шов между этими костями, как и у других эотериодонтов и бритопо-

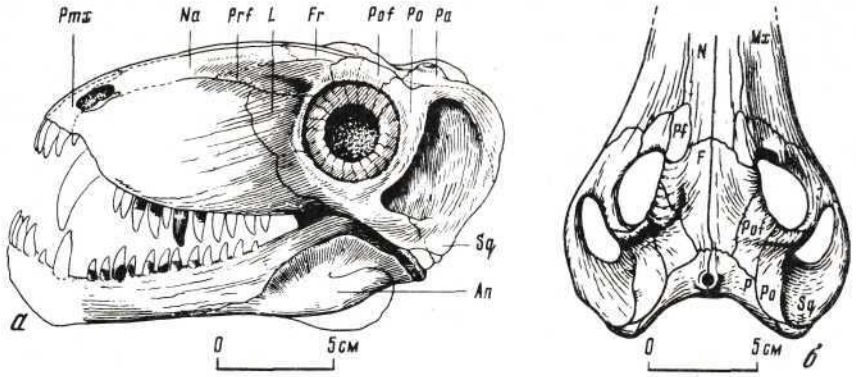


Рис. 9. Phthinosuchus discors Efremov; голотип № 1954/3, ПИН

а – череп сбоку, *б* – череп сверху; Башкирская АССР, Ключевский или Дурасовский рудник; верхняя пермь, верхнеказанский (?нижнетатарский) подъярус [Татаринов, 1969]

дид, проходит у переднего края теменного бугра. Вентральные участки гребней поперечных флангов, так же как и других эотериодонтов и бритоподид, покрыты мелкими зубами.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский (?нижнетатарский) подъярус; Башкирская АССР.

СЕМЕЙСТВО PHTHINOSAURIDAE TATARINOV, 1974

Диагноз. "Сочленовная кость расположена необычно высоко – на уровне надугловой и выше предсочленовной. Зубная кость с зачаточным венечным отростком, идущим назад кнаружи от надугловой кости, почти не поднимаясь над верхним краем последней. Угловая кость с широким разрастающимся до заднего края челюсти ангулярным лепестком; предлепестковый ее отдел удлиненный. Под венечным отростком имеется наружное нижнечелюстное окно, открывающееся на внутренней поверхности челюсти под надугловой костью в аддукторную яму. Заклыковых зубов 12" [Татаринов, 1974, с. 45].

Состав. Один род: Phthinosaurus Efremov, 1940.

Замечания. Первоначально типовой род этого семейства был условно отнесен Ефремовым [1940в, 1941] к сфенакодонтным пеликозаврам. Уотсон [1942] полагал, что фтинозавр, обладающий высоко приподнятыми фасетками сочленовой кости нижней челюсти и большим числом заклыковых зубов, занимает промежуточное положение между сфенакодонтами и горгонопсиями. Открытие других эотериодонтов–эотитанозухид и, особенно, биармозухид, имеющих, как и фтинозавр, удлиненную предглазничную область черепа и сравнительно длинную нижнюю челюсть, поставило под вопрос принадлежность фтинозавра к фтинозухидам. Татаринов [1974] установил существенные особенности, подтверждающие самостоятельность фтинозавра среди других эотериодонтов. В числе их подчеркнуто присутствие узкого венечного отростка зубной кости и развитие под этим отростком наружного нижнечелюстного отверстия, связанного с аддукторной ямой.

Род Phthinosauras Efremov, 1940

Phthinosaurus: Ефремов, 1940, с. 414; 1954а, с. 290; Watson, 1942, с. 91; Olson, 1962, с. 49; Вьюшков, 1964, с. 261; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 85; Татаринов, 1969, с. 99; 1974, с. 46.
Phthinosuchus: Huene, 1956, с. 309 (in errore).

Типовой вид – Phthinosaurus borissiaki Efremov, 1940; верхнеказанский подъярус; Башкирская АССР.

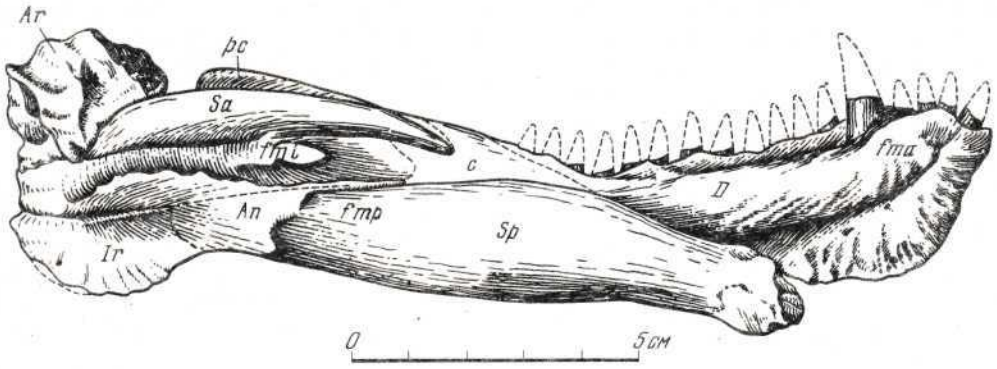


Рис. 10. Phthinosaurus borissiaki Efremov; голотип № 164/7, ПИН, нижняя челюсть изнутри; Башкирская АССР, Белебей; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [Татаринов, 1969]

Диагноз. "Нижняя челюсть удлиненная, умеренно утолщенная, не повышающаяся заметно в симфизе. Ее верхний край слегка изогнут. Четыре резца и позади клыка 12 сильно сжатых с боков и острых заклыковых зубов" [Татаринов, 1974, с. 46].

Состав. Род монотипический (рис. 10).

Замечания. К типовому виду рода Ефремов отнес также два экземпляра (ПИН № 297/1 и 297/2) фрагментов нижних челюстей, происходящих из местонахождения Биик-Тау Башкирской АССР. Эти экземпляры по сравнению голотипом обладают более короткими и массивными щечными зубами, чем в значительной степени напоминают эотитанозуха, отличаясь от последнего значительно меньшими размерами. В целом принадлежность этих фрагментов к эотериодонтам не вызывает сомнений, вопрос же о их родовой и видовой принадлежности в какой-то мере остается неясным до получения новых материалов.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Башкирская АССР.

EOTHERIODONTIA INCERTAE SEDIS[1]

Род Steppesaurus Olson et Beerbower, 1953

Steppesaurus: Olson and Beerbower, 1953, с. 402; Olson, 1955, с. 393; 1962, с. 52; 1971, с. 654.

Типовой вид – S. gurleyi Olson et Beerbower, 1953; основание свиты фловерпот верхней перми; Техас.

Диагноз. "Довольно крупные, близкие к сфенакодонтам, эотериодонты. Максиллярные зубы длинные, очень сильно сжаты с боков, с пильчатым передним и задним краями. Лингвальные поверхности коронок слабо вогнутые. Впереди первого зуба челюстной кости имеется хорошо развитый уступ челюстного края. Зубы постепенно уменьшаются спереди назад. Нижняя челюсть слабая с рядом сильно уплощенных литерально зубов. Замещение щечных зубов одновременное; замещающие зубы чередуются с альвеолами зубов предшествующей генерации" [Olson, 1962, с. 52].

Состав. Род монотипический.

Замечания. Первоначально этот род сближали со сфенакодонтными пеликозаврами [Olson, Beerbower, 1953; Olson, 1955]. Позднее, как отметил Олсон [1962], переизучение фауны медистых песчаников Ефремовым и открытие фауны потребовали пересмотра систематического положения рода и помещения его среди фтинозухид. Наличием ступеньки челюстного края степпезавр сходен со сфенакодонтами, с одной

[1] Рассмотренные здесь роды в наших коллекциях не представлены.

стороны, и с эотериодонтами, с другой. Ступенчатый уступ, резко выраженный у эотитанозухид, по мнению Олсона, в меньшей степени характерен для биармозухид. Переизучение материалов показало однако, что ступенька челюстного края у биармозухид выражена не менее резко, чем у эотитанозухид и эта особенность присуща, по-видимому, всем эотериодонтам. Зубы степпезавра отчасти сходны с зубами диметродона, эотитанозуха и фтинозуха, но замещение зубов у первого, как отмечает Олсон, существенно отличается от замещения у известных пеликозавров и терапсид. Удлиненностью лицевой области черепа степпезавр более напоминает эотитанозуха, нежели фтинозуха. По мнению Олсона, степпезавр, подобно эотитанозуху и другим фтинозухидам, к которым отнесены эти три рода, занимает промежуточное положение между сфенакодонтами и горгонопсиями.

Распространение. Верхняя пермь, основание свиты фловуэр-пот; Техас.

Род Knoxosaurus Olson, 1962

Knoxosaurus: Olson, 1962, с. 54.

Типовой вид – K. niteckii Olson, 1962; верхняя часть свиты сан-анжело верхней перми; Техас.

Диагноз. "Довольно крупные хищные эотериодонты. Два длинных конических верхних клыка сменяются кзади мелкими заклыковыми зубами. В нижней челюсти один крупный клык и массивные, но уменьшенные резцы" [Olson, 1962, с. 54].

Состав. Род монотипический.

Замечания. Олсон указывает, что род с типовым видом основан на фрагментарном материале, который тем не менее показывает особенности, не отмеченные на других экземплярах, происходящих из свит сан-анжело и фловуэр-пот. Очень крупные клыки, заклыковые зубы по форме и размерам напоминают зубы горгонопсий и тероцефалов. По мнению Олсона, этот род, происходящий от пеликозавров, показывает развитие в направлении ранних терапсид. Исходя из примитивности терапсид в ранних пермских фаунах, Олсон полагает правильным рассматривать этот род среди эотериодонтов, т.е. на "догоргонопсоидном" уровне развития. По мнению этого автора, имеющиеся данные не исключают общего сходства кноксозавра и эотитанозуха.

Распространение. Верхняя пермь, верхняя часть свиты сан-анжело; Техас.

Род Gorgodon Olson, 1962

Gorgodon: Olson, 1962, с. 55.

Типовой вид – G. minutus Olson, 1962; верхняя часть свиты сан-анжело верхней перми; Техас.

Диагноз. "Мелкие эотериодонты с черепом около 100 мм длиной. Височная впадина крупная, ограниченная вентрально узкой дугой. Квадратная кость слита с чешуйчатой. Поперечные фланги крыловидных костей массивные. Клыки длинные конические, массивные. Заклыковые зубы немногочисленные, конические, мелкие, с симметрично выраженными пережимами" [Olson, 1962, с. 55].

Состав. Род монотипический.

Замечания. Несмотря на фрагментарность остатков, Олсон полагает, что этот род отчетливо отличается от известных пермских пресмыкающихся. Частично сохранившееся ограничение височных впадин и строение зубов говорит в пользу отнесения горгодона к примитивным теориодонтам. Среди последних, по мнению Олсона, горгодон наиболее близок к фтинозухидам. Формой и положением височных впадин и развитием заклыковых зубов этот род особенно сходен с фтинозухом. С другой стороны, Олсон полагает, что строение клыков и заклыковых зубов в большей степени напоминает их строение у фтинозавра.

Распространение. Верхняя пермь, верхняя часть свиты сан-анжело; Техас.

К р а т к о е о п и с а н и е. Дейноцефалы – широко распространенная и довольно однородная группа примитивных ранних терапсид. Большинство представителей характеризуется значительными размерами (до 5 м длиной при длине черепа до 80 см), тяжелым или очень тяжелым посткраниальным скелетом и черепом, обладающим сильно утолщенными костями, а зачастую многочисленными костными выростами. Предчелюстные кости образуют длинные дорсальные отростки, глубоко вклиненные между носовыми и иногда почти достигающие лобных костей. Зубной край предчелюстных костей часто скошен вверх в виде ступенчатого уступа. Задний отросток септомаксиллярной кости обычно незначительно выходит на внешнюю поверхность черепа. Заглазничный отдел черепа укорочен, височные ямы значительно варьируют по форме и размерам и обычно широко открыты сверху. Заглазничная и чешуйчатая кости, как правило, смыкаются по верхнему краю височной впадины. Заднелобная кость всегда развита и иногда принимает участие в ограничении верхнего отдела височной впадины. Предтеменной кости нет. Теменные кости широкие, всегда утолщенные, теменное отверстие крупное, окружено костным валиком или высоким воротничком и приближенно к краю затылка. Квадратная кость у подавляющего большинства крупная и массивная. Квадратноскуловая кость обычно широко выходит на наружную поверхность черепа. Затылок, как правило, широкий и вогнутый, иногда резко наклоненный верхней частью назад. Боковые затылочные гребни хорошо развиты. Затылочный мыщелок непарный, редко слабо трехраздельный, выступающий постеро-вентрально или вентрально. Вторичного нёба и подглазничных отверстий нет, хоаны расположены у переднего края нёбной поверхности. Сошник парный или частично слитый в переднем участке, желобчатый, выпуклый или уплощенный. Иногда на сошнике сохраняются мелкие шпильковидные зубы. Квадратные ветви крыловидных костей всегда хорошо развиты и несут высокие вентральные гребни. Базиптеригоидное сочленение неподвижное, и у ряда представителей имеются вертикальные видиевы каналы. Верхняя крыловидная кость узкая и тонкая, наружная – крупная. Внутреннее ухо соединяется с овальным окном длинным костным перилимфатическим каналом. Переднеушная и заднеушная кости слиты в единое образование. Слуховая кость или тонкая, стержневидная, без стапедиального отверстия, или очень массивная и крупная, обычно с большим отверстием, по крайней мере у некоторых растительноядных титанозухов. Нёбные и крыловидные кости, а часто и поперечные фланги снабжены мелкими зубами, особенно у ранних титанозухов; у поздних – зубы сохраняются изредка лишь на нёбных костях. Область челюстного сочленения опущена ниже уровня зубного ряда и по отношению к затылочному сочленению иногда сильно смещена вперед. Нижняя челюсть без венечного отростка, но с хорошо развитым крючковидным ретроактикулярным выростом. Венечная кость сохраняется обычно в виде тонкой и слабой пластинки. Внешний лепесток угловой кости (lamina reflexa) всегда хорошо развит.

Костные утолщения и выросты составляют типичную особенность черепа дейноцефалов. У ранних хищных титанозухов утолщена межглазничная и теменная область, и костные выросты не развиты. У всех остальных дейноцефалов костные выросты и утолщения весьма варьируют, и на крыше черепа практически не остается участков, не затронутых пахиостозом. В предглазничном отделе иногда развивается вырост на челюстной кости около носового отверстия и мощный продольный гребень на центральном участке кости. На срединных участках носовых костей обычно имеется мощный и высокий непарный бугор или сильное утолщение. В скуловой области иногда имеются необычно крупные выросты, образованные скуловой и чешуйчатой костями. Поверхность этих костей в области выроста грубо ругозная, а внутренняя ткань необычайно пористая за счет множества гаверсовых каналов, ориентированных радиально внешней поверхности. В надглазничном отделе лобная и заднелобная кости также могут иметь мощный надглазничный валик или направленный вперед вырост. В лобно-теменной области, всегда необычно утолщенной, развиты иногда

толстые и массивные, но короткие "рога", костная ткань которых чрезвычайно уплотнена и внешне напоминает дентин.

Диапазон изменчивости зубов – их числа, формы и размеров – весьма широк, особенно для титанозухов. Обычный набор состоит у них из крупных резцов и клыков и всегда более мелких щечных зубов. Предклыковые зубы очень сильные, с отчетливым внутренним уступом или резко выраженной пяткой. Клыки всегда мощные, округлых или удлиненно-овальных сечений. У некоторых хищников верхние клыки очень сильно изогнуты. Щечные зубы дейноцефалов отличаются незначительно. Они обычно ложковидные, с вздутыми снаружи коронками, передние и задние края которых несут мелкую зубчатость. У титанозухов в предчелюстной кости имеется от трех до пяти резцов, в челюстной кости клык и от восьми до 20 щечных зубов. В нижней челюсти четыре резца, клык и от семи до 28 щечных зубов. У тапиноцефалов клыки, как правило, не выражены, число резцов в предчелюстной кости то же, что и у титанозухов; число щечных зубов 8–17 и в нижней челюсти 14–19. Уменьшенное количество зубов, особенно в заклыковой серии, характерно, очевидно, для поздних дейноцефалов. Смена зубов многократная и, по имеющимся данным, общее число волн замещения щечных зубов достигает семи.

В целом зубной аппарат дейноцефалов легко отличим от такового у других терапсид специфической дифференцировкой и формой зубов, а также обычно хорошо выраженным чередованием верхних и нижних резцов при сомкнутых челюстях. При этом, как правило, нижний клык расположен между последним верхним резцом и клыком. В редких случаях концы нижних клыков направлены вверх и входят в специальные углубления челюстных костей.

Посткраниальный скелет широко варьирует по величине и массивности, а в меньшей степени и по форме отдельных элементов. У ранних представителей комплекс атлас-аксис, будучи очень мощным, по числу составляющих элементов не отличается от аналогичного комплекса пеликозавров. У поздних представителей отмечено срастание тел атласа и аксиса, а иногда срастание дуг атласа с его интерцентром. Позвонки всегда амфицельные, прободенные. У наиболее крупных и тяжело построенных титанозухов передняя и задняя поверхности тел значительно уплощены, оставаясь амфицельными лишь в центральной зоне. Число предкрестцовых позвонков, включая шейные, по-видимому, изменяется от 27 до 33; крестцовых 2–3 и хвостовых до 60 (?), причем большое число хвостовых позвонков характерно для легко построенных хищников. Пояса конечностей пластинчатые, крупные. Плечевой пояс с клейтрумом и хорошо окостеневшей грудиной. Плечевая кость с обоими эпикондилярными отверстиями. Лопатка без акромиального отростка. Тазовый пояс у ранних хищников легкий – V-образный в сечении, у поздних, преимущественно растительноядных форм – U-образный, иногда очень толстостенный. Вертлужная впадина хорошо очерчена и у большинства снабжена надацетабулярным выступом. Симфизный отдел таза обычно слабый. Число фаланг, как правило, уменьшено и обычная формула – 2, 3, 3, 3, 3.

Состав. Два отряда: Titanosuchia и Tapinocephalia.

Замечания. Со времени установления отряда Сили [Seeley, 1894b], работ Брума [Broom, 1910a, 1914], давшего детальное сравнение дейноцефалов с пеликозаврами, и Уотсона [Watson, 1914a, 1917b], рассмотрение дейноцефалов среди терапсид и пеликозавровый источник их происхождения никогда не вызывали сомнений. Ефремов [1954a] и Хоутон и Бринк [Haughton, Brink, 1954] рассматривали дейноцефалов как подотряд терапсид, равноценный териодонтам и аномодонтам. В классификации Уотсона и Ромера [Watson, Romer, 1956] дейноцефалы были разобщены в двух подотрядах терапсид: титанозухии были включены в подотряд териодонтов в качестве инфраотряда Titanosuchia, тогда как тапиноцефалы были введены в подотряд аномодонтов как инфраотряд Dinocephalia. Уотсон и Ромер полагали, что разделение терапсид проходило на очень ранней стадии развития и осуществлялось в основном в двух главных направлениях. Одно из них (териодонты) включало

главным образом хищных представителей, развивавшихся в маммальном направлении и ведущим, в конце концов, к млекопитающим. Под другим направлением понимались растительноядные терапсиды (аномодонты) с дицинодонтами, составляющими наиболее отчетливую и ясную группу.

По-видимому, в значительной мере под влиянием этих взглядов в целом о дейноцефалах сложилось представление как о разнородной группе терапсид. В классификации Олсона [Olson, 1962] дейноцефалы даны как подотряд терапсид, включающий инфраотряды Eodeinocephalia и Eudeinocephalia. К первому отнесены малоизвестные североамериканские терапсиды и приуральские фреатозухиды, а также эстемменозухиды и дейтерозавриды. Во втором объединены преимущественно южноафриканские титанозухи и тапиноцефалы. Приуральская ветвь ранних хищных титанозухов – бритоподиды – объединены с зотериодонтами в инфраотряде Eotheriodonta подотряда териодонтов. Таким образом, в классификации Олсона дейноцефалы представлены как полифилетическая группа ранних терапсид, в которой типичные титанозухии – бритоподиды даны в составе териодонтовой ветви, происходящей от сфенакодонтов, тогда как для других титанозухий и тапиноцефалий подразумевается эдафозавровый источник происхождения. В последние годы большинство исследователей [Boonstra, 1962, 1963a, b, 1967, 1968b, 1969; Romer, 1966; Kuhn, 1966] рассматривают дейноцефалов в составе аномодонтов.

В 1962 г. Бунстра вместо двух обычных групп выделял среди дейноцефалов четыре инфраотряда: из состава титанозухий был выделен новый инфраотряд Anteosauria, а из тапиноцефалов – восстановлен инфраотряд Styracocephalia, предложенный Хоутоном [Haughton, 1929]. Четырехчленное деление дейноцефалов, по мнению Бунстра, подтверждалось строением зубной системы, которая остается у дейноцефалов специфичной для всех терапсид и вместе с тем несет достаточно различий, подтверждающих самостоятельность инфраотрядов. Наиболее важной особенностью Бунстра полагал чередование зубов и указывал, что зубной аппарат титанозухий легко отличим от такового у тапиноцефалов и струтиоцефалов присутствием в челюстных костях крупных специализированных клыков. Последние имеются также у антеозавров, но у них концы нижних клыков входят в углубление между предчелюстной и челюстной костями. У титанозухий нижние клыки направлены наружу и располагаются между верхним клыком и последним резцом. У тапиноцефалов и струтиоцефалов такое чередование охватывает весь зубной ряд. Эти особенности, взятые в сочетании с особенностями строения скелета, подтверждали, по мнению Бунстра, разделение дейноцефалов на четыре группы и их объединение в один подотряд. На основании этого Бунстра полагал, что новейшие попытки классификации, отвергающие близкое сходство в пределах группы, неблагоразумны и противоречат фактам. Однако высказанная точка зрения в какой-то мере осталась декларативной, поскольку этот автор привел мало диагностических признаков строения черепа – основного критерия, который подтверждал бы четкое разделение дейноцефалов на четыре основных группы.

Различия в строении зубов при двучленном делении дейноцефалов, несомненно, более глубоки, но это разделение вытекает прежде всего из различий в строении черепа. По строению зубов более дробная дифференциация дейноцефалов на четыре основных группы становится менее отчетливой, и на таксономическую оценку влияет масса других особенностей, в том числе качество самого материала, его распределение по местонахождениям и во времени.

Как известно, многие роды и виды дейноцефалов установлены на фрагментарных, часто несравнимых остатках и их таксономическое значение в ряде случаев спорно. Поэтому любая попытка общей классификации должна строиться прежде всего на ясной картине строения зубной системы в низших – видовых и родовых таксонах, которые, в свою очередь, были бы основаны на серийном материале, строго документированном тафономией и хронологией. В этом смысле старые сборы значительно обесценены. Это относится и к южноафриканским материалам из Карру, хотя именно

там, благодаря превосходной обнаженности местонахождений и легкости сборов (проводившихся подчас не специалистами) строгий учет не составляет труда. Возможно, это обстоятельство и послужило причиной слабой документации прежних сборов.

В более поздних работах Бунстра [1963a, b, 1967, 1968b, 1969] строго не придерживался четырехчленного деления дейноцефалов и рассматривал все семейства в инфраотряде Deinocephalia в составе подотряда аномодонтов.

В настоящей работе принято разделение надотряда дейноцефалов на два отряда – Titanosuchia и Tapinocephalia в соответствии с системой, принятой нами для ранних терапсид.

Распространение. Верхняя пермь Северной Америки (свита сан-анжело), европейской части СССР (верхнеказанский–нижнетатарский подъярусы) и Южной Африки (зона Tapinocephalus).

ОТРЯД TITANOSUCHIA

Краткое описание. Хищные и растительноядные дейноцефалы с черепом, удлиненным в предглазничной области. Дорсальные отростки предчелюстных костей короткие. Септомаксиллярная кость обычно с коротким лицевым отростком. Глазницы обычно небольшие, сохраняющие иногда кольцо склеротики. Височные впадины крупные, лобно-теменная область обычно сужена, теменные кости широкие и теменное отверстие крупное. Затылочная область глубоко вогнутая, обычно вертикальная, концы околозатылочных отростков не отогнуты вниз. Квадратная кость высокая. Челюстные сочленения по отношению к затылочному лишь слабо смещено вперед. Небо удлиненное, поперечные фланги крыловидных костей всегда хорошо развиты. Клыки хорошо развиты, округлых или удлиненно-овальных поперечных сечений. В верхней челюсти обычно четыре резца, один клык и от восьми до 20 мелких щечных зубов. На нёбных и крыловидных костях часто имеются бугры, снабженные зубами. Последние сохраняются иногда и на сошнике.

Состав. Пять семейств: Brithopodidae Efremov, 1954; Deuterosauridae Seeley, 1894; Estemmenosuchidae Tchudinov, 1960; Anteosauridae Boonstra, 1954 и Titanosuchidae Broom, 1903.

Замечания. Хищные титанозухи – бритоподиды и антеозавриды характеризуются обычно сравнительно легко построенным скелетом, сжатым с боков крупными клыками, небольшим числом щечных зубов, общим слабым пахиостозом, выраженным обычно в заглазничной области и высокой и тонкой нижней челюстью. Растительноядные титанозухи–эстемменозухиды, титанозухиды и дейтерозавриды характеризуются тяжелым массивным скелетом, крупными округлыми предклыковыми зубами и клыками, широким сошником, расширенным медиально-альвеолярным краем нижней челюсти, удлиненной предглазничной областью, большим числом щечных зубов и очень резким пахиостозом всего черепа.

СЕМЕЙСТВО BRITHOPODIDAE EFREMOV, 1954

Диагноз. Примитивные хищные титанозухи с узким и обычно умеренно высоким черепом. Пахиостоз костей крыши черепа выражен слабо, но верхний или задний края глазницы и теменные кости обычно утолщены. Лицевая часть черепа удлиненная, треугольная или субтреугольная в сечении. Глазницы круглые или продольно-овальные, иногда крупные, достигающие почти четверти длины черепа. У некоторых отмечено кольцо склеротики. Височные ямы большие, широко открытые сверху и теменная область часто сужена. Теменное отверстие приближено к краю затылка и обычно окружено высоким массивным бугром. Затылок вертикальный, глубоко вогнутый; затылочный мыщелок отогнут вниз. Нёбо сводчатое, хоаны часто смещены назад, так что их передние края расположены на уровне клыков. Челюстное

сочленение слабо опущено и лишь слегка смещено вперед от затылочного. Край верхней челюсти впереди клыков плавно поднимается вверх, но не образует резкого уступа. Симфиз нижней челюсти умеренно высокий и приподнят вверх соответственно изгибу края верхней челюсти. Слуховая кость тонкая, стержневидная и лишена отверстия. Нёбные бугры, покрытые зубами, всегда хорошо выражены. На передних участках крыловидных костей иногда развиты дополнительные бугры с крупными зубами. Поперечные фланги крыловидных костей могут нести многочисленные зубы. Резцы конические, обычно крупные со слабо развитыми уступами или внутренними косыми гребнями. Клыки изогнутые, слабо сжатые с боков. Щечные зубы обычно с коническими вздутыми снаружи коронками, число их в среднем около 10. Позвоночный столб удлиненный, предкрестцовых позвонков около 35, крестцовых три, хвостовых около 60. Между хвостовыми позвонками сохраняются свободные интерцентры. Лопатка, ключица и межключица узкие. Тазовый пояс легко построенный, тонкостенный, сравнительно высокий, V-образного поперечного сечения. Вертлужная впадина крупная, но слабо очерченная; ее дно на контакте лобковой и седалищной костей неполно окостеневшее. Бедренная кость длинная и изогнутая. Фаланговая формула 2, 3, 3, 3(4), 3.

Состав. Шесть родов: Brithopus Kutorga, 1838; Syodon Kutorga, 1838; Titanophoneus Efremov, 1938; Archaeosyodon Tchudinov, 1960; Doliosauriscus Kuhn, 1961; Notosyodon Tchudinov, 1968. Кроме того, к семейству условно отнесены: Mnemeiosaurus Nopcsa, 1928; Admetophoneus Efremov, 1954; Eosyodon Olson, 1962 и Chthomaloporus Tchudinov, 1964.

Замечания. Бритоподиды – наиболее полное по числу родов семейство, объединяющее примитивных хищных приуральских дейноцефалов. Часть родов, включая и типовой род Brithopus, рассматривались прежде в семействе ропалодонтид [Seeley, 1894; Watson, 1921; Ефремов, 1940а; Romer, 1945]. Уотсон и Ромер (1956) предложили название Titanophoneidae по одному из типичных и полно известных родов. В настоящее время не вызывает сомнений, что основу семейства бритоподид составляет отчетливая группа близких родов, куда входят Archaeosyodon, Syodon, Notosyodon, Titanophoneus и, по-видимому, Doliosauriscus. Не исключено, что род Brithopus, явно недостаточно известный (к тому же, вероятно, сборный) в действительности относится к эотериодонтам. Таким образом, название, предложенное Ефремовым, не отражает специфики типичных родов, название же, введенное Ромером, более отвечает современному представлению о семействе. Однако перемена названия, вошедшего в современную литературу, была бы неоправданной до выяснения объема типового рода и уточнения его систематической принадлежности, что может быть сделано лишь на основании новых материалов. Род Admetophoneus мало обоснован; род Chthomaloporus недостаточно известен и при неясности систематического положения по сравнению с типичными бритоподидами представляет иную адаптацию – более легкого и подвижного наземного хищника. Род Mnemeiosaurus, несомненно, близкий к бритоподидам, благодаря крайне специфическому строению лобно-теменной области заслуживает выделения в особое семейство Mnemeiosauridae, имеющее черты близкого сходства с бритоподидами и в меньшей степени с дейтерозавридами. Так или иначе, неполнота материалов, недостаточных для четкого диагноза, удерживает автора от выделения нового семейства.

Следует отметить, что ранние бритоподиды характеризуются меньшим сужением предглазничного и теменного отделов слабо открытыми сверху височными впадинами, меньшей обособленностью теменного бугра, при слабом пахиостозе теменной области, незначительно смещенными назад хоанами и слабыми вентральными гребнями сошников. Перечисленные особенности, возможно, отражают большую примитивность ранних бритоподид, что связано с их более ранним геологическим возрастом. С другой стороны, у этих же бритоподид (Archaeosyodon) наблюдается очень четкое обособление бугров нёбных и даже крыловидных костей, отражающее большую специализацию, не отмеченную столь резко у поздних представителей семейства. Сочетание этих

особенностей показывает, по-видимому, что обособление британодид завершилось задолго до появления известных представителей семейства. Североамериканский род Eosyodon, близкий по возрасту к ранним британодидам, вряд ли связан генетически с приуральскими родами, и сходство ограничено здесь, вероятно, лишь близким эволюционным уровнем.

Р о д Brithopus Kutorga, 1838

Brithopus: Kutorga, 1838, с. 7; Owen, 1876, с. 355; Ефремов, 1954а, с. 223 (pars); Olson, 1962, с. 64; Вьюшков, 1964, с. 250; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Orthopus: Kutorga, 1838, с. 7.

Rhopalodon: Fischer, 1845, с. 463 (pars); Eichwald, 1848, с. 141 (pars); 1860, с. 1616; Seeley, 1894, с. 693 (pars).

Dinosaurus: Fischer, 1847, с. 267; Seeley, 1894, с. 715 (pars).

Eurosaurus: Eichwald, 1860, с. 1621 (pars); Meyer, 1866, с. 128 (pars).

Т и п о в о й в и д – Brithopus priscus Kutorga, 1838; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Д и а г н о з. Примитивный британодид с высоким, узким черепом (около 30 см длиной), лишенным пахиостоза. Хоанная область глубокая. Предклыковые зубы высокие и узкие; клыки уплощенные с боков, отогнутые назад, с закругленным передним и острым задним краями. Щечные зубы, в числе 9–10, тесно расположенные, овальные в сечениях, с острыми отогнутыми назад коронками, латеральные стороны которых выпуклые. Поперечные фланги покрыты мелкими зубами. Бугры нёбных костей удлинены и также несут мелкие зубы. Позвонки с низкими остистыми отростками. Плечевая кость с массивным супинаторным гребнем, бедренная – с хорошо развитым четвертым трохантером.

С о с т а в. Три вида: B. priscus Kutorga, 1838 (рис. 11–12); B. bashkyricus Efremov, 1954 и B. ponderus Efremov, 1954.

С р а в н е н и е. Отличается от других родов семейства меньшей дифференциацией и меньшими размерами нёбных зубов.

З а м е ч а н и я. Британус основан на многочисленных разнородных, неполных остатках и является, определенно, сборным родом. Часть экземпляров, относимая к типовому виду, включая типовой экземпляр (описанный Куторгой фрагмент плечевой кости), происходит из медистых песчаников Южного Приуралья (ПИН № 296/4, 1955/9) и характеризует верхнеказанский подъярус. Большинство же экземпляров типового и двух других видов также известны из этих районов и относятся, по-видимому, к нижнетатарскому подъярусу.

Наиболее полные черепные остатки, отнесенные Ефремовым к типовому виду (ПИН № 1954/96 и 296/1, слепок), происходят из Демских рудников Башкирии и несколько отличаются строением зубов. На первом экземпляре сохранилась серия прямых, близко помещенных щечных зубов, обладающих короткими коронками, напоминающими коронки сиодона. Второй экземпляр – оригинал Квалена (Qualen, 1845), Фишера (Fischer, 1845, 1847) и Эйхвальда (Eichwald, 1848, 1860), описанный последним из авторов как Rhopalodon murchisoni, характеризуется крупными нижними предклыковыми зубами с отогнутыми назад вершинками, сравнительно небольшими нижними клыками и крупными, вздутыми снаружи лопатковидными щечными зубами. Верхние же клыки очень крупные и достигают, как у эотериодонтов, нижнего края симфиза. К тому же этот экземпляр, как показано на рисунке Эйхвальдом [1860], отличается несвойственными типичным британодидам очень мелкими птеригоидными зубами, напоминающими нёбные зубы эотериодонтов. Таким образом, эти фрагменты принадлежат различным родам, но оригиналы утеряны и разделение родов без новых находок было бы преждевременным. Оба экземпляра, независимо от их родовой принадлежности, характеризуют сравнительно легко построенных хищников и, по мнению автора [Чудинов, 1964], несоответствуют очень массивному и толстостенному тазовому

Рис.11

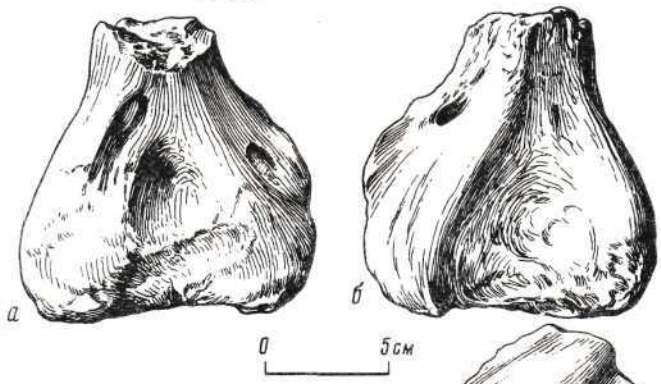


Рис.12

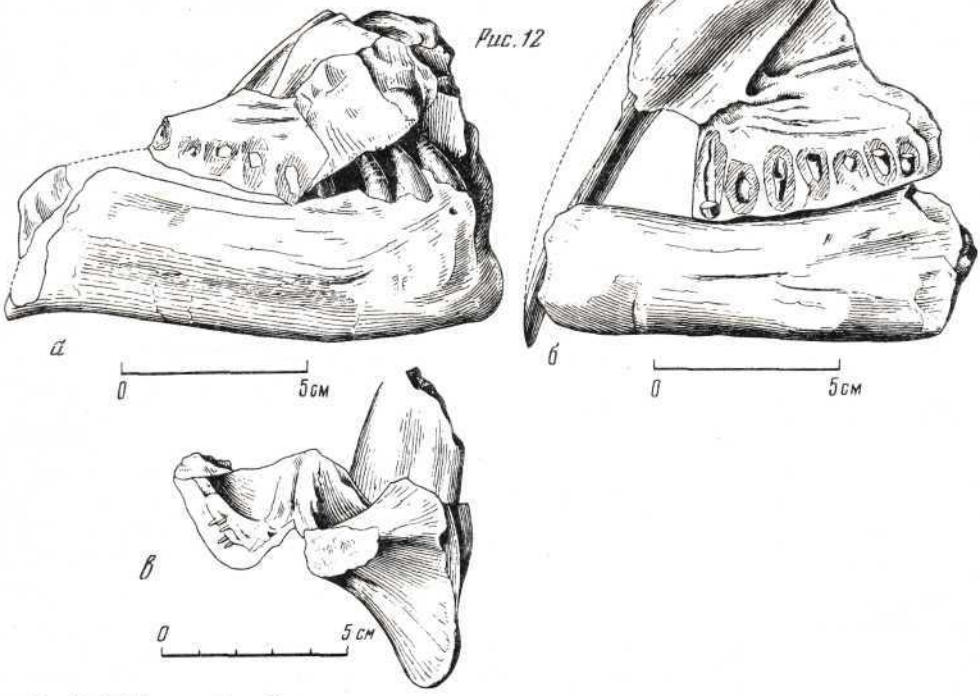


Рис. 11–12. Brithopus priscus Kutorga

11 – голотип № 296/4, ПИН, дистальный конец левой плечевой кости, слепок: *а* – передненижняя сторона, *б* – передневерхняя стороны; Пермская обл. (точное местонахождение неизвестно); верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [Ефремов, 1954а]; *12* – экз. № 296/1, фрагмент черепа, слепок: *а* – сбоку, *б* – изнутри, *в* – фрагмент нёба сзади; Башкирская АССР, Ключевской рудник; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Eichwald, 1860]

поясу (ПИН № 1954/55, 1954/58; 294/17; 294/18, 294/19), отнесенному Ефремовым к типовому виду рода Brithopus. Туловищные позвонки из местонахождения у г. Оханск (ПИН № 1955/19 – оригинал Сили, 1894), отнесенные Ефремовым к Brithopus, имеют сравнительно короткие, но высокие массивные тела, невысокие остистые отростки, чем весьма сильно напоминают аналогичные позвонки нового рода Zopherosuchus, описанного автором из местонахождения Ежово.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский–нижнетатарский подъярусы; Приуралье.

Р о д Syodon Kutorga, 1838

Syodon; Kutorga, 1838, с. 12; Ефремов, 1954а, с. 255; Orlov, 1956, с. 64; Huene, 1956, с. 283; Орлов, 1958, с. 103; 1961, с. 75; 1968, с. 169; Чудинов, 1960, с. 85; Olson, 1962, с. 63; Boonstra, 1963a, с. 189; 1963b, с. 199; Вьюшков, 1964, с. 249; Tchudinov, 1968, с. 4; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Cliorhizodon: Twelvetrees, 1880, с. 573; Ефремов, 1940, с. 43; Орлов, 1940, с. 267.

Т и п о в о й в и д – Syodon biarmicum Kutorga, 1838; нижнетатарский подъярус; Пермская и Оренбургская обл., Татарская АССР.

Д и а г н о з. Небольшой бритоподид с невысоким черепом (22 см длиной) и крупными глазницами. Концы дорсальных отростков предчелюстных костей разобщены и вклинены в носовые. Межглазничная область сужена и глазницы ориентированы вверх и вперед. Предлобная кость не утолщена, надглазничный край тонкий; заглазничная дуга тонкая, узкая и сильно расширена медиально. Скуловая кость высокая, со слабо утолщенным глазничным краем. Височная дуга утолщенная, низкая и медиально примыкает к скуловому отростку чешуйчатой кости. Височные впадины крупные, широко открытые сверху и сближенные в медиальных участках. Теменной бугор сильно обособлен, теменное отверстие очень крупное, окружено высоким костным цилиндром и приближенно к краю затылка. Передняя стенка теменного бугра составлена не только теменными, но и лобными костями. Затылочный мыщелок небольшой и слабо трехраздельный. Вентральные гребни крыловидных костей высокие, тонкие и расходятся к сочленовным мыщелкам челюстей под углом около 65°. Бугры нёбных костей обособлены и несут 9–13 довольно крупных тупоконических зубов. Бугры крыловидных костей менее отчетливы и снабжены редкими зубами. Поперечные фланги птеригоидов высокие, довольно массивные, с редкими зубами. Хоанная область глубокая, смещенная кзади; сошники парные, вогнутые в задних участках хоан с высокими вентральными гребнями. Нижняя челюсть невысокая, слабо утолщенная, с плавно поднимающимся симфизом, лишенным подбородочного выступа. Предклыковые зубы с очень слабыми пятками и лингвальными косыми гребнями. Клыки массивные, сильно отогнутые вперед; вершина клыка по отношению к корню сильно изогнута. Щечные зубы невысокие, массивные, с удлиненно-овальными низкими вздутыми коронками. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{10}{11}$.

С о с т а в. Род монотипический (рис. 13–14).

С р а в н е н и е. Сиодон отличается от других родов семейства крупными глазницами, развитием высокого костного цилиндра, окружающего теменное отверстие, наименьшим пахиостозом костей крыши черепа, высокими вентральными гребнями сошников, увеличенным числом щечных зубов и наименьшими размерами черепа.

З а м е ч а н и я. Куторга [1838] в качестве голотипа типового вида рода описал и изобразил левый верхнечелюстной клык (ЛГУ № 140/1) из рудников Пермской губ. Позднее Твелвтриз [Twelvetrees, 1880] описал часть черепа из Каргалинских рудников, хранящуюся в коллекциях Британского Музея (Brit. Mus. R N 4055) как Cliorhizodon orenburgensis. В 1940 г. Ефремов описал череп небольшого бритоподида из Ишеева, который отождествил с типовым экземпляром Твелвтриза. Орлов [1940] дал краткий диагноз ишеевского "клиоризодона" и, в отличие от Ефремова, рассматривал эту форму как новый вид рода Твелвтриза – Cliorhizodon efremovi Orlov. Позднее Ефремов [1954] показал, что род Твелвтриза является полным синонимом рода Syodon Kutorga. Ефремов указывал, что типовой экземпляр рода сиодон Куторги, череп, описанный Твелвтризом и череп из Ишеева практически не имеют отличительных признаков, одинаковы по величине и характеризуются необычайно сильно изогнутыми, округлыми в сечении клыками, которые отличают этот род от других бритоподид медистых песчаников. Ефремов полагал, что каргалинский вид сиодона отличается от ишеевского отсутствием диастемы между щечными зубами и клыками, сравнительно острыми и, по-видимому, более многочисленными щечными зубами и, исходя из этого, рассматривал типовой вид как более ранний. Орлов [1958]

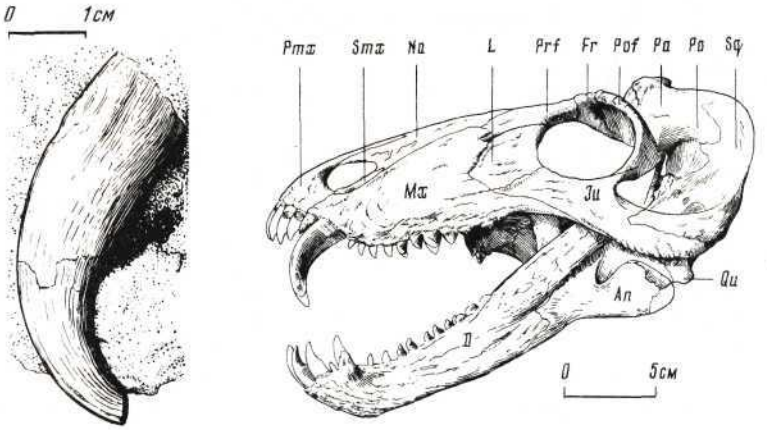


Рис. 13–14. Syodon biarmicum Kutorga

13 – голотип № 140/1; ПИН, левый верхнечелюстной клык; Пермская обл. (точное местонахождение неизвестно); верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Ефремов, 1954а]; *14* – экз. № 157/2, череп сбоку, Татарская АССР, Ишеево; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Орлов, 1958]

справедливо отметил для ишеевского вида отсутствие диастемы, большее число щечных зубов, а также наличие слабых пяток на предклыковых зубах, что, по мнению этого автора, отличало ишеевский вид от каргалинского. Поэтому Орлов условно рассматривал в составе рода Syodon два вида: S. biarmicum Kutorga, 1838 и S. efremovi Orlov, 1940.

Переизучение материалов показало, что "вид", установленный Орловым, также относится к типовому виду рода, а единственный существенный признак – наличие у ишеевского вида "пяток" на предклыковых зубах свойственно всем бритоподидам. Следует указать также, что на этих зубах настоящие пятки (как у дейтерозаврид или тапиноцефалид) никогда не развиты и на стертых зубах имеются обычно более или менее выраженные уступы, а на менее стертых – типичные косые лингвальные гребни.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Пермская, Оренбургская обл., Татарская АССР.

Род Titanophoneus Efremov, 1938

Titanophoneus: Ефремов, 1938, с. 711; 1940, с. 51 (pars); 1954, с. 265; Орлов, 1940, с. 267; 1958, с. 102; Orlov, 1961, с. 74; Olson, 1962, с. 64; Boonstra, 1963b, с. 191; Вьюшков, 1964, с. 249; Tchudinov, 1968, с. 4; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – T. potens Efremov, 1938; нижнетатарский подъярус; Татарская АССР.

Диагноз. Крупный бритоподид (около 3 м длиной) с высоким и узким черепом. Глазницы средней величины, с кольцом склеротики. Предлобные кости и надглазничный край значительно утолщены. Глазничный край скуловой кости тонкий. Межглазничный и теменной отделы сужены, височные впадины крупные. Задний край глубоко вклинен в отросток скуловой кости. Теменное отверстие крупное, слабо удлиненно-овальное, окруженное высоким костным воротничком. Затылочная область глубоко вогнутая. Межтеменная кость очень высокая, сильно расширенная внизу, с мощным сагиттальным гребнем. Задневисочные окна крупные. Верхняя затылочная кость низкая и широкая. Медиальный мыщелок квадратной кости несет отчетливый косой желоб. Поперечные фланги крыловидных костей очень массивные, широкие и высокие; вентральная поверхность их несет редкие зубы. На дорсальной стороне крыловидного комплекса позади поперечных флангов имеется дополнительное окостенение в виде высоких и широких парасагиттальных выростов. Межптеригоидная щель очень узкая.

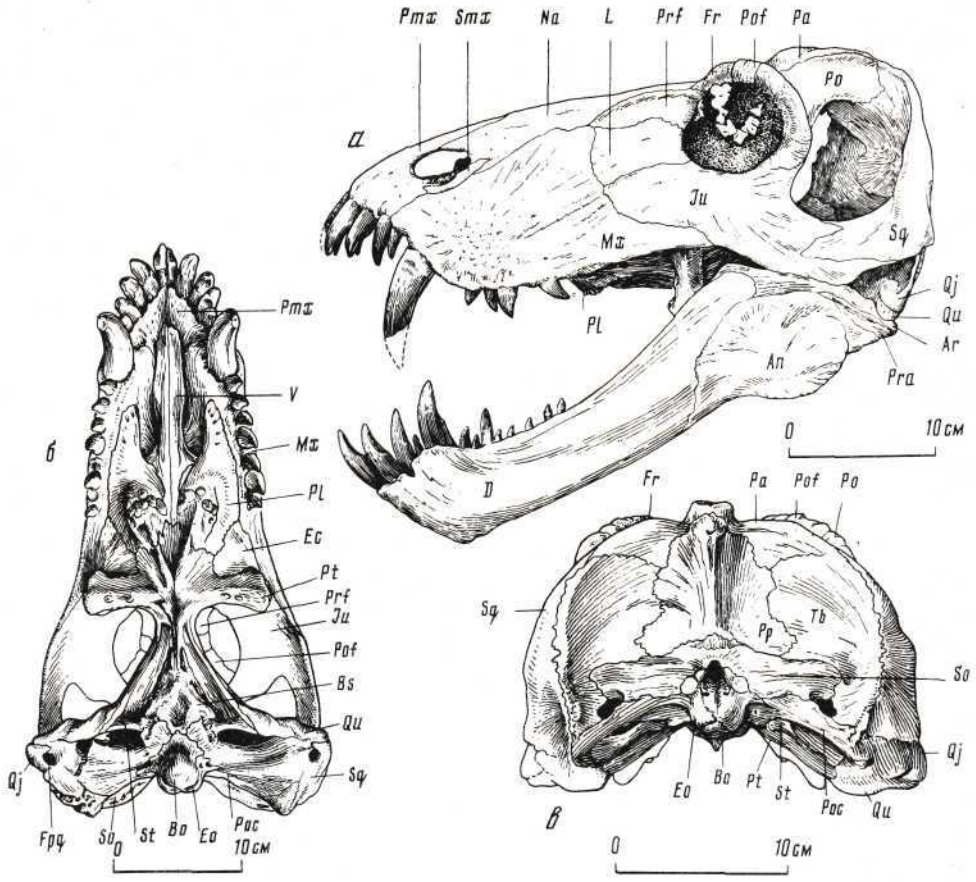


Рис. 15. Titanophoneus potens Efremov; голотип № 157/1, ПИН, череп

а – сбоку, *б* – снизу, *в* – сзади; Татарская АССР, Ишеево; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Орлов, 1958]

Нёбные кости с массивными обособленными буграми, несущими редкие крупные зубы. Хоанная область глубокая, разделенная парными, вогнутыми сошниками. Нижняя челюсть высокая, тонкая. Предклыковые зубы крупные, со слабыми лингвальными уступами и гребнями и отогнутыми кзади вершинками. Клыки мощные, слабо изогнутые и сжатые с боков. Щечные зубы слабо согнутые, наклоненные назад, с острыми и уплощенными с боков коронками. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{8}{9}$. Посткраниальный скелет легко построенный. Предкрестцовых позвонков не менее 33, крестцовых три, хвостовых около 60. В симфизе таза между лобковыми и седалищными костями имеется зона неполного окостенения. В вертлужной впадине между подвздошной, лобковой и седалищной костями окостенение неполное. Лапы широкие, крупные. Вторая фаланга IV пальца передней конечности срослась из двух. Фаланговая формула 2,3,3,3,3.

Состав. Род монотипический (рис. 15).

Сравнение. Титанофонеус отличается от других родов семейства более узким, удлиненным черепом и уменьшенным числом нёбных зубов. От близкого рода Doliosauriscus титанофонеус отличается значительно меньшими размерами, увеличенными глазницами, утоненным глазничным краем скуловой кости, слабостью заднего отдела височной дуги, глубоким контактом скуловой и чешуйчатой костей, отсутствием заметных утолщений на крыше черепа, менее массивной нижней челюстью и отсутствием на нёбе углублений для нижних клыков.

Замечания. Первый краткий диагноз рода был дан Ефремовым [1938]. Позднее Ефремов [1940б] расширил объем рода, включив в него описание черепа другого крупного хищного ишеевского титанозуха. В 1954 г. Ефремов отнес к типовому виду рода Titanophoneus немногие фрагментарные остатки из Оренбургской области (Каргалинские рудники) и Татарской АССР (местонахождение Бутлеровка на р. Кама). Детальная ревизия рода проведена Орловым [1958], который показал, что род титанофонеус в действительности включает два рода: Titanophoneus и Doliosauriscus [Orlov, 1958].

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Татарская АССР; Оренбургская обл.

Род Archaeosyodon Tchudinov, 1960

Archaeosyodon: Чудинов, 1960, с. 85; 1961, с. 78; 1964, с. 252; Olson, 1962, с. 59; Boonstra, 1963a, с. 188; Tchudinov, 1968, с. 15; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 83.

Типовой вид – A. praeventor Tchudinov, 1960; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Среднего размера бритоподиды. Череп массивный, высокий, с большими круглыми глазницами, слабо открытыми сверху и расширенными межглазничным и скуловым отделами. В боковом аспекте сагиттальная линия крыши черепа в предглазничном и межглазничном отделах выпуклая. Челюстная кость с заметной ямчатой и бороздчатой скульптурой. Верхний край глазницы и межглазничный отделы слабо утолщены. Теменной отдел более утолщен и теменное отверстие расположено в массивном, но слабо приподнятом теменном бугре. Теменной отдел сужен и височные впадины широко открыты сверху. Сошник широкий, вогнутый, парный. Хоаны короткие, глубокие, занимают примитивное переднее положение и их задние расширенные участки расположены между клыками. Бугры нёбных костей массивные, высокие и широко расставленные. На каждом бугре до 15 зубов разной величины. Бугры на крыловидных костях выпуклые, сближенные и отделены от нёбных бугров глубокими желобками. Поперечные ветви крыловидных костей массивные; их вентральные гребни с немногочисленными и довольно крупными зубами. Клыки короткие, очень сильно изогнутые, в основаниях толстые массивные с продольно-овальными сечениями. Нижняя челюсть высокая, с расширенным симфизом. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{8}{9}$.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Археосиодон наиболее близок к роду Syodon, но отличается от последнего значительно большей величиной, короткими, не смещенными назад хоанами, большим развитием нёбных бугров и числом зубов на нёбных буграх; развитием обособленных бугров, снабженных зубами на крыловидных костях. Археосиодон имеет меньшее сужение предглазничной области, меньшую обособленность теменного бугра, сопровождающуюся заметным утолщением теменных костей. Археосиодон отличается от Eosyodon прежде всего типично бритоподидными предклыковыми зубами. Зубы небных бугров археосиодона более крупные и массивные, а бугры сильнее развиты.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Archaeosyodon praeventor Tchudinov

Табл. III, рис. 16–17

Archaeosyodon praeventor: Чудинов, 1960, с. 86, рис. 3; 1961, с. 78, рис. 7; 1964, с. 252, рис. 208; Olson, 1962, с. 59, рис. 26.

Голотип – № 1758/3, ПИН; деформированный череп без затылочной области; Пермская обл., Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подъярус; табл. III, фиг. 1–2; рис. 16.

Описание. Praemaxillaria. Дорсальный отросток кости узкий, тонкий и на заднем

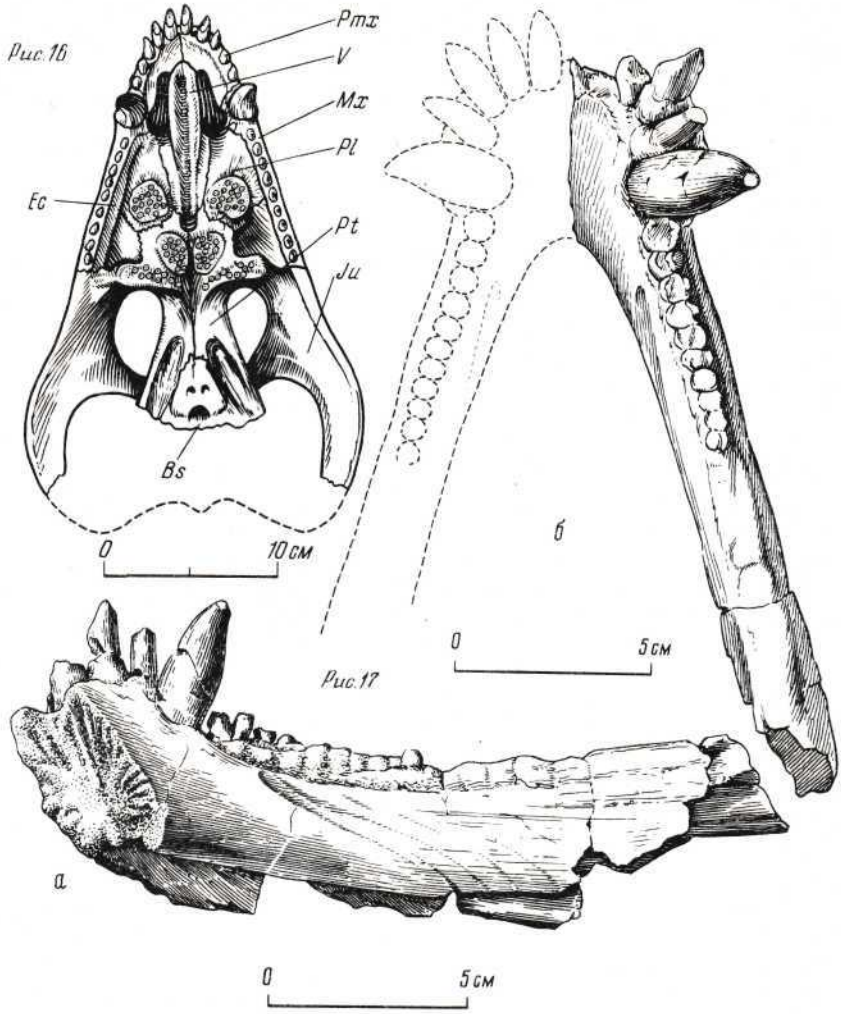


Рис. 16–17. Archaeosyodon praeventor Tchudinov

16 – голотип № 1758/3, ПИН, фрагмент черепа снизу [Чудинов, 1960]: *17* – экз. № 1758/328, фрагмент правой ветви нижней челюсти: *а* – изнутри, *б* – сверху; Пермская обл., Ежово, верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

участке неглубоким языком вклинивается в носовую кость. Альвеолярный край кости слабый и несет пять зубов (рис. 16).

Nasalia – длинные и слабо изогнутые. Передний участок кости в ограничении носового отверстия тонкий и несет продольные мелкие бороздки – следы прохождения сосудов и нервов. Бороздки, продолжаясь назад, проходят в тело кости некрупными отверстиями. Аналогичные отверстия, описанные у тапиноцефала Moschops svijagensis [Татаринов, 1965], представляли вывод наружу ветвей медиального этмоидного нерва и сопровождающих сосудов, снабжавших кожу у заднего края ноздри. С вентральной стороны носовые кости утолщены парасагиттальными гребнями, которые начинаются на лобных костях на уровне сфенэтмоида. От последнего гребни проходят вперед и на контакте лобных и носовых костей становятся наиболее высокими и толстыми, затем они плавно расходятся и почти достигают заднего края ноздри. Латерально от гребня носовая кость на контакте с предлобной расширена и в виде тонкой чешуи подстилает предлобную.

Septomaxillaria – обычные, но довольно массивные кости, медиально расширенные впереди. Передний желобовидный медиальный участок, составляющий с предчелюстной дно носовой полости, пронизан крупным каналом, проходящим спереди назад. Задний конец септомаксиллярной кости выходит на боковую поверхность черепа и довольно глубоко вклинен между носовой и челюстной костями.

Maxillaria – крупные и высокие кости с выпуклым зубным краем. Поверхность костей, как и на носовых, пронизана мелкими отверстиями, через которые выходили, по-видимому, максиллярные ответвления тройничного нерва и питающие кожу сосуды. С вентральной стороны кости стенка альвеолы клыка имеет очень резкое полуокруглое вздутие. Его притупленная корневая часть не несет следов пережима, отмечающего обособление внутреннего участка альвеолы для замещающего клыка. Корневая часть вздутия альвеолы или плавно переходит к пластине челюстной кости или обрывается, образуя крутой уступ между альвеолярным бугром и основной пластиной кости.

Jugalia – высокие пластиновидные кости с утолщенным глазничным краем. На контакте с наружной крыловидной скуловая посылает глубокий медиальный отросток, который вместе с наружной крыловидной и крыловидной костями составляет мощный упор, соединяющий поперечную ветвь крыловидной кости с боковой стенкой черепа. Передний участок скуловой кости прикрывает челюстную на небольшом отрезке. Шовное соединение между этими костями слабое. Заглазничный отросток короткий, широкий и уплощенный; чешуйчатый – высокий, тонкий и на значительном протяжении прикрыт снаружи одноименным отростком чешуйчатой кости.

Lacrimalia – имеют обычные ограничения. Верхний участок кости по глазничному краю и вдоль контакта с предлобной тонкий; нижний – у слезного протока и на контакте со скуловой более утолщен. С внутренней стороны кость несет мощный косой гребень, который начинается против парного слезного протока, затем плавно переходит на челюстную кость, отмечая направление протока. Последний открывается в носовую полость, по-видимому, несколько впереди вздутой альвеолы клыка.

Praefrontalia – довольно крупные тонкие кости, выпуклые сверху и желобчатые снизу, разграничивающие перегиб дорсальной и боковой поверхности черепа. Глазничный край кости у контакта с лобной отогнут медиально и образует глубокий внутренний карман. Задний участок кости посылает внутрь длинный медиальный отросток, который вклинен снизу в лобную кость и соединен с ней гребенчатым швом.

Frontalia – очень длинные и утолщенные в заднем отделе. На дорсальной поверхности их шов с носовыми глубоко ступенчатый. На вентральной стороне контакт с носовыми также ступенчатый, но очень сильно смещен вперед, так что носовые кости прикрывают лобные на одной четверти их длины. Задний резко утолщенный отдел кости круто поднимается вверх и принимает участие в формировании передней части мощного теменного бугра. Поверхность костей несет здесь отчетливую бугорчато-ямчатую скульптуру. С вентральной стороны между назотурбинальными гребнями, у начала последних, имеется удлиненная овальная площадка с мелкой гребнисто-ямчатой скульптурой, маркирующей следы прикрепления сфенэтмоида. Позади этого участка, на контакте с теменными, задние отделы лобных прикрывают теменные кости в виде отростков, разделенных сагиттальным желобком почти до уровня переднего края теменного отверстия.

Postfrontalia – обычные для бритоподид и клиновидные сверху кости со слабо утолщенным глазничным краем. С вентральной стороны их шов с лобными смещен вперед и представляет косую гребнистую площадку, ниже которой послелобная широким медиальным языком подстилает лобную.

Parietalia – наиболее утолщенные кости крыши. Их контакт с лобными костями неровный, глубоко ступенчатый и проходит по переднему склону теменного бугра. Теменное отверстие в плане круглое и сравнительно небольшое. Внизу в толще кости оно плавно расширяется и приобретает форму длинного овала, вдвое превышающего верхний диаметр. Латерально от задней половины овала теменная снабжена округлой

и расширенной впереди площадкой, вдавленной в тело кости. Позади этого вдавления площадка сменяется вентральным бугорком и заканчивается узким клиновидным участком. В целом эта площадка представляет неровный контакт теменной и верхней крыловидной костей. На дорсальной стороне теменной бугор позади отверстия плавно спускается вниз и отделяется значительным отрезком от верхней точки сагиттального затылочного гребня. Теменной бугор довольно резко обособлен от заднебоковых крыльев кости, которые на затылочной поверхности имеют обычное ограничение и протяженность. Латерально теменная кость имеет вид удлиненной слабо гребнистой площадки, отмечающей контакт с заглазничной костью. С нижней стороны переднебоковой участок кости в виде отростка далеко вклинен между лобной и заднелобной костями.

Postorbitalia – крупные изогнутые кости с утолщенным глазничным краем. На дорсальной поверхности, вдоль контакта с теменными, заглазничные сближены и образуют вогнутые гребни, очерчивающие верхние участки височных впадин. Заглазничный отдел кости у старых особей более утолщен и массивен. Контакт с заглазничным отростком скуловой кости слабый.

Interparietale – неполно сохранилось. Судя по экз. № 1758/293, эта кость отличается меньшими размерами, чем у сиодона или титанофонеуса, что подтверждает, по-видимому, примитивность этого признака, отмеченного Орловым [1958].

Границы других костей на затылочной поверхности неразличимы.

Вентральная поверхность черепа на всех экземплярах сильно повреждена или неполна.

Vomera – парные на всем протяжении, глубоко желобчатые кости с хорошо выраженными вентральными гребнями, которые, однако, не достигают такого развития, как у сиодона или титанофонеуса. Задние участки сошников вдоль контакта с небными расширены; на контакте с крыловидными они разделены глубоким и узким сагиттальным желобком.

Palatina – крупные и сильно утолщенные в нёбных буграх. Передний изогнутый участок кости продолжается до уровня заднего края клыка, ограничивая глубокую хоанную область. Задний расширенный участок несет хорошо обособленную округлую ровную площадку нёбного бугра. Эти площадки широко расставлены и разделены глубоким желобом. За пределами нёбного бугра на контакте с сошником, крыловидной и наружной крыловидной костями небная кость очень тонкая листовидная и соединена с названными костями гребенчатыми швами. Ее контакт с челюстной очень слабый. Зубы нёбного бугра крупные, почти равные последнему зубу челюстной кости. Коронки небных зубов короткие, довольно толстые, острые или притупленные.

Pterygoidea – наиболее крупные и массивные кости нёбной поверхности. Их передние медиальные участки от контакта с сошниками и до начала задних ветвей были, по-видимому, разделены узкой щелью, которая достигала наибольшей ширины между поперечными флангами. Передние медиальные участки кости отделены от фланга глубоким желобком, затухающим к наружной крыловидной кости. На контакте с нёбной крыловидная также разделена широким полукруглым желобком. Таким образом, передне-медиальные участки костей обособлены в виде двух сближенных массивных бугров, косо поставленных к оси черепа. На каждом бугре имеется не менее 10 крупных зубов, аналогичных зубам нёбного бугра. Поперечные фланги крыловидных костей наиболее высокие и утолщенные в латеральных участках. Передняя сторона вентрального поперечного гребня усажена довольно многочисленными разной величины зубами, вершинки которых направлены не вентрально, а в сторону ротовой полости. С дорсальной стороны медиальные участки кости сходятся в виде вертикальной срединной септы, раздвоенной на заднем участке. Задние участки крыловидных костей тонкие и слабые с высокими вентральными гребнями.

Ectopterygoidea – крупные изогнутые кости, имеющие длинный контакт с челюстными. Медиальный участок кости в виде узкого клина подстилает крыловидную кость в желобке между бугром крыловидной кости и ее поперечным флангом. Передне-верхняя часть этого фланга составлена, как обычно, наружной крыловидной костью.

Epipterygoidea – сохранились неполностью на единственном экземпляре (№ 1758/293), где их вытянутые в длину тонкие пластинчатые основания поднимаются вверх резко сужающимися пластинками на дорсальной стороне задних участков крыловидных костей. Передний край основания эпиптеригоида слегка утолщен и, судя по сохранившимся участкам, эта кость мало отличается от аналогичной кости, описанной у нотосиодона.

Quadrata – крупные высокие, вверху листовидные, внизу утолщенные округлые кости трехугольных очертаний. Верхний пластиновидный отдел спереди вогнутый, сзади выпуклый. Спереди верхнебоковой отдел прикрыт тонкой листовидной пластинкой чешуйчатой кости, причем между этими же костями вклинен узкий восходящий отросток квадратно-скуловой кости. Латерально над внешним мыщелком квадратная кость несет обычную глубокую вырезку для очень небольшой и тонкой квадратно-скуловой кости и f. paraquadratum. Сочленовные мыщелки кости округлые и разделены глубоким седловидным желобком. Внешний мыщелок менее округлый и менее крупный, приподнят над уровнем внутреннего. Медиальная сторона внутреннего мыщелка вытянута в виде ровной площадки вдоль контакта с крыловидной костью.

Basioccipitale – короткая и довольно широкая кость, образующая нижний сегмент слабо трехраздельного затылочного мыщелка. Передний участок кости имеет четкий и широкий зубчатый контакт с базисфеноидом. Границы кости с боковыми затылочными, за исключением мыщелка, неясны. В передней части позади контакта с базисфеноидом основная затылочная несет два отчетливых сближенных отверстия, разделенных сагиттальной костной перемычкой (№ 1758/293). По-видимому, это отверстие задних ветвей отводящего нерва. Среди дейноцефалов они отмечены у Moschops svijagensis [Efremov, 1940; Татаринов, 1965].

Basisphenoideum – очень небольшой, короткий и слабо окостеневший. Вентральный гребень базисфеноида, разделяющий каналы сонных артерий, короткий и неотчетливый. Позади этого гребня тело базисфеноида разделено на два отдела глубокой воронковидной полостью, вершина которой направлена передне-дорсально. Впереди базисфеноидный ростр отделен от крыловидных костей обычным М-образным швом, причем базиптеригоидное сочленение (№ 1758/95) было, по-видимому, слабо окостеневшим. С дорсальной стороны задняя часть базисфеноида разделена очень глубоким продольным желобком, в передней части которого хорошо обособлена гипофизарная ямка со сближенными отверстиями каналов сонных артерий (№ 1758/3). Видиевы каналы, как видно на последнем экземпляре, на вентральной стороне расположены впереди каналов сонных артерий на 11 мм; на дорсальной стороне они выходят, слегка смещаясь вперед. Границы других костей мозговой коробки не выяснены.

Затылочный мыщелок слабо трехраздельный, умеренно крупный, ориентирован задне-вентрально.

Нижняя челюсть известна преимущественно по зубным костям, высоким и расширенным в симфизе, но лишенным подбородочного выступа (рис. 17). Длина ряда щечных зубов равна 65 мм (№ 1758/95). Зубы в верхней челюсти слегка отогнуты вперед и в стороны. Передние резцы крупные, в сечении продольно-овальные. Последующие постепенно уменьшаются к четвертому резцу. Пятый резец – последний в предчелюстной кости, непропорционально меньше в размерах (№ 1758/94). Возможно, это замещающий резец. Вершинки зубов острые, слабо отогнутые лингвально. Второй–четвертый резцы по лингвальному краю снабжены очень слабой пяткой или уступом, которые отделены от корневой части косым гребнистым воротничком. На пятом резце уступ слабо выражен. Клыки массивные, слабо уплощенные в основании, сильно изогнутые на всем протяжении коронки. Основание коронки несет концентрическую струйчатость, которая отмечает, очевидно, рост клыка. Задняя сторона клыка покрыта продольными гребнями, сходящимися к вершине. Щечные зубы (9 штук) постепенно уменьшаются в размерах к концу ряда. Коронки зубов короткие, с острыми передним и задним краями. Внешние стороны коронок вздутые, внутренние – слабо уплощенные,

обычно со слабым гребнистым воротничком в основании. Четыре нижнечелюстных резца подобны верхним. Клык массивный, с короткой изогнутой коронкой и очень толстым корнем. Девять щечных зубов по величине и форме коронок соответствуют верхним зубам. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{9}{9}$. На голотипе (№ 1758/3) левый клык показывает прижизненный косой излом с ровным сглаженным краем, проходящий в основании коронки. Описанные зубы археосиодона, особенно резцы, не отличимы от резцов сиодона или нотосиодона. Заклыковые зубы также сходны, но отличаются у археосиодона более удлиненными коронками.

Размеры (голотип). Длина предглазничной области черепа 165 мм; высота морды 96 мм; длина ряда щечных зубов 65 мм; длина правого клыка 40 мм.

О вариациях в размерах черепов у типового вида можно судить по ширине межглазничной области, которая у экз. № 1758/95, 1758/293 и 1758/297 равна соответственно 74, 95 и 72 мм. Для первого экземпляра известно расстояние от переднего края предчелюстных костей до теменного отверстия, равное 235 мм; для последнего диаметр глазниц 65 мм. Глазницы крупные, круглые и составляют немного менее одной четверти длины черепа.

Все черепа сильно деформированы и во всех случаях не связаны с посткраниальными остатками.

Замечания. Первоначальное описание этого вида было сделано по единственному фрагменту черепа [Чудинов, 1960]. Здесь описание значительно дополнено.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Голотип № 1758/3, череп без затылочной области; экз. № 1758/93, неполный череп; экз. № 1758/94, неполный череп; экз. № 1758/95, неполный череп без затылочной области с фрагментом правой ветви нижней челюсти; экз. № 1758/293, череп сжатый с боков; экз. № 1758/294, неполная левая ветвь нижней челюсти; экз. № 1758/295, неполная левая ветвь нижней челюсти, экз. № 1758/296, фрагмент правой челюстной кости; экз. № 1758/297, череп без затылочной области; экз. № 1758/309, фрагменты черепа; экз. № 1758/310, неполный череп с фрагментами нижней челюсти; экз. № 1758/311, фрагмент теменной области крыши черепа; экз. № 1758/312, фрагмент правой челюстной кости молодой особи; экз. № 1758/313, фрагмент левой челюстной кости крупной особи; экз. 1758/314, фрагменты черепа; экз. № 1758/315, левый верхнечелюстной клык; экз. № 1758/316, фрагмент левой челюстной кости с клыком; экз. № 1758/317, фрагмент левой челюстной кости с клыком; экз. № 1758/318, левая челюстная кость. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

Род Doliosauriscus Kuhn, 1961

Titanophoneus: Ефремов, 1940б, с. 44 (pars).
Doliosaurus: Orlov, 1956, с. 64; 1958, с. 104; 1961, с. 76; Olson, 1962, с. 66; Boonstra, 1963a, с. 190.
Doliosauriscus: Kuhn, 1961, с. 79; Вьюшков, 1964, с. 250; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – Doliosaurus janshinovi Orlov, 1958; нижнетатарский подъярус; Татарская АССР.

Диагноз. Очень крупный бритоподид с высоким черепом, расширенным в скуловой области. Концы дорсальных отростков предчелюстных костей разобщены и вклинены в носовые. Задние половины носовых костей, предлобные, лобные, заднелобные кости сильно утолщены и имеют грубую ругозную поверхность. Глазницы небольшие, сильно направленные вперед и в стороны. Надглазничный край резко утолщен, заглазничная дуга массивная, глазничный край скуловой кости толстый. Височные впадины очень крупные и широко открыты сверху; задний край височной дуги сильно утолщен. Теменная область суженная, теменное отверстие небольшое и теменной бугор слабо приподнят над поверхностью крыши. Бугры нёбных костей небольшие, низкие и несут от 10 до 13 сравнительно мелких зубов. Поперечные фланги высокие, узкие, с редкими зубами; передне-медиальные участки крыловидных костей с редкими зубами. На нёбе хо-

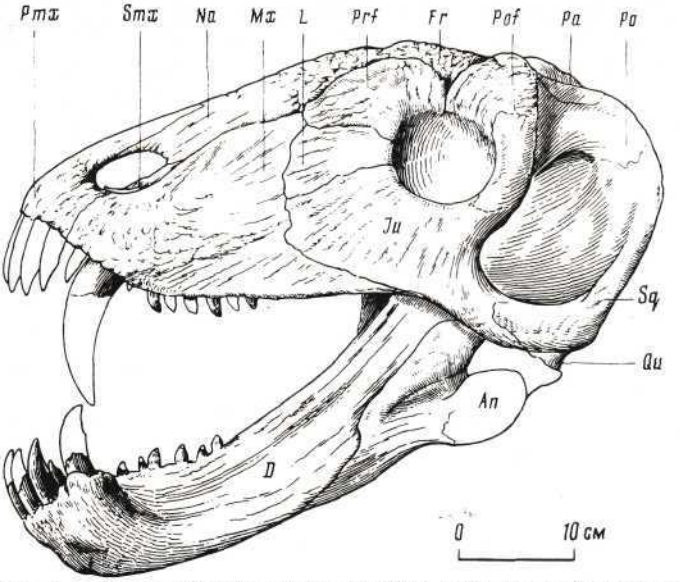


Рис. 18. Doliosauriscus janschinovi (Orlov); голотип № 157/3, ПИН, череп сбоку, Татарская АССР, Ишеево, верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Орлов, 1958]

рошо развиты углубления для нижних клыков и щечных зубов. Нижняя челюсть высокая, с очень массивным симфизом. Предклыковые зубы мощные, клыки в сечении почти круглые, слабо изогнутые, щечные зубы со сравнительно невысокими, сжатыми с боков коронками. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{6-8}{6-9}$.

Состав. Два вида: Doliosauriscus janshinovi [Orlov, 1958] (рис. 18) и Doliosauriscus adamanteus [Orlov, 1958].

Сравнение. Долиозавриск отличается от других родов очень крупными размерами, сильным пахиостозом лобно-теменной области и грубой ругозной поверхностью крыши черепа.

Замечания. Название, введенное Орловым, было преоккупировано Жераром [Gerard, 1858] и является синонимом ящерицы рода Phrynosoma; поэтому Кун [Kuhn, 1961] предложил новое родовое название.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Татарская АССР, Оренбургская обл.

Род Notosyodon Tchudinov, 1968

Notosyodon: Tchudinov, 1968, с. 3; Каландадзе, Очев, Татаринов, Чудинов, Шишкин, 1968, с. 84.

Типовой вид – N. gusevi Tchudinov, 1968; нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Диагноз. Среднего размера хищный, возможно, всеядный бритоподид с массивным тяжелым, коротким и высоким черепом. Глазницы большие, слегка продольно-овальные, почти вертикально поставленные. Глазничный край повсюду утолщен. Предглазничная область со ступенчатым перегибом между дорсальной и боковой сторонами крыши черепа. Височные впадины крупные, сильно сближенные в дорсомедиальных участках. Скуловая дуга высокая, толстая. Крыша черепа в межглазничном и теменном отделах сильно утолщена. Межглазничный отдел не вогнут и лишен срединного гребня. Лобные кости не участвуют в образовании поперечных гребней, ограничивающих передне-дорсальные отделы височных впадин. Теменное отверстие большое, слабо продольно-

овальное и не окружено костным валиком. Теменной бугор высокий, необыкновенно массивный. Верхний отдел затылочной области значительно наклонен сверху вниз и назад. Задние ветви крыловидных костей длинные и суженные. Вентральная и дорсальная поверхности базисфеноида хорошо окостеневшие, а его задний отдел широкий, высокий и массивный. Затылочный мыщелок крупный. Нижняя челюсть высокая, с массивным симфизом и рядом немногочисленных невысоких щечных зубов. Зубная формула нижней челюсти I4, C1, PC6.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Нотосиодон особенно близок к сиодону, но отличается от последнего большими размерами и массивностью костей черепа. Кроме того, нотосиодон отличается от сиодона повсюду утолщенным и широким глазничным краем, необыкновенно мощным теменным бугром и затылочным мыщелком, сравнительно узкой затылочной областью, сильно скошенным вперед и вверх верхним отделом затылка и сильным окостенением базисфеноида, очень широкого и высокого в заднем отделе.

Замечания. По своим морфологическим особенностям нотосиодон стоит в ряду типичных поздних представителей семейства. По-видимому, некоторые особенности в строении черепа (значительные размеры, общая массивность, характер ограничения височной впадины, массивность скуловой и заглазничной дуг, развитие теменного бугра) обусловлены более поздним геологическим возрастом. Однако и в этом случае разрыв во времени существования между нотосиодоном и ишеевскими бритоподидами (если и существует) не может быть значительным. Таким образом, не исключено, что нотосиодон характеризует более позднюю группировку фауны ишеевского типа и отмечает южную границу распространения дейноцефаловой фауны.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Актюбинская обл.

Notosyodon gusevi Tchudinov

Рис. 19–21

Notosyodon gusevi: Tchudinov, 1968, с. 5, рис. 1–3.

Голотип – № 2505/1, ПИН; череп без предглазничной области; Актюбинская обл., р. Жаксы-Карагала, в 7–8 км южнее пос. Туражол; нижнетатарский подъярус; рис. 19.

Описание. Предглазничная часть черепа не сохранилась. Межглазничный и небольшой участок предглазничного отделов на месте ступенчатого перегиба дорсальной и боковой поверхностей крыши черепа представляют слепок внутреннего ядра с отпечатками лобных и предлобных костей. Основание черепа с затылочным мыщелком и задние участки птеригоидов хорошо сохранились. Череп слегка деформирован дорсовентрально и в боковом направлении так, что передний отдел основания черепа несколько смещен вправо. Мозговая коробка сохранилась частично, сфенэтмоидный отдел отсутствует.

Jugalia – в переднем участке и контакт со слезной и челюстной костями утрачены. Непосредственно ниже контакта со слезной костью скуловая посылает вперед отросток, заходящий за внутренний край челюстной кости. Скуловая кость высокая, с утолщенным глазничным краем. Ее заглазничный отросток на значительном протяжении прикрыт снаружи заглазничной костью, а скуловой полностью закрыт сбоку передним отростком чешуйчатой кости и, судя по его длине, последний достигал уровня параквадратного отверстия, как это имеет место у типичных бритоподид (рис. 19).

Praefrontalia – занимают обычное положение, как видно на отпечатке внутреннего ядра, но отличаются некоторой утолщенностью глазничного края. На границе с носовыми костями предлобные участвуют в образовании массивных парасагиттальных гребней.

Frontalia – в передних участках узкие и максимально утолщены по сагиттальному шву. Глазничный край широкий, но более тонкий. На дорсальной стороне нет срединного продольного гребня; с вентральной стороны сохраняется обычный неглубокий

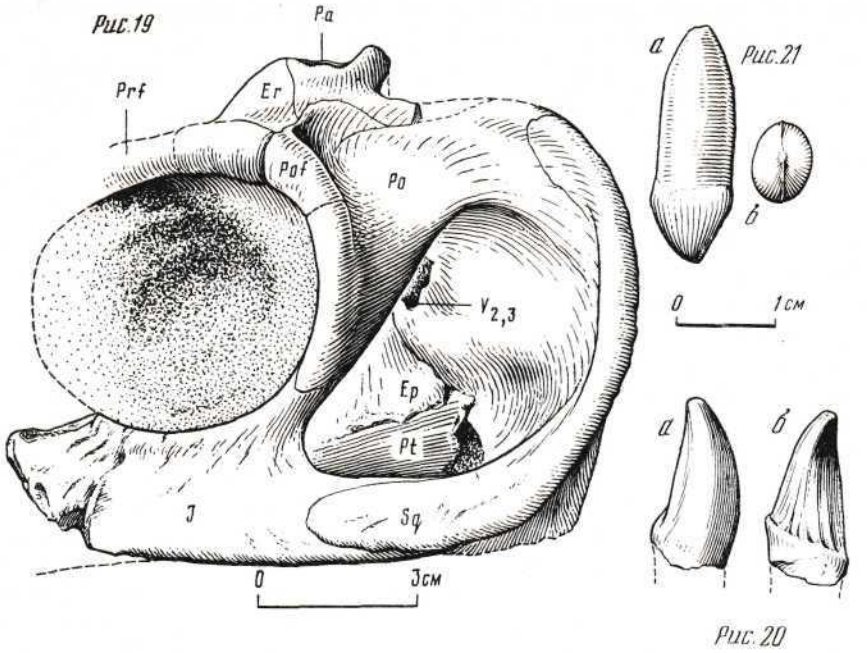


Рис. 19–21. Notosyodon gusevi Tchudinov

19 – голотип № 2505/1, ПИН, фрагмент черепа сбоку [Tchudinov, 1968]; *20* – экз. № 2505/2, коронка третьего предклыкового зуба правой ветви нижней челюсти: *а* – снаружи, *б* – лингвальная сторона; *21* – экз. № 2505/3, четвертый верхнечелюстной щечный зуб: *а* – с наружной стороны, *б* – сверху; Актюбинская обл., Жаксы-Каргала; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус

желобок, ограниченный с боков гребнями. Вперед эти гребни без какого-либо обособления переходят в назотурбинальные гребни носовых костей; на заднем участке они менее отчетливы и примыкают к боковой стенке мозговой коробки у переднего края сфенэтмоида. Граница между мозговой капсулой и сфенэтмоидом проходит на уровне дорсального шва предлобных костей. Дорсальная поверхность лобных костей вдоль шва с заднелобными ровная и, в отличие от сиодона и титанофонеуса, не несет поперечных гребней, ограничивающих передне-дорсальные участки височных впадин. У нотосиодона эти гребни смещены на заднелобные кости. От уровня заднего края глазницы до контакта с теменными костями лобные плавно и круто поднимаются и, утолщаясь вдвое, принимают участие в образовании мощного теменного бугра.

Postfrontalia – незначительные по величине, довольно узкие кости, наиболее широкие и утолщенные по глазничному краю. Заднелобная имеет резкий поперечный гребень, который от края глазницы проходит медиально и далее плавно отгибается кзади, исчезая у контакта с теменной. Позади этого контакта заднелобная прикрывает теменную, формируя часть отвесной стенки теменного бугра, которая одновременно очерчивает и медиодорсальную границу височной впадины.

Parietalia – небольшие, но очень массивные и толстые кости, составляющие большую часть высокого теменного бугра. Передний склон бугра довольно круто спадает вниз с плавным переходом к крыше черепа; задняя же стенка отвесно обрывается к поверхности затылка. Теменной бугор лишен костного валика, обычного для большинства представителей семейства. Теменное отверстие крупное, слабо продольно-овальное.

Postorbitalia – очень массивные и крупные кости, чешуйчато налегающие на заднелобные и теменные в верхнем отделе височной впадины. Глазничный край кости высокий и утолщенный, с массивным скуловым отростком. Дорсомедиальная сторона

кости, принимающая весьма значительное участие в прикреплении поверхностных аддукторных мышц, вогнутая и гладкая.

Interparietale – сохранилось неполностью. Боковые участки кости тонкие, пластиновидные; верхнебоковые чешуйчато налегают на теменные кости, а нижний отдел межтеменной прикрывает край верхней затылочной кости. Межтеменная, по-видимому, не была сильно утолщенной в области сагиттального гребня. Во всяком случае, в образовании верхней части этого гребня на затылочной поверхности участвуют задние отделы теменных костей, также вклиненные в виде гребня в межтеменную кость, как это видно на изломе; нижняя же часть этого гребня на значительном протяжении сформирована восходящим отростком верхней затылочной. По бокам сагиттального гребня, в его нижней части на изломе видны контакты с proot ica.

Tabularia – сохранились в области бокового затылочного гребня, где они частично прикрывают заднюю поверхность боковых отростков теменных костей, а затем и заглазничные кости. В нижнебоковых участках вместе с чешуйчатыми костями они формируют обычный для бритоподид боковой затылочный гребень.

Squamosa – крупные кости, которые заметно утолщены и по заднему краю височной впадины повторяют линию краевого изгиба задней стенки глазницы. В верхнем отделе, вдоль бокового затылочного гребня, они на значительном протяжении прикрывают заглазничные кости. Скуловой отросток чешуйчатой, равный по высоте одноименному отростку скуловой кости, почти полностью прикрывает последний и заканчивается на уровне внутреннего края задней стенки глазницы. От задне-нижнего угла височной впадины чешуйчатая, сильно утончаясь, плавно переходит на затылочную поверхность, где на контакте с таблитчатой костью ограничена боковым затылочным гребнем. Границы чешуйчатой кости в височной впадине и ее контакты с квадратным комплексом не ясны. Затылочная поверхность чешуйчатой по краю височной впадины несет грубую радиальную штриховку.

Pterygoidea – с массивными поперечными флангами, достигающими наибольшей высоты в латеральных участках и ориентированными в основном перпендикулярно осевой линии черепа. Нижнебоковые участки поперечных флангов слабо отогнуты вниз и назад. Медиальные участки крыловидных костей непосредственно позади поперечных ветвей отдают назад два сближенных гребня, образующих перед базисфеноидом двойной вентральный киль. На дорсальной стороне, по бокам от сагиттальной оси, крыловидные кости образуют две тонкие, наклоненные вперед и вверх продольные септы с широкими основаниями. Далее назад септы несколько расходятся, принимая в плане очертания суженной цифры X. Передние участки оснований септ утолщены наплывами костной ткани, которые латерально отделены от тела кости подобием шва. Задние половины оснований септ дают подобные, но еще более широкие наплывы, отделенные от медиальных участков кости небольшими и, по-видимому, замкнутыми полостями. Длина этих полостей 10 мм, ширина впереди 1 мм, ширина сзади 3 мм и общая высота около 2 мм. Дно полостей наклонено вниз и вперед; их задние стенки на контакте с базисфеноидом очень тонкие и слабо окостеневшие. Аналогичное строение дорсальных участков крыловидных костей, ранее не отмеченное для бритоподид, характерно и для титанофонеуса и свойственно поздним представителям семейства[1]. Вероятно, подобные структуры в виде наплывов и связанных с наплывами замкнутых полостей, сросшиеся с крыловидными костями в своих центральных участках, имеют самостоятельное происхождение и развились за счет окостенения передних отростков нёбноквадратного хряща.

Задние ветви крыловидных костей высокие. Их вентральные гребни в передней трети длины утолщенные; массивные и сравнительно невысокие; средний и задний отделы более тонкие, высокие, опущенные вентрально, со слабо отогнутыми внутрь гребнями. Для нотосиодона характерен весьма небольшой угол расхождения задних

[1] Среди имеющихся черепов сиодона, титанофонеуса и долиозавриска только второй имеет полно сохранившийся дорсальный отдел крыловидных костей.

ветвей птеригоидов, равный 36°. Этот же угол, замеренный на черепах титанофонеуса и сиодона, составляет соответственно 65 и 80°.

Epipterygoidea – сбоку имеют очертания широких внизу и узких вверху пластин, налегающих основаниями на медиодорсальные участки задних ветвей птеригоидов. Передние участки оснований дают отогнутые внутрь медиальные выросты, соединенные с дорсальной поверхностью базиптеригоидных отростков отчетливым швом. Передний край эпиптеригоидов на всем протяжении закруглен и утолщен. В нижних половинная толщина кости составляет доли миллиметра, а задний край полностью, по-видимому, не окостеневал. Верхние стержневидные участки имеют клиновидное сечение с передним краем, утолщенным до 1 мм. Вверх от оснований эпиптеригоиды плавно сближаются, контактируя с теменными костями в небольших продольных углублениях по бокам теменного отверстия, на уровне заднего края последнего, несколько кнаружи от гребней, отмечающих боковые стенки мозговой коробки.

Затылочная область черепа широкая и высокая. Максимальная ширина ее на уровне затылочного мыщелка составляет около 150 мм. Верхний отдел затылочной области до уровня верхнего края большого затылочного отверстия вогнут и сильно наклонен сверху вниз и назад. Угол между верхними косыми затылочными гребнями, отделяющими затылок от височных впадин, составляет 90°. Затылочный мыщелок, лежащий в зоне перегиба затылочной поверхности, сильно выдается назад и вниз. Нижний сегмент, составляющий большую часть мыщелка, ограничен дугой 120°, а его суставная сферическая поверхность ориентирована передневентрально. Боковые сегменты мыщелка развиты более сильно, чем у сиодона или титанофонеуса, и ограничены дугами 60°. Суставные площадки боковых сегментов очень четкие и хорошо окостеневшие. В целом все три элемента не составляют единой шаровидной поверхности; боковые – вытянуты дорсолатерально, а вентральный сегмент по отношению к боковым несколько смещен вперед.

Basioccipitale – имеет обычное для бритоподид положение и границы, но отличается крупными размерами. Вместе с боковыми затылочными костями основная затылочная составляет массивный затылочный мыщелок, которые у нотосиодона вдвое крупнее, чем у сиодона, и лишь незначительно уступает затылочному мыщелку большего черепа титанофонеуса. Сагиттальный шов между боковыми затылочными костями на поверхности затылочного мыщелка не гребенчатый. Отростки для проатланта, расположенные на средине высоты большого затылочного отверстия, поднимаются вверх и назад в виде коротких стержней с округлыми суставными площадками. Отверстия для XII пары нервов занимают обычное положение в основании латеральных участков боковых затылочных костей, откуда продолжаются дорсомедиально и открываются в черепную полость близ затылочного отверстия круглым каналом диаметром около 1,5 мм. Яремное отверстие с поперечником около 2,5 мм, расположено под боковыми выростами exoccipitalia на контакте с заднеушными костями и проходит в мозговую коробку почти параллельно каналу XII нерва.

Supraoccipitale – сохранилось частично. Границы с табулярной и боковой затылочной костями на затылочной поверхности не ясны. Передневерхние отделы верхней затылочной разделены глубокой и обращенной назад сагиттальной вырезкой, а тонкие нижне-боковые участки чешуйчато вдвинуты между prootica. На границе с теменными костями передние дорсальные участки кости обращены к вершинам эпиптеригоидов небольшими слабо окостеневшими площадками.

Opisthotica – сохранились неполностью и их передние, верхние и боковые ограничения неясны. Границы с боковой затылочной, основной затылочной, слуховой и базисфеноидом на вентральной стороне черепа в основном не отличаются от тех же ограничений у сиодона или титанофонеуса. Передне-медиальные участки заднеушной кости в районе основной затылочной и базисфеноида утолщены и расширены в переднезаднем направлении. Область контакта со слуховой костью и базисфеноидом расплывчата вследствие слабого окостенения. Контакт заднеушной кости с базисфеноидом лежит не на уровне переднего края проксимального конца слуховой кости, как у сиодо-

на или титанофонеуса, а на уровне ее заднего края, т.е. занимает более ограниченный участок.

Prootica – короткие в переднезаднем направлении, высокие и массивные кости. Впереди они соединены отчетливым поперечным швом с базисфеноидом; в верхнебоковых отделах – с верхней затылочной костью, передние раздвоенные лепестки которой чешуйчато налегают сверху на медиальные отделы предушной кости. Шов с заднеушной костью, по-видимому, полностью зарастает и обе кости составляют единое образование. Переднеушные кости, соединенные с базисфеноидом у окончания его продольного глубокого желоба, образуют высокие и широкие медиальные пластиновидные отростки, сходящиеся в сагиттальном шве. По своему положению эти отростки соответствуют ложной спинке турецкого седла, описанной Татариновым [1965] у тапиноцефала-мосхопса. Передневерхние участки переднеушных костей несут обычные для британодид вырезки для выхода вены и тройничного нерва.

Basisphenoideum – отличается массивностью и шириной заднего отдела. Его контакт с основной затылочной костью на вентральной стороне отчетлив, хотя и несет следы неполного окостенения. Контакт с заднеушной лежит в слабо окостеневшей зоне, которая распространяется и на заднебоковые углы базисфеноида. С вентральной стороны базисфеноид несет широкий и глубокий продольный желоб. Последний начинается непосредственно за вентральным коротким гребнем, разделяющим отверстия сонных артерий на уровне их переднего края, затем расширяется и углубляется кзади, сохраняясь на переднем участке основной затылочной кости. Тело базисфеноида, разделенное срединным желобом, образует два расходящихся и расширяющихся назад массивных округлых валика, каждый из которых обращен задним неокостеневшим участком к овальному окну. Впереди базисфеноид соединен с медиальными участками птеригоидов глубоким ступенчатым швом, в задне-медиальных участках которого по внутренним сторонам базиптеригоидных отростков расположены видиевы каналы. С дорсальной стороны базисфеноид подразделяется на два отдела: передний – сравнительно низкий и уплощенный и задний, разделенный глубоким и длинным желобом, начинающимся сразу же за каналами сонных артерий и оканчивающимся у переднемедиальных участков переднеушных костей. Передний отдел базисфеноида разделен неглубоким, коротким, но широким желобом, который берет начало позади приподнятых и расширенных оснований вертикальных птеригоидных септ и проходит назад, суживаясь и заканчиваясь у основания дорсального отростка базисфеноида. В передней части этого желобка открываются сближенные видиевы каналы, которые разделены очень тонкой костной перемычкой. Основание базисфеноидного ростра лежит перед гипофизарной ямкой и медиальными каналами сонных артерий. Оно имеет в плане сечение равнобедренного треугольника, направленного вершиной вперед. Собственно базисфеноидный ростр представляет тонкую пластину, имеющую в боковом аспекте форму неравностороннего треугольника с тупым углом в основании ростра. От основания к вершине более вытянутый передний край ростра поднимается прямолинейно вверх и вперед под углом около 60° к основанию черепа. Верхняя точка его переднего клиновидного окончания проецируется далеко впереди видиевых каналов, между передними концами птеригоидных септ. Задний край ростра также прямой и проходит над гипофизарной ямкой назад и вверх параллельно валикам заднего отдела базисфеноида, его верхняя точка проецируется на базисфеноид несколько впереди переднеушных костей. Дорсальный край ростра был выпуклым и, возможно, окостеневал неполностью. Каналы сонных артерий, открытые на вентральной стороне двумя крупными и широко расставленными отверстиями, проходят в теле базисфеноида, сближаясь вверх и назад, и открываются дорсально двумя довольно крупными отверстиями, которые разделены тонкой костной перемычкой. Помимо этих основных каналов, обе артериальные ветви, продолжаясь дорсально, дают пять пар менее крупных отверстий. Первая из них открывается по бокам от главных отверстий, остальные четыре, менее крупные, открываются впереди, по боковым сторонам основания ростра. Боковые стороны заднего отдела базисфеноида круто наклонены латерально и в ниж-

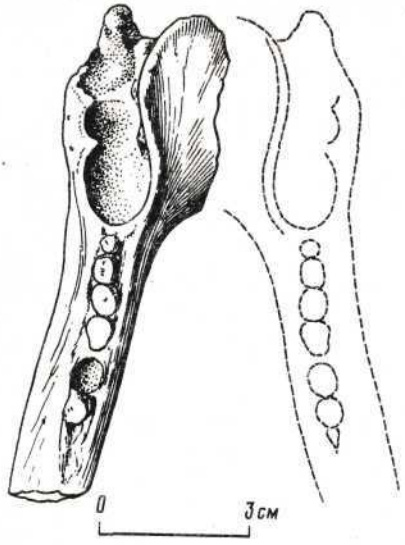


Рис. 22. Notosyodon sp.; экз. № 2608/1, фрагмент левой ветви нижней челюсти сверху; Оренбургская обл., Донгуз; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Tchudinov, 1968]

них участках слабо вогнуты. Задний отдел базисфеноида, на контакте с переднеушными костями, очень высокий и его боковые валики сзади почти достигают высоты спинки ложного седла. Задняя поверхность не видна, но дорсальный контакт базисфеноида с переднеушными костями и основной затылочной показывает слабую степень окостенения. В целом базисфеноид нотосиодона окостеневает значительно полнее, чем у сиодона или титанофонеуса.

Stapes – сохранилась только с левой стороны, где она имеет вид массивного костного столбика с расширенными концами. Округлый в сечении и слабо окостеневший проксимальный конец не имеет каких-либо отростков, а также четких контактов в области овального окна. Тело кости наклонено вниз и назад, расширено дорсовентрально и имеет овальное сечение. Дистальный конец своей широкой, кососрезанной и хорошо окостеневшей на голотипе площадкой обращен к задней ветви птеригоида. Задний отдел дистального конца кости в виде широкой листовидной пластинки налегает на переднебоковой край заднеушной кости. Контакт с квадратной костью не ясен.

Вместе с фрагментом черепа были найдены два одиночных зуба, относящиеся, по-видимому, к этому же черепу. Один из них – левый четвертый или пятый щечный зуб; другой, скорее всего, коронка правого третьего предклыкового нижнечелюстного зуба (рис. 20).

Верхний щечный зуб в сечении продольно-овальный, коронка его невысокая, почти втрое короче корня. Внешняя сторона коронки сильно выпуклая; лингвальная – слабо выпуклая. Вершина коронки несколько смещена назад от оси зуба, передний и задний края ее острые и снабжены тонкой пильчатой насечкой. Основание коронки на переходе к корню несет слабый кольцевой пережим. Поверхность корневой части зуба с концентрической кольчатой скульптурой, особенно подчеркнутой в основании (рис. 21).

Коронка нижнего третьего предклыкового зуба довольно крупная, с отогнутой назад вершинкой. Внешняя выпуклая сторона несет следы двух плоскостей истирания. Внутренняя сторона слабо вогнутая и в основании имеет глубокий костный воротничок, который в виде уступа или слабой пятки спускается по внутренней стороне к острому заднему краю коронки. От основания воротничка поднимаются сходящиеся к вершине редкие отчетливые ребра. Описанные зубы по своим особенностям мало отличаются от аналогичных по положению зубов археосиодона или титанофонеуса, но соответственно общей массивности черепа нотосиодона зубы также крупные и массивные.

Нижняя челюсть нотосиодона, которая условно отнесена к типовому виду, известна по фрагменту левой зубной кости с выпавшими предклыковыми зубами и клыком. Ее симфизный отдел невысокий, мощный и утолщенный. Ветви челюсти расходятся к сочленовным концам под небольшим углом. Высота челюсти в начале ряда щечных зубов меньше, чем в конце. Нижний край челюсти без подбородочного уступа. Внешняя сторона в области симфиза снабжена сетью желобков и мелких отверстий для поверхностных сосудов и нервов. Альвеолы предклыковых зубов и клыка сильно резорбированы. Судя по размерам альвеол, первый резец невелик, второй – крупнее, а последний четвертый резец приблизительно равен первому. Клык несколько крупнее третьего резца. Коронки щечных зубов повреждены. Первый щечный зуб наименее

крупный, имеет очень низкую приостренную коронку, которая с буккальной стороны отделена от корня слабым воротничком. Второй зуб вдвое крупнее первого. Его сохранившийся нижний участок коронки также несет воротничок. Третий и четвертый зубы крупнее второго и равны по величине. Пятый зуб не сохранился. Последний в ряду, шестой зуб равен третьему. Его коронка на сохранившемся лингвальном участке отделена от корня слабым воротничком и почти не выдается над краем челюсти. С лингвальной стороны зуба имеется небольшая альвеола с замещающим зубом, пильчатая вершина которого наклонена вперед. Сечения щечных зубов продольно-овальные (рис. 22).

Размеры (голотип). Ширина межглазничной области 60 мм; ширина затылочной области на уровне затылочного отверстия 142 мм; горизонтальный диаметр височной впадины 52 мм; длина четвертого щечного зуба 23 мм.

Замечания. Экземпляры, на которых основан типовой вид, происходят из двух местонахождений. Череп (ПИН № 2505, голотип) найден в местонахождении Жаксы-Карагала Актюбинской обл., фрагмент нижней челюсти (ПИН № 2608) на правом берегу р. Донгуз, против хут. Долматовского, в Соль-Илецком районе Оренбургской обл. На основании морфологических особенностей, присущим обоим экземплярам, автор пришел к заключению [Tchudinov, 1968], что оба упомянутые местонахождения одновозрастны и синхроничны местонахождениям ишеевской фауны.

Распространение. Нижнетатарский подъярус; Актюбинская, Оренбургская области.

Материал. Голотип № 2505/1, череп без предглазничной области; экз. № 2505/2, коронка третьего правого нижнечелюстного зуба; экз. № 2505/3, четвертый или пятый левый верхнечелюстной щечный зуб. Весь материал происходит из местонахождения Жаксы-Карагала Актюбинской обл. Экз. № 2608, фрагмент левой зубной кости без предклыковых зубов и клыков. Местонахождение на правом берегу р. Донгуз, против хут. Долматовского Соль-Илецкий района Оренбургская обл.

Род Mnemeiosaurus Nopcsa, 1928

Deuterosaurus: Seeley, 1894, c. 715, (pars): Ефремов, 1954, с. 103 (pars); Вьюшков, 1964, с. 255 (pars).
Mnemeiosaurus: Nopcsa, 1928, c. 19; Boonstra, 1965a, c. 235.
Uraniscosaurus: Nopcsa, 1928, c. 19.

Типовой вид – Mnemeiosaurus jubilaei Nopcsa, 1928; нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Диагноз. Сравнительно крупный хищный титанозух с высоким, узким черепом (не менее 40 см длиной) и большими круглыми глазницами. Дорсальные отростки предчелюстных костей очень длинные и узкие. Слезная кость крупная, удлиненная передне-дорсально. Задний край заглазничной дуги узкий; в надглазничном отделе предлобная, лобная и заглазничная кости образуют мощное утолщение. Скуловая дуга высокая, пластиновидная. Височная впадина крупная и ее нижний край опущен ниже уровня нижнего ограничения глазницы. Верхний участок впадины сильно смещен вперед и, захватывая теменную и лобную кости, почти нависает над уровнем переднего края глазницы. Верхнемедиальные участки височных впадин сильно сближены и разделены мощным и толстым гребнем, составленным теменными и лобными костями. Сошники узкие, глубоко вогнутые, парные, разделяющие длину и очень глубокую хоанную область. Бугры крыловидных и нёбных костей слабо обособлены и последние несут, по-видимому, по две-три пары зубов. Поперечные фланги крыловидных костей умеренно высокие. От уровня поперечных флангов по сагиттальным участкам крыловидных и нёбных костей к хоанам протягивается глубокий и широкий желоб. Квадратная кость массивная, высокая и очень широкая в верхнем отделе. Базисфеноид небольшой, узкий и слабо окостеневший. Клыки очень крупные, длинные, сжатые с боков, со слабо приостренными передним и задним краями и отогнутыми кзади вершинками. Щечные зубы с удлиненными сжатыми коронками. Зубная формула нижней челюсти 1?, C1, PC6-7.

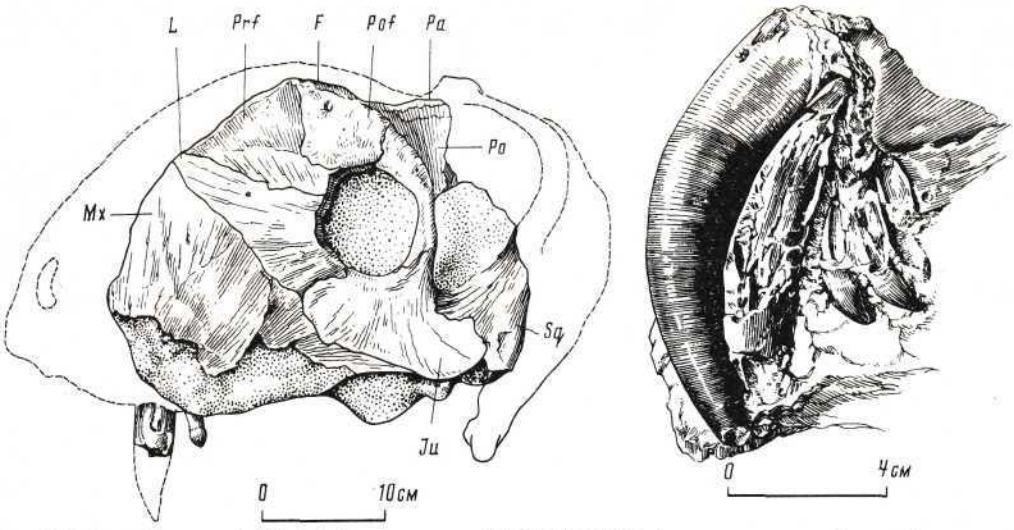


Рис. 23. Mnemeiosaurus jubilaei Nopcsa; голотип № 1954/2, ПИН, фрагмент черепа сбоку; Башкирская АССР, ?Каргалинские рудники; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Ефремов, 1954а]

Рис. 24. Admetophoneus kargalensis Efremov; лектотип № 1954/5, ПИН, фрагмент предглазничной области черепа сбоку; Оренбургская обл., Каргалинские рудники; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Ефремов, 1954а]

Состав. Род монотипический (табл. IV, фиг. 1; рис. 23).

Сравнение. Мнемейозавр отличается от всех родов семейства необычайно мощным и высоким, направленным вперед межвисочным гребнем и передне-дорсальным удлинением слезной кости.

Замечания. Нопча [Nopcsa, 1928] установил, что череп, отнесенный Сили [Seeley, 1894] к типовому виду дейтерозавра, в родовом отношении отличается от типового экземпляра Эйхвальда [Eichwald, 1860]. Родовое название, данное Нопча, распространялось лишь на часть черепа, описанного и изображенного Сили. Другая часть этого же черепа в виде фрагмента нёба была описана и ошибочно отнесена Нопча к другому роду – Uraniscosaurus, помещенному среди горгонопсид. Эта ошибка Нопча была вскрыта Ефремовым [1954а], который рассматривал оба родовых названия Нопча как синонимы рода Deuterosaurus. Ефремов дал детальное описание оригинала Сили и в той части, которая касалась мнемейозавра, этим автором были отмечены и изображены наиболее важные диагностические особенности: ограничение заглазничной дуги, форма слезной кости, специфика височных впадин и наличие теменного гребня.

Нопча и Бунстра относили этот род к тапиноцефалам и второй из авторов сближал мнемейозавра с мосхопинами (род Avenantia), указывая на сходство в строении теменной области. Следует заметить, что это указание лишено основания, и теменная и височная области у авенанции, как и у всех других тапиноцефалов, очень резко отличается от таковых у мнемейозавра сравнительно большой шириной, иной топографией костей и иным распространением височных впадин. Кроме того, Бунстра упустил явно не тапиноцефалоидное строение заглазничной дуги мнемейозавра, которая, вне сомнения, весьма сходна с заглазничной дугой других бритоподид и, по-видимому, дейтерозаврид. Наконец, наиболее важным отличием мнемейозавра является массивный межвисочный гребень, образованный удлиненными теменными и лобными костями, который включает теменное отверстие и разделяет далеко проходящие вперед верхние участки височных впадин. Эта особенность, отмеченная, но не подчеркнутая Бунстра, отличает мнемейозавра не только от других дейноцефалов, но и от бритоподид, у которых этот гребень иногда не выражен столь рельефно. Единственной и явно второстепенной осо-

бенностью инемейозавра остается удлиненная слезная кость. Переизучение материалов показало, что у ишеевского мосхопса этот отросток слезной кости не развит. Сходная форма слезной кости отмечена у эотериодонтов и эта особенность, по-видимому, обычна для ранних терапсид.

Приведенный выше диагноз, частично основанный на описаниях Ефремова и диагнозе Бунстра, значительно дополнен и расширен на основании новых материалов (череп, ПИН № 2629 из Оренбургской области, отнесенный автором к типовому виду рода), которые позволили более четко сформулировать родовую характеристику и уточнить положение рода среди дейноцефалов.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Род Admetophoneus Efremov, 1954

Admetophoneus: Ефремов, 1954а, с. 260; Орлов, 1958, с. 105; Olson, 1962, с. 70; Boonstra, 1963а, с. 190; Вьюшков, 1964, с. 250; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – A. kargalensis Efremov, 1954; нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Диагноз. Очень крупный бритоподид с высоким притупленным черепом (не менее 50 см длиной). Предклыковые зубы крупные, с лингвальными уступами и чередуются в очень глубоком прикусе. Верхние клыки сильно и равномерно изогнутые, удлиненно-овальных сечений; нижние – почти прямые, с вершинками в углублениях нёба. Щечные зубы сравнительно короткие, со слабо отогнутыми кзади кинжаловидными коронками. Бугры на нёбных костях почти округлые и несут по 10 зубов с короткими, вздутыми коронками. Верхний отдел лопатки значительно расширен. Плечевая кость со слабо развитым супинаторным гребнем и почти равными по величине надмыщелками.

Состав. Род монотипический (рис. 24).

Сравнение. Сходен с Doliosauriscus близкими размерами, но отличается сильно развитыми лингвальными уступами на предклыковых зубах и сильно изогнутыми клыками.

Замечания. Этот род основан на фрагментарных остатках и относится, по-видимому, к числу сборных. Ефремов [1954, с. 260] в качестве голотипа типового вида принял фрагменты двух черепов, происходящие из Каргалинских рудников. Первый из них, описанный и изображенный Ефремовым (ПИН № 1954/6), характеризуется очень длинными и крупными предклыковыми зубами, которые по всем своим особенностям напоминают зубы типичных ранних титанозухов, таких, как эстемменозух. Ни клыки, ни щечные зубы на этом экземпляре не сохранились, но по величине, форме и чередованию предклыковых зубов можно определенно полагать, что им соответствовали прямые и круглые в сечениях клыки и очень мелкие щечные зубы с обычными вздутыми коронками. В этом отношении фрагмент второго черепа (ПИН №1954/5) не соответствует первому, так как характеризуется сильно изогнутыми, саблевидными, уплощенными с боков клыками и наклоненными назад щечными зубами, которые имеют удлиненные и сжатые коронки со смещенными кзади вершинками. Кроме того, на этом фрагменте концы нижних клыков входят, как и у бритоподид, в углубления неба. Паратипы, указанные Ефремовым, – фрагмент нёба (ПИН №1954/4) и плечевая кость (ПИН № 273/1) – по своим бритоподидным особенностям полностью соответствуют фрагменту второго черепа. Неполнота последнего, однако, не исключает полностью принадлежности его к поздним эотериодонтам типа эотитанозуха, поскольку особенности, представленные на этом экземпляре, в значительной мере сходны в обоих семействах. В то же время, первый экземпляр (№ 1954/6) может принадлежать растительноядному титанозуху с очень крупными предклыковыми зубами, чередующимися в глубоком прикусе. В последней особенности Ефремов видел приспособление адметофонеуса к питанию крупной добычей и развитие предклыковых зубов связывал с раз-

витием крупных клыков, подчеркивая при этом общую для терапсид тенденцию к уменьшению щечных зубов. Однако у титанозухов с крупными изогнутыми клыками (например, у бритоподид) предклыковые зубы сравнительно невелики, а щечные – обычно отличаются острыми и довольно высокими коронками. В другом типе титанозуховых адаптаций (например, у эстемменозуха) очень крупные предклыковые зубы связаны с очень мощными, сравнительно прямыми и округлыми в сечении клыками, причем, нижние клыки обращены наружу, а щечные зубы снабжены невысокими булавовидными коронками. Таким образом, имеющиеся материалы допускают различную трактовку особенностей, что показывает, вероятно, искусственное объединение в адметофононеусе не менее чем двух родов. Однако разделение рода в силу неполноты материалов было бы преждевременным. Учитывая явные бритоподидные особенности перечисленных экземпляров (ПИН 1954/5, 1954/4 и 273/1), первый из них следует избрать лектотипом типового вида рода Admetophoneus.

Бунстра [Boonstra, 1963a, 1968b] рассматривал этот род в составе антеозаврид, однако указанные бритоподидные особенности делают это перемещение малообоснованным.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл.

Род Eosyodon Olson, 1962

Eosyodon: Olson, 1962, c. 59.

Типовой вид – Eosyodon hudsoni Olson, 1962, верхняя часть свиты сан-анжело; Техас.

Диагноз. "Небольшой бритоподид. Бедро слабо изогнутое с неотчетливо выраженными проксимальными трохантерными гребнями и межтрохантерной ямой. Нижняя челюсть с тремя или четырьмя удлиненными и слегка изогнутыми передними зубами. Щечные зубы короткие, конические, в числе не менее девяти и не составляют правильного ряда. Нёбная кость с задним отростком, несущим полукруглый ряд из пяти или шести слабых острых зубов, который обращен выпуклым краем в переднебоковом направлении. Ребра тонкие, двухголовчатые" [Olson, 1962, c. 59].

Состав. Род монотипический.

Замечания. В эволюционном отношении эосиодон и сиодон, как отмечает Олсон, весьма близки, хотя в строении челюстей, челюстных зубов, нёбных зубов и бедра первый несколько менее специализирован.

Олсон указывает, что два рода бритоподид – Archaeosyodon Tchudinov и Eosyodon Olson – были выделены независимо, и авторы подчеркивали более примитивный облик этих родов по сравнению с сиодоном. Олсон полагал, что североамериканский род более близок к сиодону, чем археосиодон. Однако фрагментарность остатков, характеризующих эосиодона, а также новые данные по археосиодону не подтверждают приведенного заключения, и помещение эосиодона среди бритоподид весьма условно. Олсон подчеркивает, что в целом эти рода не следует понимать в качестве некоей филетической линии в семействе бритоподид, как это могло бы показаться, судя по родовым названиям.

Распространение. Верхняя пермь, верхняя часть серии сан-анжело; Техас.

В наших коллекциях род Eosyodon не представлен.

Род Chthomaloporus Tchudinov, 1964

Chthomaloporus: Чудинов, 1964а, с. 93; Каландадзе и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – Ch. lenocinator Tchudinov, 1964; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Тазовый пояс легко построенный, узкий, клиновидного поперечного сечения в области вертлужных впадин. Крестцовые позвонки сросшиеся. Вертлужная

впадина большая, глубокая и резко очерченная. Задний отдел ее на контакте с подвздошной и седалищной костей разделен щелевидным зиянием. По переднему краю таза впереди вертлужной впадины имеется короткий мощный пальцевидный отросток. От переднего края впадины лобковые кости расходятся в стороны в виде наклоненных медиально крыльев; последние соединены в слабом симфизе и образуют желобчатое дно тазовой полости. Седалищные кости высокие, короткие и срастаются в симфизе, причем высота его достигает 40 мм.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Этот род резко отличается от всех родов семейства строением тазового пояса, который характеризуется сближенностью вертлужных впадин, большой высотой симфиза седалищных костей, наличием мощного пальцевидного выроста впереди вертлужной впадины под передним отростком крыла подвздошной кости. Кроме того, для этого рода характерно срастание тел крестцовых позвонков, не отмеченное у других родов семейства.

Замечания. Род отнесен к семейству условно, но его самостоятельность не вызывает сомнений благодаря крайней специфике в строении тазового пояса. В последнем границы швов в вертлужной впадине неразличимы, и не исключено, что обособленный пальцевидный отросток образован подвздошной костью. Вероятно, шов между подвздошной и лобковой костями проходит ниже этого отростка. Проведение границы выше отростка вряд ли верно, поскольку в этом случае она проходила бы почти по переднему краю контакта первого крестцового позвонка. Аналогичное образование было описано Ромером и Прайсом [Romer, Price, 1940] у примитивных пеликозавров-офиакодонтов. У последних по дорсальному краю тела лобковой кости впереди и ниже вертлужной впадины помещается боковой лобковый бугорок, который отмечает начало экстенсоров бедра (m. ambiens и m. pubotibialis). Характерно, что этот бугорок, как указывают Ромер и Прайс не выражен у прогрессивных пеликозавров и замещается у них мелкобугристой поверхностью по переднему краю таза впереди вертлужной впадины. Отсутствие бокового лобкового бугорка Вон [Vaughn, 1956] сопоставляет с развитием переднего отростка крыла подвздошной кости; наличие этого отростка обеспечивало свободное прохождение паховой связки над m. pubo-ischio-femoralis internus. Как считает Вон, образование переднего отростка крыла подвзошной кости связано с глубоким изменением дорсальной тазовой мускулатуры и увеличением поверхности для ягодичных мышц, что подчеркивает более "маммальное" положение тела и конечностей. У Chthomaloporus, в отличие от офиакодонтов костный выступ впереди вертлужной впадины расположен очень высоко, обособлен глубокой вырезкой от переднего отростка крыла подвздошной кости и занимает то же место впереди вертлужной впадины, которое у сфенакодонтов и эдафозавров отмечено неровной мелкобугристой поверхностью. У Chthomaloporus этот вырост служил, вероятно, началом прикрепления m. ambiens и части m. sartorius, а глубокая вырезка между выростом и крылом подвздошной кости пропускала m. pubo-ischio-femoralis internus и n. femoralis.

В строении тазового пояса у этого рода наряду с необыкновенно массивным пальцевидным отростком отмечаются и другие особенности: необычно большая высота медиального симфиза седалищных костей и срастание тел крестцовых позвонков, что подчеркивает очень прочную и жесткую конструкцию тазового пояса. Нечто подобное, но выраженное в меньшей степени, отмечено для титанофонеуса, у которого слабое окостенение и небольшая высота симфиза компенсируется образованием пары небольших костных выростов по внутренней стороне седалищных костей. Перечисленные особенности позволяют предполагать, что этот род характеризует какой-то иной тип специализации, не отмеченной до сих пор для приуральских терапсид.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Chthomaloporus lenocinator Tchudinov

Рис. 25

Chthomaloporus lenocinator: Чудинов, 1964а, с. 93, рис. 3.

Голотип – № 1758/17, ПИН; тазовый пояс в сочленении с крестцовыми позвонками; Пермская обл.; Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подярус; рис. 25.

Описание. Крестец из трех сросшихся позвонков. Сращение позвонков без заметного шва наблюдается на верхних боковых участках тел, причем с вентральной стороны между телами остаются короткие тонкие швы. Длина тел равномерно уменьшается от первого к третьему позвонкам. Позвонки глубоко амфицельные, снизу седловидные, с узкими хордальными каналами. Спинномозговой канал в виде удлиненного овала, широкого в основании и узкого вверху. Первое крестцовое ребро короткое и массивное; его дистальный конец более тонок и расширен, проксимальный – соединен с позвонком широким контактом, так что передний нижний участок ребра охватывает переднюю боковую поверхность тела. Дистальные концы всех трех ребер на контакте с подвздошной костью соприкасаются.

Тазовый пояс легко построенный, высокий, V-образного поперечного сечения. Вертлужная впадина очень большая, овальная, удлиненная и в передней половине более глубокая (рис. 25, *а*). В задней половине между подвздошной и седалищной костями имеется неширокая сквозная щель, края которой ограничены неровной мелкобугристой поверхностью костей. Возможно, этот разрыв между костями отчасти образован посмертным смещением, но более вероятно, что он указывает на слабое окостенение этого участка. Другие границы костей в вертлужной впадине неразличимы. Вертлужная впадина ограничена резким и высоким гребнем, который выполаживается в последней трети ее заднего отдела. Седалищные кости сращены в необычайно высоком килевидном симфизе, причем симфизный шов сохраняется только по дну внутренней полости таза. Подвздошные и лобковые кости соизмеримы в размерах, седалищные – значительно крупнее.

Верхний отдел подвздошной кости над вертлужной впадиной образует широкую крыловидную пластину. Передний, широкий и округлый отросток крыла, продолжаясь вниз, дает глубокую вырезку, ниже которой кость резко утолщается в массивный и толстый отросток, отчетливо обособленный от верхнего отдела подвздошной кости. На медиальной стороне крыла подвздошной кости по дорсальному краю прикреплений крестцовых ребер протягивается отчетливый гребень, от которого отходит слабая бороздчатость (места прикрепления осевой спинной мускулатуры), затухающая к дорсальному краю кости (рис. 25, *б*).

Лобковые кости длинные. Проксимальный отдел кости по переднему краю вертлужной впадины наиболее массивен. Впереди от проксимального отдела лобковые кости постепенно утончаются и плавно отгибаются в стороны, образуя широкие расходящиеся крылья, круто спадающие к невысокому симфизному шву. Передние широко разведенные участки костей составляют широкий и отлогий желоб, который, продолжаясь назад, приобретает V-образное поперечное сечение. Задние медиальные участки лобковых костей позади запирательного отверстия слиты в высокий и узкий киль, продолжающийся на седалищные кости. Запирательное отверстие удлиненно-овальное, латерально ограничено массивным стержнем лобковой кости, медиально – ее тонким пластинчатым участком.

Седалищная кость длинная и очень высокая. Вертлужный отдел ее массивный, с резко выраженным гребнем, который затухает в задней половине вертлужной впадины у щелевидного зияния, разделяющего задние участки подвздошной и седалищной костей. Ниже гребня вертлужной впадины седалищная кость резко утончается и образует широкую вогнутую поверхность; внутренняя сторона кости до симфизного шва также вогнута. Симфиз необыкновенно высокий, узко килевидный и наибольшая высота его составляет 40 мм. Передневерхний край седалищной кости в области контакта

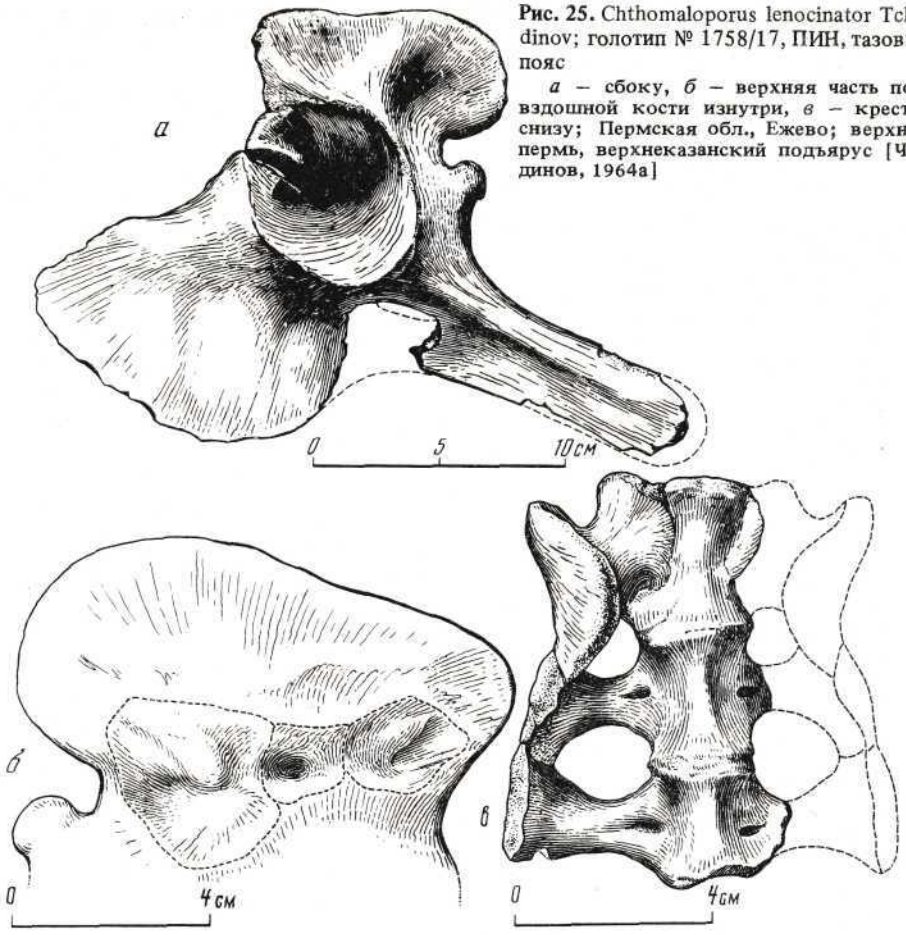


Рис. 25. Chthomaloporus lenocinator Tchudinov; голотип № 1758/17, ПИН, тазовый пояс

а — сбоку, *б* — верхняя часть подвздошной кости изнутри, *в* — крестец снизу; Пермская обл., Ежево; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [Чудинов, 1964а]

с лобковой очень тонкий и соединение костей на этом участке, вероятно, в значительной степени оставалось хрящевым.

Размеры (голотип). Общая длина тел трех крестцовых позвонков 80 мм; длина крыла подвздошной кости 100 мм; высота тазового пояса 185 мм; его максимальная длина 220 мм; горизонтальный диаметр ацетабулярной впадины 70 мм; ее вертикальный диаметр 55 мм.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Голотип № 1758/17, тазовый пояс в сочленении с крестцовыми позвонками. Местонахождение у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

СЕМЕЙСТВО DEUTEROSAURIDAE SEELEY, 1894

Диагноз. Примитивные, по-видимому, растительноядные дейноцефалы с укороченным, узким и высоким черепом, лишенным сильного пахиостоза. Глазницы средней величины и расположены на середине высоты черепа. Височная впадина крупная, с нижним краем на уровне нижнего края глазницы. Скуловая дуга умеренно высокая, без пахиостозных утолщений, заглазничная — узкая, стержневидная. Зубная кость крупная, высокая, но сравнительно тонкая, со слабо утолщенным и расширенным альвеолярным краем. Симфизная область слабая, без подбородочного уступа. Предклы-

ковые зубы сравнительно мелкие, с умеренно развитыми пятками и лингвальными гребнями. Клыки укороченные, почти круглые в сечениях. Щечные зубы немногочисленные, мелкие, невысокие, с булавовидными коронками.

Состав. Один род: Deuterosaurus Eichwald, 1960.

Замечания. Сили [1894], выделивший семейство, указывал на сходство дейтерозаврид с фтинозухидами (ропалодонтидами) и предлагал выделить тех и других в особую группу Deuterosauria. Позднее этот же автор [Seeley, 1897] отметил сходство дейтерозаврид и дицинодонтов в строении черепа и подчеркнул териодонтовую дифференциацию зубов у дейтерозаврид и фтинозухид. Уотсон [Watson, 1914] рассматривал дейтерозаврид в составе дейноцефалов и позднее [Watson, 1921] указывал на их несомненное сходство с южноафриканскими тапиноцефалами и включил их в состав последних. Нопча [Nopcsa, 1928] подчеркнул близкое сходство семейства с пеликозаврами и сузил характеристику семейства и рода, базируясь на типовом виде Эйхвальда [Eichwald, 1860].

Детальная характеристика семейства дана Ефремовым [1954а]. По его данным, дейтерозавриды и бритоподиды стоят в начале дивергенции дейноцефалов на растительноядных тапиноцефалов и хищных титанозухов. Дейтерозавриды, как указывает Ефремов, постепенно приобретавшие тапиноцефалоидный тип зубов, обладают еще очень многими особенностями хищных крупных пеликозавров и поздних титанозухов. Совмещение растительноядных зубов с хищными клыками ставит дейтерозаврид, по мнению этого автора, особняком среди всех известных дейноцефалов СССР и Южной Африки, за единственным исключением рода Lamiasaurus. Последний был описан Уотсоном [1914] по двум фрагментам различных черепов как тапиноцефал, обладающий большими клыками. Помимо наличия клыков, Ефремов видел в "ламиазавре" общие с дейтерозавром особенности в строении черепа и предклыковых тапиноцефалоидных зубов. Несмотря на то что позднее "ламиазавр" рассматривался Уотсоном и другими исследователями в синонимике других родов, Ефремов ошибочно поместил его среди дейтерозаврид, как реально существующий род, который вместе с дейтерозавром составлял своеобразное семейство растительноядных дейноцефалов, совмещающих признаки титанозухов и тапиноцефалов. Дальнейшие исследования не дали находок "ламиазавра" и, по мнению автора, его отсутствие в южноафриканских местонахождениях может быть следствием того, что южноафриканские дейноцефалы – поздние специализированные группы, четко разделенные по способу питания на две адаптации: длиннорылых титанозухов с клыками и обычно короткорылых бесклыковых тапиноцефалов.

Ревизия дейтерозаврид проведена Бунстра [Boonstra, 1965a]. По его мнению, у дейтерозаврид нет отчетливых типично тапиноцефалоидных особенностей, но наблюдается совмещение признаков антеозаврид и титанозухид. В числе первых указаны: 1) короткая серия вздутых лопатковидных заклыковых зубов; 2) довольно длинные резцы с лингвальным уступом, более развитым, нежели у хорошо известных антеозаврид; 3) медиальная протяженность квадратно-скуловой кости не превышает ее длины на боковой поверхности; 4) слабый подъем альвеолярного края предчелюстных костей; 5) высота лицевой области, вероятно, превосходит ее ширину; 6) слабая височная дуга и глубокая височная впадина. Среди титанозухидных особенностей отмечены: 1) взаимное чередование верхних клыков с нижними, проходящими снаружи верхней челюсти; 2) отсутствие выроста на угловой кости и общий малый пахиостоз. Обе группы перечисленных признаков, по мнению этого автора, дают основание рассматривать дейтерозаврид в составе инфраотряда Anteosauria.

Рассмотрим первую группу признаков: 1) короткая серия зубов свойственна не только для антеозаврид, но и для тапиноцефалид, а иногда и титанозухид; вздутые лопатковидные коронки характерны также для титанозухов и тапиноцефалов; 2) резцы дейтерозаврид не длинные, но с хорошо развитой пяткой (как справедливо отмечает сам Бунстра), что свойственно тапиноцефалам; 3) положение и развитие квадратно-скуловой кости сходно и у других дейноцефалов, включая бритоподид и та-

пиноцефалид; отсутствие подъема альвеолярного края наблюдается у титанозухов и тапиноцефалов; 5) их отношение неизвестно вследствие неполноты и явной деформации черепа; 6) височная впадина действительно низко расположена, как и у бритоподид, но ее ограничение, особенно в заднем участке, неизвестно.

Вторая группа, титанозухидные признаки: 1) аналогичное чередование зубов свойственно не только титанозухидам, но за немногими исключениями (некоторые бритоподиды) практически всем дейноцефалам; 2) ангулярный вырост не имеет важного систематического значения, по крайней мере для таксона инфраотряда; степень же пахиостоза крыши черепа для дейтерозаврид практически неизвестна. Среди перечисленных особенностей Бунстра не упоминает, что нижняя челюсть дейтерозаврид высокая и тонкая, как у тапиноцефалов, но отличается менее мощным симфизом. Таким образом, дифференциация дейтерозаврид по инфраотрядным особенностям менее определенна, чем представлялось Бунстра, и в целом дейтерозавриды сходны с ранними титанозухами и тапиноцефалами, как и полагал Ефремов. Тапиноцефаловые особенности дейтерозаврид несколько занижены Бунстра, хотя, по-видимому, основным критерием остается строение зубов, что само по себе не дает достаточно надежных оснований. Принадлежность дейтерозаврид к антеозаврам (в понимании Бунстра) более проблематична, нежели их принадлежность к подотряду титанозухов, и автор рассматривает это семейство среди титанозухов. В понимании объема семейства автор вслед за Эйхвальдом [1860], Нопча [1928] и Бунстра [1965а] принимает узкую характеристику семейства и рода, вытекающую лишь из материалов Эйхвальда.

Род Deuterosaurus Eichwald, 1860

Deuterosaurus: Eichwald, 1860, с. 1609; Seeley, 1894, с. 702, (pars); Nopcsa, 1928, с. 19; Ефремов, 1954а, с. 103; Вьюшков, 1964, с. 265 (pars); Boonstra, 1965a, с. 234; Каландадзе, Очев, Татаринов, Чудинов, Шишкин, 1968, с. 85.

Типовой вид – Deuterosaurus biarmicus Eichwald, 1860; нижнетатарский подъярус; Башкирская АССР.

Диагноз. Сравнительно крупный дейноцефал с узким черепом (около 35 см длиной). Медиальная протяженность квадратно-скуловой кости не превышает ее длину на боковой поверхности. Параквадратное отверстие небольшое. Затылочный мыщелок крупный, округлый, направленный назад. Челюстное сочленение по отношению к затылочному незначительно смещено вперед, но сильно опущено ниже уровня зубного ряда. Подбородочный уступ нижней челюсти не выражен. Щечные зубы с вздутыми булавовидными невысокими коронками. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{6}{6?}$.

Состав. Род монотипический (рис. 26).

Замечания. Родовое и видовое названия были предложены Эйхвальдом [1846, с. 457]. Позднее этот автор [Eichwald, 1848] описал без изображения под этим родовым названием часть позвоночника (ПИН № 1954/10) и ребра (ПИН № 1954/15) из Ключевского рудника Башкирской АССР. В 1860 г. Эйхвальд расширил описание рода и вместе с отмеченными фрагментами изобразил и описал неполный череп (ПИН №1954/1), происходящий также из Ключевского рудника, но с точным указанием места находки. Сили [1894] отнес к типовому виду рода неполный череп, состоящий из двух фрагментов (ПИН № 1954/2), характеризующихся мощным пахиостозом надглазничной области, обособленным теменным гребнем, далеко смещенными впереди дорсальными участками височных впадин, передне-дорсальным удлинением слезной кости, узкими вогнутыми сошниками, уплощенными клыками и высокими, сжатыми с боков коронками щечных зубов. Оригинал Сили был переизучен Нопча [1928]. Большая часть фрагмента (верхний отдел черепа) была отнесена автором к новому роду Mnemeiosaurus, а участок нёба, который, по мнению Нопча, не соответствовал верхней части своими меньшими размерами, был отнесен к новому роду Uraniscosaurus. Для обоих родов Нопча дал совершенно ошибочные реконструкции и поместил первый род в семейство тапиноцефалид, а второй – среди горгонопсид. Как позднее показал

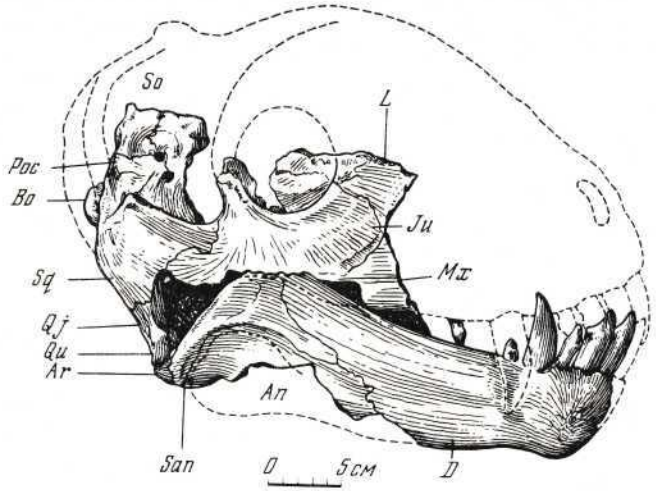


Рис. 26. Deuterosaurus biarmicus Eichwald; голотип № 1954/1, ПИН, фрагмент черепа сбоку; Башкирская АССР, Ключевской рудник; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Ефремов, 1954а]

Ефремов [1954а], в этом разъединении двух кусков одного черепа была ошибка Нопча. Ефремов, следуя Сили, рассматривал оригинал Сили в составе типового вида дейтерозавра и, естественно, "новые" роды Нопча были отнесены Ефремовым в синонимику рода Deuterosaurus. По типовому экземпляру Эйхвальда (ПИН № 1954/1) и оригиналу Сили (ПИН № 1954/2) Ефремов дал реконструкцию черепа типового вида и расширенный диагноз рода Deuterosaurus. В силу неполноты оба черепа практически мало сопоставимы и, объединяя их, Ефремов мог базироваться лишь на очень немногих общих деталях в строении заглазничной и скуловой дуг, нижнего ограничения височной впадины, неполно сохранившихся зубов и мозговой коробки. Действительно, нижняя часть заглазничной дуги сходна на экземплярах Эйхвальда и Сили; верхнее же, пахиостозное ограничение глазницы "дейтерозавра", отнюдь не вытекающее из типового экземпляра, дано Ефремовым по оригиналу Сили. Скуловая дуга и нижнее ограничение височной впадины весьма сходно на обоих черепах и подчеркивает, по моему мнению, сходство Deuterosaurus с ранними бритоподидами, так же как и строение мозговой коробки, на что указывал и сам Ефремов.

Трактовка зубной системы дейтерозавра, основанная Ефремовым преимущественно на типовом экземляре, не вызывает сомнений, хотя тапиноцефалоидная природа зубов для рода была неоправданно усилена по другим зубам, которые в действительности не имеют отношения к дейтерозавру. Однако для идентификации зубов на обоих экземплярах не имелось достаточных оснований. Различие в положении клыков Ефремов объяснял общей деформацией черепов, которая, по мнению автора, мало влияет на изменение положения клыков. Совершенно очевидно, что верхние клыки дейтерозавра (ПИН № 1954/1) на типовом экземпляре Эйхвальда очень сильно отогнуты вперед и имеют почти круглое поперечное сечение. На оригинале Сили (ПИН № 1954/2) клыки направлены вниз и отличаются удлиненно-овальным сечением. Дейтерозавровый облик щечных зубов на втором черепе, возможно, усилен Ефремовым, так как на реконструкции Сили единственный сохранившийся первый верхний щечный зуб был показан со сравнительно длинной и сжатой с боков коронкой.

Сравнение типового экземпляра Эйхвальда, подкрепленное новыми материалами из Южного Приуралья, показало, что оригинал Сили в действительности принадлежит самостоятельному роду Mnemeiosaurus, который условно помещен среди бритоподид.

В составе рода Deuterosaurus Ефремов установил второй, как он полагал, более поздний вид – D. gigas, характерный для верхних горизонтов медистых песчаников

Южного Приуралья. В качестве голотипа для этого вида Ефремов избрал изолированные зубы (ПИН № 1955/3, 1955/4 и 1955/5) – оригиналы Траутшольда [Trautschold, 1884], отнесенные последним автором к типовому виду рода. Точных указаний о происхождении этих зубов и их принадлежности к одному черепу не сохранилось, но Ефремов справедливо полагает, что они происходят из верхних горизонтов Каргалинских рудников. К этому же виду Ефремов отнес и зуб из Каргалинских рудников, описанный Твелветризом [Twelvetrees, 1882a] и Сили [Seely, 1888a] как зуб дейтерозавра из коллекций Британского музея (Brit. Mus., № 303). Относительно первых трех зубов, описанных и изображенных Ефремовым [1954a], Бунстра [1965a] высказал верное предположение о их принадлежности к "улемозавру". Благодаря находке нового черепа мосхопса (улемозавра) также из района Каргалинских рудников, обладающего почти полным комплексом аналогичных зубов, стало очевидным, что второй вид дейтерозавра, по крайней мере частично, становится синонимом рода Moschops.

Последняя ревизия рода была предпринята Бунстра [1965a]. Этот автор справедливо отметил важные различия между типовым экземпляром Эйхвальда и оригиналом Сили и, следуя Нопча, восстановил первое родовое название, отнесенное к верхней части черепа. Поскольку этот фрагмент был соединен Ефремовым по линии точного контакта с фрагментом нёба в единое целое, постольку Бунстра дает общее описание черепа и, не упоминая о роде Uraniscosaurus Nopcsa, целиком распространяет описание на Mnemeiosaurus. Отличия мнемейозавра от рода Deuterosaurus показаны верно, но далее Бунстра, как и Нопча, ошибочно относит мнемейозавра к тапиноцефалидам (мосхопинам), указывая на сходство височной области черепа.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Башкирская АССР.

СЕМЕЙСТВО ESTEMMENOSUCHIDAE TCHUDINOV, 1960

Диагноз. Среднего размера или крупные растительноядные титанозухи до четырех метров длиной, с массивным скелетом и черепом. Утолщения костей крыши черепа в заглазничной области всегда резко выражены. В предглазничной и скуловой области костные выросты и утолщения могут отсутствовать. Поверхность костей крыши черепа гладкая или грубоморщинистая и бугристая. Глазницы небольшие. Надглазничная область утолщена в различной степени. Заглазничная дуга широкая, пластиновидная или узкая стержневидная. Предглазничная область длинная и слабо суженная или укороченная и широкая. Лобно-теменная область широкая, короткая и массивная. Затылочная область вогнутая, с резко выраженным сагиттальным гребнем. Поперечные фланги птеригоидов и нёбный бугор высокие и массивные. Задний участок сошника, нёбный бугор и поперечные фланги птеригоидов несут мелкие зубы. Челюстные мыщелки далеко впереди затылочного сочленения. Слуховая кость массивная, с крупным отверстием. Нижняя челюсть с массивным симфизом и мощным отогнутым вниз ретроартикулярным отростком. Наружный край челюсти позади клыков широкий и утолщенный. Венечная кость развита. Клыки округлые в сечении и широко расставленные. Нижнечелюстной ряд многочисленных щечных зубов с зазубренными режущими коронками смещен к внутреннему краю челюсти. Комплекс атлас-аксис крупный и массивный, примитивного пеликозаврового типа. Шейные и передние туловищные позвонки с хорошо развитыми интерцентрами. Грудина окостеневает. Тазовый пояс широкий, обычно тонкостенный. Вертлужная впадина глубокая, чашевидная, с массивным надацетабулярным выступом. Иногда развиты кожные окостенения.

Состав. Шесть родов: Rhopalodon Fischer, 1841; Parabradysaurus Efremov, 1954; Estemmenosuchus Tchudinov, 1960; Molybdopygus Tchudinov, 1964; Anoplosuchus Tchudinov, 1968и Zopherosuchus Tchudinov, gen. nov.

Замечания. Семейство было установлено по единственному роду, занявшему вполне обособленное положение среди дейноцефалов. Новые материалы позволили дополнить состав семейства, а также уточнить и расширить прежний диагноз. Эти из-

менения касаются не только уточнения специфических особенностей семейства и его взаимоотношений с другими семействами, но и имеют отношение к характеристике различных групп дейноцефалов.

Эстемменозухиды, южноафриканские титанозухи и тапиноцефалы имеют весьма близкое строение нижней челюсти. Массивность и толщина ветвей челюсти постепенно убывают к короноидному отделу; ряд щечных зубов расположен у лингвального края, а наружный край, латерально от щечных зубов, расширен в виде площадки, которая сужается и исчезает к концу зубного ряда. У перечисленных дейноцефалов, включая и дейтерозаврид, сочленовная кость нижней челюсти снабжена сильно развитым ретроартикулярным отростком. У хищных дейноцефалов нижняя челюсть утолщена лишь в симфизном отделе, оставаясь тонкой и высокой на большей части длины, а крючковидный ретроартикулярный отросток развит слабо.

Вопрос о сходстве и различиях эстеменнозухид с южноафриканскими дейноцефалами затрагивался ранее [Чудинов, 1960, 1964а, 1968а]. Новые данные позволили внести некоторые дополнения о строении черепа и зубной системы. Предклыковые зубы эстемменозухид, в отличие от южноафриканских дейноцефалов, значительно крупнее и на лингвальной стороне лишены пяткообразного уступа. Клыки, круглые в сечении, широко расставлены и отогнуты в стороны. Корни клыков короткие и сильно утолщенные. Многочисленные послеклыковые зубы эстемменозухид по форме коронок часто сходны с аналогичными зубами титанозухид (Parascapanodon) и джонкериид (Jonkeria), но почти вдвое меньше по размерам. По данным Бунстра [Boonstra, 1952], нижняя челюсть титанозухид и джонкериид имеет хорошо развитую короноидную кость, которая, по-видимому, также свойственна всем эстемменозухидам. Определенно эта кость имеется и у приуральских бритоподид, хотя у двух наиболее известных родов этого семейства она не была описана. Из других особенностей эстемменозухид следует отметить наличие в слуховой кости очень крупного стапедиального отверстия. Последнее, в меньшей степени развитое, имеется у южноафриканских тапиноцефалов—струтиоцефалид, но отсутствует у русских мосхопид [Татаринов, 1965] и хищных приуральских бритоподид. Среди эстеменнозухид род Anoplosuchus общей формой черепа, умеренным развитием костных утолщений в лобно-теменной области и строением нижней челюсти в наибольшей степени напоминает южноафриканских титанозухов и тапиноцефалов. Однако на фоне сходства существенные различия в деталях общего плана строения черепа не дают оснований сближать эстемменозухид ни с одним из указанных южноафриканских семейств. Весьма показательно, что различия в строении лобно-теменной области черепа эстемменозухид (таких, как Anoplosuchus или Zopherosuchus) при сравнении эстемменозухид с эотитанозухидами (и другими эотериодонтами) Приуралья выступают как черты сходства. Здесь следует оттенить некоторую условность в отнесении аноплозуха и эоферозуха к эстемменозухидам, поскольку признаки, объединяющие их, принадлежат в значительной мере к числу примитивных дейноцефаловых признаков. Остаются также некоторые сомнения в принадлежности рода Molybdopygus к указанному семейству. Посткраниальные остатки, на которых основан род, отличаются необычной массивностью, что делает маловероятной его принадлежность к какому бы то ни было другому семейству дейноцефалов.

Род Rhopalodon Fischer, 1841

Rhopalodon: Fischer, 1841, с. 463; Eichwald, 1848, с. 138 (pars); 1860, с. 1615 (pars); Seeley, 1894a, с. 693, (pars); Watson, 1921, с. 89 (pars); Ефремов, 1954а, с. 330; Чудинов, 1964г, стр. 288; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 87.

Non Rhopalodon: Штукенберг, 1898, с. 71; Nopcsa, 1928, с. 19.

Типовой вид – Rh. wangenheimi Fischer, 1841; нижнетатарский подъярус; Башкирская АССР.

Диагноз. Нижняя челюсть высокая, массивная. Наружный край зубной кости в клыковом отделе расширен. Щечные зубы редкие, булавовидные, вдвое меньше клы-

ков. Коронки зубов с зазубренными острыми краями. Наружные стороны коронок вздутые, внутренние уплощенные.

Состав. Род монотипический.

Замечания. Под этим родовым названием, начиная с работ Фишера [Fischer, 1841], фигурировало несколько родов и видов, которые, как показал Ефремов (1954а), принадлежат большей частью к родам Brithopus и Deuterosaurus. Ефремов [1954] и автор [Чудинов, 1964 г] условно рассматривали этот род в составе семейства венюковиид; при этом автор указывал также на вероятную принадлежность ропалодона к семейству эстемменозухид. Наличие крупного клыка, отмеченного Эйхвальдом [1848] на голотипе, расширение клыкового отдела челюсти, щечный ряд ровных, редких булавовидных зубов определенно говорят о принадлежности этого рода к семейству эстемменозухид.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Башкирская АССР.

Rhopalodon wangenheimi Fischer

Рис. 27

Rhopalodon wangenheimi: Fischer, 1841, с. 463, табл. VII, фиг. 1; Eichwald, 1849, с. 138: 1860, с. 1615, табл. LVIII, фиг. 9–11; Ефремов, 1954а, с. 330, табл. XIII, фиг. 1; Чудинов, 1964 г, с. 288, рис. 266; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 87.

Non Rhopalodon wangenheimi: Штукенберг, 1898, с. 301; Nopcsa, 1928, с. 19.

Голотип – фрагмент левой ветви нижней челюсти, описанный и изображенный Фишером [Fischer, 1841, с. 463; табл. VII, фиг.1]. Номер голотипа и место хранения неизвестны; Башкирская АССР, Ключевской рудник; нижнетатарский подъярус; рис. 27.

Описание. Фишер привел изображение и очень краткое описание вида, отметив для зубов зазубренность коронок и наличие шеек. Более детальное описание дал Эйхвальд [1848, 1860], который отметил в челюсти девять зубов, слегка наклоненных "вперед". В действительности, как видно на рисунке, приводимом Фишером и позднее Эйхвальдом [1860], коронки зубов наклонены кзади. Дополнительно этот автор отмечает приостренность зубов по переднему и заднему краям, где коронки зазубрены. Рисунки, приводимые Фишером [Fischer, 1841] и Эйхвальдом [Eichwald, 1960], дают несколько различное представление о форме и величине коронок зубов. Первый автор изображает зубы (при одной и той же высоте и длине фрагмента челюсти) с меньшей высотой коронок при отчетливо выраженных шейках и более тонких корнях. Поэтому рисунок Фишера заметно отличается от такового у Эйхвальда более редким расположением зубов и большей булавовидностью их коронок. Эйхвальд изобразил лишь семь щечных зубов; два последующих зуба, изображенные Фишером, показаны обломанными. Судя по длине фрагмента и положению последних зубов, общее число их составляло не менее 11–12. Дополнительно Эйхвальд отмечает в расширенном участке кости присутствие корня крупного клыка, не замеченного Фишером. Клык по величине превышает щечные зубы и его коронка, судя по положению корня, была отогнута вперед. На рисунке Эйхвальда показан отколотый край зубной кости, за которым видна полоска пластинчатой кости. Высота ее на уровне девятого щечного зуба 9 м.

Инв. №1432.

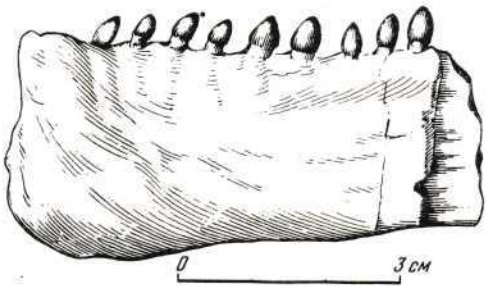


Рис. 27. Rhopalodon wangenheimi Fischer; голотип (коллекционный номер и место хранения неизвестны), фрагмент левой ветви нижней челюсти сбоку; Башкирская АССР, Ключевской рудник; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Fischer, 1841]

Размеры (голотип). Максимальная длина фрагмента нижней челюсти по верхнему краю 55 мм; высота симфизного отдела 29 мм; высота на уровне девятого щечного зуба 23 мм; максимальная высота коронок 6 мм [по: Фишер, 1841].

Распространение. Нижнетатарский подъярус; Башкирская АССР.

Материал. Голотип, найденный В. Кваленом в 1839 г. в Ключевском руднике, по-видимому, утерян.

Род Parabradysaurus Efremov, 1954

Rhopalodon: Штукенберг, 1898, с. 71.

Parabradysaurus: Ефремов, 1954а, с. 323; Чудинов, 1957а, с. 60; 1964 г, с. 224; Olson, 1962, с. 81; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 82.

Типовой вид – Parabradysaurus udmurticus Efremov, 1954; верхнеказанский подъярус; Удмуртская АССР.

Диагноз. Нижняя челюсть очень высокая с утолщенным альвеолярным краем. Коронки тесно помещенных щечных зубов выпуклые снаружи и уплощенные с внутренней стороны, несут от 11 до 14 ступенчато расположенных зубцов. Замещающие зубы с приостренной вершинкой и более крупными зубцами.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Парабрадизавр в отличие от рода Rhopalodon характеризуется более высокой нижней челюстью, утолщением альвеолярного края зубной кости и тесно помещенными щечными зубами. Общим строением челюсти и текодонтными зубами с выпуклыми буквально коронками парабрадизавр наиболее близко примыкает к роду Estemmenosuchus.

Замечания. Штукенберг [1898] не дал описания этой формы, но отнес ее к роду Rhopalodon, Ефремов [1954а] полагал, что эта форма не имеет отношения к к роду Rhopalodon, как и вообще к дейноцефалам, и предложил новое название. Как видно из названия, парабрадизавр первоначально рассматривался в составе примитивных парейазавроидов [Ефремов, 1941, 1954а], причем в качестве критерия для этого послужило наличие булавовидных зазубренных коронок зубов, внешне весьма сходных с зубами парейазавров. Позднее, с открытием в верхней перми СССР казеид, обладающих довольно сходным строением зубов, Ефремов [1956] сближал этот род с родом Ennatosaurus. Однако у последнего корни зубов слабо обособлены от коронок и вершинки отогнуты лингвально. Представления о "парейазавровой" природе парабрадизавра разделялись и автором [Чудинов, 1957а] и только открытие эстемменозухид позволило поставить вопрос о пересмотре систематической принадлежности парабрадизавра [Olson, 1962; Tchudinov, 1965; Чудинов, 1964, 1968б, 1969]. В пользу несомненной принадлежности этого рода к эстемменозухидам говорит очень высокая нижняя челюсть с расширенным краем зубной кости, образующим хорошо выраженную наклонную площадку снаружи от края щечных зубов и типично текодонтные зубы с длинными суженными корнями и высокими обособленными лопатковидными зубчатыми коронками.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Удмуртская АССР.

Parabradysaurus udmurticus Efremov

Рис. 28

Rhopalodon murchisoni: Штукенберг, 1898, с. 71.

Rhopalodon wangenheimi: Штукенберг, 1898, с. 301.

Parabradysaurus udmurticus: Ефремов, 1954, с. 323, рис. 69; Чудинов, 1957а, с. 60, рис. 40; 1964 г, с. 224, рис. 167; Olson, 1962, с. 81; Каландадзе и др., 1968, с. 82.

Голотип – № 2/1727, ЦНИГРмузей; фрагмент правой ветви нижней челюсти со щечными зубами; Удмуртская АССР, правый берег р. Камы у д. Межевая, ниже г. Сарапула; верхнеказанский подъярус; рис. 28.

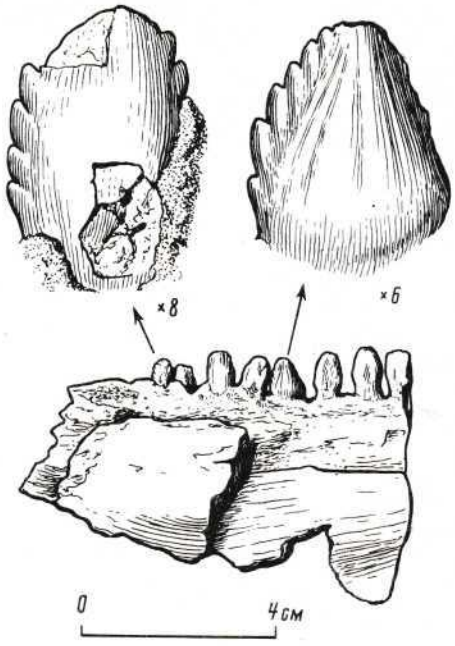


Рис. 28. Parabradysaurus udmurticus Efremov; голотип № 2/1727, Музей ЦНИГР, фрагмент правой ветви нижней челюсти снаружи, вверху показаны увеличенные щечные зубы; Удмуртская АССР, Межевая; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [Ефремов, 1954а]

Описание. Сохранившийся фрагмент челюсти представляет, по-видимому, правую заднюю половину зубной кости с восемью зубами щечного ряда. Зубная кость высокая, со слабо расширенным внутрь альвеолярным краем. Вдоль наружного края имеется круто наклоненная вниз желобовидная площадка до 15 мм шириной. Основания коронок зубов отделены от края челюсти в отличие от зубов у парейазавров лишь незначительным промежутком. Внешние стороны коронок выпуклые, особенно в основании, где отделены от корневой части отчетливой шейкой. Передний и задний края коронок острые, зазубренные, вершинки – ланцетовидные. Внутренняя поверхность коронок уплощенная, с затухающей к основанию редкой струйчатостью. Величина зубов и высота зубного ряда постепенно уменьшаются к заднему концу челюсти. Размерами, общей формой, строением зубов, высотой челюсти и развитием на ней наклонной наружной площадки этот вид близок к Estemmenosuchus mirabilis. Однако крайняя фрагментарность материала ставит предел установлению сходства и различий по более важным морфологическим особенностям.

Размеры (голотип). Максимальная длина фрагмента челюсти 93 мм. Высота по переднему краю 45 мм, по заднему – 30 мм. Максимальная высота зубов 9 мм, ширина – 6 мм.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Удмуртская АССР.

Материал. Голотип № 2/1727, фрагмент правой ветви нижней челюсти со щечными зубами. Найден А.А. Штукенбергом на правом берегу р. Камы, у д. Межевая ниже г. Сарапула в Удмуртской АССР.

Род Estemmenosuchus Tchudinov, 1960

Estemmenosuchus; Чудинов, 1960, с. 87; 1964а, с. 96; 1964 г, с. 252; 1968а, стр. 18; Tchudinov, 1961, с. 79; Olson, 1962, с. 79; Boonstra, 1963а, с. 188; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – E. uralensis Tchudinov, 1960; верхнеказанский подъярус; Пермская обл. Очерский район, д. Ежово.

Диагноз. Череп крупный, расширенный в скуловой области. Поверхность предглазничной области несет грубую морщинистую скульптуру и многочисленные костные выросты и утолщения. Лобно-теменная область имеет пару одиночных или раздвоенных выростов, а скуловая – необычайно массивные выросты по бокам черепа, которые составлены скуловой и чешуйчатой костями. Заглазничная дуга тонкая и широкая. Височные впадины крупные, глубокие, с утолщенными краями и широко открыты сверху. Затылочная область высокая и наклонная сверху вниз и вперед. Затылочный мыщелок смещен вентрально. Наружный край нижней челюсти резко утолщен в области клыков. Челюстные мыщелки выше уровня вентрального края симфиза. Предклыковые зубы имеют продольно-овальные сечения и по размерам значительно меньше клыков.

Состав. Два вида: E. uralensis Tchudinov, 1960; E. mirabilis Tchudinov, 1968.

Сравнение. Эстемменозух отличается от всех родов семейства грубоморщинистой скульптурой предглазничной области, необычным развитием костных выростов и утолщений в крыше черепа, развитием очень крупного выроста на скуловой и чешуйчатой костях и наличием мощных клыков. В отличие от позднего представителя семейства – рода Molybdopygus, эстемменозух характеризуется менее массивным и сравнительно тонкостенным тазовым поясом.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

Табл. IV фиг. 2; рис. 29–34

Estemmenosuchus uralensis: Чудинов, 1960, с. 87, рис. 4; 1964а, с. 96, рис. 5; 1964 г, с. 252, рис. 209; Tchudinov, 1961, с. 80, рис. 8; Olson, 1962, с. 79, рис. 37–40, табл. XVI.

Голотип – № 1758/4, ПИН; череп без нижней челюсти; Пермская обл. Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подъярус (рис. 29).

Описание. Крупные эстемменозухи около 4 м длиной. Длина черепа превышает его ширину в области скуловых выростов. Предглазничная область удлиненная и умеренно широкая. Заглазничные и заднелобные кости несут пару нераздвоенных сближенных коротких роговидных выростов. Лобно-теменная область несколько суженная и слабо выпуклая. Теменное отверстие круглое и окружено костным валиком. Затылочная область суженная, глубоко вогнутая, максимальная ширина ее составляет менее длины черепа. Хоаны удлиненные, слабо расширенные в задних участках. Площадки нёбных бугров слабо обособлены, разделены узким медиальным желобком и имеют треугольные очертания.

Praemaxillaria – крупные утолщенные кости со значительно приподнятым вверх альвеолярным краем. С вентральной стороны внутренний край кости широкий и лингвально от каждого зуба имеются альвеолы пяти замещающих зубов, в которых обычно видны зубы более поздних генераций. Медиальные участки предчелюстных костей позади передней пары резцов прикрыты снизу непарным языковидным выростом сошника. Сбоку от последнего имеется пара отверстий, соединенных желобком. Меньшее переднее отверстие имеет дополнительный глубокий желобок, проходящий вдоль внутреннего края предчелюстной и затухающей на уровне переднего края клыка. Это отверстие, и связанный с ним латеральный желобок отмечают, по-видимому, прохождение дополнительных концевых ветвей нёбного нерва и сопровождающих сосудов. Более крупные задние отверствия соответствуют, очевидно, каналам передних ветвей нёбного нерва и сопровождающих сосудов. Эти отверстия расположены позади передних на 10–12 мм и ограничены латерально небольшим парным языковидным выростом сошника, а медиально – основанием непарного выроста сошника. На дорсальную сторону нёбных отростков предчелюстных отверстия проходят задне-дорсально между предчелюстной костью и сошником. С наружной стороны передняя поверхность кости и дорсальной отросток грубо ругозные и сагиттальный шов между костями и границы с носовыми не прослеживаются.

В передней части дна носовой полости предчелюстные разделены изнутри отчетливым швом и имеют глубокий восходящий желобовидный срединный карман. В боковых стенках последнего с каждой стороны имеется пара довольно крупных отверстий. Нижнее – лежит несколько выше дна носовой полости; верхнее – почти у начала дорсального отростка. По положению оба отверстия соответствуют каналам для медиального носового нерва. На наружной поверхности по переднему краю морды они открываются на уровне первого предклыкового зуба вертикальным рядом из четырех отверстий.

На вентральной стороне крыши черепа концы дорсальных отростков предчелюстных, по-видимому, короткие и подстилаются носовыми костями несколько позади заднего края носовых отверстий.

Septomaxillaria – небольшие и тонкие кости, глубоко погруженные в ноздрю и не имеющие заднего отростка на боковой поверхности черепа. Латерально задний конец кости ограничен сильно приподнятыми вверх и обособленными выростами челюстной кости, которые одновременно ограничивают и заднебоковые края носовых отверстий. Передняя половина септомаксиллярной кости широкая ложковидная и лежит горизонтально в дне носовой полости. Септомаксиллярный канал небольшой, расположен в задней части ложковидного углубления и прободает кость задне-медиально. Задний отдел кости представляет вытянутую дорсовентрально пластину, которая частично отделена от края челюстной кости глубокой и очень крупной щелью септомаксиллярного отверстия.

Nasalia – очень длинные, узкие и толстые. На дорсальной стороне их границы с окружающими костями и сагиттальный шов не видны. На внутренней стороне срединный шов прослеживается отчетливо. С вентральной стороны посредине длины костей имеется слабо окостеневшая зона, отвечающая центру окостенений. От этой зоны вперед и назад поверхность костей несет сходящуюся к оси отчетливую струйчатость, отражающую, возможно, периодичность роста кости [Peabody, 1961]. По заднему краю граница с лобными ясная, и тонкие, разобщенные сагиттальные отростки лобных костей подстилают носовые кости. По бокам этого контакта на носовых костях сохраняются парасагиттальные гребни, которые впереди контакта постепенно затухают и сменяются желобками, проходящими к заднему краю носовых отверстий. С дорсальной стороны посередине длины носовых костей имеется крупное непарное куполовидное вздутие. Ширина последнего в основании составляет около 70 мм. Это вздутие несколько асимметрично и иногда подразделено неотчетливым продольным желобком. Левая сторона вздутия обычно удлинена и смещена вперед; правая – укороченная и более округлая. Поверхность куполовидного вздутия гладкая и несет остатки кожных покровов, что определенно указывает на отсутствие покрывающего рогового чехла.

Maxillaria – длинные, крупные, утолщенные около наружных носовых отверстий; в области клыков и вдоль верхнего края. Первое утолщение в виде небольшого округлого выроста расположено у заднебокового края носового отверстия и в боковом аспекте целиком прикрывает его заднюю половину. Позади выроста кость также утолщена и, вероятно, это утолщение вместе с верхней частью выроста образовано носовой костью. По верхнему краю челюстной кости протягивается очень мощное продольное утолщение с мелкобугристой поверхностью. Ниже этого утолщения на поверхности кости открываются небольшие каналы поверхностных сосудов, которые продолжаются вперед неглубокими разветвляющими желобками. Наиболее массивное и крупное клыковое утолщение захватывает не только внешние и внутренние участки кости около клыка, но и альвеолярный край челюсти, где кость сильно расширена. Впереди клыка утолщение распространяется до предчелюстной кости и захватывает промежуток между клыком и четвертым резцом, где помещаются три дополнительных максиллярных зуба. Альвеола клыка глубокая (около 80 мм длиной), круглая в сечении с тупой корневой частью. В заклыковом отделе граница с нёбной костью отчетливая; передний отросток нёбной граничит с челюстной на уровне передней половины клыка. На внешней поверхности челюстной границы с окружающими костями не установлены. С внутренней стороны вдоль верхнего края кости проходит массивный гребень, вмещающий слезно-носовой проток. На уровне последних щечных зубов этот гребень плавно отгибается передне-вентрально. После этого перегиба слезно-носовой проток выходит из гребня очень крупным отверстием и продолжается вперед вдоль края кости в виде глубокого желобка по медиальному краю корневого вздутия. Далее проток проходит снизу через септомаксиллярную кость и открывается в носовую полость.

Jugalia – точные границы их не установлены. Глазничный и заглазничный края значительно утолщены. Предглазничный участок в целом представляет широкую пластину, которая латерально продолжается в громадный боковой вырост черепа. Скуловая кость, как и у второго вида эстемменозуха, образует передневерхнюю часть этого выроста. Поверхность выроста бугристая, неполно окостеневшая.

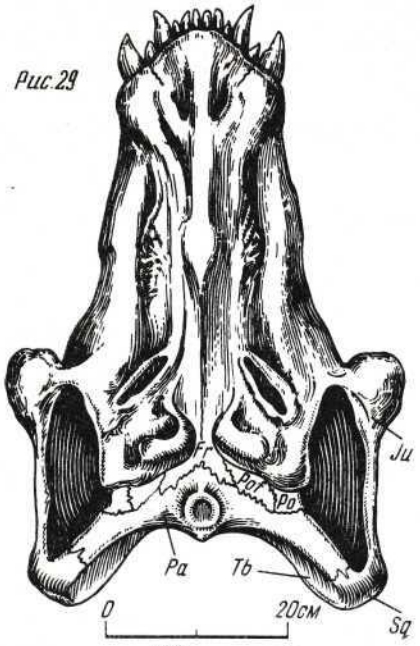


Рис.29

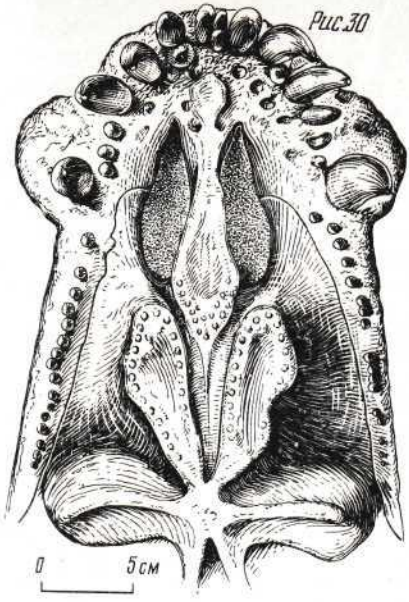


Рис.30

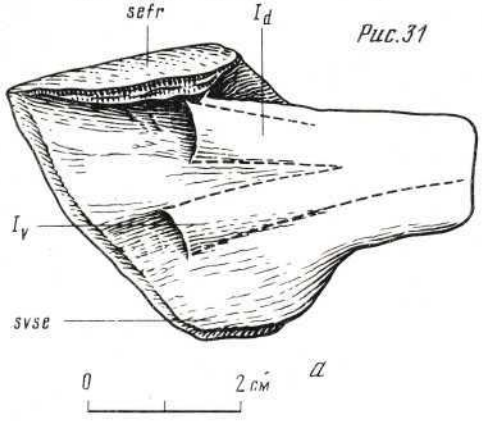
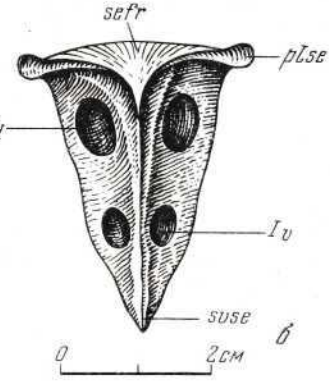


Рис.31



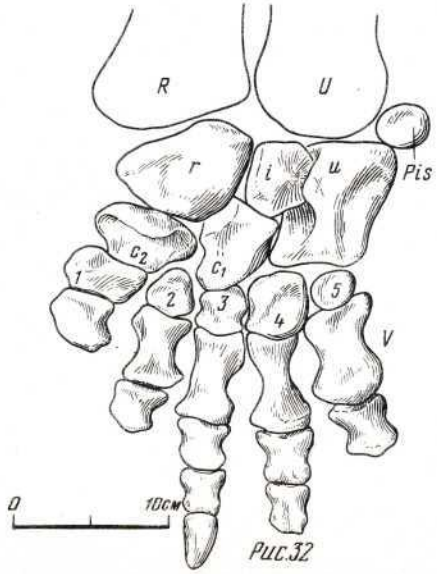


Рис.32

Рис.33

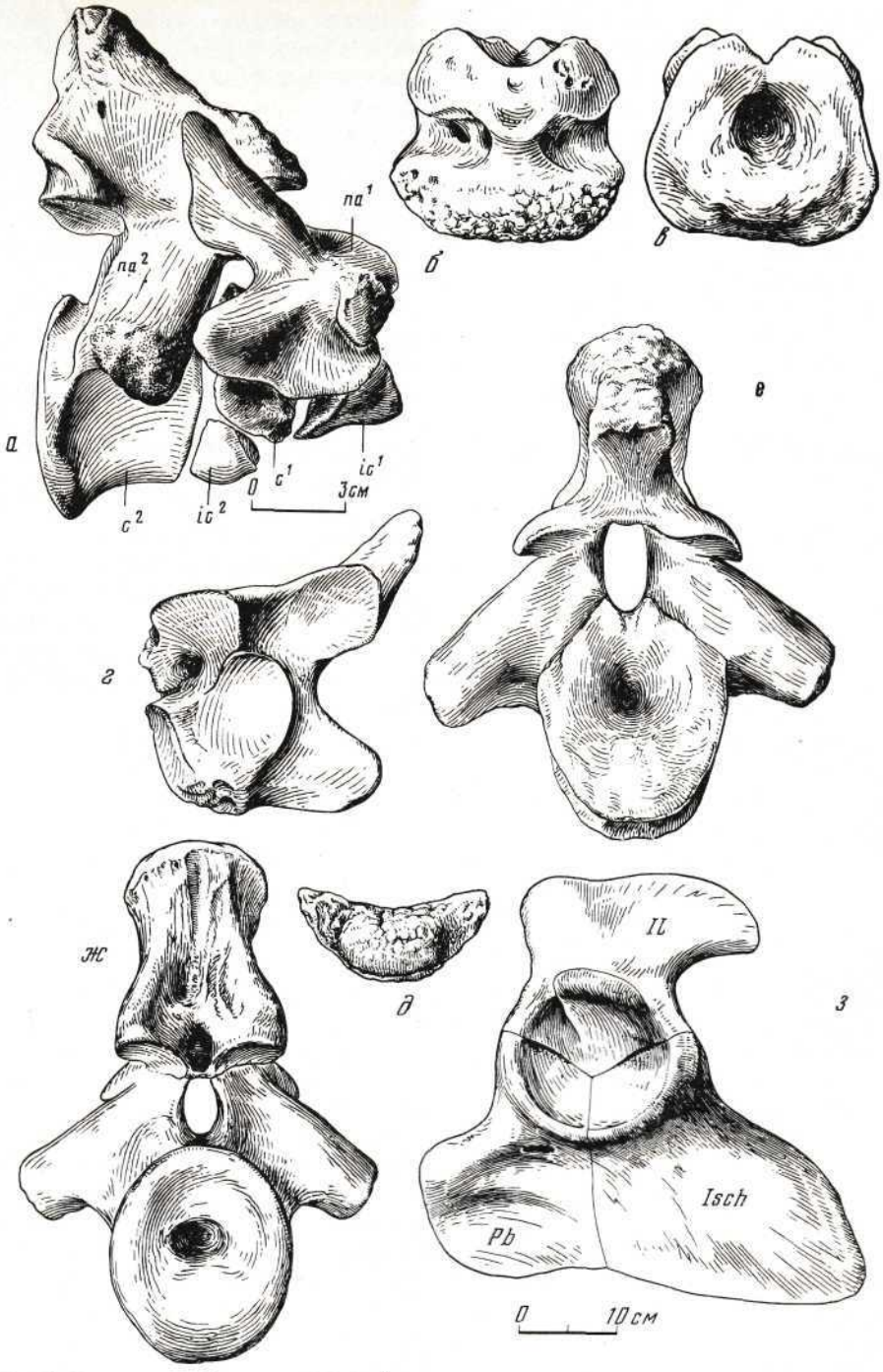


Рис. 29–34. Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

29 – голотип № 1758/4, ПИН, череп сверху (Чудинов, 1960); *30* – экз. № 1758/25, предглазничная часть черепа снизу; *31* – экз. № 1758/291, сфенэтмоид: *а* – сбоку, слева, *б* – спереди; *32* – экз. № 1758/100, правая кисть сверху; *33* – экз. № 1758/22, интерцентр атласа: *а* – спереди, *б* – сверху; *34* – экз. № 1758/20, часть скелета: *а* – комплекс атлас-аксис сбоку (последующие изображения элементов комплекса даны в том же масштабе), *б* – атлас спереди, *в* – атлас сзади, *г* – дуга атласа изнутри, *д* – интерцентр аксиса спереди, *е* – аксис спереди, *ж* – аксис сзади, *з* – тазовый пояс сбоку, слева; Пермская обл., Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус. Усл. обозн. (рис. 34а): C^1 – тело атласа; C^2 – тело аксиса, ic^1 – интерцентр атласа; ic^2 – интерцентр аксиса; na^1 – дуга атласа; na^2 – дуга аксиса. Остальные обозн. см. рис. 4 и 6

Предглазничный край кости на границе со слезной иногда значительно утолщен и отчетливо ограничен уступом от общей поверхности предглазничной области. По краю уступа открываются небольшие отверстия поверхностных сосудов и нервов, которые продолжаются вперед разветвляющимися желобками.

Lacrimalia – сильно утолщены по глазничному краю изнутри и снаружи. С внешней стороны перед глазницей кость также утолщена в виде наплыва, обособленного от переднего участка кости. По внутренней поверхности кости протягиваются вперед два сходящихся гребня, соответствующие ходу слезно-носовых протоков в теле кости. С верхним менее крутым гребнем связан верхний канал, имеющий поперечник около 1,5 мм; с нижним – связан мощный основной канал, диаметр которого равен 6–7 мм. Оба канала сливаются впереди приблизительно в 100 мм от края глазницы. Контакты слезной с окружающими костями не установлены.

Praefrontalia – особенно утолщены по внутренней стороне заглазничного края. Между предлобной и лобной костями по крыше черепа проходит глубокий и широкий желоб, который протягивается от уровня середины глазницы и далее вперед вдоль верхнего края лицевой области. В углубленной задней части этого желоба и в дне его открываются довольно многочисленные нервно-сосудистые отверстия; из них более крупные связаны с мелкими, направленными вперед желобками. Внешний глазничный край кости умеренно утолщен и в целом верхний край глазницы образует полукруглый валик, отделенный уступом от более утолщенной надглазничной области.

Frontalia – сильно утолщены и в надглазничной области имеют крупные желобчатые углубления, которые разделены мощным, широким и округлым гребнем, переходящим на носовые кости. По внутренней стороне крыши лобные подстилают носовые в 50–60 мм от уровня переднего края глазницы. Задние окончания лобных, как обычно у ранних терапсид, граничат с теменными у переднего края основания канала теменного органа, где толщина крыши черепа достигает 120 мм. По бокам сфенэтмоидной области на лобной кости начинается очень глубокий желобок, который, продолжаясь вперед, исчезает на уровне переднего края сфенэтмоида. В задней части этот желобок ограничен сбоку высоким вентральным гребнем предлобной кости, а медиально – началом парасагиттального гребня. Последние продолжаются вперед параллельно и становятся менее высокими и отчетливыми на носовых костях. Между задними участками парасагиттальных гребней лобные кости имеют хорошо выраженное продольно-овальное непарное углубление, в которое входит основание передней дорсальной площадки сфенэтмоида. Лобная кость, как видно на некоторых экземплярах (№1758/291), исключена из края глазницы, но довольно широким языком вклинена в верхний край глазницы между предлобной и заднелобной костями. На этом участке глазничный край предлобной кости расширен и смыкается с заднелобной.

Parietalia – короткие, но необычайно толстые кости с массивным, удлиненным в передней части, бугром, окружающим теменное отверстие. Позади последнего задние участки теменных наклонены назад и вниз и вместе с межтеменной костью составляют верхнюю часть срединного затылочного гребня. На отдельных экземплярах (№ 1758/235) границы этой кости с окружающими отмечены глубокими гребнистыми швами. Длина теменной кости по осевой линии от дорсальной стороны к вентральной уменьшается более чем втрое. Заднебоковой отросток кости тонкий и узкий, и высокий. В глубине височной впадины теменная на значительном протяжении контактирует с заглазничной. На дорсальной стороне контакт теменной и лобной ограничен коротким отрезком впереди основания канала теменного органа. Дорсальные очертания канала – круглые, вентральные – удлиненно-овальные. Средний отдел канала заметно расширен и имеет поперечно-овальное сечение. На вентральной стороне теменных костей позади основания канала теменного органа имеется глубокий непарный U-образный желобок, возможно указывающий на двойной состав теменного комплекса. Вершина его направлена вперед, но обособлена костной стенкой от основания канала теменного органа. На задней стороне желобка имеется непарный срединный канал, направленный задне-дорсально в теле кости. По-видимому, этот канал был связан с задней мозговой веной.

В целом комплекс лобных, заднелобных, заглазничных и теменных костей составляет необычайно толстый и массивный костный блок крыши черепа, в котором дорсальные границы костей мало различимы. Крупные парные выросты, возвышающиеся на этом блоке в виде коротких, но очень толстых "рогов", имеют широкое основание, составленное лобной и заднелобной костями. Каждый из выростов по передней поверхности раздвоен желобком, спускающимся к верхнему краю глазницы. Верхняя часть выроста, вероятно, целиком образована лобной костью. Костная ткань "рогов" чрезвычайно уплотненная, внешне фарфоровидная, с невидимыми невооруженным глазом гаверсовыми каналами. Обычно в выростах видны редкие каналы для крупных сосудов. Последние проходят иногда вдоль задней поверхности выростов, где отмечены желобками или каналами, лежащими очень близко к поверхности кости. Заглазничная кость также утолщена и образует широкий латеральный выступ, нависающий в виде округлой пластины над височной впадиной. На вентральной стороне заглазничная вместе с заднелобной широким медиальным клином входит между лобной и теменной костями, который почти достигает заднего края сфенэтмоида. По внешнему краю височной впадины заглазничная сильно утолщена и имеет грубую морщинистую поверхность.

Interparietale – крупная, широкая вверху и узкая внизу кость, резко утолщенная в срединном затылочном гребне. Верхнебоковые участки кости тонкие, листовидные. Прежнее указание на необычную парность этой кости [Чудинов, 1960] было ошибочно основано на двух экземплярах, в одном из которых гребень межтеменной был разрушен, и с этой костью были отождествлены задние окончания теменных костей. В другом случае непарность межтеменной была затемнена разломом вдоль оси черепа. Границы межтеменной кости с окружающими отчетливы и межтеменная кость у этого вида отличается от таковой у всех других дейноцефалов треугольными сзади очертаниями и очень широким верхним краем, отмечающим переход от крыши черепа к затылочной поверхности.

Tabularia – умеренно крупные, вытянутые поперечно с расширенными дорсовентрально боковыми участками. По нижнему краю под верхней затылочной костью табулярная имеет широкую вырезку. Боковой край табулярной примыкает к выступу бокового затылочного гребня, образованного в его верхней части чешуйчатой костью. Нижнебоковой утолщенный отдел кости ограничен сбоку также чешуйчатой, вместе с которой формирует среднюю часть гребня. Медиально нижний отдел табулярной кости ограничен широким краем околозатылочного отростка и табулярная далеко отстоит от задневисочного окна.

Squamosa – очень крупные, сильно утолщенные и расширенные по краю височной впадины и в боковом выросте черепа, где поверхность костей грубо ругозная. Заглазничный отросток чешуйчатой по краю височной впадины протягивается на дорсальную поверхность височного гребня. На затылочной поверхности нижняя пластина чешуйчатой слегка изогнута и широко прикрывает заднебоковую поверхность тела квадратной кости. Медиально она примыкает к выросту табулярной кости и боковому краю околозатылочного отростка, вместе с которым составляет массивный боковой затылочный гребень. Ширина затылочной области по чешуйчатым костям составляет две трети длины черепа. В височной впадине нижнебоковой край чешуйчатой на значительном протяжении граничит с боковым краем квадратной кости и проходит над последней медиально почти до края задневисочного окна.

Supraoccipitale – обычных очертаний с четко выраженной границей с межтеменной и табулярной костями. Боковой отдел кости массивный, слабо приподнятый и прикрытый табулярной костью. Снизу боковой край верхней затылочной прикрыт расширенным дорсально околозатылочным отростком заднеушной кости. Вдоль дорсального края верхней затылочной обычно имеется глубокая желобовидная поперечная впадина, которая распространяется на боковой участок межтеменной и медиальный участок табулярной костей.

Opisthotica – очень массивные, вытянутые поперечно кости с высоким и мощным

околозатылочным отростком. По верхнему краю, медиально к околозатылочному отростку, заднеушная имеет довольно глубокую вырезку для небольшого задневисочного окна. Последнее ограничено дорсально верхнезатылочной, латерально заднеушной, но не табулярной. От яремного отверстия к овальному окну шов с основной затылочной проходит на уровне бокового края затылочного мыщелка, параллельно оси черепа.

Prootica – крупные, широкие и умеренно высокие кости. В переднем отделе они соединены с базисфеноидом глубоким ступенчатым швом и зона контакта между костями неполно окостеневшая. По осевой линии передненижние участки предушных костей разделены глубоким желобком. Кпереди последний сужается и переходит на базисфеноид, заканчиваясь в передней части гипофизарной ямки. Кзади от границы с базисфеноидом желобок расширяется и заканчивается невысокой стенкой, которая соответствует, по-видимому, ложной спинке турецкого седла. Выходное отверстие лицевого нерва расположено в переднебоковом отделе кости вблизи шва с базисфеноидом, приблизительно посредине длины шва между этими костями. При выходе из кости отверстие лицевого нерва отмечено желобком, который, продолжаясь вперед, теряется на базисфеноиде. Граница с заднеушной и верхней затылочной не выяснена. В боковых участках переднеушная, по-видимому, не достигает задневисочного окна. Описанная переднеушная кость положением границы с базисфеноидом, развитием срединного желобка, переходящего на базисфеноид,и положением отверстия лицевого нерва весьма сходна с переднеушной костью эотитанозуха.

Sphenethmoideum – длинная и клиновидная в поперечном сечении кость с узким вентральным гребнем (рис. 31). Передняя половина кости в дорсальном плане несет удлиненно-овальную площадку, которая примыкает к лобным костям. Позади этой площадки тело сфенэтмоида частично рассечено сверху глубокой V-образной вырезкой, ограниченной с боков тонкими костными стенками. У передней дорсальной площадки стенка вырезки слегка отогнута наружу и образует небольшой латеральный отросток. У диметродона последний связывается предположительно с основанием сфенэтмоидной комиссуры [Romer, Price, 1940]. У эстемменозуха этот отросток выражен менее отчетливо. Ниже вырезки стенки сфенэтмоида сходятся в вентральном гребне и задний участок кости приобретает в сечении V-образную форму. Боковые стенки вырезки от заднего края дорсальной площадки понижаются и между дорсальным краем стенки и лобной костью имеется щель, расширяющаяся к заднему краю сфенэтмоида. Вырезка в теле кости продолжается вперед до основания дорсальной площадки; вперед она продолжается латерально, но уже в виде пары обособленных каналов. Верхний канал проходит в теле кости вдоль верхнего края сфенэтмоида, прободая стенку в передней трети длины. Нижний канал несколько отклоняется передне-вентрально и открывается в боковой стенке, не достигая переднего края кости. Верхние каналы сравнительно широко расставлены; нижние разделены лишь узкой костной перемычкой, которая вентрально переходит в короткий вертикальный гребень. Оба канала связаны, по-видимому, с верхней и нижней ветвями обонятельного нерва. Желобковидная вырезка в теле сфенэтмоида позади слияния этих каналов у диметродона сравнительно мала, и Ромер и Прайс [1940] связывают с ней слияние обонятельных нервов в единственную пару, полагая при этом, что обонятельные доли помещались позади "пресфеноида" (сфенэтмоида). У эстемменозуха (экз. № 1758/291) эта вырезка позади разветвления каналов достаточно длинна и просторна и, кроме того, не ограничена сверху задней дорсальной площадкой (имеющейся у диметродона), что также увеличивает объем вырезки. Последняя, таким образом, определенно помещала у эстемменозуха переднюю часть мозговой полости.

В целом сфенэтмоид эстемменозуха отличается от такового у диметродона очень массивным передне-дорсальным отделом, резко клиновидным поперечным сечением, большей удлиненностью, укороченной вентральной септой, полным обособлением дорсального канала верхней ветви обонятельного нерва и отсутствием задней дорсальной площадки для лобных костей. Интересно, что последней особенностью эстеммено-

зух напоминает офиакодона, единственного из известных пеликозавров, не имеющего подобной площадки.

Вентральная септа сфенэтмоида короткая и широким контактом примыкает к вершине пресфеноида. Граница между этими костями вполне отчетлива (экз. № 1758/21).

Basioccipitale – отделена от боковой затылочной и заднеушной костей отчетливыми швами. Передний отдел кости связан с базисфеноидом глубоким ступенчатым швом, причем в зоне контакта сбоку от средней линии имеется пара небольших отверстий. Эти отверстия связывают в последнее время с прохождением задних ветвей VI нерва [Регель, 1968; Татаринов, 1969].

Exoccipitalia – имеют обычное положение и размеры. Помимо постоянных отверстий – яремного и XII нерва, связанных с боковым отростком кости, передний участок боковой затылочной около шва с основной имеет до трех небольших отверстий, по-видимому, для сосудов. Отростки для проатласа занимают обычное положение на уровне середины большого затылочного отверстия.

Затылочный мыщелок массивный и занимает вентральное положение. Нижняя часть сегмента мыщелка, составленная основной затылочной, образует большую часть сферической поверхности.

Basisphenoideum – крупная массивная кость треугольных очертаний. Задний расширенный участок базисфеноида с вентральной стороны несет довольно широкий желобок, затухающий к основной затылочной. Задний отдел кости на границе с основной затылочной и в области овального окна слабо окостеневший и высокий. Впереди каналов внутренних сонных артерий тело базисфеноида резко сужено и передний отдел кости прикрыт с боков вентральными сагиттальными гребнями крыловидных костей. В боковой части базисфеноида имеется пара отверстий – вентральный выход каналов внутренней сонной артерии. Заднее, более крупное отверстие продолжается в теле кости каналом, направленным задне-дорсально, и проходит в гипофизарную ямку значительно позади уровня вентрального входа каналов. Переднее, меньшее отверстие (соединенное с основным довольно глубоким желобком) сначала проходит передне-дорсально, затем резко отгибается кзади и проходит в теле кости почти горизонтально в область гипофизарной ямки (экз. № 1758/257). На дорсальной стороне передний участок базисфеноида прикрыт с боков крыловидными костями и видиев канал открывался, вероятно, парасагиттальными отверстиями по внутренним сторонам базиптеригоидных отростков.

Наличием двух каналов внутренней сонной артерии этот вид эстемменозуха напоминает эотитанозуха. Вероятно, передний канал пропускал a. ophthalmica, обычно ответвляющую от внутренней сонной артерии уже внутри черепной полости. У последнего видиев канал с вентральной стороны начинается глубокой щелью у переднего отверстия внутренней сонной артерии и выходит на дорсальную сторону у основания базисфеноидного ростра, будучи ограниченным латерально базиптеригоидным отростком и крыловидной костью.

Задняя часть базисфеноида на дорсальной стороне слита с переднеушной костью (сохраняя отчетливый шов) и вместе с последней разделена глубоким желобком, который начинается позади непарного отверстия внутренней сонной артерии.

Stapes – массивные кости с очень крупным удлиненно-овальным отверстием, прободающим диафиз. Проксимальный отдел умеренно расширен с отчетливым вентральным гребневидным отростком, который начинается медиально от стапедиального отверстия, достигает края и примыкает к массивному передне-вентральному отростку заднеушной кости. Дистальный отдел кости тонкий уплощенный с очень широкой пластиной, входящей в глубокую вырезку, образованную крыловидной, квадратной костями и передним краем околозатылочного отростка. Дорсальный отдел пластины слуховой кости, примыкающий к околозатылочному отростку, несет широкую выемку, помещающую передний край упомянутого отростка. Таким образом, дорсальный участок дистального отдела слуховой кости разделен вырезкой на два отростка: дорсо-медиальный, примыкающий к передневерхнему краю околозатылочного отростка

и дорсолатеральный, который соответствует, по-видимому, экстрастапедиальному отростку слуховой кости терапсид [Parrington, 1955; Татаринов, 1965].

Vomer – непарный длинный, слабо суженный в передней части. С вентральной стороны передний отдел сошника несет непарный языковидный выступ, подстилающий нёбные отростки предчелюстных костей. Задний край сошника расширен и несет многочисленные мелкие зубы. Межносовая септа в виде очень тонкой срединной перегородки появляется на сошнике на уровне передней трети длины хоан и продолжается кзади, достигая наибольшей высоты на уровне заднего края хоан. Дорсальный край септы проходит параллельно средней линии крыши черепа, но отделен от нее промежутком, равным максимальной высоте септы.

Palatina – крупные кости, участвующие в образовании парных небных бугров. Переднебоковой отросток кости ограничивает почти половину длины хоаны и подстилает челюстную кость, которая имеет широкий медиальный вырост. Между задним и участками небных имеется глубокий срединный желоб, ограниченный с боков небными буграми. Желоб, продолжаясь вперед, раздваивается и, огибая вентральный вырост сошника, проходит в хоанную область. Парный нёбный бугор хорошо обособлен от поверхности нёба и ограничен краевым гребнем, покрытым многочисленными мелкими зубами. Поверхность бугра на границе с нёбными костями несет глубокую впадину, отделяющую нёбный бугор от бугра крыловидной кости. На дорсальной стороне, позади уровня заднего края хоаны, нёбные кости очень высокие и составляют мощный дорсальный контрофорс, соединяющий боковые стенки черепа. Позади контрфорса медиальные участки нёбных вместе с восходящими отростками крыловидных костей объединяются в высокую срединную септу, поднимающуюся к крыше черепа.

Pterygoidea – крупные, очень толстые и массивные в поперечных флангах. Передний участок крыловидной кости образует обособленный парный бугор, покрытый мелкими зубами. Впереди бугра шов с нёбной костью проходит во впадине, отделяющей небный бугор. Поперечные фланги отделены от бугра крыловидной кости глубоким желобком, проходящим к боковой поверхности неба. Поперечные фланги широко расставлены и ориентированы перпендикулярно продольной оси черепа. Боковые участки поперечных флангов вместе с наружными крыловидными образуют мощный вентральный контрфорс, укрепляющий боковые стенки черепа. Вентральные участки поперечных флангов покрыты мелкими зубами. Вентральные гребни сравнительно тонкие, высокие и расходятся к квадратным костям под небольшим углом – значительно меньшим, чем у второго вида эстемменозуха.

Медиальные участки крыловидных костей позади поперечных флангов продолжаются двумя, сходящимися к базисфеноиду срединными гребнями, которые прикрывают снизу базисфеноидный ростр. Дорсально щель между этими гребнями сужается, но полностью, по-видимому, не исчезает. На дорсальной стороне на границе с небными костями вертикальные септы крыловидных костей сомкнуты по осевой линии. Далее назад, от уровня средины поперечных флангов, дорсальные септы расходятся и между ними появляется длинная щель. В области базиптеригоидных отростков передняя часть базисфеноида прикрыта дорсально медиальными выростами крыловидных костей. Вдоль шва с базисфеноидом поверхность крыловидных костей несет отчетливую продольную штриховку, отмечающую положение основания верхней крыловидной кости. Судя по штриховке, основание эпиптеригоида было очень длинным и, по-видимому, прикрывало шов крыловидной с базисфеноидом. Передние участки оснований верхних крыловидных костей сильно сближены и медиально к ним открываются также сближенные видиевы каналы. Последние, как и у Moschops svijagensis, в отличие от некоторых бритоподид, связаны, таким образом, с верхней крыловидной костью. На вентральной стороне область базиптеригоидного сочленения обычно разрушена, однако наличие срединных вентральных гребней крыловидных костей показывает, что видиевы каналы у эстемменозуха, как и у москопса занимали сходное положение.

Quadrata – крупные, высокие с массивными округлыми сочленовными мыщелками.

Наружный мыщелок поперечно расширен и слабо приподнят над уровнем внутреннего. Последний короткий, расширен продольно и отделен от наружного широким округлым желобком. Тело кости представляет длинную, суживающуюся вверх пластину со слабо вогнутой передней поверхностью. Над внутренним мыщелком, по задней стороне кость несет вогнутую глубокую впадину, в которую входит широкий дистальный отдел слуховой кости. Квадратная ветвь крыловидной также входит в эту впадину по задней стороне квадратной кости, причем вентральный участок гребня крыловидной протягивается латерально над внутренним мыщелком квадратной. В целом квадратная кость наклонена верхней частью назад и челюстные мыщелки по отношению к затылочному сочленению смещены вперед и вниз.

Нижняя челюсть – длинная, массивная с очень мощной симфизной областью. Ветви челюсти от симфиза к сочленовным концам расходятся под небольшим углом. Наружная сторона челюсти лишена костных выростов. Другие особенности строения нижней челюсти и зубов, весьма сходные у обоих видов эстеменнозухов, приведены в описании второго вида.

Зубная формула – $I\frac{5}{5}\,C\frac{1}{1}\,PC_{26-28}^{20}$.

Комплекс атлас-аксис – крупный, тяжелый, но обычного примитивного типа, характерного для пеликозавров и многих пермских зверообразных (рис. 34,*а*). Тело атласа представляет крупный, сильно моделированный и отдельный субквадратный блок с выпуклой передней и слабо вогнутой задней поверхностями. Впереди тело атласа несет две площадки, в целом составляющие сферическую поверхность. Верхняя площадка частично разделена по вертикальной оси глубоким продольным желобком и сочленяется подвижно с невральными дугами атласа. Вентральная площадка соединена с дорсальной коротким вертикальным седловидным гребнем. От него латерально расходятся глубокие и широкие полукруглые желобки, несущие следы вхождения кровеносных сосудов. В верхней части седловидного гребня между дорсальными площадками имеется небольшая вогнутость, отвечающая контакту с затылочным мыщелком. Вентральная площадка не разделена по середине и скошена вниз и назад, составляя часть вырезки для интерцентра атласа. Задняя поверхность атласа, на контакте с аксисом и вторым интерцентром, скульптирована грубой морщинистой костью, имевшей, вероятно, толстый слой хряща. Верхние боковые участки кости иногда скошены вверх и вперед и входят в небольшие углубления по передним участкам невральной дуги аксиса, что создает дополнительное сочленение всего комплекса и ограничивает подвижность элементов. Верхнебоковые площадки по задней поверхности атласа спускаются вниз округлыми желобками, отмечающими места прохождения сосудов и нервов. Сзади атлас снабжен воронковидным или конусовидным каналом нотохорда, прослеживающимся до половины длины тела. Тело атласа относительно аксиса значительно приподнято, что указывает на подъем шеи к затылочному мыщелку.

Среди имеющихся экземпляров наблюдаются изменения и в форме атласа. Экземпляры с большей длиной тела отличаются меньшим радиусом кривизны передней поверхности и более глубоким и узким желобком, разделяющим дорсальную и вентральную площадки. Последняя в этих случаях значительно уплощена и ограничена с боков краевым гребнем, охватывающим заднебоковые участки интерцентра атласа и уменьшающим его подвижность с аксисом. С вентральной стороны атласа гребни разделены неглубокой вырезкой, в которую входил нижний каудальный отросток интерцентра атласа. Последний, по-видимому, служил опорой и для интерцентра аксиса. На этих же экземплярах амфицельность задней поверхности тела выражена широким конусом, диаметр основания которого составляет 20 мм, тогда как на экземплярах с меньшей длиной тела диаметр основания конуса достигает 7 мм. Кроме того, на экземплярах с меньшей длиной тела по задней поверхности хорошо выражены боковые вертикальные гребни. Дорсально эти гребни затухают у верхнебоковых площадок; вентрально – продолжаются до основания, исчезая лишь на нижнебоковых участках атласа.

Интерцентр атласа представляет массивный широкий сегмент, вклиненный снизу между атласом и затылочным мыщелком. Его передняя глубоко сферическая поверхность полностью охватывает нижний и боковые участки затылочного мыщелка. Задняя поверхность плоская или слабо вогнутая, примыкает к вентральной площадке атласа. Верхнебоковые участки интерцентра несут наклоненные вперед неровные треугольные площадки. Последние с помощью связок соединялись неподвижно с неровными нижними площадками дуги атласа, расположенными ниже затылочных фасеток.

Невральные дуги атласа не сросшиеся. Каждая половина дуги состоит из удлиненного дорсального крыла и более короткого и высокого вентрального основания. Передняя часть дорсального крыла короткая, отогнута медиально и прикрывает сверху и сбоку невральный канал. Передний латеральный участок крыла заметно обособлен в виде округлой площадки для проатласа. Ниже этой площадки верхний отдел крыла отделен от основания дуги полуцилиндрическим каналом, отвечающим, вероятно, прохождению переднего спинно-мозгового нерва. Задняя часть крыла длинная и имеет крупную и слабо вогнутую медиальную эллипсовидную площадку, подвижно сочлененную с передними зигапофизами аксиса. Основание невральной дуги образует впереди удлиненно-овальную вогнутую фасетку для сочленения с боковой поверхностью затылочного мыщелка. Ниже этой фасетки, под углом к ней, расположена бугристая площадка, примыкающая к передневерхней площадке интерцентра атласа. Отклонения в размерах невральных дуг у разных особей не превышают 10–12%. На крупных экземплярах отмечена большая обособленность и высота сочленовных площадок для проатласа.

В целом первый интерцентр атласа и его дуги составляют вогнутую, поперечно ориентированную полуэллипсоидальную сферу, прочно фиксирующую положение затылочного мыщелка.

Проатлас не сохранился.

Интерцентр аксиса – также массивный и широкий, свободно вклинен между скошенными поверхностями атласа и аксиса. Его передняя поверхность слабо выпуклая, задняя – вогнутая. По величине он несколько меньше интерцентра атласа, но значительно крупнее последующих интерцентров шейных позвонков.

Тело аксиса очень сходно с телами последующих шейных позвонков. Спереди и сзади оно глубоко амфицельное, снизу – седловидное. Эпифазы расширенные, округлых очертаний, со скошенными вентральными площадками для интерцентров. Невральная дуга аксиса очень массивная и сильно отличается от дуг последующих позвонков. Остистый отросток необыкновенно утолщенный, с круто наклоненным вперед широким передне-дорсальным краем, несущим следы прикрепления связок. Основание отростка расширено поперечно и вытянуто по оси. Задняя поверхность остистого отростка вертикальна и лежит в плоскости заднего эпифиза тела аксиса. По задней поверхности отростка на середине его высоты имеется вертикальный срединный гребень. Он ограничен с боков довольно глубокими желобками, затухающими к вершине отростка. Зигапофизы для дуги атласа обособлены в виде округлых выпуклых площадок, наклоненных вниз и наружу. Сочленовные площадки задних зигапофизов значительно больше передних; в латеральных участках они горизонтальны, медиально – опускаются вниз навстречу друг другу, образуя вершину, нависающую над невральным каналом. Сверху сочленовные площади укреплены мощными упорами нижнебоковых расширений остистого отростка. Поперечные отростки короткие толстые, сильно расширены у основания и направлены в стороны и вниз.

Общая высота аксиса у крупных и мелких особей колеблется в пределах 20%. У первых по задней стороне остистого отростка вертикальный срединный гребень почти исчезает и поверхность приобретает форму глубокого желоба, узкого вверху и очень широкого в основании. Аксисы меньшего размера обычно более массивны, остистые отростки их в основании значительно шире и впереди задних зигапофизов основание отростка глубоко вдавлено к продольной оси.

Описанный комплекс атлас-аксис, хотя и характеризуется крайней массивностью,

но по числу составляющих элементов и их общей форме повторяет аналогичный комплекс сфенакодонтных пеликозавров [Romer, Price, 1940], подчеркивая, тем самым, исходный для эстемменозухид примитивный тип строения.

У некоторых южноафриканских дейноцефалов в составе этого комплекса наблюдается ряд изменений, выраженных в различной степени. Так, по данным Грегори [Gregory, 1926], у Moschops capensis тела атласа и аксиса сращены, а дуги атласа и его интерцентр остаются свободными. У рода Jonkeria (J. truculenta), как указывает Брум [Broom, 1932], помимо сращения тел атласа и аксиса, полностью слиты и дуги атласа при их неподвижном соединении с первым интерцентром.

Посткраниальный скелет – очень тяжелый и массивный. В туловищных позвонках тела несколько укорочены и их сочленовные поверхности уплощены, оставляя лишь небольшую центральную амфицельную зону. Плечевой и тазовый пояса широкие, высокие и пластиновидные. Проподии и эпиподии тяжело построенные. В плечевой кости необычайно развит округлый блоковидный локтевой мыщелок. Тазовый пояс мощный. Вертлужная впадина глубокая чашевидная. Надацетабулярный выступ необычайно сильно развит и резко обособлен от тела подвздошной кости в переднем и заднем участках. Задний отросток крыла подвздошной кости длинный и толстый. Первое крестцовое ребро необычайно массивное с отогнутым вниз дистальным концом, имеющим желобчатую сочленовную поверхность с подвздошной костью.

Грудина – крупная и сравнительно тонкая пластина, расширенная в коракоидном отделе, где имеются слабо выраженные отростки для причленения двух пар ребер. Позади второго отростка грудина сужена глубокой округлой вырезкой. Длина грудины по оси составляет около 135 мм, ширина в переднем участке около 100 мм. Дорсальная поверхность кости слабо вогнутая, задний край утолщен.

Размеры (голотип). Максимальная длина черепа 635 мм; длина черепа по средней линии 570 мм; длина предглазничной области 380 мм.

Диапазон изменчивости. Длина черепа 570–680 мм. Черепа, принадлежащие, по-видимому, самцам (экз. № 1758/23; 1758/27; 1758/84; 1758/291), характеризуются общей массивностью, более крупные выростами около клыков и носовых отверстий, на челюстных костях и по бокам черепа и непарным носовым выростом. Другая группа черепов, в которой указанные особенности выражены значительно слабее, определенно может принадлежать самкам (экз. № 1758/4; 1758/22; 1758/327; 1758/330).

Размеры атласа

№ экз.	Длина	Ширина	Высота	№ экз.	Длина	Ширина	Высота
1758/20	52	70	65	1758/98	44	66	58
1758/22	48	70	65	1758/101	42	56	58
1758/23	44	56	50	1758/102	42	57	56
1758/96	38	66	58	1758/103	37	–	60
1758/97	42	70	55				

Размеры аксиса

1 – наибольшая длина тела, 2 – ширина заднего эпифиза, 3 – высота заднего эпифиза, 4 – максимальная длина основания остистого отростка, 5 – высота остистого отростка до вершины задних зигапофизов.

№ экз	1	2	3	4	5
1758/20	60	70	78	114	97
1758/23	–	64	–	108	106
1758/90	62	65	70	102	108
1758/96	56	62	61	94	91
1758/98	52	62	65	–	–
1758/99	–	–	–	–	103

Сравнение. По общему облику черепа и посткраниального скелета типовой вид близок к E. mirabilis, но отличается от последнего значительно большими размерами, удлиненной предглазничной областью, развитием выростов на передних участках носовых костей около носовых отверстий, нераздвоенными выростами в лобно-теменной области и ее меньшей шириной, менее открытыми сверху височными впадинами, суженной затылочной областью, треугольными очертаниями небных бугров, удлиненной нижней челюстью со слабо разведенными ветвями и отсутствием на ней костных утолщений и, наконец, большим числом щечных зубов. Кроме того, у типового вида длина черепа всегда превышает его максимальную ширину в скуловой области.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Голотип № 1758/4, череп, сдавленный с боков; экз. № 1758/20, неполный посткраниальный скелет; экз. № 1758/21, череп; экз. № 1758/22, неполный скелет с черепом и нижней челюстью; экз. № 1758/23, неполный скелет с черепом и нижней челюстью; экз. № 1758/24, нижняя челюсть; экз. № 1758/26, деформированная нижняя челюсть; экз. № 1758/27, череп; экз. № 1758/28, нижняя челюсть; экз. № 1758/30, деформированный череп без морды и основания затылка; экз. № 1758/31, правый скапулокоракоид; экз. № 1758/32, большая берцовая; экз. № 1758/84, череп без нижней челюсти; экз. № 1758/87, правая ветвь нижней челюсти; экз. № 1758/88, левый скапулокоракоид; экз. № 1758/89, локтевая; экз. № 1758/90, передняя часть позвоночного столба; экз. № 1758/91 локтевая; экз. № 1758/96, комплекс атлас-аксис в сочленении; экз. № 1758/97, атлас; экз. № 1758/98, шейные позвонки и часть плечевого пояса; экз. 1758/99, дуга аксиса; экз. № 1758/100, скелет с черепом; экз. № 1758/101, атлас; экз. № 1758/102, атлас; экз. № 1758/103, правая половина атласа; экз. 1758/158, большая берцовая; экз. № 1758/159, фрагмент симфиза нижней челюсти; экз. 1758/176, неполная серия хвостовых позвонков; экз. № 1758/185, правая сочленовная кость нижней челюсти; экз. № 1758/192, фрагмент симфиза нижней челюсти; экз. № 1758/194, челюстная кость с клыком; экз. № 1758/195, фрагмент левой ветви нижней челюсти; экз. № 1758/199, челюстная кость; экз. № 1758/200, неполный скелет; экз. № 1758/201, правый нёбный бугор; экз. № 1758/202, крестцовое ребро; экз. № 1758/203, левая челюстная кость; экз. № 1758/204, челюстная с септомаксиллой; экз. № 1758/219, фрагмент теменной области черепа и скуловой вырост; экз. № 1758/224, серия хвостовых позвонков; экз. № 1758/225, симфиз нижней челюсти; экз. № 1758/233, дистальный отдел плеча; экз. № 1758/234, локтевая; экз. № 1758/235, фрагмент теменной области черепа; экз. № 1758/242, большая берцовая; экз. № 1758/251, нижняя челюсть; экз. № 1758/252, сочленовная нижней челюсти; экз. № 1758/268, локтевая; экз. № 1758/269, два шейных позвонка; экз. № 1758/274, левый квадратум; экз. № 1758/275, правый небный бугор; экз. № 1758/276, затылочный отдел черепа; экз. № 1758/279, левый лобно-теменной комплекс; экз. № 1758/280, левый надвисочный вырост черепа; экз. № 1758/282, тело аксиса; экз. № 1758/287, надвисочный вырост; экз. № 1758/288, дистальный отдел большой берцовой; экз. № 1758/290, фрагмент лобно-теменной области; экз. № 1758/291, череп без нижней челюсти; экз. № 1758/306, дуга аксиса; экз. 1758/325, правая теменная кость; экз. № 1758/327, череп с нижней челюстью; экз. № 1758/330, череп без нижней челюсти; экз. № 1758/331, сильно деформированный череп. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

Estemmenosuchus mirabilis Tchudinov

Табл. V, фиг. 1, рис. 35–36

Estemmenosuchus uralensis: Tchudinov, 1965, с. 122 (pars), рис. 3,*a*,*b*, *c*.
Estemmenosuchus mirabilis: Чудинов, 1968, с. 18, рис. 1; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Голотип – № 1758/6, ПИН; неполный скелет с черепом и нижней челюстью; Пермская обл., Очерский район, д. Ежово; верхнеказанский подъярус; табл. V, фиг. 1; рис. 35.

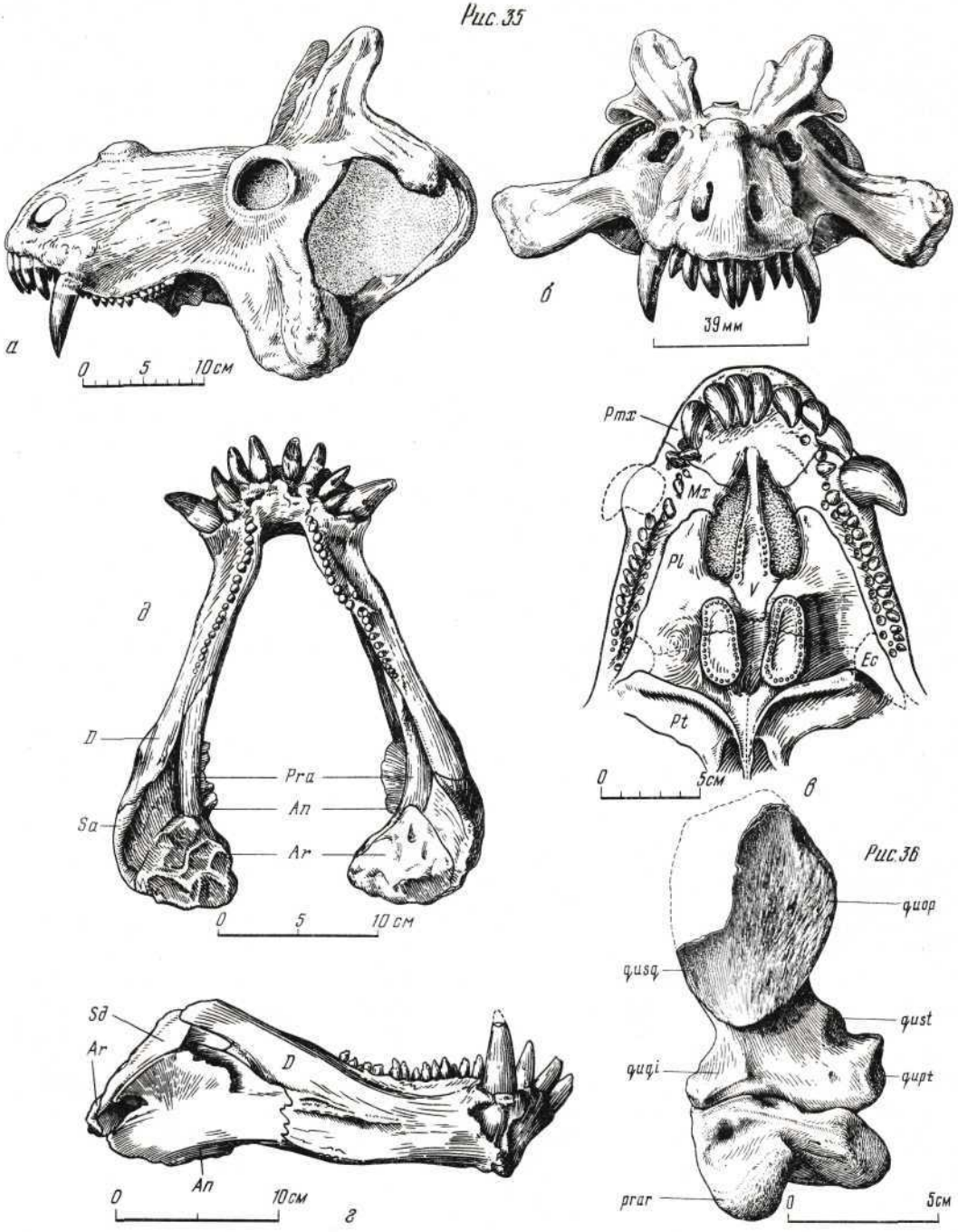


Рис. 35–36. Estemmenosuchus mirabilis Tchudinov; голотип № 1758/6, ПИН, скелет

35 – череп: *а* – череп сбоку, *б* – череп спереди, *в* – фрагмент черепа снизу, *г* – нижняя челюсть сбоку, *д* – нижняя челюсть сверху; *36* – экз. № 1758/187, комплекс quadratum-articulare (левая сторона) в сочленении, сзади; Пермская обл., Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [35б – Tchudinov, 1965; 35в – Чудинов, 1968]

О п и с а н и е. Среднего размера эстемменозухи до трех метров длиной с коротким и широким черепом. Длина черепа значительно меньше его ширины в области скуловых выростов. Предглазничная область короткая и широкая. Заглазничные и заднелобные кости несут пару раздвоенных, широко расставленных поперечных роговидных выростов, боковые ветви которых нависают над верхними участками височных впадин. Лобно-теменная область широкая и уплощенная. Теменное отверстие продольно-овальное и не окружено костным валиком. Затылочная область широкая, слабо вогнутая, наибольшая ширина ее равна длине черепа. Хоаны короткие, глубокие, узкие впереди и широкие сзади. Площадки нёбных бугров резко обособлены, разделены широким и глубоким медиальным желобком и имеют бобовидные очертания. Вентральные гребни поперечных ветвей птеригоидов тонкие и высокие. Слуховая кость массивная и прободена очень крупным отверстием.

Praemaxillaria – крупные и массивные со слабо приподнятым альвеолярным краем. Лингвальная сторона костей от границы с челюстной до сошника сильно расширена и передний участок сошника прикрыт с боков выростами предчелюстной кости. Последняя отделена от сошника узкой щелью. Эта щель открывается назад вдоль сошника, впереди она заканчивается на границе сошника с предчелюстной костью. Корни зубов короткие, изогнутые когтевидно и тонкие. На дорсальной стороне черепа границы предчелюстных неразличимы.

Septomaxillare – лишена заднего отростка и полностью погружена в носовое отверстие. Весьма сходная картина положения этой кости отмечена у пеликозавров [Romer, Price, 1940] и у русских мосхопид [Татаринов, 1965], причем у последних (Moschops) септомаксиллярная кость выходит на боковую поверхность черепа незначительным участком.

Nasalia – узкие длинные и толстые, с массивным непарным шишковидным бугром, расположенным в их передней половине.

Maxillaria – крупные пластиновидные кости, утолщенные в области клыков. Центральный отдел кости помимо мелких костных бугров снабжен невысоким продольным костным валиком, который выражен в меньшей степени, чем у типового вида. Внешняя поверхность кости прободена небольшими отверстиями и связанными с ними продольными желобками, которые отвечают прохождению верхнегубных кровеносных сосудов и нервов.

Jugalia – крупные и длинные кости сложной формы с утолщенным глазничным и заглазничным краями. Верхний отдел кости в пределах контакта с заглазничной, слезной и челюстной костями представляет широкую и тонкую пластину. Границы неразличимы, исключая косой шов с заглазничной. Снаружи кость глубоко вогнута и латерально переходит на массивный боковой вырост, в котором соединяется с чешуйчатой костью. Поверхность выроста грубо бугристая и рыхлая. Соединение костей, как видно на изолированных выростах (№ 1758/226), проходит в волнисто-изогнутой вертикальной плоскости так, что передневерхняя часть выроста принадлежит скуловой кости, а задне-нижняя – чешуйчайтой.

Границы других костей на дорсальной стороне не ясны. Шов между теменными и межтеменной проходит у края затылочной поверхности.

Interparietale – широкая и тонкая листовидная кость. Ее латеральные участки отделены от табулярных костей отчетливым зубчатым швом. Другие границы кости не выяснены.

Squamosa – крупные кости сложной формы, участвующие в образовании нижнебоковых отделов затылочной области и скуловых выростов. С затылочной стороны чешуйчатая представляет широкую пластину, медиальный участок которой сомкнут с верхней затылочной в массивном косом гребне. Ниже этого гребня чешуйчатая прикрывает сзади боковые отделы квадратной и квадратно-скуловой. В отличие от обычного для дейноцефалов обрамления заднего отдела височной впадины, основная пластина кости идет сначала параллельно пластине скуловой кости и далее дает массивный

латеральный отросток, который соединяется с аналогичным отростком скуловой кости в необыкновенно мощном боковом выросте.

Quadratojugalia – с затылочной стороны черепа представляет небольшую изогнутую пластинку, вклиненную между чешуйчатой и квадратной костями. Снаружи она охватывает внешний сочленовный мыщелок квадратной кости. Параквадратное отверстие (f. paraquadratum) крупное.

Supraoccipitale – крупная поперечно вытянутая пластиновидная кость с приподнятыми верхнебоковыми отделами. Ее границы с заднеушной и боковой затылочными костями не выяснены.

Opisthotica – массивные, вытянутые поперечно, с расширенными и отогнутыми вперед парокципитальными отростками. Латерально кость своим гребневидным окончанием прикрывает сзади чешуйчатую и квадратную, а нижнебоковым углом соприкасается с дистальным концом слуховой. Медиальный участок кости несет довольно массивный передний отросток со слабо окостеневшей, направленной вперед площадкой, к которой причленяется длинный задний отросток проксимального конца слуховой кости.

Basioccipitale – составляет, как обычно, большую переднюю нижнюю часть затылочного мыщелка. Передний участок, обращенный к базисфеноиду, имеет вид длинного тонкого отростка. Его боковые участки и короткий контакт с базисфеноидом слабо окостеневают.

Exoccipitalia – по сагиттальной плоскости в области мыщелка разделены открытой и довольно глубокой щелью, возможно для хорды, затухающей к затылочному отверстию.

Condylus occipitalis – небольшой при относительно крупном и тяжелом черепе. Мыщелок сильно отогнут вниз и вентральный участок сочленовной поверхности ориентирован вентрально. Дорсальная поверхность слабо вогнутая, желобчатая. В отличие от бритоподид сочленовный сегмент основной затылочной не отделен желобками от сегментов боковых затылочных костей. Затылочное отверстие небольшое, овальное, расширенное в основании.

Basisphenoideum – сравнительно небольшая и слабо окостеневшая треугольная кость. Передняя часть кости несет высокий вентральный гребень, который понижается кзади, переходя в низкий киль. Отверстия для ветвей сонной артерии небольшие, расположены по бокам базисфеноида почти посередине длины и ведут вверх и вперед так, что видны только в боковом аспекте. Впереди каналов сонных артерий (на расстоянии 5 мм) лежат очень небольшие видиевы каналы, расположенные с внутренней стороны базиптеригоидных отростков базисфеноида. В передней части контакты с крыловидными костями не видны, но по бокам вполне отчетливы. Задний отдел в области овального окна слабо окостеневший.

Stapes – массивная и сравнительно короткая кость, расширенная проксимально и дистально. Диафиз прободен дорсовентрально очень крупным поперечно-овальным отверстием. Дистальный отдел кости расширен в виде короткого отростка, примыкающего к заднеушной кости. На дистальном конце имеется также небольшой, направленный вниз вентральный гребень, который у струтиоцефалид рассматривается как тимпанальный отросток [Boonstra, 1965b]. Латерально кость имеет вид широкой и слабо окостеневшей площадки, передняя часть которой прикрывает изнутри задний участок вентрального гребня квадратной ветви птеригоида, а задняя налегает на вогнутый медиальный отдел quadratum вблизи задней ветви птеригоида. Проксимальная подошва, обращенная медиально, имеет очень рыхлую нечеткую поверхность. Проксимальный отдел дает массивный и длинный задне-вентральный отросток, имеющий четкий контакт с передне-вентральным отростком заднеушной кости. По-видимому, этот отросток соответствует дорсальному отростку слуховой кости пеликозавров. Л.П. Татаринов [1965] считает, что у терапсид в качестве дорсального отростка описывают обычно отросток дистального конца, отсутствующий у пеликозавров.

Vomer – короткая непарная кость с узким передним отделом, глубоко вклиненным

между предчелюстными. Задний расширенный отдел в области хоан несет боковые вентральные гребни, имеющие мелкие зубы. Позади хоан нёбный отросток сошника снабжен слабо выраженным срединным гребнем, затухающим на контакте с крыловидными костями.

Palatina – крупные, массивные, сильно утолщенные дорсовентрально. Переднебоковой участок на значительном протяжении чешуйчато прикрывает снизу челюстную кость, которая на всем протяжении отделена от нёбной и наружной крыловидной костей глубоким отчетливым швом. Боковой край медиально от контакта с челюстной несет желобчато-ямчатые углубления для отверстий кровеносных сосудов и нервов. Позади хоан кость составляет переднюю треть длины высокого нёбного бугра.

Pterygoidea – в передне-медиальных участках образуют большую часть небных бугров. Последние отделены друг от друга широкой щелью, которая впереди обращена к хоанам, а сзади и дорсально замкнута медиальными участками крыловидных костей. Площадки нёбных бугров имеют бобовидные очертания, и каждый бугор окружен гребнем, усаженным многочисленными мелкими зубами. Поперечные ветви птеригоидов очень высокие, широкие и в дорсальных участках, примыкающих к наружным крыловидным костям, толстые и массивные. Вентральные участки их тонкие и несут редкие мелкие зубы. Медиальные участки гребней плавно отогнуты назад и соединены в сагиттальном высоком вентральном гребне, переходящем на базисфеноид. Задние ветви птеригоидов, столь же высокие и тонкие, расходятся назад под углом около 60°. Снаружи они прикрывают нижний вентральный край квадратной кости, а внешней стороной обращены к слуховой кости.

Ectopterygoidea – короткие, но высокие и толстые кости. Вентральный отросток участвует в образовании поперечной ветви птеригоида. Передне-медиальный шов не виден, но на латеральном участке поперечной ветви граница с птеригоидом проходит у подошвы вентрального гребня, откуда продолжается вверх и назад до контакта со скуловой, где эктоптеригоид глубоко вклинен между скуловой и крыловидной.

Quadrata – крупные массивные и высокие. Нижний отдел несет двойной суставной мыщелок. Внутренний мыщелок, более массивный и высокий, опущен ниже внешнего и снабжен вертикальной вогнутой площадкой, к которой неподвижно примыкает задняя ветвь птеригоида. Дорсальный участок над внутренним мыщелком сбоку от контакта с крыловидной имеет широкую вогнутую впадину для дистального конца слуховой кости. Над наружным мыщелком с задне-дорсальной стороны имеется довольно глубокая вырезка для параквадратного отверстия и квадратно-скуловой кости. Верхний отдел кости имеет вид широкой пластины с тонкими и слабо окостеневшими краями. Передняя сторона пластины вогнутая, задняя – уплощенная, с отогнутым вперед медиальным участком, который примыкает к заднеушной кости. Широкий латеральный участок пластины налегает на переднюю сторону чешуйчатой кости. Поверхность квадратной кости на контакте с заднеушной и чешуйчатой тонкогребнистая, что указывает на плотное и неподвижное соединение костей. Соответственно положению затылочной области, верхний отдел квадратной кости наклонен назад. Ось сочленовных мыщелков перпендикулярна сагиттальной плоскости. Косой гребень на суставной поверхности внутреннего мыщелка допускал, по-видимому, незначительное (в несколько миллиметров) расхождение ветвей нижней челюсти при ее открывании.

Нижняя челюсть – короткая, высокая, с массивным и расширенным симфизным отделом, несущим полукруглый ряд предклыковых зубов и клыков. Ветви челюсти широко расходятся от симфиза к сочленовным впадинам. На наружной стороне челюсти имеются отчетливые утолщения: переднее – на зубной кости в виде горизонтального валика впереди контакта с угловой костью и заднее – в виде бугра на контакте зубной, надугловой и угловой костей. Нижний край челюсти прямой и челюстные суставы приподняты над уровнем основания челюсти.

Dentale – длинная кость с сильно утолщенным зубным краем. Внешняя сторона симфиза, составленная зубными костями, слабо вогнута и круто скошена вниз и назад; внутренняя сторона – вверху выпуклая, но внизу на контакте с пластинчаты-

ми костями снабжена глубоким поперечным желобком, отвечающим, вероятно, переднему участку прикрепления подбородочно-подъязычного мускула (m. geniohyoideus). В заклыковом отделе альвеолярный край в передней половине ряда щечных зубов сильно смещен внутрь и зубная кость нависает над нижним краем челюсти. Вследствие этого, от щечных зубов кость имеет широкую, круто наклоненную площадку, постепенно исчезающую к задней половине зубного ряда. На наружной стороне челюсти между зубной и угловой костями у верхнего края продольного костного валика выходит довольно крупное отверстие, по-видимому задних нижнегубных сосудов и нервов. Из отверстия на зубную кость продолжаются два затухающих желобка, один вперед, вдоль верхнего края костного валика; второй – проходит вперед и вниз и, пересекая валик, исчезает у основания последнего.

Spieniale – составляет впереди вентральную уплощенную поверхность симфиза и продолжается назад до уровня последних зубов, где чешуйчато прикрывает передне-внутренний участок угловой кости.

Angulare – на наружной стороне выступает вперед двумя участками; верхним – на середине высоты челюсти непосредственно позади продольного валика, где широко вклинивается в зубную кость; нижним – вдоль вентрального края челюсти в виде узкого клина между зубной и пластинчатой костями. Вдоль вентрального края челюсти угловая и зубная кости сильно утолщены и образуют нижний продольный валик. Таким образом, между верхним и нижним валиками внешняя сторона челюсти несет неглубокий продольный желобок. Задний отдел угловой кости разделен глубокой вертикальной вырезкой на внешнюю пластину (lamina reflexa) и внутреннюю также тонкую пластину, которая, отгибаясь вниз и медиально, подстилает снизу предсочленовную кость. На внутренней стороне кость на значительном протяжении прикрыта сверху предсочленовной, а спереди – тонким лепестком пластинчатой кости.

Supraangulare – дорсальный участок ее отогнут внутрь и прикрыт сверху зубной костью. На наружной стороне верхний отдел глубоко вклинен между зубной и угловой костями и в зоне контакта поверхность челюсти имеет отчетливый костный бугор. На внутренней стороне шов между зубной и надугловой костями проходит вперед и вниз к началу аддукторной ямы. Задний, массивный и расширенный отдел кости охватывает нижнюю и боковую поверхности сочленовной кости.

Articulare – в дорсальном аспекте короткая и массивная треугольная кость. Снаружи она подстилается надугловой костью, спереди и изнутри – предсочленовной, так что эти кости полностью смыкаются под сочленовной в продольном шве. Задне-дорсальный участок кости имеет две хорошо обособленные сочленовные впадины, перпендикулярные сагиттальной плоскости. Латеральная суставная площадка значительно крупнее медиальной, более вытянута поперечно и имеет более четкие полукруглые очертания. Позади латеральной площадки сочленовная кость дает вниз массивный крючковидный отросток, отвечающий, по-видимому, месту прикрепления мышцы, опускающей нижнюю челюсть (m.depressor mandibulae) [Parrington, 1955]. Аналогичный отросток у джонкериид, по мнению Бунстра [Boonstra, 1962], служит для прикрепления заднего птеригоидного мускула.

Praearticulare – в переднем отделе представляет вертикальную, утолщенную внизу пластину. Последняя прикрывает длинную и узкую щель меккелева отверстия. Верхний листовидный участок пластины позади контакта с зубной костью утолщается и образует внутренний край аддукторной ямы. Далее кзади кость с дорсальной стороны представляется в виде массивного стержня и до контакта с сочленовной налегает на угловую. Задний отдел, расширенный медиально, глубоко вклинен своим листовидным участком между сочленовной и угловой костями. На наружную сторону челюсти предсочленовная не выходит.

Венечная кость не сохранилась, но определенно была развита в виде тонкой пластинки на внутреннем крае челюсти в зоне контакта предсочленовной, зубной и надугловой костей, где поверхность их несет тонкую струйчатость.

Зубы. Верхнечелюстные предклыковые зубы крупные, массивные, с отогнутыми назад

вершинками. Зубы передней пары сближены и сильно сжаты с боков. Второй–четвертый зубы менее сжаты и разделены промежутками.

Нижнечелюстные предклыковые зубы сравнительно короткие, мощные с вершинками, отогнутыми вперед и в стороны. Овалы поперечных сечений вытянуты в лингвально-буккальном направлении. Верхние половины коронок заметно стерты. Четвертый зуб меньше предыдущих и расположен с внутренней стороны клыка. Первые три предклыковых зуба имеют отчетливые альвеолы замещающих. Четвертый зуб и клык не показывают следов замещения. Отверстие, соответствующее альвеоле замещающего третьего зуба, соединено с глубоким полукруглым желобком, проходящим по внутреннему краю челюсти. Таким образом, если оно не представляет альвеолу, а служит отверстием для выхода сосудов и нервов, четвертый недоразвитый зуб можно рассматривать как третий замещающий. Коронки верхнего и нижнего четвертых зубов, в отличие от передних, по переднему и заднему краям несут мелкую зубчатость. Клыки очень массивные, значительно крупнее предклыковых зубов, круглые в сечении и широко расставленные. Верхнечелюстные клыки направлены почти отвесно вниз, нижнечелюстные – широко отогнуты в стороны.

Щечные зубы многочисленные, тесно расположенные, с зазубренными режущими коронками. Лингвальная сторона зубов уплощенная, буккальная – выпуклая. Величина зубов постепенно уменьшается спереди назад. Верхнечелюстные щечные зубы начинаются на уровне задней стороны клыков. Замещение зубов детально описано Н.Н. Каландадзе [1968], который отмечает на верхней и нижней челюстях до семи генераций щечных зубов. Обычное число зубов в генерации равно шести, из которых три функционирующих и три замещающих.

Зубная формула $I\frac{4}{3(4?)}\ C\frac{1}{1}\ PC\frac{15-18?}{21}$.

Размеры (голотип). Максимальная длина черепа 345 мм; длина предглазничной области 195 мм; максимальная ширина черепа 420 мм; ширина затылочной области 330 мм; ширина межносовой перегородки 30 мм; ширина межглазничной области 100 мм; диаметр глазниц: продольный – 45 мм, поперечный – 40 мм; диаметр теменного отверстия: продольный – 14 мм, поперечный – 25 мм; расстояние между теменным отверстием и краем затылка 17 мм; ширина теменной области по переднему краю теменного отверстия 140 мм; длина нижней челюсти 285 мм.

Сравнение. Сходство между описанным и типовым видом отмечено в описании последнего. К числу диагностических особенностей E. mirabilis относятся небольшие размеры скелета и черепа, короткая и широкая предглазничная область, наличие раздвоенных надвисочных выростов, бобовидные очертания нёбных бугров, очень большая ширина скулового и затылочного отделов и короткая нижняя челюсть.

Замечания. Среди известных дейноцефалов описанный вид принадлежит к числу наиболее аберрантных, резко отличающихся "внешним оформлением" черепа.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Кроме голотипа, экз.№1758/187,сочленовныйотдел левой ветви нижней челюсти с квадратной костью; экз. № 1758/226, левый и правый боковые выросты скуловых и чешуйчатых костей. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

Род Molybdopygus Tchudinov, 1964

Deuterosaurus: Ефремов, 1954а, с. 103 (pars).
Brithopus: Ефремов, 1954а, с. 223 (pars).
Molybdopygus: Чудинов, 1964а, с. 95; 1964в, с. 252; *Каландадзе, Очев и др.*, 1968, с. 84.

Типовой вид – M. arcanus Tchudinov, 1964 а; нижнетатарский подъярус; Кировская обл.

Диагноз. Тазовый пояс очень толстостенный и массивный, *U*-образного поперечного сечения. Крестец из трех несросшихся позвонков. Вертлужная впадина глубокая и округлая, с очень мощным надацетабулярным выступом. Задний отдел впадины слабо

ограничен и несет вырезку, составленную плоскими фасетками на подвздошной и седалищной костях, при этом фасетки смыкаются почти под прямым углом на контакте этих костей. Лобковые кости короткие, со слабо окостеневшими передними участками.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Этот род отличается от других родов семейства меньшей величиной, необычайно толстостенным массивным тазом, наличием плоских фасеток в заднем отделе вертлужной впадины и высоким симфизом лобково-седалищной пластины.

Замечания. Этот род был отнесен автором к семейству эстемменозухид главным образом на основании общего сходства строения тазового пояса и развитию на нем надацетабулярного выступа. У рода Molybdopygus задний отдел вертлужной впадины несет глубокую вырезку, составленную плоскими фасетками, сомкнутыми на контакте подвздошной и седалищной костей. Судя по бугорчато-ямчатой скульптуре фасеток, эта вырезка заполняется более толстым слоем хряща по сравнению с остальной поверхностью вертлужной впадины. По-видимому, полного окостенения этого участка не происходило даже у старых особей, так как вырезка наблюдается у всех экземпляров независимо от степени зарастания швов в симфизе и вертлужной впадине. В этом отношении Molybdopygus сходен с эстемменозухом, у которого также наблюдается неполное зарастание швов в симфизе и вертлужной впадине и контакты подвздошной кости сохраняют узкие щелевидные зияния, причем поверхность костей в этих щелях также несет бугорчато-ямчатую скульптуру. Кроме того, тазовый пояс Molybdopygus необыкновенно толстостенный и массивный, с отогнутыми вентрально передними участками лобковых костей, в чем он более напоминает тазовый пояс мосхопса, нежели сравнительно тонкостенный и удлиненный таз эстемменозуха.

Для рода Molybdopygus краниальные остатки не известны и не исключено, что этот род принадлежит к новым тапиноцефалам, обычно обладающим заметно укороченным черепом и тяжелым посткраниальным скелетом. Тем не менее известные русские представители (род Moschops) отличаются более легко построенным скелетом.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; Кировская обл., Башкирская АССР.

Molybdopygus arcanus Tchudinov

Рис. 37

Deuterosaurus biarmicus: Ефремов, 1954а, с. 189 (pars).

Brithopus priscus: Ефремов, 1954а, с. 223 (pars), рис. 40, табл. XVIII, фиг. 1–2.

Molybdopygus arcanus: Чудинов, 1964а, с. 96, рис. 4; 1964в, с. 252; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 84.

Голотип – № 2225/1, ПИН; тазовый пояс в сочленении со вторым и третьим крестцовыми позвонками; Кировская обл. Малмыжский район д. Большой Китяк; нижнетатарский подъярус; рис. 37.

Описание. Крестец из трех несросшихся позвонков. Дистальный конец первого крестцового ребра сильно отогнут вниз и сочленяется с полукруглой выпуклой площадкой на теле подвздошной кости. Второе и третье ребра сравнительно тонкие и слабые. Длина тел второго и третьего крестцовых позвонков 30 мм; ось их по отношению к дну тазовой полости наклонена вниз и назад. Дистальные концы второго и третьего крестцовых ребер расширены дорсовентрально, и задний край второго ребра примыкает к переднему краю третьего. Остистые отростки крестцовых позвонков сильно наклонены назад. Все кости тазового пояса чрезвычайно толстые; границы их отчетливо прослеживаются в вертлужной впадине и по внутренней поверхности таза.

Лобковая кость значительно короче седалищной. Передний край лобковой кости плавно отвернут вниз, а переднебоковой – образует короткий массивный вырост, ограниченный медиально запирательным отверстием. До захоронения тазовый пояс был подвергнут окатыванию, на что указывает сглаженность и закругленность тонких, по-видимому, слабо окостеневших вентральных участков лобковых и седалищных костей.

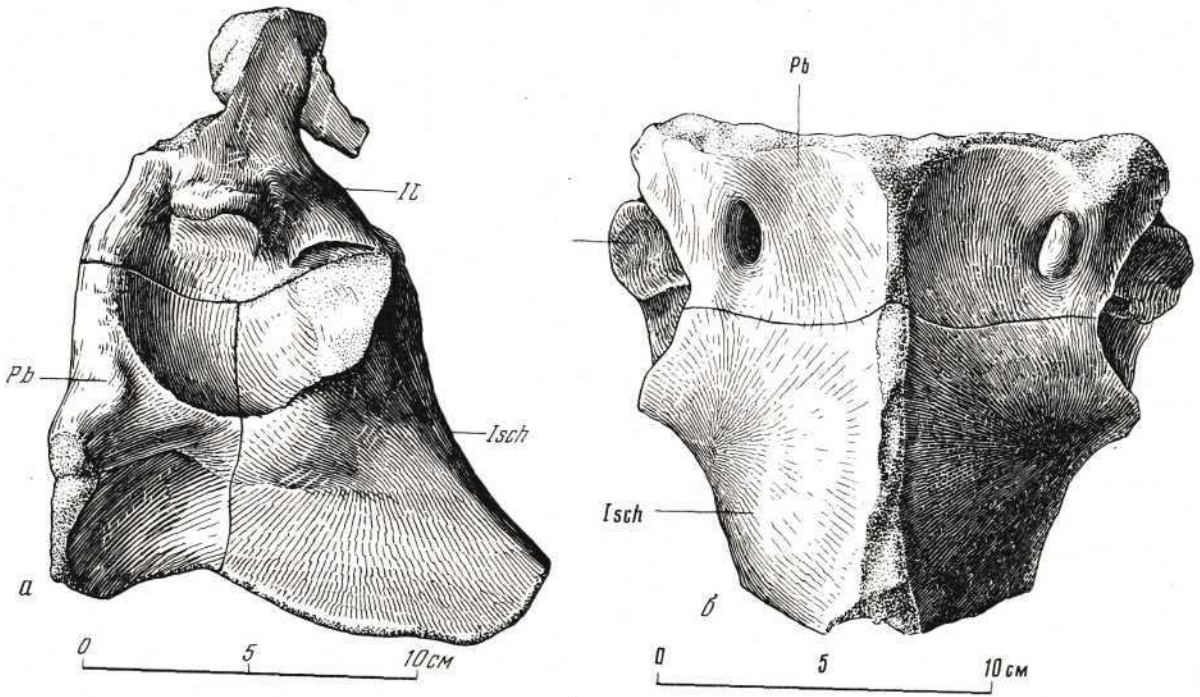


Рис. 37. Molybdopygus arcanus Tchudinov; голотип № 2255/1, ПИН, тазовый пояс:
а – сбоку, *б* – снизу; Кировская обл., Большой Китяк; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [Чудинов, 1964а].
Усл. обозн. см. рис. 4

Вертлужная впадина округлая, очень глубокая, с мощным надацетабулярным выступом. Последний отчетливо отделен от тела подвздошной кости глубокими желобками по переднему и заднему краям. В задней части вертлужной впадины имеется глубокая вырезка, образованная плоскими фасетками, которые сходятся почти под прямым углом. Фасетка на подвздошной кости узкая и длинная, на седалищной – широкая и расплывчатая. Внутренняя полость таза широкая U-образная. В заднем отделе таза по внешнему краю седалищных костей поперечное сечение таза V-образное за счет большой толщины седалищных костей в симфизном шве.

Размеры (голотип). Максимальная длина тазового пояса 155 мм; максимальная ширина по краю надацетабулярных выступов 175 мм; максимальная высота 185; продольный поперечник вертлужной впадины 80 мм.

Замечания. В коллекции из медистых песчаников имеется слепок части таза в лонном симфизе (ПИН № 294/18), отнесенный Ефремовым [1954а, с. 178] к роду Deuterosaurus. Этот фрагмент, рассматриваемый здесь в составе типового вида рода Molybdopygus, отличается от голотипа несколько меньшими размерами и более суженной полостью таза, что обусловлено, по-видимому, незначительной боковой деформацией или более молодым возрастом особи.

Этому же виду принадлежит пять фрагментов тазовых поясов, которые были описаны Ефремовым [1954а, с. 229] в составе типового вида рода Brithopus. Эти фрагменты показывают различную степень окостенения таза и незначительные вариации в размерах. Полное окостенение, как отмечал Ефремов, наступало поздно и в задней половине обычно сохранялось зияние между подвздошной и седалищной костями.

Распространение. Нижнетатарский подъярус; Кировская обл., Башкирская АССР.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 1954/55, правая половина таза без верхней части подвздошной кости; экз. № 1954/58, правая лобковая кость с частью вертлужной впадины; экз. № 1954/54, часть таза с головкой бедра. Весь материал происходит из Дурасовского рудника Башкирской АССР. Экз. № 294/17, фрагмент правой части таза; экз. № 294/18, фрагмент лонного симфиза таза; экз. № 294/19, седалищные кости в области вертлужной впадины. Весь материал происходит из Ключевского рудника Башкирской АССР. Слепки из Франкфуртского музея. Местонахождения неизвестны.

Род Anoplosuchus Tchudinov, 1968

Anoplosuchus: Чудинов, 1968а, с. 24; Каландадзе и др., 1968, с. 84.

Типовой вид – A. tenuirostris Tchudinov, 1968а; верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Среднего размера эстемменозухиды с длинным и сравнительно узким черепом. Предглазничная область длинная, невысокая и широкая; заглазничная – короткая, слабо расширенная и высокая. Кости черепа в предглазничной области тонкие, без выростов и утолщений, за исключением задних участков носовых костей, в заглазничной – сильно утолщены и несут мощные надглазничные валики. Впереди глазниц крыша черепа с боков имеет отчетливый пережим. Заглазничная дуга тонкая и узкая. Височные впадины крупные и круто поставленные. Затылочная поверхность вертикальна, затылок умеренно вогнутый. Затылочный мыщелок ориентирован задне-вентрально. Площадки нёбного бугра треугольные. Нижняя челюсть длинная, невысокая, ее ветви слабо расходятся к сочленовному отделу. Наружный край челюсти в области клыков слабо утолщен и ветви челюсти плавно утоняются к короноидному отделу. Наружный край челюсти у заднего конца зубной кости лишен утолщений. Челюстные мыщелки опущены до уровня вентральной стороны симфиза. Предклыковые зубы отогнуты вперед, клыки равны предклыковым зубам.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Среди отличий аноплозуха от Estemmenosuchus следует указать отсутствие костных утолщений в предглазничной области, отсутствие скуловых выростов на контакте скуловой и чешуйчатой костей и роговидных выростов в лобно-теменной

области, вертикальное положение затылочной поверхности, слабо дифференцированные предклыковые зубы и клыки, отсутствие утолщений по внешнему краю челюсти на контакте зубной и угловой костей и более вентральное положение челюстных мыщелков.

З а м е ч а н и я. Очертаниями черепа, сравнительно длинной и слабой лицевой областью, общим пахиостозом надглазничной и лобно-теменной области, при отсутствии скуловых и надвисочных роговидных выростов, аноплозух весьма сходен не только с южноафриканскими титанозухами, но и тапиноцефалами. Сходство с последними усиливается резким переходом от утолщенного лобно-теменного отдела к тонкостенному лицевому отделу и слабой дифференциацией предклыковых зубов и клыков. Совмещение у аноплозуха титанозуховых и тапиноцефаловых особенностей в сочетании с его общим примитивным обликом показывает пути возникновения тапиноцефаловой специализации, особенно резко выраженной у тапиноцефалид.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov

Табл. V, фиг. 2, рис. 38–43

Anoplosuchus tenuirostris: Чудинов, 1968а, с. 24, рис. 2–4; Каландадзе и др., 1968, с. 84.

Г о л о т и п – № 1758/79, ПИН; неполный скелет с деформированным черепом; Пермская обл., Очерский район, д. Ежово; верхнеказанский подъярус; табл. V, фиг. 2, рис. 38.

О п и с а н и е. По внешнему виду череп напоминает удлиненный череп эстемменозуха без костных выростов. Предглазничный отдел длинный и невысокий, заглазничный – короткий и высокий. Глазницы большие, круглые, почти вертикальные и направленные вперед и в стороны под углом около 45° к осевой плоскости черепа. У молодых особей отмечено более вертикальное положение глазниц. В предглазничной области кости крыши черепа очень тонкие, за исключением слабо утолщенных носовых костей. У молодых особей (экз. № 1758/80) глазничный край предлобной кости слегка утолщен; лобной, заднелобной и заглазничной – сильно утолщен и образует невысокое округлое куполовидное вздутие, вершина которого скульптирована мелко-ячеистой костной тканью. У молодых особей этот купол расположен над задне-верхним краем глазницы. Латерально он круто обрывается к краю глазницы; вперед и медиально плавно спускается к межглазничной области; назад – к височной впадине. У старых особей (экз. № 1758/81–83, 1758/228 и 708/1), по-видимому, в связи с интенсивным ростом предглазничной и межглазничной областей, куполовидное вздутие приобретает вид мощного надглазничного продольного валика. С медиальной стороны между валиком, круто наклоненным к крыше черепа, и сагиттальным срединным гребнем имеется глубокий желоб, выполаживающийся вперед. В целом заглазничный отдел крыши очень толстый и массивный и наибольшей толщины достигает у канала пинеального органа, где толщина не менее, чем в 10 раз превосходит толщину костей предглазничной области. Это обстоятельство сказалось на сохранности черепов – большинство их представлено лишь наиболее массивными и толстыми фрагментами лобно-теменной области, а тонкостенные предглазничные участки до уровня переднего края лобных костей обычно отсутствуют. Линии швов выражены в различной степени: у молодых особей они отчетливо видны по обеим сторонам крыши; у старых – с трудом различимы. Теменное отверстие расположено близко к краю затылка на невысоком теменном бугре. Оно сравнительно небольшое, слегка поперечно-овальное или круглое, обрамленное у старых особей слабо выраженным костным валиком. У молодых особей теменной бугор отсутствует. Вентрально ось канала пинеального органа несколько смещается вперед, канал расширяется и на середине высоты становится резко поперечно-овальным. В нижнем, наиболее широком участке, канал приобретает очертания вытянутого продольного овала.

Кости нёбной поверхности и небный бугор массивны. Хоаны очень длинные и крупные (рис. 38).

Предклыковые зубы не сохранились, но судя по альвеолам, не уступают по величине клыкам. Альвеолы первых послеклыковых зубов почти вдвое меньше альвеол клыков и постепенно уменьшаются к заднему краю челюсти.

Nasalia – очень длинные и узкие. Задние половины медиально значительно утолщены и толщина их в сагиттальной плоскости достигает 20 мм, тогда как впереди и латерально она не превышает 4–5 мм. Задние участки костей узкие, и их контакт с лобными, по-видимому, ограничен, с предлобными – длинный. Вентральная сторона костей несет нечеткие парасагиттальные гребни, переходящие с лобных (рис. 39).

Maxillaria – крупные, пластиновидные. Их контакты на крыше не ясны, но на одном из экземпляров (1758/82) отмечено глубокое чешуйчатое налегание передних участков предлобных костей на дорсальные участки челюстных. В области клыков кости с наружной стороны утолщены. Перед клыком имеется альвеола замещающего клыка, которая несколько меньше альвеолы последнего предклыкового зуба. На внешней стороне ряда послеклыковых зубов кость несет неглубокую продольную площадку, которая исчезает к концу зубного ряда. Лингвальный край кости тонкий и слабо выпуклый.

Jugalia – довольно высокие, но тонкие пластиновидные кости, лишенные утолщений. Их контакты не ясны. Глазничный край тонкий, заглазничный дорсальный отросток – короткий и узкий.

Praefrontalia – сохранились не полностью. Глазничный край утолщен в различной степени: у молодых особей утолщение не распространяется на куполовидное надглазничное вздутие; у старых – передняя часть надглазничного валика переходит и на предлобные кости. Передние очень длинные и тонкие участки предлобных костей на значительном протяжении чешуйчато прикрывают носовые.

Frontalia – в задних участках широкие и очень толстые. Сзади они соединены глубоким ступенчатым швом с теменными. Передние и медиальные участки лишены скульптуры, надглазничный край скульптирован грубой ругозной костью. Сагиттальный шов в переднем отделе прямой, в заднем – глубоко зубчатый. С вентральной стороны контуры костей вместе преобретают обычные для дейноцефалов очертания четырехконечного креста.

Postfrontalia – узкие сверху и высокие. Заднебоковые участки глубоко вклинены между заглазничными и теменными костями. Вентрально они дают глубокие медиальные выросты, которые прикрывают заднебоковые отделы лобных костей.

Parietalia – короткие, но широкие и толстые кости, составляющие вместе с лобными мощный теменной бугор. Дорсальные заднебоковые отростки соединены с заднелобными и заглазничными костями ступенчатым швом. Контакт с заднелобными короткий, с заглазничными – длинный, причем отростки теменных костей прикрывают задние отростки заглазничных и шов между ними проходит по краю височной впадины. Сзади кости прикрыты межтеменной, которая медиально соединяется с теменными системой сходящихся внизу гребней и желобков. Вентрально передние участки костей дают довольно длинные отростки, вклиненные между лобными и заднелобными. Следы контакта с эпиптеригоидом выражены наклонной неровной площадкой, расположенной продольно, сбоку от теменного отверстия.

Postorbitalia – дорсально, от края глазницы продолжаются назад узкой полосой вдоль края височной впадины и на контакте с теменной костью резко утончаются, отгибаясь латерально и принимая участие в образовании гребней, окаймляющих височные впадины. На верхнем крае глазницы кости наиболее массивны и толщина их у старых особей достигает 55 мм. Заглазничная дуга представляет вверху массивный и толстый стержень треугольного сечения. Вниз стержень резко утоняется и на контакте со скуловой костью приобретает продольно-овальное сечение. Восходящий отросток скуловой кости лежит свободно на медиальной стороне стержня, поднимаясь до половины высоты глазницы.

Interparietale – формирует, как обычно, срединный затылочный гребень. Она сохранилась лишь на голотипе и на фрагменте № 708/1. В обоих случаях ее границы на затылочной поверхности не полностью различимы. Верхний отдел кости в области гребня

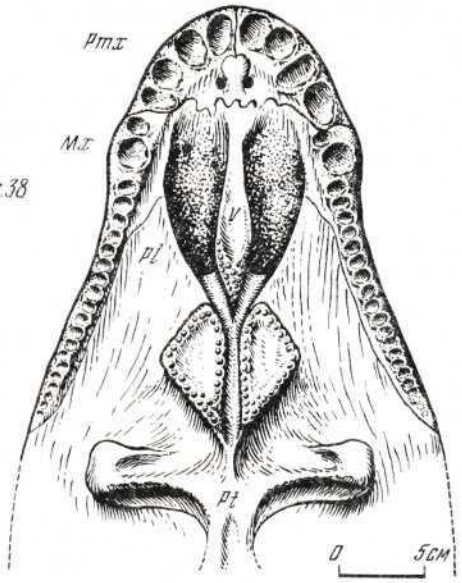


Рис. 38

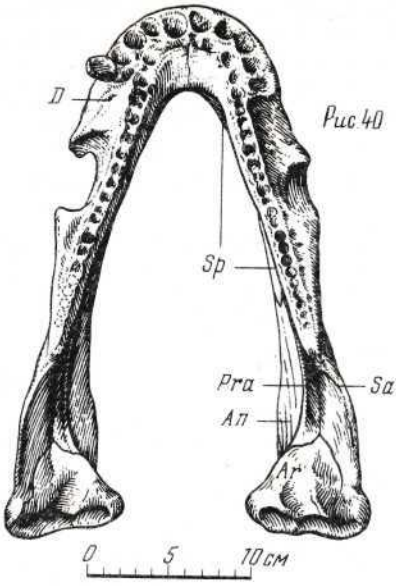


Рис. 40

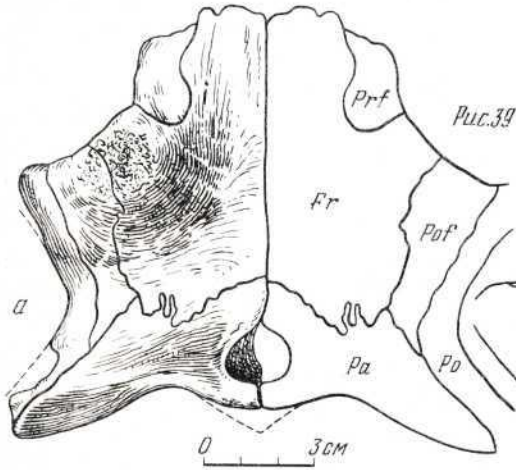
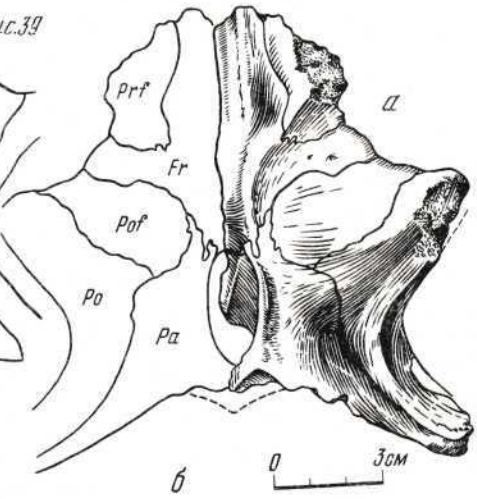
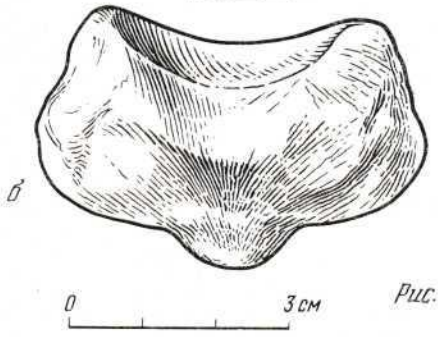


Рис. 39





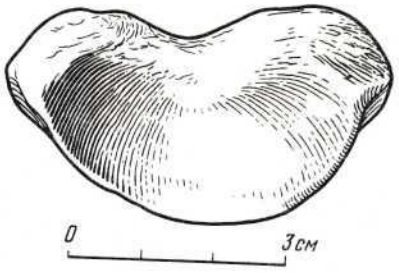


Рис. 41

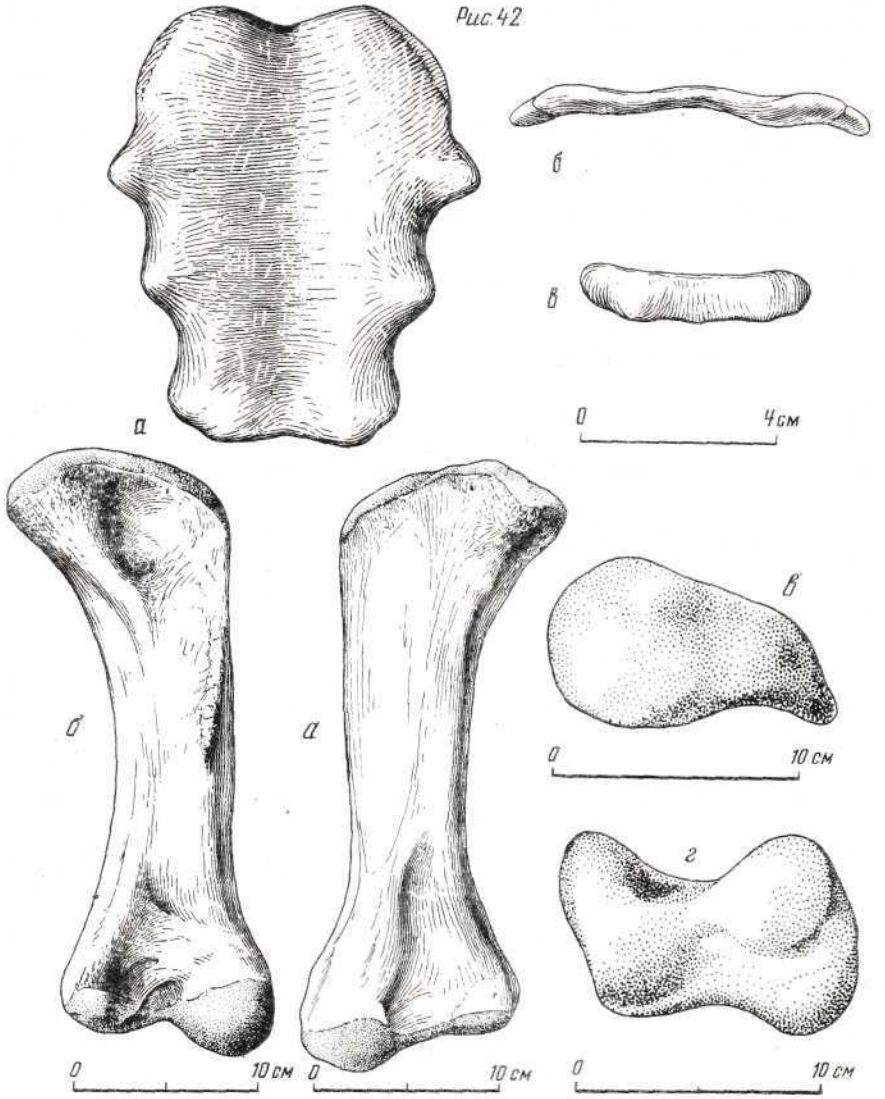


Рис. 43

Рис. 38–43. Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov

38 – голотип № 1758/79, ПИН, фрагмент черепа снизу; *39* – экз. № 1758/80, фрагмент крыши черепа молодой особи; *а* – дорсальная сторона, *б* – вентральная сторона; *40* – экз. № 1758/227, нижняя челюсть сверху; *41* – экз. № 1758/83, интерцентр атласа: *а* – спереди, *б* – сверху; *42* – экз. № 1758/308, грудина: *а* – снизу, *б* – спереди, *в* – сзади; *43* – экз. № 1758/240, правое бедро; *а* – дорсальная сторона, *б* – вентральная сторона, *в* – головка бедра сверху, *г* – дистальный отдел снизу; Пермская обл., Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус [38, 39б, 40 – Чудинов, 1968а]

наиболее удлинен. От верхней точки гребень спускается вниз и вперед и затухает над затылочным отверстием. Боковые стороны гребня сходятся под прямым углом. Боковые участки кости имеют ровную поверхность контакта с таблитчатыми костями.

Condylus occipitalis – по форме и размерам напоминает таковой у эстемменозуха. Его суставная поверхность ориентирована задне-вентрально. На середине высоты мы-

щелка боковые затылочные кости снабжены довольно массивными выростами с округлыми площадками для дуг проатласа.

Vomer – непарный, длинный и суженный в средней части. Передний расширенный отдел прикрывает снизу медиальные участки предчелюстных костей и соединен с ними зубчатым швом. Судя по характеру шва и его заполнению породой, между передними слабо окостеневшими участками сошника и предчелюстной костью существовала неокостеневшая зона, в которую открывались, возможно, парные выводные каналы якобсонова органа. Вентрально их выходы прикрыты наплывами сошника, но каналы отчетливо видны на границе костей после удаления поверхностных участков костной ткани. Нижняя поверхность сошника сужается кзади до половины его длины, затем расширяется латерально и становится желобчатой. Задний отдел и боковые гребни, окаймляющие желоб, несут мелкие зубы. Границы с небными костями не ясны.

Palatina – их передние участки достигают половины длины хоан. С боков они отделены швами от челюстных костей. Задне-медиальные участки частично формируют мощный нёбный бугор. По осевой линии нёбный бугор разделен глубоким полукруглым желобом, начинающимся на крыловидных костях. Желоб, продолжаясь вперед, становится более глубоким, затем раздваивается окончанием сошника и плавно переходит в хоаны. Нёбный бугор резко выдается вентрально в виде двух почти правильно треугольных площадок с наиболее длинными медиальными сторонами. Площадки окружены нешироким гребнями, несущими мелкие зубы. Границы между задне-медиальными участками небных костей и передними участками крыловидных, по-видимому, проходят поперечно через середины площадок.

Нижняя челюсть в основных деталях строения мало отличается от нижней челюсти эстемменозуха (рис. 40). Она менее высокая и лишена наружных утолщений в области клыков. Короноидный отдел высокий, сочленовный – опущен вниз; сочленовные площадки ориентированы – задне-вентрально.

Зубы. Первая пара нижних предклыковых зубов, соответственно большому углу скоса внешнего края симфиза, имеет наклонное положение и вершины зубов проецируются впереди челюстного края. Вершины третьего и четвертого зубов также отогнуты вперед и в стороны. Клыки по положению и размерам сходны с предклыковыми зубами. В целом предклыковые зубы и клыки нижней челюсти составляют полукруг наклоненных вперед зубов, которые в сомкнутом положении чередуются с зубами верхней челюсти в глубоком прикусе. Лингвально против каждого из нижних предклыковых зубов расположены довольно глубокие, но почти вдвое меньше альвеолы замещающих зубов. Ряд щечных тесно расположенных зубов медиально от переднего края клыков продолжается вдоль внутреннего края челюсти, постепенно понижаясь к короноидному отделу. Вследствие медиального разрастания зубной кости передняя половина ряда, как и у эстемменозухов, несколько смещена внутрь и нависает над пластинчатой костью. От начала ряда к его концу зубы постепенно уменьшаются и альвеолы передних щечных зубов вдвое крупнее задних. Форма коронок неизвестна, но судя по необычайно близкому сходству строения нижней челюсти аноплозуха и эстемменозуха, эти роды должны иметь сходное строение зубов.

Зубная формула $I\frac{4}{4}\ C\frac{1+1\ (?)}{1}\ PC\frac{20}{22}$.

Грудина представляет в плане овальную, несколько суженную сзади пластину с отчетливыми отростками для причленения трех пар ребер. Дорсальная поверхность пластины слабо вогнутая. Передний широкий коракоидный участок грудины более тонкий и по краю слабо окостеневший. Задний участок – вдвое толще переднего. Отростки для двух передних пар ребер более обособлены и слабо отогнуты дорсально. Концы отростков неполно окостеневшие. Между отростками имеются латеральные округлые вырезки, в которых край кости сильно утонен (рис. 42).

Размеры (голотип). Максимальная длина черепа с исправленной деформацией 420 мм; ширина межглазничной области 100 мм; ширина теменной области 145 мм. Паратип (ПИН № 1758/227). Максимальная длина нижней челюсти: 310 мм.

Диапазон изменчивости. Длина черепа от 290 мм у молодых особей до 420 мм у старых. За исключением голотипа, принадлежащего старой особи, краниальные остатки обычно не полны и не имеют лицевой области. Поэтому для молодых особей длина черепа рассчитана через отношение ширины теменной области к длине черепа у старых.

Размеры лобно-теменной области

1 – ширина межглазничной области, 2 – ширина теменной области, 3 – толщина крыши черепа в теменной области.

№ экз.	1	2	3	№ экз.	1	2	3
1758/79	100	145	–	1758/83	104	130	60
1758/80	72	104	38	1758/228	84	116	45
1758/81	104	130	65	708/1	100	144	55
1758/82	104	144	60				

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Голотип № 1758/79, неполный скелет с сильно деформированным черепом. Вентральная сторона черепа до поперечных ветвей птеригоидов сохранилась довольно полно. Зубы отсутствуют, но их альвеолы сохранились на протяжении всего зубного ряда. От посткраниального скелета имеется передняя часть позвоночника и кости тазового пояса; экз. № 1758/80, фрагмент левой стороны лобно-теменной области крыши черепа молодой особи, характеризующийся наименьшими размерами, отчетливыми границами швов и превосходной сохранностью; экз. № 1758/81, фрагмент левой стороны лобно-теменной области; экз. № 1758/82, фрагмент правой стороны лобно-теменной области. Часть левой челюстной кости со сломанным клыком и правая носовая кость; экз. № 1758/83, фрагмент левой стороны лобно-теменной области с участком заглазничной дуги и верхнего косого затылочного гребня. Не исключено, что этот фрагмент и найденные вместе с ним посткраниальные остатки и фрагмент (экз. № 1758/82) принадлежат одной особи; паратип № 1758/227, нижняя челюсть с прижизненными повреждениями зубных костей. Зубы отсутствуют, за исключением левого, стертого почти до основания, клыка; экз. № 1758/228, фрагмент правой стороны лобно-теменной области; экз. № 1758/240, правое бедро; экз. № 1758/245, фрагмент правой зубной кости со вторым предклыковым зубом; экз. № 1758/270, проксимальный конец левого бедра; экз. № 1758/308, одиночная грудина; экз. № 1758/321, часть скелета (позвонки, фрагменты тазового пояса, кожные окостенения); экз. № 1758/322, фрагмент заглазничной части черепа и неполные носовые кости; экз. № 1758/323, фрагмент теменной области; экз. № 1758/324, часть скелета (преимущественно кости плечевого пояса); экз. № 1758/326, дистальный конец левого бедра. Весь материал происходит из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл. Экз. № 708/1, фрагмент лобно-теменной области с вертикальным затылочным гребнем, затылочным гребнем, затылочным мыщелком и частью базисфеноида. Материал происходит из местонахождения Лужково Очерского района Пермской обл.

Род Zopherosuchus Tchudinov, gen. nov.

Название рода от греч. zopheros – мрачный и suchus – крокодил.

Типовой вид – Zopherosuchus luceus Tchudinov sp. nov., верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Диагноз. Сравнительно небольшие слабо специализированные эстемменозухиды около полутора метров длиной. Лобно-теменной отдел крыши черепа сильно утолщен. Заглазничная дуга узкая, стержневидная, слабо изогнутая. Заглазничный отдел очень короткий. Височная впадина почти вертикальная, удлинена дорсовентрально и сужена внизу. По заднему краю впадины кости не утолщены. Теменной бугор обособленный с

крупным круглым отверстием. Затылок вертикальный, слабо вогнутый и высокий. Затылочный мыщелок крупный, короткий, трехраздельный и слабо сферический. Поперечные фланги птеригоидов умеренно массивные и ориентированы перпендикулярно осевой линии черепа. Нёбные бугры резко обособлены и составляют овальную площадку, разделенную узким продольным желобком. Вентральные участки поперечных гребней и нёбный бугор снабжены мелкими зубами. Симфизный отдел нижней челюсти массивный и сглаженный. Внешний край зубной кости вдоль ряда щечных зубов расширен в виде площадки. Зубная формула нижней челюсти I4, C1, PC13 (14?). Конечности массивные и укороченные. В дистальном отделе плечевой кости эпикондилярные отростки слабо развиты. Локтевая кость без олекранона. В предкрестцовой серии 27 позвонков, в шейных сохраняются небольшие интерцентры. Тела последних шейных и туловищных позвонков увеличены.

Состав. Род монотипический.

Сравнение. Формой черепа, лишенного костных выростов, новый род сходен с аноплозухом. Вместе с тем новый род отличается от аноплозуха вдвое меньшими размерами скелета, отсутствием надглазничных валиков, большей обособленностью и продольно-овальными очертаниями нёбных бугров и менее утолщенным симфизом нижней челюсти.

Новый род отличается от эстемменозуха и парабрадизавра меньшим числом щечных зубов и изогнутостью корней.

Новый род отличается от Rhopalodon обособлением буккальной площадки, более высокими коронками зубов, по-видимому, их большим числом, при отчетливо большем числе генераций. Zopherosuchus отличается от Molybdopygus меньшей величиной и массивностью скелета.

Замечания. Zopherosuchus отличается заметно меньшей специализацией, особенно рельефной на фоне специализации эстемменозуха. Это выражено в незначительном распространении пахиостоза в крыше черепа и скелете, округлой вентральной поверхности нижнечелюстного симфиза, слабо моделированном дистальном отделе плечевой кости и отсутствии олекранона в локтевой кости.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермской обл.

Zopherosuchus luceus Tchudinov, sp. nov.

Табл. VI, рис. 44

Название вида от лат. luceus – обитающий в рощах.

Голотип – №1758/300, ПИН; неполный скелет с черепом, лишенным предглазничной области; Пермская обл. Очерский район д. Ежово; верхнеказанский подъярус. Табл. VI; рис. 44.

Описание. Череп очень неполон: лицевой отдел, челюстное сочленение и нижнее ограничение височных впадин не сохранились. Задние участки утолщенных лобных костей соединены с теменным глубоким зубчатым швом. Положение контакта этих костей весьма сходно с таковым у других представителей семейства. Верхний отдел заглазничной дуги у крыши черепа сильно утолщен, но на большей части дуга тонкая, стержневидная.

Височные впадины крупные, занимают почти вертикальное положение и удлинены сверху вниз и вперед, где сильно сужены. Максимальная ширина височной впадины почти вдвое меньше ее высоты. Крыша черепа наиболее утолщена близ пинеального канала и толщина ее в последнем составляет 28 мм. Костный валик около пинеального отверстия отчетливо обособлен от окружающей поверхности теменных костей. Заднебоковые отростки теменных костей глубоко вклинены между заглазничной и табулярной костями.

Затылочная область нешироkая, слабо вогнутая, с мощным срединным гребнем, составленным межтеменной костью. Последняя – крупная сглаженных четырехугольн-

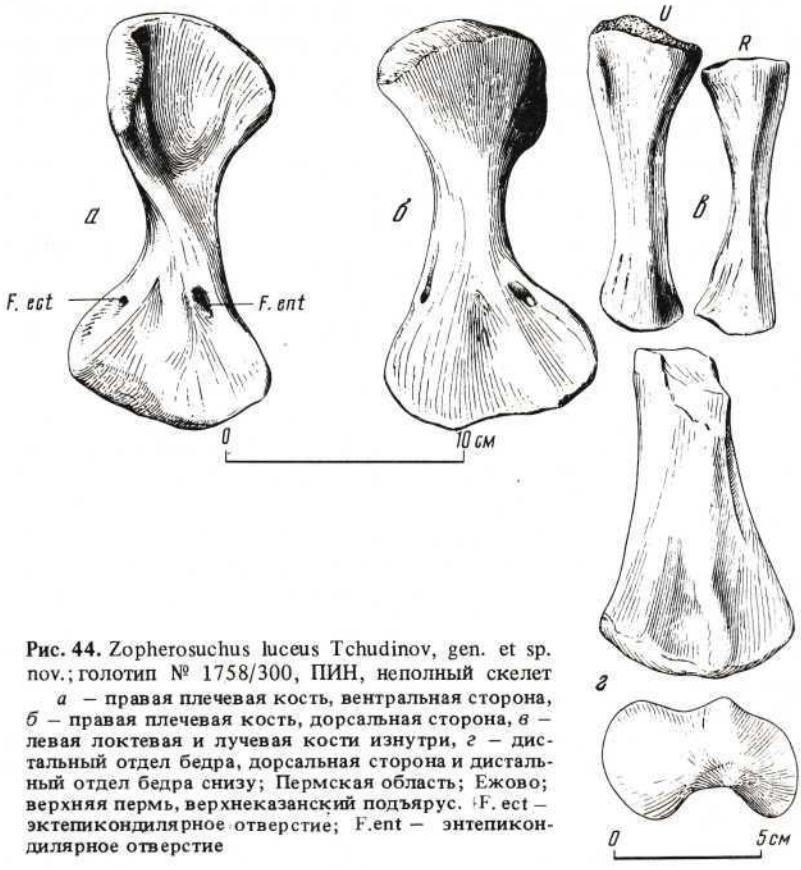


Рис. 44. Zopherosuchus luceus Tchudinov, gen. et sp. nov.; голотип № 1758/300, ПИН, неполный скелет
а – правая плечевая кость, вентральная сторона, *б* – правая плечевая кость, дорсальная сторона, *в* – левая локтевая и лучевая кости изнутри, *г* – дистальный отдел бедра, дорсальная сторона и дистальный отдел бедра снизу; Пермская область; Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус. F. ect – эктепикондилярное отверстие; F.ent – энтепикондилярное отверстие

ных очертаний с гребневидным выростом, сходящим к затылочному отверстию. Боковые затылочные гребни резко выражены, как и у эстеменозуха. Внешняя сторона гребня составлена, как обычно, восходящим отростком чешуйчатой кости. Последний ограничивает также задний край височной впадины, почти достигая ее дорсального ограничения.

Затылочный мыщелок – короткий, массивный и отчетливо трехраздельный. Не исключено, что трехраздельность обусловлена посмертным смещением боковых затылочных по отношению к основной. В целом сочленовная поверхность затылочного мыщелка отличается слабой сферичностью с большим радиусом кривизны. На правой стороне затылка сохранился верхний участок боковой затылочной кости, несущий фасетку для проатласа. Она представляет довольно толстую, удлиненную и изогнутую пластинку, расположенную вдоль внешнего края затылочного отверстия. Ее сочленовная поверхность округлая. В отличие от хищных дейноцефалов у зоферозуха, по-видимому, как и у других эстемменозухид, эта фасетка массивная и по высоте равна затылочному отверстию.

Слуховая кость левой стороны сильно повреждена, на правой – смещена к передним участкам квадратных ветвей птеригоидов. Она – короткая, массивная с очень крупным отверстием, несколько смещенным к дистальному отделу. Проксимальный отдел кости утолщенный, округлого поперечного сечения, дистальный – широкий и уплощенный.

Базисфеноид и базиптеригоидный отдел сильно деформированы.

Нёбо. Поперечные фланги крыловидных костей массивные, с тонкими вентральными гребнями, несущими мелкие зубы. Небный бугор (впереди составленный небными

костями) резко обособлен, разделен продольным желобком и имеет удлиненно-овальные очертания. Впереди базиптеригоидной области медиальные участки крыловидных костей разделены довольно широкой, по-видимому, межптеригоидной щелью. Ее задний участок на голотипе необычно расширен и оборван. Скорее всего, прижизненная ширина щели была значительно меньше.

Нижняя челюсть – представлена лишь левой зубной костью, несущей клык и неполную серию щечных зубов. Челюсть умеренно высокая и утолщенная в симфизном и клыковом отделах. В последнем нет наружного утолщения. Нижний край зубной кости тонкий, верхний – поперечно расширен в виде буккальной почти горизонтальной площадки вдоль ряда щечных зубов. Позади клыка эта площадка несколько сужена и плавно переходит на внешний край челюсти. Максимальная ширина площади на уровне 8–9 зубов. Кзади она постепенно сужается и исчезает у последних щечных зубов. Лингвальный край зубной кости слабо расширен на протяжении всего зубного ряда.

Зубы. Предклыковые зубы выпали из альвеол и найдены изолированными. Они имеют короткие коронки и очень длинные заметно изогнутые корни. Поперечные сечения корней продольно-овальные. Боковые края коронок приостренные, мелкозубчатые. Буккальная поверхность сильно выпуклая, лингвальная – слабо выпуклая с вертикальной струйчатостью. Вершинки предклыковых зубов плавно отогнуты внутрь и проецируются над лингвальным краем основания коронки.

Клыки незначительно крупнее передних предклыковых зубов и сильно наклонены назад. Корень клыка длинный, тупоконечный, заканчивающийся у основания зубной кости.

Щечные зубы мелкие, с длинными слабо изогнутыми корнями и короткими булавовидными коронками, максимально расширенными в основании. Передний и задний края коронок несут на каждой стороне 7–8 мелких зубцов. С внутренней стороны вершинки коронок уплощены и имеют срединный гребешок, затухающий на середине высоты коронки. Расширенные основания коронок резко отделены от утоненной корневой части. Передний щечный зуб расположен на уровне заднего клыка, но смещен к внутреннему краю зубной кости. Замещающие зубы (в числе не менее четырех генераций, как видно на голотипе) расположены у задневнутренних краев сменяемых зубов. Зубы ранних генераций сильно выдвинуты из альвеол, вероятно, в процессе мацерации.

Зубная формула нижней челюсти I4, C1, PC13 (?14).

Посткраниальный скелет. Комплекс атлас-аксис примитивного типа и по форме составляющих элементов мало отличается от аналогичного комплекса эстемменозуха. Тело атласа заметно укорочено и слабо моделировано. Интерцентр аксиса не сохранился, но определенно был небольшим, на что указывает скошенная вентральная площадка на передней поверхности аксиса. Невральная дуга аксиса очень массивная, с чрезвычайно утолщенным, длинным, но невысоким остистым отростком. Передний край отростка сильно смещен вперед и нависает почти над передним краем атласа.

Последующие шейные позвонки по длине тел равны аксису, их вентральная поверхность седловидная. Узкие серповидные интерцентры сохраняются во всей серии шейных позвонков. Поперечные отростки третьего позвонка короткие, массивные и наклонены вниз. В последующих позвонках (до восьмого включительно) отростки невральных дуг постепенно удлиняются, становятся менее массивными и принимают горизонтальное положение. Остистые отростки невысокие, узкие и в четвертом и пятом позвонках наиболее тонкие. Шейные ребра двухголовчатые, с удлиненным капитулярным и укороченным туберкулярным отделами. Далее кзади двухголовчатость сохраняется до двадцатого позвонка.

В первых спинных позвонках тела заметно сужены, невральные дуги слабые. Их поперечные отростки тонкие, остистые отростки более широки, чем в последних шейных позвонках. Последние спинные позвонки с расширенными телами и массивными невральными дугами. Остистые отростки их широкие. Головки ребер толстые, приличенные к очень коротким поперечным отросткам. В последнем спинном позвонке головка ребра сильно уменьшена.

Тело первого крестцового позвонка заметно удлинено и расширено. Проксимальный отдел первого ребра очень массивный и высокий, вдвое превышающий высоту головки предкрестцового ребра. Дистальный отдел первого крестцового ребра длинный и широкий. Внешняя сторона его глубоко вогнута, вмещая вырост подвздошной кости. Тела второго и третьего крестцовых позвонков не сохранились. Второе ребро на поверхности подвздошной кости вдвое меньше первого, третье – очень слабое и причленяется к кости почти у окончания ее заднего крыла.

Плечевой пояс – длинный и очень массивный в гленоидной области. Передний отдел межключицы широкий, с длинным боковым выростом; задний отросток – тонкий, поперечно расширенный. Сохранившийся нижний отдел ключицы расширен. Передний край ключицы прямой, задний – округлый. Нижний отдел скапулокоракоида широкий пластиновидный. Лопатка умеренно высокая, толстая изогнутая, в дорсальном участке расширенная. Надгленоидный отдел лопатки очень массивный и толстый. Передний коракоид пластиновидный и на участках, примыкающих к ключице и межключице, очень тонкий. Супрокоракоидный канал крупный и проходит на внутреннюю сторону передне-дорсально. Задний коракоид не сохранился.

Плечевая кость – короткая с широким проксимальным отделом. Оси сочленовных поверхностей проксимального и дистального отделов составляют угол около 30°. Дельто-пекторальный гребень тонкий, сравнительно короткий и слабо окостеневший. В дистальном конце эктепикондилярный участок более утолщен и сочленовная поверхность образует глубокую округлую вырезку для лучевой кости. Энтепикондилярный участок по сравнению с эктепикондилярным сильно опущен вниз и мыщелок для локтевой кости слабо выражен. Энтепикондилярное отверстие очень крупное, удлиненное и занимает обычное для дейноцефалов положение. Область эктепикондилярного надмыщелка повреждена. В целом плечевая кость эоферозуха, помимо слабого развития лучевого и локтевого мыщелков, довольно сильно отличается от аналогичной кости эстемменозуха и аноплозуха положением сочленовных поверхностей относительно продольной оси плеча. У эоферозуха, в отличие от этих родов, сочленовные поверхности, оставаясь параллельными, не составляют прямого угла с продольной осью плеча.

Лучевая кость – с равномерно расширенными проксимальным и дистальным отделами; первый имеет почти треугольное поперечное сечение, второй – округлое. Сочленовная поверхность в проксимальном отделе плоская и лишь внутренний край кости приподнят, ограничивая слабый продольный желобок для радиального мыщелка плечевой кости.

Локтевая кость – незначительно длиннее лучевой с очень расширенным проксимальным отделом. Его сочленовная поверхность плоская, треугольных очертаний, с вершиной, направленной латерально. У внутреннего края поверхность продольно-желобовидная, вмещающая слабо оформленный локтевой мыщелок плеча. Внешний край кости, составляющий область олекранона, лишь слабо приподнят над уровнем желобка. Сочленовная поверхность дистального отдела поперечно-овальная, слабо выпуклая.

Тазовый пояс – сильно деформирован и более полно сохранились лишь подвздошные кости. Переднее крыло кости мощное, сравнительно короткое и высокое, с отогнутым латерально краем; заднее – удлиненное, тонкое и невысокое. Ацетабулярный отдел очень мощный, особенно утолщенный по переднему краю на контакте с лобковой костью. Надацетабулярный выступ крупный и массивный и в вертлужной впадине отделен от тела кости желобками по переднему и заднему краям. Зона контакта с лобковой и седалищной костями широкая и мелкобугристая.

Бедренная кость сохранилась неполно; имеется правая нижняя половина с сравнительно толстым диафизом и мощным дистальным отделом. Сочленовная поверхность с большой и малой берцовыми широкая, но сочленовные мыщелки не обособлены и почти не отделены друг от друга. Межмыщелковая впадина на дорсальной стороне желобовидная, более глубокая у края сочленовного отдела. Впадина m.poplitheus очень глубокая и протягивается проксимально по телу кости почти на одну треть длины.

Большая берцовая – незначительно короче локтевой и весьма сходна с последней по

форме и очертаниям сочленовных поверхностей проксимального и дистального отделов.

Малая берцовая – по длине равна лучевой, но сильно изогнутая, тонкая, с уплощенными проксимальным и дистальным отделами и округлым диафизом.

В целом в эпиподиях конечностей новый вид весьма сходен с эстемменозухом, отличаясь в основном лишь отсутствием резко выраженного олекранона в локтевой кости.

Размеры (голотип). Ширина теменной области по верхнему краю височных впадин 70 мм; максимальная высота височной впадины 70 мм; максимальная ширина височной впадины 32 мм; ширина затылочной области на уровне верхнего края затылочного отверстия 90 мм; высота затылочной области от верхнего края затылочного гребня до затылочного отверстия 49 мм; максимальная ширина поперечных флангов 70 мм; длина слуховой кости 19 мм; максимальная длина фрагмента нижней челюсти 122 мм; высота нижней челюсти в симфизе 27 мм; длина четвертого предклыкового зуба 29 мм; длина ряда щечных зубов 79 мм; длина щечных зубов 16–20 мм; максимальная высота аксиса 62 мм; длина предкрестцовой серии позвоночника 800 мм; ширина верхнего отдела лопатки 75 мм; длина плечевой кости 160 мм; длина лучевой 110 мм; длина локтевой 125 мм; длина дорсального крыла подвздошной кости 95 мм; максимальная ширина дистального отдела бедра 69 мм; длина большой берцовой 116 мм; длина малой берцовой 111 мм.

Исходя из размеров фрагмента нижней челюсти и пропорций заглазничной области, длина черепа составляет не более 170 мм.

Распространение. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Материал. Кроме голотипа, экз. № 1758/207, неполная межключица. Материал из местонахождения у д. Ежово Очерского района Пермской обл.

СЕМЕЙСТВО ANTEOSAURIDAE BOONSTRA, 1954 [1]

Диагноз. Обычно крупные хищные поздние титанозухии со сравнительно короткой предглазничной и суженной теменной областью черепа. Морда узкая, в верхней части заглазничной дуги обычно расположены крупные выросты. Височная впадина крупная. Заглазничная кость внизу не соприкасается с чешуйчатой. Височная дуга высокая. Затылок наклонен верхней частью назад и затылочная поверхность широкая. Квадратно-скуловая кость не выходит на наружную поверхность черепа. Нёбные бугры и зубы на них хорошо развиты. Предклыковые зубы крупные, удлиненные, остроконечные, клыки крупные, овальные в сечении; щечные зубы малочисленные, небольшие со вздутыми коронками. Нижняя челюсть длинная, массивная, с внешним утолщением на угловой кости. Плечевой пояс легко построенный. Плечевая кость без эктепикондилярного отверстия и с очень коротким дельтопекторальным гребнем. Верхнее крыло подвздошной кости невысокое. Вертлужная впадина лишена надацетабулярного выступа. Бедренная кость длинная, легко построенная.

Состав. Три рода: Anteosaurus Watson, 1921; Micranteosaurus Boonstra, 1954 и Paranteosaurus Boonstra, 1954.

Замечания. К этому же семейству Бунстра [1955b] относил рода Eccasaurus (с типовым видом E. priscus Broom, 1909), известный по фрагментарным остаткам. Брум [1909a] указывал, что плечевая кость экказавра отличается от плечевой кости всех известных терапсид и, поэтому считал возможным выделение этого рода в новый подотряд среди диапсид. Позднее этот же автор [Broom, 1932] подчеркивал сходство экказавра с тапиноцефалидами типа Moschops. Ефремов [1954a] сближал экказавра с родом Brithopus, указывая на сходство плечевой кости экказавра, имеющей короткий дельтопекторальный гребень, мощный супинаторный гребень, хорошо развитые эпикондилюсы и низкое положение эпикондилярных отверстий. Этот автор допускал

[1] Роды этого семейства в наших коллекциях не представлены.

также принадлежность экказавра к примитивным дейноцефалам – дейтерозавридам, полагая, что экказавр представляет форму, стоящую на том же или более позднем уровне развития, как и дейноцефалы медистых песчаников. Бунстра [1955b] дополнительно к описанию Брума (основанному на плечевой кости) изобразил и описал относящиеся к типовому экземпляру бедренную и большую берцовую кости. По мнению этого автора, весь материал в целом указывает лишь на антеозавридные особенности экказавра, а зубы, описанные Брумом, – типично тапиноцефаловые и не относятся к экказавру. Поэтому в более поздних работах Бунстра вполне обоснованно не называет этот род среди антеозаврид.

К этому же семейству Бунстра [1954a] относил род Pseudanteosaurus Boonctra, 1954. При выделении типового вида этого рода Бунстра исходил, главным образом, из различий в форме и ограничении височной впадины и из отсутствия дорсального выроста на заднелобной кости, препятствующих рассмотрению типового вида в составе рода Anteosaurus. Брум [1932] еще ранее подвергал сомнению значение этих различий и допускал, что типовой вид может быть синонимом типового вида Anteosaurus или Titanosuchus. Родовое название Pseudanteosaurus Бунстра распространил лишь на экземпляр, хранящийся в Британском музее. Два других черепа (включая топотип из Американского музея естественной истории), прежде относимые Бунстра (1936b, 1953a) к типовому виду, рассматривались этим автором в составе рода Anteosaurus. Род основан на фрагментарных остатках и в более поздних списках фауны Бунстра [1963a, 1968b] не приводит его в числе хорошо известных южноафриканских родов и рассматривает его в качестве синонима рода Anteosaurus (Boonstra, 1969).

Род Anteosaurus Watson, 1921

Titanosuchus: Broom, 1910b, c. 21; Watson, 1914, c. 770; Boonstra, 1953a, c. 27.
Anteosaurus: Watson, 1921, c. 92; Broom 1929, c. 34; 1932, c. 32, Boontra, 1952e, c. 150; 1953a, c. 26; 1954a, c. 108, 1955b, c. 317, 1962, c. 98, 1963a, c. 189, 1963b, c. 197; 1968a, c. 232; 1969, c. 33; Ефремов, 1954a, c. 271; Haughton, Brink, 1954, c. 41; Janensch, 1959, c. 44.
Titanognathus: Broili, Schröder, 1935, c. 93.
Dinosuchus: Broom, 1936a, c. 351; Huene, 1940, c. 84.
Broomosuchus: Camp, Teylor, Welles, 1942, c. 478.
Pseudanteosaurus: Bonstra, 1954a, c. 125.

Типовой вид – Anteosaurus magnificus Watson, 1921; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп массивный, с костными выростами на дорсальном участке заглазничной дуги и по верхнему краю морды. Иногда выросты имеются на скуловой и квадратно-скуловой костях. Предчелюстные кости утолщены, с короткими дорсальными отростками и на поверхности черепа отделены от челюстных желобком. Альвеолярный край предчелюстных костей наклонен вверх. Носовые отверстия низко расположены. Височная впадина крупная, удлиненная дорсовентрально, с вырезкой в нижней части. Заглазничная и чешуйчатая кости практически не выходят на дорсальную поверхность черепа. Теменное отверстие окружено высоким и мощным костным валиком. Срединный затылочный гребень слабо выражен. Межтеригоидная щель очень маленькая. В верхней челюсти от трех до пяти резцов, клык и от четырех до восьми щечных зубов. Нижняя челюсть массивная, с круто приподнятым симфизом.

Состав. Род монотипический (рис. 45).

Замечания. До недавнего времени в составе этого рода, кроме типового вида, рассматривали еще 10 видов: A. abeli Boonstra, 1952; A. acutirostris Boonstra, 1954; A. crassifrons Boonstra, 1954; A. cruentus Boonstra, 1954; A. forsteri (Broom), 1936; A. laticeps Boonstra, 1954; A. levops Boonstra, 1954; A. lotzi (Broili et Schröder), 1935; A. major Boonstra, 1954; A. minisculus Boonstra, 1954. Все этих виды, по данным Бунстра [1969], сведены в синонимику типового вида.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

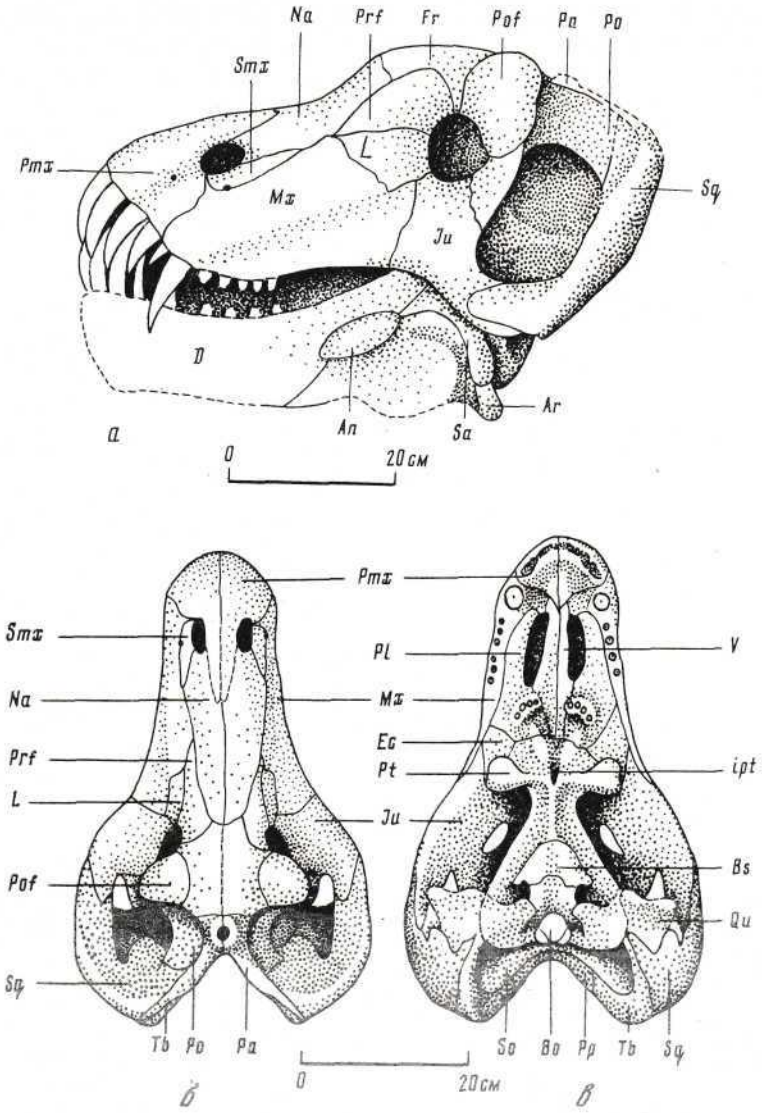


Рис. 45. Anteosaurus marnificus Watson; череп

а – сбоку, *б* – сверху, *в* – снизу; Ю. Африка; верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1954a]

Род Micranteosaurus Boonstra, 1954

Micranteosaurus: Boonstra, 1954b, c. 149; 1955b, c. 320; 1966b, c. 24; Haughton, Brink, 1954, c. 45.

Типовой вид – Micranteosaurus parvus Boonstra, 1954b, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Очень небольшой антеозаврид. Предклыковые зубы с острыми задними краями, клыки сильно изогнутые, между клыком и первым щечным зубом имеется диастема. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{4}{7}$. Кости конечностей слабые. Бедренная кость изогнутая, малая берцовая значительно длиннее лучевой. В дистальном ряду карпальных костей четвертый элемент сильно увеличен. Фаланговая формула довольно примитивная 2, 3, 4, 3, 3.

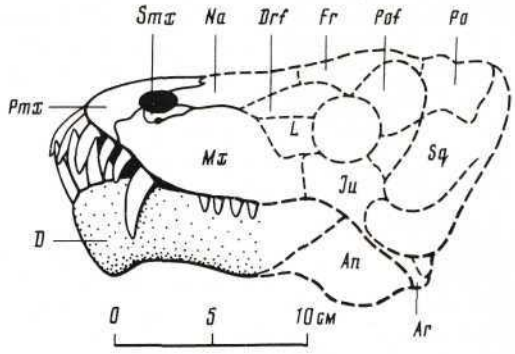


Рис. 46. Micranteosaurus parvus Boonstra; череп сбоку, Ю. Африка; верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1954b]

Состав. Род монотипический (рис. 46).

Замечания. Диагностические особенности рода малоизвестны, но Бунстра [1966b] подчеркивает, что строением стопы этот род очень близок к бритоподидам, отличаясь от последних, как и от большинства других дейноцефалов, более примитивной фаланговой формулой. В этом отношении микрантезавр отчасти более близок к эотериодонтам, имеющим полную фаланговую формулу. Самостоятельность рода, по-видимому, не вызывает сомнений. Более проблематична его принадлежность к антеозавридам.

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Paranteosaurus Boonstra, 1954

Paranteosaurus; Boonstra, 1954c, с. 157; 1955b, с. 320; 1963a, с. 178; 1969, с. 35; Haughton, Brink, 1954, с. 45.

Типовой вид – Paranteosaurus primus Boonstra, 1954c; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Среднего размера антеозаврид с небольшими, укороченными кзади заднелобными костями. Заглазничная дуга слабая, верхняя часть ее не несет шишковидного выроста. Зубная формула $I\frac{3-4?}{?}$, C^{1}, $PC\frac{5}{?}$.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

СЕМЕЙСТВО TITANOSUCHIDAE BROOM, 1903[1]

Диагноз. Крупные растительноядные титанозухии с длинным невысоким черепом, удлиненной низкой и округлой мордой. Дорсальные отростки предчелюстных костей очень длинные. Альвеолярный край предчелюстной кости обычно прямой. Пахиостоз предглазничной области слабый, кости крыши черепа умеренно или сильно утолщены. Височные впадины сравнительно небольшие. Заглазничная кость смыкается с чешуйчатой по нижнему краю заглазничной дуги. Заглазничный отдел крыши черепа заметно сужен. Теменное отверстие расположено у переднего края теменных костей. Челюстное сочленение умеренно смещено вперед. Квадратная кость высокая, массивная, наклоненная верхней частью назад. Предклыковые зубы небольшие, с пятковидными уступами по лингвальному краю, клыки мощные, овальные в сечении, щечные зубы многочисленные. Небные зубы частично редуцированы или полностью утрачены.

Состав. Два рода: Titanosuchus Owen, 1879 и Jonkeria van Hoepen, 1916.

Замечания. В результате ревизии титанозухид [Boonstra, 1953a, 1954a, 1955b, 1962, 1969] из многочисленных родовых названий, относимых прежде всего к этому семейству, к настоящему времени осталось лишь два рода. Помимо них следует упомянуть Lamiasaurus Watson 1914 и Dinartamus Broom, 1923.

---

[1] В наших коллекциях семейство не представлено.

Первый из этих родов был сведен Бунстра [1953a] в синонимику рода Titanosuchus, с видом T. newtoni (Watson), 1914, основанным на предглазничной области черепа. Второй экземпляр (заглазничная часть другого черепа), также отнесенный Уотсоном к ламинозавру, Бунстра рассматривал как неназванного тапиноцефалида. Позднее Бунстра [1969] полностью исключил ламиазавра из синонимов титанозуха на основании того, что неполная предглазничная часть черепа не несет родовых особенностей и может принадлежать как титанозухидам, так и антеозавридам.

Диагностические особенности рода Dinartamus малоизвестны. Брум [1923] выделил этот род в одноименное семейство в составе титанозухий. Позднее этот автор [Broom, 1932] определенно подчеркивал близкое сходство Dinartamus с Titanosuchus (!Archaeosuchus Broom, 1932]. Бунстра [1963a, 1968b] не производит Dinartamus в списке южноафриканских родов и позднее указывает, что родовая принадлежность материалов не может быть установлена.

По-видимому, сокращенная зубная формула Dinartamus не исключает его принадлежности к антеозавридам, если он не является синонимом одного из родов титанозухид.

Род Titanosuchus Owen, 1879

Titanosuchus: Owen, 1879, c. 189; Seeley, 1889, c. 258; Broon, 1903, c. 143; 1909b, c. 287, 1929, c. 32; 1932, c. 31; Haughton, 1915b, c. 57; Watson, 1948, c. 841; Boonstra, 1953a, c. 25; 1969, c. 35; Haughton a. Brink, 1954, c. 45; Вьюшков, 1964, c. 254.

Scapanodon: Broom, 1904, c. 182; 1909, 287; Boonstra, 1955b, c. 269.

?Archaeosuchus: Broom, 1905, c. 331; 1909, c. 287; 1932, c. 18.

?Enodius: Broom, 1923, c. 683; 1929, c. 34; 1932, c. 31.

Parascapanodon: Boonstra, 1955b, c. 274; 1962, c. 69; 1966b, c. 17.

Типовой вид – Titanosushus ferox Owen, 1879; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп крупный и массивный, со слабо укороченной мордой. Надглазничный и теменной отделы сильно утолщены. Альвеолярный край предчелюстной кости скошен вверх. Предклыковые зубы укороченные, со слабо развитыми пятками, клыки крупные. Нижняя челюсть массивная. Зубная формула $I\frac{5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{11}{12}$. Конечности удлиненные.

Состав. Род монотипический.

Замечания. Этот род плохо известен. Типовой вид его был основан на фрагментах челюсти и других неполных остатках, хранящихся в Британском музее, о которых Брум [1929] упоминал, что они не принадлежат одной особи. Бунстра [1969] указывает также, что на современном уровне знаний род Titanosuchus мало отличим от Jonkeria по особенностям строения черепа и зубов и основные отличия между ними основаны на посткраниальных признаках.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Jonkeria van Hoepen, 1916

Jonkeria: van Hoepen, 1916 c. 117; Broom, 1929, c. 10; 1932, c. 20; Boonstra, 1936b, c. 99; 1953a, c. 27; 1955b, c. 285; 1962, c. 76; 1968a, c. 238; 1969, c. 38; Haughton a. Brink, 1954, c. 43; Janensch, 1959, c. 23; Вьюшков, 1964, c. 254.

Dinophoneus: Broom, 1923, c. 666, 1929, c. 33; 1932, c. 30.

Dinosphageus: Broom, 1929, c. 31; 1932, c. 29.

Phoneosachus: Broom, 1929, c. 31, 1932, c. 29.

?Dinopolus: Broom, 1932a, c. 353.

Типовой вид. – Jonkeria truculenta van Hoepen, 1916; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Средней величины и крупные титанозухиды с удлиненной предглазничной областью черепа, расширенной на конце мордой и небольшими глазницами. Предчелюстные кости сросшиеся, альвеолярный край кости не приподнят. Лобные

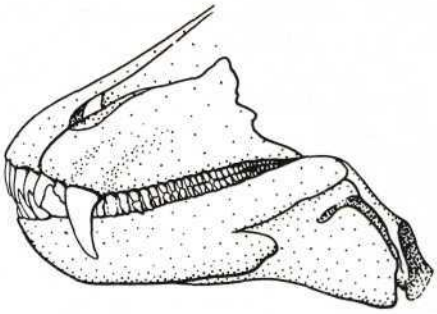


Рис. 47. Jonkeria truculenta van Hoepen; фрагмент черепа сбоку; Ю. Африка; верхняя пермь, зона Tapinocephalus [Boonstra, 1962]

кости слабо утолщены. Теменная область сужена и теменное отверстие окружено обычно мощным костным валиком. Затылочная поверхность почти вертикальна. Предклыковые зубы средней длины, с хорошо развитой пяткой и лингвальным гребнем. Щечные зубы многочисленные, ложковидные, смещенные несколько внутрь от края челюсти. Зубная формула $I\frac{4-5}{4}$, $C\frac{1}{1}$, $PC\frac{14-19}{13-15}$. Дуги атласа сросшиеся между собой и с его интерцентром. Тела атласа и аксиса сросшиеся, интерцентр между ними сильно редуцирован, но, по-видимому, остается свободным. В предкрестцовой серии, включая атлас, 27 позвонков. Туловищные позвонки массивные, со сравнительно короткими остистыми и поперечными отростками и сближенными загипофизами. Лопатка очень длинная и широкая, коракоид короткий, массивный, прокоракоид крупный, уплощенный, клейтрум небольшой; ключица с короткими поперечными отростками. Плечевая кость короткая, но очень массивная, ее дистальный конец сильно расширен и сочленовные поверхности для локтевой и лучевой костей хорошо развиты. Переднее крыло подвздошной кости длинное и очень высокое. Бедро и берцовые кости короткие и обычно массивные.

Состав. Восемь видов: J. truculenta van Hoepen, 1916 (рис. 47); J. boonstrai Janensch, 1959; J. haughtoni (Broom), 1929; J. ingens (Broom), 1923; J. koupensis Boonstra, 1955; J. parva Boonstra, 1955; J. rossouwi Boonstra, 1955 и J. vandenbyli (Broom), 1923.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

ОТРЯД Tapinocephalia

Краткое описание. Весьма однородная группа специализированных растительных дейноцефалов, характеризующихся обычно широким черепом, лишенным клыков и нёбных зубов. Пахиостоз черепа в надглазничной и лобно-теменной области почти всегда резко выражен. Дорсальные отростки предчелюстных костей длинные и иногда почти достигают лобных. Глазницы и височные впадины небольшие, последние широко открыты сверху. Скуловая кость исключена из ограничения височной впадины. Заглазничная дуга массивная, обычно широкая и утолщенная. Чешуйчатая кость достигает заглазничной, квадратно-скуловая часто уменьшена. Затылочная область очень широкая, слабо вогнутая и наклонена верхней частью назад. Дистальные концы околозатылочных отростков заднеушной кости отогнуты вниз. Затылочный мыщелок отогнут вентрально или постеро-вентрально. Базиптеригоидные отростки укорочены, крыловидные кости соединяются по средней линии непосредственно базисфеноида. Крыловидные кости почти всегда редуцированы и лишь немного заходят за уровень поперечных флангов. Последние сравнительно небольшие и низкие. Мозговой отдел короткий, высокий и широкий. Сфенэтмоид разрастается назад и может соединяться с переднеушной костью; в предушной области в стенке мозговой коробки иногда хорошо окостеневает латеросфеноид. Овальное окно слуховой капсулы смещено вентрально. Нижняя челюсть высокая, массивная, реже тонкая, сравнительно слабая, обычно с ровным альвеолярным краем. В предчелюстной кости три–пять зубов, в челюстной 8–17, в нижней челюсти 14–19. Резцы очень крупные, с хорошо развитыми пятками и лингвальными гребнями. Посткраниальный скелет довольно массивный. Сохраняется клейтрум. Конечности высокие. Плечевая кость без эктепикондилярного отверстия. Фаланговая формула 2,3,3,3,3. Концевые фаланги расширенные.

Состав. Два семейства: Tapinocephalidae Lydekker, 1889 и Styracocephalidae Haughton, 1929.

Замечания. В состав отряда прежде включили еще три семейства: Moschosauridae [Haughton, 1924, Boonstra, 1936a; Вьюшков, 1964], Mormosauridae [Boonstra, 1936a; Вьюшков, 1964] и Moschopidae [Broom, 1911; Haughtoh, 1924; Boonstra, 1936a, 1957; Вьюшков, 1964]. Позднее первое семейство было понижено Бунстра [1963b] до подсемейства и, наконец, упразднено Бунстра [1965c], поскольку типовой род Moschosaurus, как предположительно указывал этот автор, является синонимом рода Struthiocephalus. Второе семейство было также упразднено этим автором, роды семейства вошли в подсемейство Moschopinae и третье семейство понижено до ранга подсемейства [Boonstra, 1963b] и присоединено к тапиноцефалидам.

СЕМЕЙСТВО TAPINOCEPHALIDAE LYDEKKER, 1889[1]

Диагноз. Крупные тапиноцефалы с массивным черепом и умеренно высокой мордой. Зубной край предчелюстных костей слабо скошен вверх. Кости крыши черепа в надглазничном и заглазничном отделах всегда утолщенные, массивные. Лобные кости часто исключены из ограничения глазниц. Височная впадина заметно редуцирована, иногда щелевидная, резко укороченная в переднезаднем направлении и лишенная антеро-медиальных вырезок в теменной области. Теменная кость обычно принимает участие в образовании верхнего края височной впадины. Теменное отверстие значительно смещено вперед от края затылка. Слуховая кость обычно прободена отверстием. Межптеригоидная щель хорошо развита. Челюстное сочленение сильно смещено вперед. Нижняя челюсть сравнительно слабая. Передние зубы с хорошо развитыми мощными пятками и лингвальными гребнями. Клыки не дифференцированы, щечные зубы довольно многочисленные, также с пятками и внутренними гребнями. Плечевой пояс умеренно массивный, лопатка невысокая, со слабо вогнутым задним краем. Передний отдел межключицы расширен слабо. Прокоракоид обычно не участвует в ограничении гленоидной впадины. В ацетабулярной впадине и симфизе таза окостенение обычно слабое. Верхняя пластина подвздошной кости невысокая, с удлиненными передним и задним крыльями.

Состав. Четыре подсемейства: Delphinognathinae Seeley, 1892; Tapinocephalinae Lydekker, 1889; Struthiocephalinae Boonstra, 1963 и Riedeeckosaurinae Boonstra, 1952.

ПОДСЕМЕЙСТВО DELPHINOGNATHINAE SEELEY, 1892

Диагноз. Череп сравнительно небольшой; длина обычно превышает ширину. Предглазничная область короткая и высокая. Кости крыши довольно сильно утолщенные и массивные. Переход от лицевой области к крыше черепа плавный. Поверхность носовых костей лишена углублений или желобков. Заглазничная дуга легко построенная или широкая и массивная. Заднелобная кость утолщена, но не образует обособленного выроста. Височная впадина небольшая, расширенная дорсовентрально. Лобные кости участвуют в ограничении глазниц. Квадратная ветвь крыловидных костей очень короткая. Зубы хорошо развиты.

Состав. Три рода: Delphinognathus Seeley, 1892; Moschops Broom, 1911 и Avenantia Boonstra, 1952.

Замечания. К подсемейству прежде относили также роды: Moschognethus Broom, 1911; Pnigalion Watson, 1914 и Moschoides Birne, 1937. Эти роды основаны на фрагментарных остатках и Бунстра [1957, 1969] считает их синонимами рода Moschops. В этом подсемействе Бунстра рассматривает род Criocephalus Broom, 1928, известный по фрагментам черепа. Брум [Broom, 1932] отмечал, что этот род близок к Taurocephalus, но отличается сильно увеличенными и утолщенными лобными костя-

[1] В наших коллекциях семейство представлено единственным родом Moschops.

ми. Бунстра [1968a] указывает для Criocephalus полное исчезновение швов в лобно-теменной области и параллельное затылку прохождение канала теменного органа. Отмечена также весьма необычная длина канала пинеального органа (около 300 мм), показывающая необыкновенную массивность лобно-теменного комплекса крыши черепа. Позднее Бунстра [1969] указал для этого рода очень широкую лобно-теменную область и небольшие височные впадины. В составе этого рода Бунстра называет два вида, в том числе один – из Родезии, отличающийся максимальной длиной канала пинеального органа. Самостоятельность рода и его принадлежность к семейству, по-видимому, не вызывают сомнений, хотя описания, основанные лишь на строении лобно-теменной области, не позволяют дать более полного родового диагноза.

Сили [Seeley, 1892], давший детальное описание рода Delphinognathus, определенно указывал, что этот род заслуживает выделения в особое семейство. Поэтому для группы родов, включающих дельфиногната, мною восстановлено название Сили взамен более поздних – Moschopidae Broom, 1914 и Moschopinae Haughton, 1924.

Р о д Delphinognatus Seeley, 1892

Delphinognathus: Seeley, 1892, с. 467; Broom, 1910a, с. 206; 1932, с. 44; Gregory, 1926, с. 328; Boonstra, 1936a, с. 93; 1956, с. 33; 1963b, с. 200; 1969, с. 42; Efremov, 1940, с. 195; Татаринов, 1965, с. 107.

Т и п о в о й в и д – Delphinognatus conocephalus Seeley, 1892; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Д и а г н о з. Череп умеренно высокий, с круглыми глазницами. Предглазничный отдел составляет около половины длины черепа. Морда довольно длинная, узкая и высокая. Кости крыши черепа и надглазничный край утолщены, кости предглазничной области слабо утолщены. Заглазничная дуга узкая, утолщенная и резко очерченная. Височная впадина умеренных размеров и сравнительно широкая. Теменное отверстие очень высоко приподнято и окружено массивным коническим возвышением. Ширина межглазничной области почти равна ширине теменной. Чешуйчатая кость гладкая, слабо утолщенная с глубокой вырезкой.

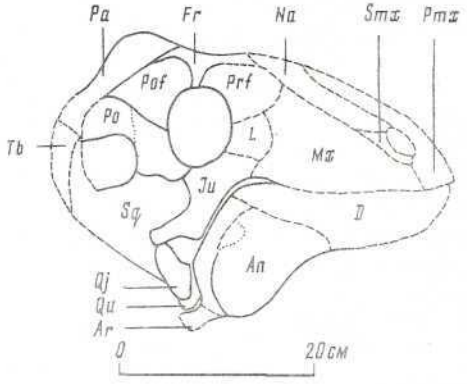


Рис. 48. Delphinognathus conocephalus Seeley; череп сбоку; Ю. Африка; верхняя пермь, зона Tapinocephalus [Boonstra, 1957]

С о с т а в. Род монотипический (рис. 48).

З а м е ч а н и я. Сходство и различия дельфиногната и мосхопса были частично отмечены Грегори [Gregory, 1926] и Ефремовым [Efremow, 1940]. Последний из авторов указывал для дельфиногната более смещенное вперед челюстное сочленение и больший наклон квадратных костей. Ефремов допускал, что дельфиногнат с его концентрацией пахиостоза в теменной области может представить молодую особь тапиноцефала или мосхопса. Позднее Бунстра [1957] и Татаринов [1965] не выска-

зывали сомнений в самостоятельности этого рода, которая помимо указанных признаков проявляется также и в локализации пахиостоза, резко отличной от других родов. Бунстра [1969] не исключает, что типовой вид дельфиногната основан на молодом черепе, принадлежащем одному из видов мосхопса. Однако мосхопс – наиболее полно известный род и имеющиеся материалы не дают оснований для подобного заключения.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Moschops Broom, 1911

Deuterosaurus: Twelvetrees, 1882a, c. 338; Traurtschold, 1884, c. 33; Seeley, 1888, c.136; Ефремов, 1954a, c. 190 (pars); Janensch, 1959, c. 40.

Moschops: Broom, 1911, c. 1073; 1914a, c. 140; 1914b, c. 42; 1932, c. 43; Romer, 1922, c. 557; Gregory, 1926, c. 179; Boonstra, 1936a, c. 75; 1955b, c. 254; 1957, c. 29; 1965c, c. 262; 1968a, c. 223; 1969, c. 42; Рябинин, 1938, c. 39, Efremov, 1940, c. 192; Haughton, Brink, 1954, c. 51; Татарниов, 1965, c. 104; 1966a, c. 106; Каландадзе, Очев и др., 1968, c. 85.

Moschognathus: Broom, 1914, c. 137; 1932, c. 44; Gregory, 1926, c. 191; Boonstra, 1936a, c. 92; Haughton, Brink, 1954, c. 51.

Pnigalion: Watson, 1914, c. 767; Broom, 1932, c. 44, Boonstra, 1936a, c. 93; Haughton, Brink, 1954, c. 52.

Moschoides: Byrne, 1937, c. 221; 1940, c. 291; Haughton, Brink, 1954, c. 51.

Ulemosaurus: Рябинин, 1938, c. 41; Efremov, 1940, c. 156; Ефремов, 1954a, c. 83.

Agnosaurus: Boonstra, 1952g, c. 242; Haughton, Brink, 1954, c. 52.

Типовой вид – Moschops capensis Broom, 1911; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Крупные тапиноцефалиды с тяжелым, коротким черепом, сильно утолщенным в лобно-теменной области. Предглазничный отдел сужен и занимает около половины длины черепа. Переднелобная кость сильно утолщена и плавно переходит к утолщениям носовой и лобной костей. Надглазничный край очень высокий и нависает над глазницей. Заглазничная дуга обычно широкая и массивная. Теменное отверстие расположено посредине длины теменных костей, но не приподнято над уровнем крыши черепа. Височная дуга обычно массивная, толстая; височные впадины небольшие, щелевидные, редуцированные в боковых участках. Теменная область шире межглазничной. Затылочный край прямой или слабо вогнутый, затылок имеет массивные боковые гребни. Затылочный мыщелок ориентирован постеро-вентрально. Концы околозатылочных отростков сильно отогнуты вниз. Квадратные ветви крыловидных костей короткие и умеренно или широко расходятся к квадратным костям. Сошники широкие, выпуклые и короткие. Хоанная область не глубокая. Нижняя челюсть короткая, очень высокая, с мощным симфизом, сильно опущенными вниз сочлененными ямками и массивным ретроартикулярным отростком. В верхней челюсти 13–15 зубов, в нижней до 16. Передние пять-шесть резцов очень крупные и мощные, с хорошо развитыми пятками и лингвальными гребнями. Последняя пара резцов может быть слегка увеличена. Щечные зубы, с уплощенными с боков острыми режущими коронками, постепенно уменьшаются к концу ряда. Посткраниальный скелет сравнительно легкий. Позвонки не массивные, глубоко амфицеальные, с укороченными телами. Тела атласа и аксиса, когда известны, сросшиеся, но интерцентр атласа всегда свободен. Передний отдел межключицы сильно расширен поперечно: ее задний отросток длинный и мощный. Плечевая и бедренная кости от сравнительно легких до массивных. Плечевая кость лишена эктепикондилярного отверстия.

Состав. Три вида: M. capensis Broom, 1911; M. coupensis Boonstra, 1957 (рис. 49) и M. svijagensis (Riabinin), 1938 (рис. 50–51).

Сравнение. Отличается от других родов подсемейства менее крупными щелевидными височными впадинами и сравнительно широкой теменной областью.

Замечания. В составе этого рода мы рассматривали еще один вид – M. (=Ulemosaurus) minutus (Vjuschkov), 1955, описанный по неполной плечевой кости и щеч-

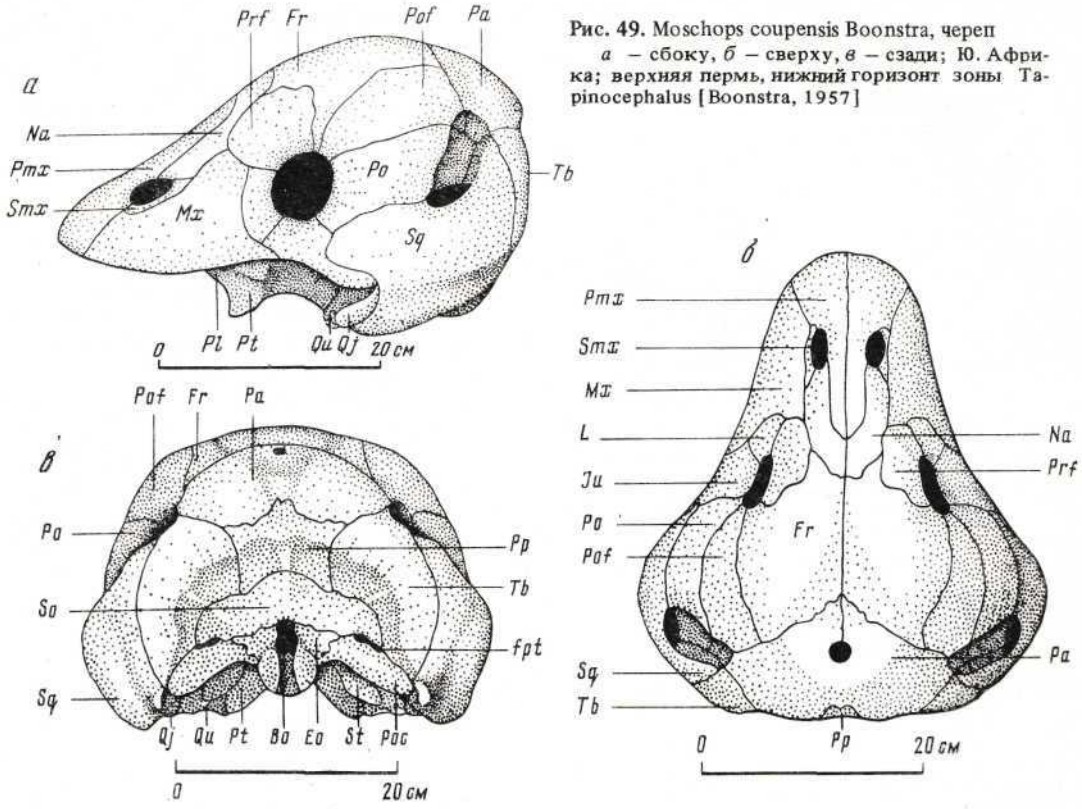


Рис. 49. Moschops coupensis Boonstra, череп
а – сбоку, *б* – сверху, *в* – сзади; Ю. Африка; верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1957]

ному зубу из Оренбургской обл. [Каландадзе и др., 1968]. Принадлежность этих материалов к мосхопсу весьма сомнительно и остатки могут принадлежать и титанозухам.

Детальные описания мосхопса даны Грегори [1926] и Бунстра [Boonstra, 1963a, 1957]. Первый автор дал общее описание черепа и посткраниального скелета, второй детально описал строение черепа и установил второй вид рода. По данным этого автора, южноафриканские виды мосхопса различаются шириной межглазничного и теменного отделов, шириной морды, формой затылка и массивностью поперечных флангов крыловидных костей.

Ефремов [Efremov, 1940] дал детальное описание черепа "улемозавра", сформулировал отличия между улемозавром и мосхопсом и пришел к заключению, что первый является типичным тапиноцефалидом, близким к мосхопсу, но более архаичным. Позднее Ефремов [1954a] указал на некоторые неточности в описании мозговой коробки улемозавра и вновь подчеркнул его архаичность.

Ревизия рода проведена Татариновым [1965], который выявил ряд новых анатомических особенностей в черепе "улемозавра". Согласно его данным, межптеригоидная щель у "улемозавра" снизу почти полностью закрыта вследствие плотного прилегания крыловидных костей друг к другу. Это частичное закрытие и подразделение межптеригоидной щели на передний и задний отделы представляет, по-видимому, вторичное явление, отчасти обусловленное деформацией. В распоряжении автора имеется череп "улемозавра" (ПИН № 2972/1), на котором межптеригоидная щель менее закрыта снизу, с дорсальной же стороны щель очень длинная, широкая, но прикрыта с боков вертикальными септами крыловидных костей. Верхняя крыловидная кость, как видно на этом экземпляре, широким, но слабым основанием лежит на крыловидной. От основания вверх она резко сужается в очень тонкий, узкий и слабый пластинчатый

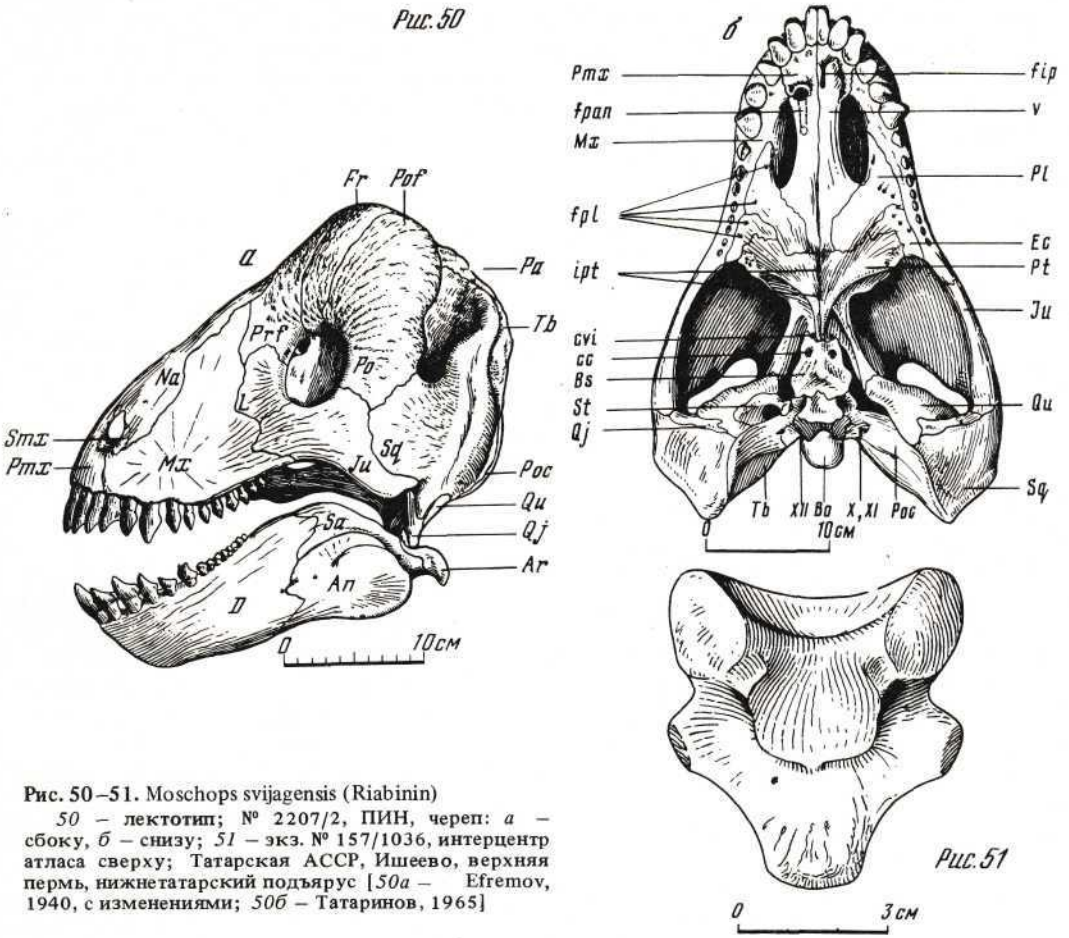


Рис. 50–51. Moschops svijagensis (Riabinin)

50 – **лектотип**; № 2207/2, ПИН, череп: *а* – сбоку, *б* – снизу; *51* – экз. № 157/1036, интерцентр атласа сверху; Татарская АССР, Ишеево, верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [*50а* – Efremov, 1940, с изменениями; *50б* – Татаринов, 1965]

стержень, который непропорционально мал и узок по сравнению с его развитием у хищных дейноцефалов (Notosyodon). Татаринов описал примитивные видиевы каналы, не ограниченные крыловидными костями. В небной щели в передней части сошника отмечен выход каналов якобсонова органа, который на дорсальной стороне мог помещаться вдоль основания межносовой септы[1]. Этот автор отметил меньшее развитие заднего отростка септомаксиллярной кости и иное положение септомаксиллярного канала.

Татаринов рассмотрел перечень отличий между улемозавром и мосхопсом, данный Ефремовым, и показал, что эти отличия в действительности менее резки, чем представлялось Ефремову. Согласно этому автору, ишеевский вид мосхопса отличается от южноафриканских видов большими размерами, относительно удлиненной мордой, и, по-видимому, суженной теменной областью черепа.

Насколько можно судить по описаниям и изображениям, южноафриканские виды мосхопса, по-видимому, отличаются между собой менее существенно, чем каждый из них отличается от ишеевского вида. У типового вида, как отмечает сам Бунстра [1957, с. 19], ширина теменной области колеблется в широких пределах, но максимальные показатели у двух видов весьма близки, так же как и в ширине межглазнич-

[1] Последующие исследования Татаринова [1969] показали, что через этот канал проходила медиальная ветвь нёбного нерва, образующая в области переднего нёбного окна преназальный анастомоз с нисходящей ветвью медиального носового нерва (V_1).

ной области. M. coupensis Boonstra отличается некоторой массивностью поперечных участков крыловидных костей, плавными очертаниями края затылка и участием теменных костей в его ограничении; последнее также имеет быть следствием пахиостоза. Дополнительно к данным Татаринова для ишеевского вида следует указать несколько большие размеры височных впадин и расширение их дорсальных участков; определенно большую протяженность межптеригоидной щели, по-видимому, менее смещенное вперед челюстное сочленение, более выпуклый вентрально альвеолярный край челюстной кости и узко расставленные задние участки квадратных ветвей птеригоидов, что весьма существенно отличает ишеевский вид от южноафриканских. Интересно, что в последней особенности ишеевский мосхопс сближается с хищным нотосиодоном, обладающим к тому же сильным и равномерным патиостозом теменной области. В посткраниальном скелете ишеевский вид отличается от южноафриканских большей длиной и стройностью плечевой кости при ее меньшей массивности; большей шириной и мощностью заднего отростка межключицы и сильным изгибом тела малой берцовой кости.

Таким образом, в целом перечисленные отличия ишеевского вида очевидно могут быть объяснены, как это полагал Ефремов, более ранним геологическим возрастом, который датируется нижнетатарским подъярусом. Южноафриканские виды, по данным Бунстра [1963a], приурочены к нижнему горизонту зоны Tapinocephalus.

В синонимике мосхопса мною частично рассматривается род Deuterosaurus (его вид – D. gigas Efremov, 1954a). К последнему были отнесены Траутшольдом [Trautschold, 1884] и Ефремовым [1954a] зубы (ПИН № 1955/3, 1955/4 и 1955/5), а также зуб, описанный Твелветризом [1882] и Сили [1888] из коллекции Британского музея (№ 303). Траутшольд и Сили относили эти зубы к типовому виду дейтерозавра; Ефремов относил их к более позднему и крупному виду дейтерозавра. Относительно трех первых зубов, описанных Ефремовым, Бунстра [1965a] правильно указал на их возможную принадлежность к "улемозавру" (мосхопсу). Все эти зубы типичны тапиноцефаловые и отличаются от зубов Moschops svijagensis несколько большими размерами и меньшей изношенностью коронок. Идентификация этих зубов с зубами типового экземпляра ишеевского мосхопса была облегчена тем, что в распоряжении автора имелся сравнительно полный череп с нижней челюстью и комплектом верхних и нижних зубов (ПИН № 2972/1), происходящий, как и упомянутые выше зубы, также из района Каргалинских рудников. Этот череп отличается от ишеевских величиной и, следовательно, еще более увеличивает диапазон индивидуальных вариаций, что подтверждается и остатками посткраниального скелета.

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus, Южная Африка; нижнетатарский подъярус Поволжья и Приуралья.

Род Avenantia Boonstra, 1952

Avenantia: Boonstra, 1952i, c. 250; 1955b, c. 257; 1957, c. 38; 1963a, 178; 1969, c. 42; Haughton, a Brink, 1954, c. 50; Татаринов, 1965, c. 107.

Типовой вид – Avenantia kruisvleiensis Boonstra, 1952i; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп короткий, широкий и сравнительно низкий. Длина черепа лишь немного превышает ширину. Предглазничный отдел короткий и широкий. Кости крыши равномерно утолщены. Дорсальные отростки предчелюстных костей сравнительно короткие. Переднелобные кости сильно утолщены и их утолщения плавно переходят на утолщения носовых и лобных костей. Лобные кости очень крупные и занимают большую часть очень широкой межглазничной области. Заглазничная дуга умеренно широкая и массивная. Задне-верхний край височной впадины сравнительно тонкий, височные впадины широко открыты сверху. Теменная область резко сужена, теменное отверстие окружено костным валиком, приподнятым над общей поверхностью костей. Квадратные кости сильно смещены вперед, почти до уровня середины глазниц.

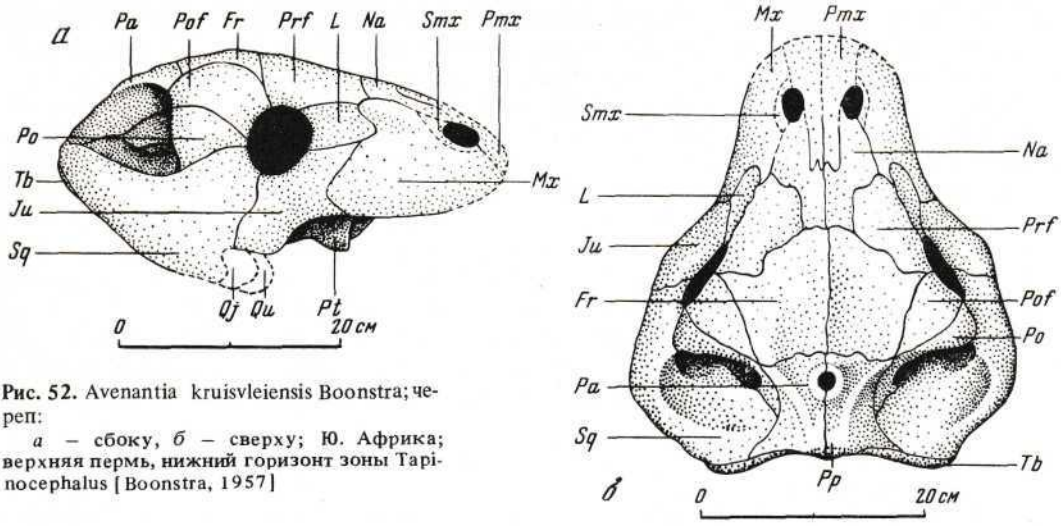


Рис. 52. Avenantia kruisvleiensis Boonstra; череп:

а – сбоку, *б* – сверху; Ю. Африка; верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1957]

Состав. Род монотипический (рис. 52).

Замечания. Татаринов [1965] полагал, что авенанция может принадлежать одному из видов мосхопса. При этом он исходил из диагностических признаков, приведенных для этого рода Бунстра [1957], и считал, что южноафриканские виды мосхопса отличаются от авенанции лишь слабым утолщением и узостью теменных костей, наличием валика вокруг теменного отверстия, крупными размерами височной впадины и узким верхним краем затылочного гребня. По нашему мнению, диапазон отличий авенанции от мосхопса по сумме признаков не менее широк, чем у других южноафриканских представителей семейства и, вероятно, нет достаточных оснований рассматривать этот род как синоним мосхопса.

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

ПОДСЕМЕЙСТВО TAPINOCEPHALINAE LYDEKKER, 1889

Диагноз. Череп крупный массивный, со сравнительно короткой, низкой и широкой мордой. Альвеолярный край челюсти прямой. Носовые отверстия крупные, продольно-овальные и смещены далеко кзади от края морды. Глазницы небольшие и лишь незначительно смещены кзади от середины черепа. Предглазничная часть черепа слабо утолщена; кости заглазничного отдела сильно утолщенные, с ругозной поверхностью. Носовые, лобные и переднелобные кости образуют необыкновенно крупное куполовидное вздутие, круто спадающее к морде. На задних участках носовых костей развиты продольные желобки или овальные углубления. Заглазничная дуга очень утолщенная и массивная. Теменная и затылочная области очень широкие. Затылочный край черепа обычно прямой. Челюстное сочленение очень сильно смещено вперед. Квадратные ветви крыловидных костей короткие. Нижняя челюсть короткая. Зубы слабые не дифференцированные.

Состав. Четыре рода: Tapinocephalus Owen, 1876; Phocosaurus Seeley, 1888; Mormosaurus Watson, 1914 и Keratocephalus Huene, 1931.

Замечания. К подсемейству относили также роды Pelosuchus, Broom, 1905 и Taurops Broom, 1912, известные по фрагментарным остаткам черепа и посткраниального скелета. Для второго рода Бунстра [1956] указывал типично тапиноцефаловые зубы в числе 14, из которых первые три зуба в предчелюстной кости наиболее крупные, к концу ряда зубы постепенно уменьшаются. В 1963 г. Бунстра не называл

эти роды в списке фауны и позднее [Boonstra, 1969] допускал, что они являются синонимами Tapinocephalus.

Не приведенные здесь полные диагнозы, составленные Бунстра [Boonstra, 1956, с. 152–160], показывают близкое сходство всех родов подсемейства. Каждый из родов известен лишь по типовому виду. Однако большая часть различий обусловлена так или иначе степенью развития пахиостоза. Сюда относится величина лобно-носового вздутия, крутизна перехода от лицевой части к крыше черепа, утолщенность переднелобной кости, вытеснение лобной из края глазницы, степень "зарастания" височной впадины, массивность и ширина заглазничной дуги и заднего ограничения височной впадины. Часть цифровых показателей также характеризует степень пахиостоза, например, длина пахиостозной части крыши черепа. Другие цифровые показатели (ширина и высота морды, ширина черепа и их отношение к длине) могут не выражать не только родовых, но и видовых различий, поскольку могут быть искажены широким диапазоном деформаций, о которых не упоминает указанный автор. Таким образом, если исключить пахиостоз, роль которого для таксономической оценки не вполне ясна, то остается ряд реальных, вероятно, видовых различий.

Бунстра [1956] придает пахиостозу важное филогенетическое значение и полагает, что рассмотренные четыре рода подсемейства не являются вариациями ("growth stages") одного рода, но представляют отчетливые направления эволюционного развития.

По мнению автора, роды подсемейства не имеют достаточно четких различий и, следовательно, не исключено, что в будущем их придется рассматривать как синонимы рода Tapinocephalus.

Род Tapinocephalus Owen, 1876

Tapinocephalus: Owen, 1876, с. 1; Haughton, 1913, с. 40; Broom, 1915, с. 112; 1928, с. 427 (pars); 1932, с. 34; Gregory, 1926, с. 235; Boonstra, 1936a, с. 88; 1955b, с. 207; 1956, с. 152; 1963b, с. 200; 1969, с. 42; Рябинин, 1938, с. 21; Efremov, 1940, с. 190; Haughton, Brink, 1954, с. 53.

Типовой вид – Tapinocephalus atherstonei Owen, 1876; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Лицевая область составляет половину длины черепа по средней линии; морда короткая, широкая и низкая. Дорсальная сторона лицевой поверхности морды короткая и не достигает уровня переднего края глазницы; переход от лицевой области к крыше черепа очень резкий. Кости крыши очень сильно пахиотозные и переходят на лицевую поверхность со ступенчатым перегибом, образующим U-образную поверхность; утолщение протягивается очень далеко вперед за уровень переднего края глазницы; длина крыши черепа, охваченная пахиостозом, составляет более половины длины черепа по средней линии. Это большое переднее вздутие образует сильно утолщенный лобно-носовой купол, который, однако, не выступает над общей поверхностью крыши. На круто поднятой поверхности задних концов носовых костей имеется по довольно глубокому желобку. Височная впадина небольшая, сильно редуцированная в длину. Дорсальная поверхность теменной области очень широкая. Ширина черепа между чешуйчатыми костями равна длине черепа по средней линии и ширина черепа почти равна длине. Квадратные ветки крыловидных костей короткие и протягиваются несколько кзади за челюстные мыщелки; поперечные фланги крыловидных костей сравнительно узкие и невысокие.

Состав. Род монотипический (рис. 53).

Распространение. Верхняя пермь, зона Tapinocephalus; Южная Африка.

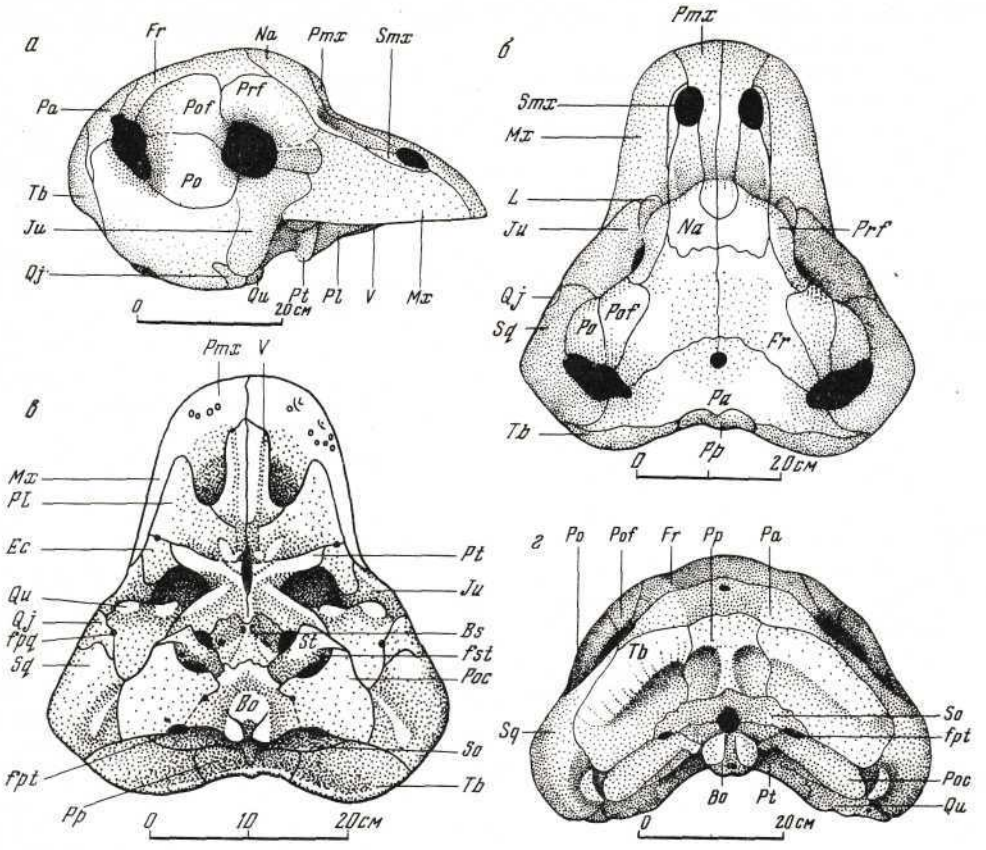


Рис. 53. Tapinocephalus atherstonei Owen; череп

а – сбоку, *б* – сверху, *в* – снизу, *г* – сзади; Ю. Африка; верхняя пермь, зона Tapinocephalus [Boonstra, 1956]

Род Phocosaurus Seeley, 1888

Phocosaurus: Seeley, 1888a, с. 91; Watson, 1914, с. 763; Boonstra, 1955b, с. 211; 1956, с. 155; 1969, с. 42.

Tapinocephalus: Haughton, Brink, 1954, с. 54 (pars).

Типовой вид – Phocosaurus megischion Seeley, 1888a; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Длина предглазничной области несколько меньше длины черепа; морда довольно короткая, узкая и невысокая, лицевая поверхность морды протягивается к уровню переднего края глазницы. Переход от лицевой поверхности к крыше черепа плавный. Поверхность костей крыши сильно пахиостозная, со слившимися центрами утолщений; утолщение крыши достигает уровня переднего края глазницы; длина пахиостозной части крыши составляет половину сагиттальной длины черепа; лобно-носовое вздутие смещено кзади от уровня переднего края глазницы и передний участок лобной кости не утолщен; лобно-носовой купол не очень высок, хотя и приподнят выше остальной поверхности черепа. На приподнятом заднем участке носовых костей имеется пара мелких желобков. Зданий край височной дуги умеренно утолщен; височная впадина небольшая, щелевидная, сильно укороченная в переднезаднем направлении. Дорсальная поверхность теменной области умеренно широкая. Ширина черепа между чешуйчатыми костями меньше длины черепа.

Состав. Род монотипический.

Замечания. Для посткраниальных остатков из Британского музея, относящихся к типовому виду, Уотсон [1914, с. 776] указывает наличие четырех крестцовых ребер. Это вызывает сомнение, которого не снимает приведенное Уотсоном изображение.

Распространение. Верхняя пермь, зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Mormosaurus Watson, 1914

Tapinocephalus: Broom, 1901, с. 400 (pars).

Mormosaurus: Watson, 1914, с. 767; 1919, с. 298; Gregory, 1926, с. 237, Broom, 1932, с. 40; Boonstra, 1936a, с. 94; 1953b, с. 45; 1956, с. 158; 1968a, с. 211; 1969, с. 44; Efremov, 1940, с. 198; Haughton, Brink, 1954, с. 48.

Типовой вид – Mormosaurus seeleyi Watson, 1914, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Длина предглазничной области составляет значительно меньше общей длины черепа; морда довольно длинная, широкая, и высокая лицевая поверхность не протягивается до уровня переднего края глазницы; переход от лицевой части к крыше резкий. Дорсальная поверхность костей крыши сильно пахиостозная; утолщение протягивается далеко вперед за уровень переднего края глазницы. Длина пахиостозного участка крыши по средней линии составляет около половины длины черепа; лобно-носовое вздутие довольно сильно возвышается над общей поверхностью крыши. На приподнятых задних участках носовых костей имеется пара мелких углублений. Заглазничная дуга довольно широкая и массивная, задний край височной дуги утолщен и височная впадина небольшая, с уменьшенным переднезадним поперечником. Дорсальная поверхность теменной кости умеренно широкая и межглазничная ширина меньше ширины межвисочной области. Ширина черепа по чешуйчатым костям значительно меньше длины черепа. Поперечные фланги крыловидных костей слабые, но довольно широкие. Сохранившиеся передние зубы довольно мощные.

Состав. Род монотипический (рис. 54).

Замечания. Грегори [1926] подчеркивал сходство мормозавра с Tapinocephalus и допускал их принадлежность к одному роду. Ефремов [Efremov, 1940] указывал, что отличия мормозавра от рода Tapinocephalus, как и от других тапиноцефалид, сводятся главным образом к степени развития пахиостоза.

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

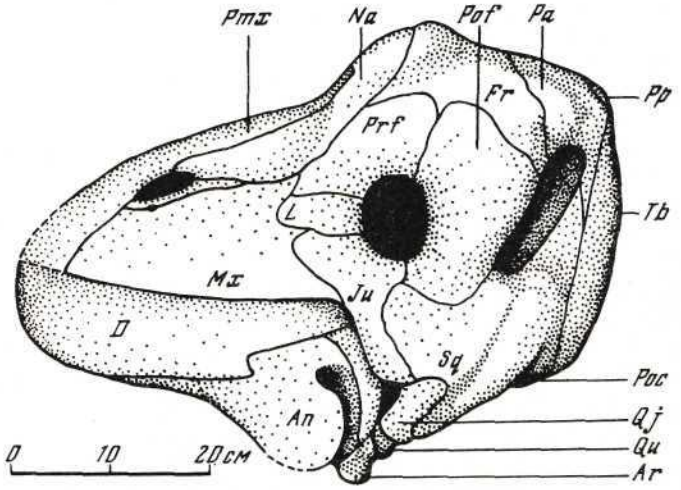


Рис. 54. Mormosaurus seeleyi Watson: череп сбоку, Ю. Африка; верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1956]

Род Keratocephalus Huene, 1931

Keratocephalus: Huene, 1931, с. 166, Broom, 1932, с. 46; Boonstra, 1936a, с. 93; 1951; с. 341; 1955b, с. 12; 1956, с. 160, 1968a, с. 219; 1969, с. 44; Haughton, Brink, 1954, с. 59.

Типовой вид – Keratocephalus moloch Huene, 1931; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Длина предглазничной области обычно больше длины черепа, морда неполно известна, но переход от лицевой области к крыше очень резкий. Кости крыши сильно утолщены, с несливщимися центрами утолщений и переход к лицевой поверхности резкий или постепенный; длина пахиостозной части черепа обычно больше половины общей длины; сильное переднее утолщение сосредоточено в высоком, изолированном лобно-носовом выросте, который очень заметно возвышается над общей поверхностью черепа; утолщение распространяется также на переднелобную кость, которая отделена от срединного утолщения резко очерченным мелким желобком. Приподнятые задние участки носовых костей не имеют какого-либо желобка или углубления. Переднелобная кость утолщенная, нависающая над глазницей и лежит значительно ниже уровня лобно-носового выроста, от которого отделена желобком. Передневерхний край глазницы слабо утолщен. Площадка около теменного отверстия низкая или приподнятая и расположена выше окружающих костей. Задний край височной впадины толстый, височная впадина крупная, удлиненная спереди назад. Ширина черепа по чешуйчатым костям изменчива, но всегда меньше длины черепа. Сохранившиеся альвеолы показывают, что зубы такие же, как у некоторых струтиоцефалин.

Состав. Род монотипический (рис. 55).

Замечания. У большинства экземпляров типового вида теменное отверстие расположено почти на середине длины костей или значительно смещено вперед. Округлый валик около отверстия не всегда выражен. Затылочный край черепа прямой или вогнутый, как это видно на изображениях, приводимых для типового вида.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

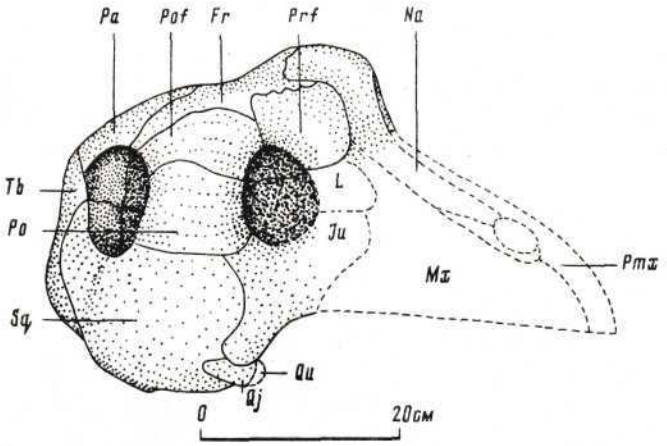


Рис. 55. Keratocephalus moloch Huene; череп сбоку; Ю. Африка; верхняя пермь, зона Tapinocephalus [Boonstra, 1956]

ПОДСЕМЕЙСТВО STRUTHIOCEPHALINAE BOONSTRA, 1963

Диагноз. Череп средних размеров или крупный, обычно невысокий. Морда короткая или длинная. Лобно-теменная область уплощенная, реже слабо вогнутая. Лобно-носовые утолщения, как правило, хорошо развиты, но переход от лицевой области к крыше черепа плавный. Лобные кости не всегда участвуют в ограничении глазниц. Надглазничный край обычно сильно утолщен. Заглазничная дуга обычно широкая и

массивная. Височные впадины довольно крупные и высокие. Теменной отдел заметно сужен, теменное отверстие крупное. Слуховая кость с отверстиями. Задние участки крыловидных костей протягиваются за уровень сочленовных мыщелков квадратных костей. Пояса конечностей невысокие, легко построенные.

Состав. Пять родов: Struthiocephalus Haughton, 1915; Moschosaurus Haughton, 1915; Taurocephalus Broom, 1928; Struthiocephaloides Boonstra, 1952 и Struthionops Boonstra, 1952.

Замечания. До недавнего времени в состав подсемейства включали род Struthiocephalellus Boonstra, 1955, который, по недавним данным Бунстра, также является синонимом Struthiocephalus. Первоначально Бунстра [1955a] отмечал, что Struthiocephalellus отличается от других родов подсемейства. Этот автор отметил также, что типовой вид этого рода сходен с типовым видом струтиоцефала, но отличается от последнего вдвое меньшей длиной черепа, слабым пахиостозом, отсутствием лобно-носового вздутия, слабой заглазничной дугой, более высоким затылком и менее смещенными вперед квадратными костями. Бунстра [1968b] не приводит этот род в списке хорошо известных тапиноцефалид, но в более ранней работе этот автор [Boonstra, 1963a] ошибочно дважды указывает род Struthiocephalus и, очевидно, второе упоминание должно относиться к роду Struthiocephalellus, поскольку типовой вид последнего относится к нижнему горизонту зоны Tapinocephalus. Диапазон различий, отмеченных для этого рода, достаточно широк и рассмотрение его в качестве полного синонима рода Struthiocephalus вызывает сомнения.

Род Struthiocephalus Haughton, 1915

Struthiocephalus: Haughton, 1915a, c. 52; Gregory, 1926, c. 240; Broom, 1932, c. 37; Olson a. Broom, 1937, c. 615; Boonstra, 1952a, c. 456; 1952b, c. 509; 1952d, c. 247, 1952f, c. 238; 1953b, c. 46; 1955a, c. 180; 1955b, c. 224; 1962, c. 103; 1963b, c. 202; 1968a, c. 203; 1969, c. 39; Haughton, Brink, 1954, c. 48; Brink, 1958, c. 39.

Типовой вид – Struthiocephalus whaitsi Haughton, 1915a; зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп длинный, сравнительно узкий, с удлиненной невысокой мордой, круто поднимающейся к лобно-носовому вздутию. Крыша черепа сильно утолщена, но предглазничный отдел слабый. Дорсальные отростки предчелюстных костей длинные и достигают уровня переднего края глазницы. Слезная кость узкая и сравнительно длинная. Межглазничная область сужена и глазницы значительно открыты сверху. Заглазничная дуга широкая, неравномерно утолщенная, обычно массивная. Лобные кости очень широкие, крупные, с узким глазничным краем. Височные впадины небольшие, овальные или щелевидные и широко открыты сверху. Задний край височной впадины обычно сильно утолщен. Затылок широкий, низкий, слабо вогнутый, резко наклоненный верхней частью назад. Квадратные кости очень крупные и массивные, с хорошо развитыми сочленовными мыщелками. Квадратные ветви крыловидных костей протягиваются далеко кзади за уровень сочленовных мыщелков. Слуховая кость очень крупная, массивная, с небольшим овальным отверстием. Межптеригоидная щель узкая. Сошники парные, заметно расширяющиеся кзади. Зубы хорошо развиты; в верхней челюсти до 17 зубов, в том числе от трех до пяти в предчелюстной кости. Плечевой пояс довольно массивный, лопатка сравнительно короткая, с вогнутым задним краем. Плечевая кость массивная с сильно расширенными проксимальным и дистальным отделами. Тазовый пояс короткий и умеренно высокий, стенка ацетабулярной впадины и симфиз таза слабо окостеневшие. Бедренная кость сильно уплощенная, с хорошо обособленным и опущенным наружным мыщелком.

Состав. Род монотипический (рис. 56).

Замечания. До недавнего времени в состав рода, кроме типового вида, включали: S. milleri Olson a. Broom, 1937, S. rheederi Broom, 1937; S. akraalensis Boonstra, 1952 и S. kitchingi Brink, 1958. Для большинства этих видов Бунстра [1953b] деталь-

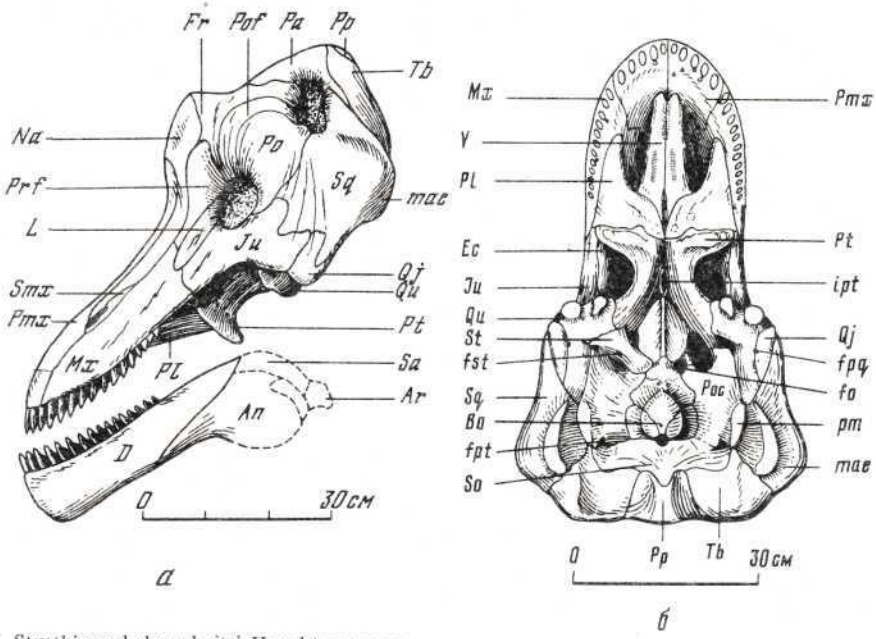


Рис. 56. Struthiocephalus whaitsi Haughton; череп

а – сбоку, *б* – снизу; Ю. Африка; верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1965]

но дал видовые различия по следующим признакам: степени развития лобно-носового, теменного и заглазничного утолщений; длине и высоте морды, ширине черепа; положению теменного отверстия по отношению к краю затылка; ширине заглазничной дуги; форме височных впадин; степени развития срединного затылочного гребня; положения носовых отверстий, квадратных костей, ширине межглазничной области и развитии височной дуги. Дополнительно этот автор дал таблицу основных измерений, согласно которым длина черепа струтиоцефала (включая сюда данные по S. kitchingi) колеблется от 480 до 700 мм. Все виды струтиоцефала, как позднее отмечал Бунстра [1963b], существуют одновременно и отличаются в основном размерами, природой пахиостоза и относительным развитием некоторых костей, в особенности септомаксиллярной, заднелобной, заглазничной и табулярной. Поэтому Бунстра допускал вероятную принадлежность этих "видов" к возрастным вариациям единственного, т.е типового вида. Позднее этот автор [Boonstra, 1965] более определенно говорит о принадлежности всех видов струтиоцефала к одному виду и в 1969 г. уже приводит их в качестве синонимов типового вида.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Moschosaurus Haughton, 1915

Moschosaurus: Haughton, 1915c, с. 78; Broom, 1923, с. 66; 1932, с. 45; Gregory, 1926, с. 227, Boonstra, 1936a, с. 94; 1955a, с. 183; 1963a, с. 178; 1963b, с. 199; Haughton, Brink, 1954, с. 52.

Типовой вид – Moschosaurus longiceps Haughton, 1915; верхний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп небольшой, удлиненный и узкий. Предглазничная область длинная и умеренно высокая. Надглазничный край тонкий. Заглазничная дуга слабая и узкая. Кости крыши черепа очень слабо утолщены. Височная впадина сравнительно крупная, длинная и широкая; задний край височной впадины тонкий. Теменное отверстие очень крупное.

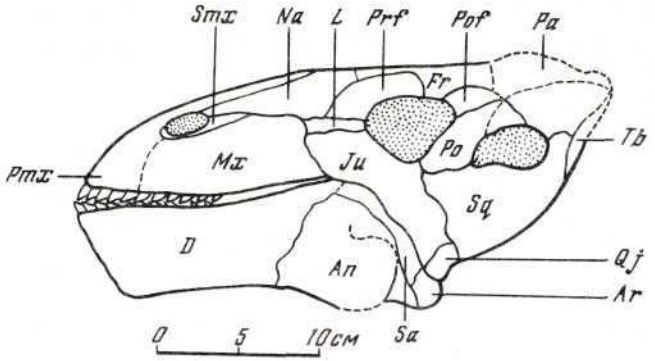


Рис. 57. Moschosaurus longiceps Haughton; череп сбоку; Ю. Африка; верхняя пермь, верхний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1965]

Состав. Род монотипический (рис. 57).

Замечания. Поскольку мосхозавр рассматривался Бунстра [Boonstra, 1965c, 1969] как возможный синоним струтиоцефала, о нем следует сказать подробнее. Брум [Broom, 1932] полагал, что мосхозавр представляет небольшую и, вероятно, незрелую особь титанозуха. Грегори [Gregory, 1926] указывал, что это – наиболее примитивный род среди дейноцефалов, у которого нет пахиостоза и имеется узкая заглазничная дуга. Хоутон [Haughton, 1924] и Бунстра [1936a] рассматривали мосхозавра как типовой род соответствующего монотипического семейства. Бунстра [Boonstra, 1955a, 1963a, b] также указывал, что мосхозавр (происходящий из верхнего горизонта зоны Tapinocephalus) морфологически более примитивен, чем любой другой тапиноцефал из нижнего горизонта. Поэтому, как полагал Бунстра [1936b, с. 200], мосхозавр иллюстрирует пути начальной дивергенции тапиноцефалид. Однако позднее Бунстра [1965b, 1969], рассматривал мосхозавра как возрастную вариацию типового вида струтиоцефала. Типовой экземпляр мосхозавра, по-видимому, действительно принадлежит очень молодой особи, как полагали Брум и Бунстра, поскольку характеризуется небольшим черепом, слабой и узкой заглазничной дугой и очень слабым пахиостозом. Общие соотношения и пропорции черепа мосхозавра весьма близки к таковым у струтиоцефала, если не принимать во внимание вдвое меньшую длину черепа и слабый пахиостоз. Однако следует заметить, что о реальных вариациях пахиостоза мы можем уверенно судить на серийных материалах, не вызывающих сомнений в их принадлежности к одному виду, возрасту и местонахождению. В данном случае столь широкая экстраполяция представляется весьма сомнительной. Она была бы более обоснована при наличии промежуточных экземпляров, показывающих морфологические превращения "мосхозавра" в струтиоцефала. По-видимому, в целом здесь слишком мало данных, чтобы считать мосхозавра синонимом струтиоцефала.

Распространение. Верхняя пермь, верхний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Taurocephalus Broom, 1928

Taurocephalus: Broom, 1928, с. 436; 1932, с. 41; Boonstra, 1936a, с. 81; 1953b, с. 47; 1963b, с. 202; 1969, с. 41; Haughton, Brink, 1954, с. 50.

Типовой вид – Taurocephalus lerouxi Broom, 1928; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Предглазничная область умеренно длинная, широкая и кзади не переходит за уровень переднего края глазницы. Переход от крыши черепа к предглазничной области плавный. Крыша довольно сильно утолщена, но центры отдельных утолщений отчетливые. Лобно-носовое вздутие слабое и межглазничный отдел равномерно выпук-

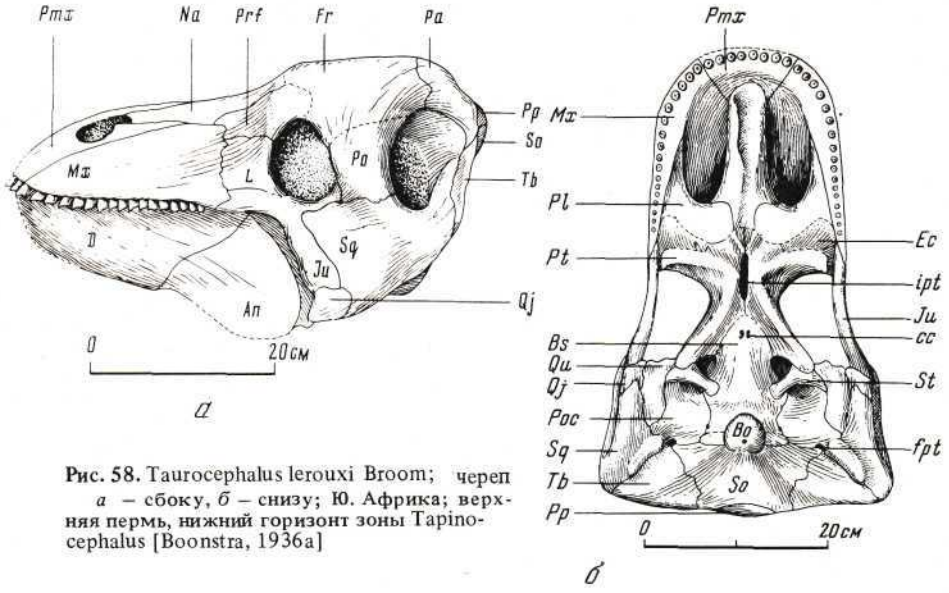


Рис. 58. Taurocephalus lerouxi Broom; череп *а* – сбоку, *б* – снизу; Ю. Африка; верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1936a]

лый. Лобные кости крупные и участвуют в ограничении края глазниц. Заглазничная дуга широкая массивная и плавно переходит к дорсальной поверхности. Височная впадина широко-овальная, ее задний край умеренно утолщен. Верхняя затылочная кость узкая и высокая, табулярная – крупная и входит в височную впадину. Чешуйчатая кость коротким отростком вклинена в скуловую. Затылочный мыщелок направлен назад. Квадратные кости слабо смещены вперед и задние участки крыловидных костей не протягиваются за уровень сочленовных мыщелков. Фланги крыловидных костей высокие и широкие. Зубы хорошо развиты. В верхней челюсти 21 зуб, из них четыре в предчелюстной кости.

Состав. Род монотипический (рис. 58).

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Struthiocephaloides Boonstra, 1952

Struthiocephaloides: Boonstra, 1952f, с. 237; 1953b, с. 48; Hughton, Brink, 1954 с. 49; Boonstra, 1963b, с. 200; 1969, с. 39.

Типовой вид – Struthiocephaloides cavifrons Boonstra, 1952f, зона Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп низкий, с удлиненной предглазничной областью, продолжающейся кзади за уровень переднего края глазниц. Надглазничный и заглазничный отделы крыши сильно утолщены, но переход к предглазничной области плавный. Межглазничный отдел иногда слабо вогнутый. Глазницы удлиненно-овальные. Заглазничная дуга очень массивная, но равномерно утолщенная. Лобные кости небольшие и не всегда входят в край глазницы. Задний край височной впадины слабо утолщен. Теменное отверстие приподнято над уровнем теменных костей и значительно смещено вперед от края затылка. Задний отдел теменной и затылочной области сильно сужен. Табулярная кость не входит в височную впадину. Квадратные кости значительно смещены вперед и задние участки крыловидных костей проходят кзади за сочленовные мыщелки. Фланги крыловидных костей высокие, узкие, с отогнутыми вперед боковыми участками. В верхней челюсти 14 зубов, из них три в предчелюстной кости. После пятого зуба последующие уменьшаются в размерах.

Состав. Два вида: S. cavifrons Boonstra, 1952 и S. duplessisi (Boonstra), 1952.

Распространение. Верхняя пермь, нижний и средний горизонты зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Род Struthionops Boonstra, 1952

Struthionops: Boonstra, 1952c, с. 988; 1953b, с. 48; 1963b, с. 202; 1969, с. 41; Haughton, Brink, 1954, с. 49.

Типовой вид – Struthionops intermedius Boonstra, 1952c, с. 988, рис. 1–1; нижний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Череп сравнительно небольшой (около 400 мм длиной), легко построенный. Предглазничная область довольно короткая, высокая и плавно переходит к крыше черепа. Глазницы крупные, округлые. Пахиостоз слабый, и носовые и лобные кости лишь слегка утолщены. Слезная и носовая кости имеют ограниченный контакт. Дорсальная поверхность крыши черепа между носовыми отверстиями и глазницами слабо вогнута. Заглазничная дуга довольно широкая, массивная и равномерно утолщенная. Височные впадины крупные, удлиненные дорсовентрально. Задний край височной впадины слабо утолщен. Межглазничный и теменной отделы широкие. Теменное отверстие окружено невысоким костным валиком и приближенно к краю затылка. Чешуйчатая кость не внедрена в скуловую. Квадратные кости умеренно смещены вперед. Фланги крыловидных костей массивные и высокие, но не расставлены широко. В верхней челюсти 14–15 зубов.

Состав. Род монотипический.

Замечания. По морфологическим особенностям [Boonstra, 1952c], струтионопс занимает промежуточное положение между дельфиногнатинами (мосхопидами) и струтиоцефалинами (мормозавридами).

Распространение. Верхняя пермь, нижний горизонт зоны Tapinocephalus: Южная Африка.

ПОДСЕМЕЙСТВО RIEBEECKOSAURINAE BOONSTRA, 1952

Диагноз. Крупные тапиноцефалиды с узким и длинным черепом. Заглазничный отдел крыши черепа очень широкий и уплощенный. Лобные кости исключены из края глазницы. Заглазничная дуга широкая и массивная. Теменная область узкая, височные впадины крупные, сближенные и разделены срединным гребнем, направленным к краю затылка.

Состав. Один род: Riebeeckosaurus Boonstra, 1952

Род Riebeeckosaurus Boonstra, 1952

Riebeeckosaurus: Boonstra, 1952h, с. 246; 1963b, с. 200; 1969, с. 42; Haughton, Brink, 1954, с. 53.

Типовой вид – Riebeeckosaurus longirostris Boonstra, 1952h; средний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Лицевой отдел черепа низкий и удлиненный. Надглазничный край утолщенный. Лобные кости очень длинные, широкие и занимают большую часть крыши. Глазницы небольшие, удлиненно-овальные. Задние участки носовых костей довольно глубоко вклинены между лобными. Теменные кости небольшие, короткие, узкие и оканчиваются срединным гребнем, обращенным к краю затылка. Затылок резко опрокинут верхней частью назад. Квадратные кости очень сильно смещены вперед.

Состав. Род монотипический (рис. 59).

Распространение. Верхняя пермь, средний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

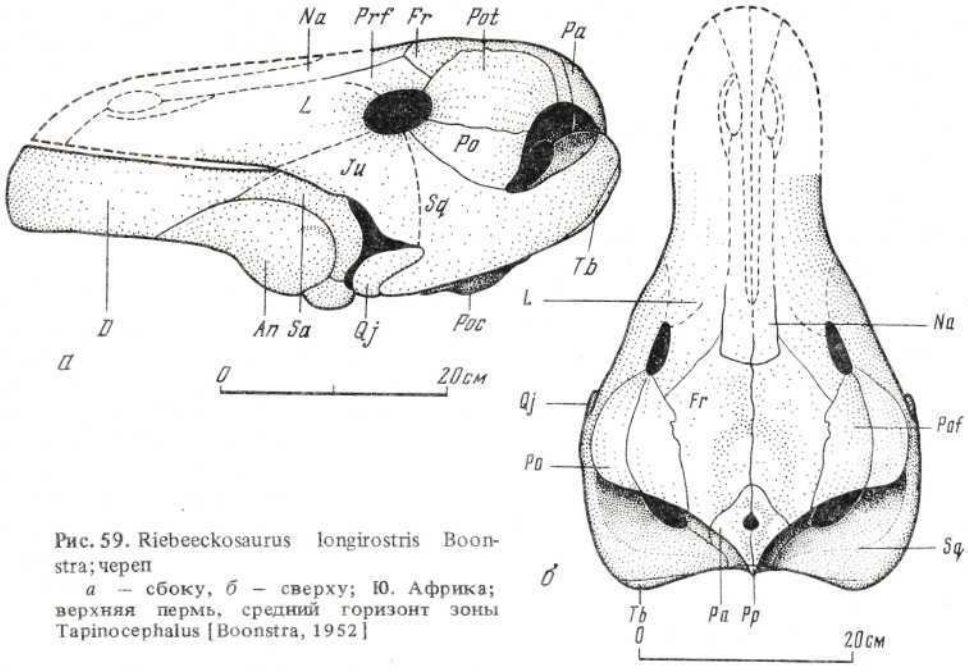


Рис. 59. Riebeeckosaurus longirostris Boonstra; череп

а — сбоку, *б* — сверху; Ю. Африка; верхняя пермь, средний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1952]

СЕМЕЙСТВО STYRACOCEPHALIDAE HAUGHTON, 1929

Диагноз. Крупные, по-видимому, растительноядные специализированные дейноцефалы, сохраняющие клыки. Предглазничная область черепа удлиненная, невысокая и слабая. В надглазничном и заглазничном отделах обособленно очень высокое и необычно массивное куполовидное вздутие. Табулярная и чешуйчатая кости сильно утолщены. Височные впадины небольшие. Зубной край челюсти прямой.

Состав. Один род: Styracocephalus Haughton, 1929.

Замечания. Хоутон [Haughton, 1929] рассматривал стиракоцефалид как типовое семейство подотряда Styracocephalia, в котором совмещаются признаки тероцефалов, горгонопсий и дейноцефалов. В числе дейноцефаловых признаков этот автор указал строение задней части неба, основания черепа, утолщение костей в надглазничном и заглазничном отделах и невысокую морду. Дополнительно Хоутон отметил весьма необычную специализацию стиракоцефалид в развитии выростов на табулярных и квадратно-скуловых костях (последнее неверно, так как это чешуйчатые кости). Брум [Broom, 1932] упразднил отряд, предложенный Хоутоном, и поместил стиракоцефала вместе с родом Burnetia в подотряд Burnetiamorpha, исходя из ошибочной интерпретации, данной Хоутоном. Бунстра [Boonstra, 1934] пришел к заключению, что стиракоцефалиды представляют ветвь дейноцефалов с обычными терапсидными особенностями и рассматривал это семейство в особом подотряде Styracocephalia. Позднее этот же автор [1962, 1963b] указывал, что подотряд и семейство являются поздней боковой ветвью дейноцефалов, ведущей начало от титанозухий.

Практически к титанозуховым особенностям стиракоцефалид относится только наличие клыков. У стиракоцефалид, как и у других тапиноцефалий, предчелюстная кость не приподнята вверх и зубной край челюсти прямой. Резцы довольно слабые, с пятками и лингвальными гребнями; щечные зубы многочисленные, со слабыми пятками и косыми гребнями. Морда низкая длинная и слабая. Соотношения костей в крыше черепа в большей степени тапиноцефаловые, нежели титанозуховые. Наклон затылочной поверхности, положение челюстных мыщелков и общий пахиостоз крыши

черепа также тапиноцефаловые. Если исключить развитие клыков и пахиостоз, то в большинстве остальных особенностей стиракоцефал весьма сильно сходен с мосхозавром. Общий тапиноцефаловый облик типового рода, по-видимому, не дает оснований сохранять для семейства инфраотрядный ранг и позволяет, по мнению автора, рассматривать стиракоцефалид среди подотряда тапиноцефалий.

Род Styracocephalus Haughton, 1929

Styracocephalus: Haughton, 1929, с. 55; Broom, 1932, с. 139; Boonstra, 1934, с. 468; 1963b, с. 199; 1969, с. 44; Haughton, Brink, 1954, с. 54; Вьюшков, 1964, с. 267.

Типовой вид – Styracocephalus platyrhynchus Haughton; средний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

Диагноз. Предглазничная и заглазничная области крыши заметно удлинены. Предглазничная область круто поднимается к крыше черепа. Глазницы небольшие, слабо удлиненно-овальные. Лобные кости длинные, с узкими боковыми отростками,

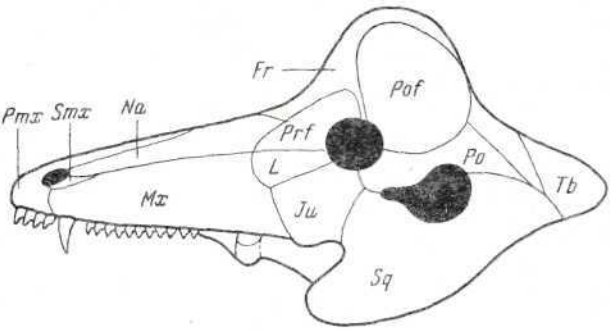


Рис. 60. Styracocephalus platyrhynchus Haughton; череп сбоку; Ю. Африка; верхняя пермь, средний горизонт зоны Tapinocephalus [Boonstra, 1963a]

ограничивающими глазницы. Чешуйчатая кость необычайно длинная, широкая и утолщенная. Затылок резко наклонен верхней частью назад. Табулярные кости образуют крупные боковые выросты затылка. Квадратные кости сильно смещены вперед. Зубная формула I4, C1, PC11.

Состав. Род монотипический (рис. 60).

Распространение. Верхняя пермь, средний горизонт зоны Tapinocephalus; Южная Африка.

НАДОТРЯД ANOMODONTIA

ОТРЯД VENYUKOVIAMORPHA

Краткое описание. Примитивные аномодонты. Лицевой отдел черепа слабо удлинен, дорсальные отростки предчелюстных костей утолщенные и очень длинные. Глазницы крупные, составляющие не менее четверти длины черепа. Слезные кости короткие и высокие. Предтеменной кости нет. Теменная область широкая и вогнутая с обособленным теменным бугром и очень крупным отверстием. Хоанная область очень глубокая, смещенная кзади; у поздних представителей челюстные кости исключены из ограничения хоан. Поперечные фланги крыловидных костей массивные, с высокими вентральными гребнями. Задние участки крыловидных костей также образуют высокие опущенные кзади вентральные гребни. Межптеригоидная яма хорошо развита. Видиевы каналы короткие вертикальные. Угловая кость нижней челюсти с внешним лепестком (lamina reflexa). Зубы многочисленные, специализированные: резцы крупные долотовидные; клыки не выражены; в середине щечного ряда зубы укрупнены.

Состав. Одно семейство: Venhukoviidae Efremov, 1940.

Замечания. Амалицкий [Amalitzky, 1922], давший первоописание типового

рода венюковиид, отнес этот род к млекопитающим из отряда триконодонтов. Ефремов [1940а] показал ошибочность заключений Амалицкого, подчеркнул специфический характер семейства венюковиид и поместил его среди отряда тапиноцефалов, руководствуясь близким сходством с дейноцефалами. При этом Ефремов полагал преждевременным выделение семейства в крупную систематическую категорию.

Венюковиоидеи в ранге инфраотряда в составе аномодонтов были выделены Уотсоном и Ромером [Watson, Romer, 1956].

Олсон [Olson 1962] включил в инфраотряд венюковиоидей семейство Dimacrodontidae, известное по единственному роду, охарактеризованному мало диагностичными остатками. Б.П. Вьюшков [1964] условно поместил это семейство среди аномодонтов. По моему мнению, включение димакродонтид в отряд венюковий преждевременно, поскольку семейство малоизвестно.

Бунстра [1963а] упразднил этот инфраотряд и включил венюковиин и очериин в виде отдельных семейств в инфраотряд Dicynodontia в подотряде Anomodontia. Близость венюковиид к аномодонтам подсказывает этот вариант, однако он представляется недостаточно справедливым. Во-первых, исчезает отчетливо диагностическая группа венюковиоподобных, объемлющая ранний и, по сути дела, обособленный этап развития дицинодонтов. Во-вторых, теряется четкая диагностичность дицинодонтов в их прежнем понимании, когда они объединяли большинство специализированных представителей позднего этапа развития, и в их сравнении с другими равнозначными таксонами терапсид. Поскольку инфраотряд Venyukovioidea был создан прежними исследователями, а его диагноз существенно уточнен и дополнен, по моему мнению, более целесообразно сохранить его самостоятельность, придав ему ранг отряда наравне в дицинодонтами.

СЕМЕЙСТВО VENYUKOVIIDAE EFREMOV, 1940

Диагноз. Небольшие, до метра длиной, животные с высокой лицевой частью черепа, большими, широко открытыми сверху глазницами и височными впадинами. Сошник парный. Межптеригоидные ямы короткие и широкие, расположенные на уровне поперечных ветвей крыловидных костей. Наружные крыловидные кости вместе с поперечными ветвями крыловидных отогнуты вентрально, образуя глубокие "флаги", направленные к внутренней стороне нижней челюсти. Предлобные кости слабо утолщены. Теменное отверстие крупное и приближено к краю затылка. Затылок слабо наклонен вперед. Затылочный мыщелок небольшой, направленный назад. Зубной край челюстной кости утолщен и в середине зубного ряда несет наиболее крупные зубы.

Состав. Два подсемейства: Otsheriinae Tchudinov, 1960 и Venyukoviinae Efremov, 1940.

ПОДСЕМЕЙСТВО OTSHERIINAE TCHUDINOOV, 1960

Диагноз. Череп треугольный, легко построенный, с широко расставленными ноздрями, очень большими глазницами и тонкой стержневидной заглазничной дугой. Кости крыши черепа не утолщены за исключением предлобных. Нёбная кость утолщена, но не соприкасается с предчелюстной. Коронки зубов короткие, вздутые снаружи, с заостренными вершинками.

Состав. Один род: Otsheria Tchudinov, 1960.

Замечания. Ранее было указано [Чудинов, 1964], что это подсемейство резко отличается от типичных венюковиид и заслуживает выделения в особое семейство. Бунстра [Boonstrk, 1963а] придал очериинам ранг семейства. Ревизия материалов и новые метериалы по венюковиидам, полученные в 1967 г., показали, что различия в двух подсемействах не оправдывают повышения таксономического ранга.

Род Otsheria Tchudinov, 1960

Otsheria: Чудинов, 1960, с. 90; 1964г, с. 287; Orlov, 1961, с. 280; Olson, 1962, с. 85; Boonstra, 1963а, с. 193; 1971, с.36; Каландадзе, Очев и др., 1968, с. 87.

Типовой вид – O.netzvetajevi Tchudinov, 1960; верхнеказанский подъярус верхней перми; Пермская обл.

Диагноз. Мелкие животные с черепом длиной около 10 см. Лицевая часть черепа над носовыми отверстиями слегка сужена. Носовые кости широкие, длинные, изогнутые. Межглазничная область слабо вогнутая. Предлобные кости слегка утолщены. Височные ямы удлиненные и суженные в задневерхних участках. Теменное отверстие очень большое, расположено посередине длины теменных костей и окружено тонким валиком. За теменным отверстием теменные кости плавно переходят на поверхность затылка. Межтеменная кость высокая трапециевидная с мощными срединным гребнем. Задние ветви крыловидных костей широко расставлены, хоаны большие, короткие и широкие. В предчелюстной кости четыре зуба, в челюстной – девять. В челюстной кости наиболее крупные четвертый-пятый зубы.

Состав. Род монотипический.

Распространение. Верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

Otsheria netzvetajevi Tchudinov

Рис. 61

Otsheria netzvetajevi: Чудинов, 1960, с.90, рис. 5; 1964, с. 287, рис. 264; Orlov, 1961, с. 280, рис. 2; Olson, 1962, с. 85, рис. 43–44, табл. XVII, фиг. d, e, f.

Голотип – № 1758/5, ПИН; череп без нижней челюсти; Пермская обл. Очерский район д.Ежово; верхнеказанский подъярус верхней перми; рис.61.

Описание. Череп сильно деформирован в базисфеноидной области и базисфеноид смещен влево от сагиттальной оси. Задневерхние участки височных впадин и заглазничные дуги неполны. Передние участки предчелюстных костей и передние резцы не сохранились. Границы швов и очертания костей, за исключением базисфеноидной области, обычно отчетливы. Челюстное сочленение не сохранилось.

Череп в плане треугольный, с укороченной предглазничной областью и очень высокой носовой капсулой. Глазницы большие, овальные, умеренно открытые сверху. Заглазничная дуга тонкая. Скуловая дуга длинная, слабо изогнутая. Височные впадины крупные, широко открытые сверху, в задних участках удлиненные и суженные. Межглазничный и теменной отделы слабо вогнутые. Теменной бугор слабо выражен, его отверстие очень крупное, круглое, приподнято над уровнем теменной области и окружено тонким костным валиком.

Praemaxillaria – крупные массивные, их дорсальные отростки составляют верхнюю суженную часть морды и в виде мощного гребня вклиниваются между носовыми костями, достигая уровня переднего края глазниц. Впереди носовых отверстий они круто спадают вниз. В предчелюстной кости четыре зуба. Вентральные отростки кости широкие, сводообразные. Их боковые участки на значительном протяжении граничат с челюстной костью и почти достигают переднебоковых отростков небных костей.

Nasalia – широкие, длинные и изогнутые. По сагиттальной линии они контактируют на очень коротком участке.

Septomaxillaria – составляют большую часть нижнего ограничения носового отверстия и расположена преимущественно на боковой поверхности черепа. Ее задний отросток, вклиненный между носовой и челюстной костями, очень короткий. Медиальный участок кости на уровне середины носового отверстия, посылает внутрь небольшой крючковидный отросток. С внешней стороны кости, на уровне передней трети длины между септомаксиллярной и челюстной имеется небольшое отверстие для выхода сосудов.

Maxillaria – необыкновенно высокие с выпуклым и расширенным зубным краем.

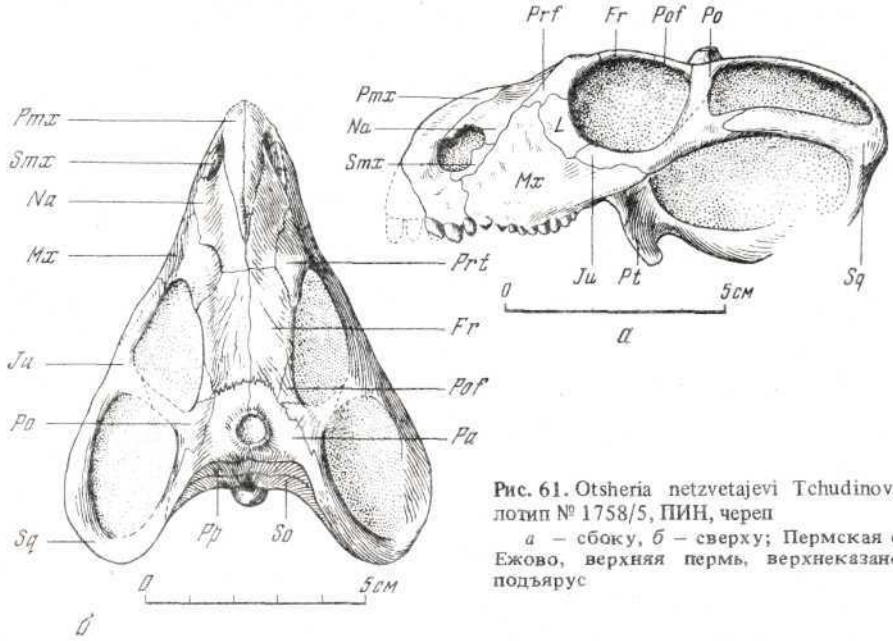


Рис. 61. Otsheria netzvetajevi Tchudinov; голотип № 1758/5, ПИН, череп
а – сбоку, *б* – сверху; Пермская обл., Ежово, верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

Контакт кости с предчелюстной волнистый, вдоль границы со слезной челюстная утолщена.

Jugalia – длинные стержневидные кости с коротким и хорошо обособленным заглазничным отростком. Ее отросток на значительном протяжении прикрыт отростком чешуйчатой кости.

Praefrontalia – занимают ограниченное пространство и впереди имеют обычный короткий контакт с дорсальным отростком челюстной кости. Глазничный край кости утолщен и вздут.

Frontalia – крупные, впереди широкие, занимают большую часть межглазничной области.

Postfrontalia – небольшие, обычных клиновидных очертаний.

Postorbitalia – сохранились неполностью, однако заглазничный отросток кости был длинным.

Parietalia – крупные, их заднебоковые участки не сохранились, шов с лобными костями зубчатый. Теменное отверстие занимает среднюю треть длины костей по сагиттальному шву. Позади теменного отверстия кости плавно спускаются к затылочной поверхности.

Затылочная область черепа сохранилась неполно. Межтеменная кость высокая и, по-видимому, трапециевидная с широким основанием, а не пятиугольная, как предполагалось ранее [Чудинов, 1960]. Поверхность межтеменной кости сбита и трудно судить о наличии на ней сагиттального шва. Границы табулярной и большой части чешуйчатых костей неразличимы. Верхняя затылочная кость крупная, по-видимому, слабо окостеневшая. Сверху, как обычно, она прикрыта межтеменной костью, латерально глубоким языком входит в табулярную. Заднеушная также довольно массивная, слабо окостеневшая с горизонтальным и слабо отогнутым назад околозатылочным отростком, над которым проходит довольно крупное задневисочное окно. Боковая затылочная занимает ограниченный участок и на уровне дорсального края затылочного мыщелка, на контакте с заднеушной костью пропускает небольшое яремное отверстие. Затылочное отверстие и затылочный мыщелок небольшие. Последний – поперечно-овальный, слабо окостеневший, направленный назад.

На вентральной стороне черепа, включая поперечные ветви крыловидных костей,

границы швов отчетливы. Хоанная область глубокая и хоаны сильно смещены назад вследствие разрастания вентральных пластиновидных участков предчелюстных костей. Передние участки хоан сужены, задние – очень широкие. Сошник узкий, не желобчатый, парный в передней части. Его задний расширенный участок не несет следов шва. Медиальные участки челюстных костей между вентральными отростками предчелюстных и переднебоковыми окончаниями нёбных максимально утолщены. Здесь их зубной край наиболее опущен и несет самые крупные зубы. Нёбные кости изогнутые и сильно расширены в медиальных участках.

Pterygoidea – с необычно высокими и массивными поперечными флангами, боковые участки которых отогнуты вперед и вентрально, так что в переднем аспекте они выглядят в виде полукруглого овала, составляющего заднее ограничение нёбной полости. Вентральные гребни задних ветвей высокие и сильно опущены на участках, примыкающих к сочленовной области челюсти. Межптеригоидная яма довльно узкая, щелевидная, расположена непосредственно позади уступа, ограничивающего заднюю часть нёба.

Область контакта крыловидных и квадратной костей не сохранилась, но челюстное сочленение определенно помещалось несколько впереди и ниже затылочного. Базиптеригоидный контакт деформирован. Базисфеноид имеет нечеткую рыхлую поверхность и его границы с окружающими костями не ясны. Основная затылочная между базисфеноидом и затылочным мыщелком занимала, по-видимому, очень ограниченный участок. Базисфеноид представляется слабо окостеневшим, особенно сзади, где медиальные участки заднеушных костей сдвинуты вперед к местоположению проксимальных концов слуховых костей.

Зубы короткие с вздутыми наружными и слабо уплощенными внутренними сторонами коронок. В челюстной кости четвертый и пятый зубы более крупные, последующие постепенно уменьшаются в размерах.

Р а з м е р ы. (голотип). Длина черепа около 105 мм, ширина затылочной области 86 мм, ширина межглазничной области 21 мм, горизонтальный диаметр глазницы 22 мм.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхнеказанский подъярус; Пермская обл.

М а т е р и а л. Голотип № 1758/3, череп без нижней челюсти. Местонахождение у д.Ежово Очерского района Пермской обл.

ПОДСЕМЕЙСТВО VENYUKOVIINAE EFREMOV, 1940

Д и а г н о з. Череп сравнительно легкий и массивный с умеренно большими глазницами и резко утолщенными челюстями. Ноздри расположены высоко. Задние участки лобных костей формируют переднюю часть теменного бугра. Лобно-теменная область глубоко вогнута. Небные кости утолщены и соприкасаются с предчелюстными.

С о с т а в. Один род Venyukovia Amalitzky, 1922

Р о д Venyukovia Amalitzky, 1922

Venyukovia: Amalitzky, 1922, c.10; Watson, Romer, 1956, c. 80; Чудинов, 1964г, с. 288; Каландадзе, Очев, Татаринов, Чудинов, Шишкин, 1968, с. 87.

Myctosuchus: Ефремов, 1937, с. 123.

Venyukovia: Ефремов, 1938, с. 772, 1940а, с. 65; 1954а, с. 220; Watson, 1942, с. 97; 1948, с. 841; Huene, 1956, с. 282, Boonstra, 1963а, с. 193.

Т и п о в о й в и д – Venyukovia prima Amalitzky, 1922; нижнетатарский подъярус верхней перми; Оренбургская обл., Татарская АССР.

Д и а г н о з. Мелкие и сравнительно крупные животные с довольно массивным черепом длиной 13–18 см. Лицевая часть черепа удлиненная, морда слабо притупленная. Боковые затылочные кости на вентральной стороне далеко проходят вперед и контактируют с базисфеноидом, смыкаясь в сагиттальном шве. Нижняя челюсть высокая и необыкновенно массивная. Симфизная область сверху субквадратная, внизу снабжена

крупными подбородочными выступами. Между задним концом зубной и угловой костей имеется крупное овальное отверстие. Челюстной сустав расположен низко. Сочленовные ямки вынесены на нижние углы заднего конца нижней челюсти. Первый резец долотовидный, второй–четвертый, с высоким и острым внешним режущим краем и хорошо развитой пяткой. За резцами следуют четыре, пять коротких мелких зубов и очень крупный клык с тупой короткой коронкой. Заклыковые зубы в числе пяти-шести напоминают предклыковые и уменьшаются в размерах к сочленовному концу челюсти. В нижней челюсти клыки не развиты и верхнечелюстным клыкам противопоставлены ямки, расположенные с внешней стороны ряда щечных зубов. Внутренний край зубной кости утолщен и расширен медиально, и заклыковые зубы располагаются двурядно.

Состав. Род монотипический.

Замечания. Род с типовым видом был основан В.П.Амалицким по фрагментарным остаткам, собранным П.Н.Венюковым в 1908 г. в отвалах Каргалинских рудников в Оренбургской области. Один из фрагментов (симфиз нижней челюсти), как упоминал Амалицкий [1922], принадлежит крупному экземпляру. Второй – изображенный и описанный, значительно меньших размеров, представляет фрагмент левой ветви нижней челюсти с сохранившимися передними резцами и неполным рядом щечных зубов.

Среди ишеевских материалов Ефремов [1940а] детально описал предглазничную область черепа и нижнюю челюсть венюковии и установил второй вид рода Venyukovia invisa Efremov, который, по его мнению, принадлежал к более поздней группировке, представленной фауной Ишеева. В установлении этого вида Ефремов исходил отчасти из геологических данных, хотя сам же совершенно справедливо указывал, что материал Амалицкого из Каргалинских рудников не дает суждений о видовых различиях между типовым видом Амалицкого и ишеевским видом. Среди ишеевских материалов было также две категории остатков, принадлежащих венюковии. Фрагмент черепа (описанный и изображенный Ефремовым в качестве голотипа) и челюсти крупных особей и фрагменты симфизов нижних челюстей мелких особей, вполне идентичные типовому экземпляру, изображенному Амалицким. Позднее, в числе видовых отличий V. prima Amalitzky от ишеевского вида Ефремов [1954а] указал меньшие размеры, высоту и заостренность зубов щечного ряда, отсутствие сдвоения зубов и утолщений на челюстном крае и меньшую массивность и утолщенность симфиза.

В 1962 г. в Ишееве нами был найден фрагмент нижней челюсти венюковии и в 1967 г. в районе Каргалинских рудников, на новом местонахождении по р.Мал. Уран, около с.Ново-Николаевское автором был найден хорошей сохранности череп венюковии. Череп, оказавшийся значительно более полным, чем найденный в Ишееве, отличался меньшей величиной, отсутствием деформации и по своим размерам приближался к типовому экземпляру, описанному Амалицким из этого же района. Изучение этого черепа и сравнение его с ишеевским показало, что во всех деталях строения за исключением размеров эти черепа необычайно сходны и, несомненно, принадлежат одному виду.

Таким образом, вид Venyukovia invisa Efremov, 1940 является синонимом Venyukovia prima Amalitzky, 1922. Поскольку новый череп превосходит по сохранности и полноте материалы, прежде известные по роду венюковия, и происходит, как и лектотип, из района Каргалинских рудников, целесообразно рассматривать его топотипом, на котором дополнено первоначальное описание вида и уточнена и дополнена родовая характеристика.

Распространение. Верхняя пермь, нижнетатарский подъярус, верхней перми; Оренбургская обл., Татарская АССР.

Venyukovia prima Amalitzky

Табл. VII; рис. 62–64

Venyukovia prima: Amalitzky, 1922, с. 10, рис. 14–16, Чудинов, 1964, с. 288, рис. 265.
Venyukovia prima: Ефремов 1938, с. 772; 1940а, с. 56, рис. 16, *e, f*, табл. VIII, фиг. 3–4; 1954, с. 220, рис. 34, табл. XXVIII, фиг. 3; Huene, 1956, с. 282, рис. 324.
Venjkovia invisa: Ефремов, 1938, с. 773, рис. 2; 1940, с. 66, рис. 16, *a, b, c, d*, 17–23, табл. VIII; фиг. 1, 2, 5; 1954а, с. 219; Watson, 1948, с. 841, рис. 8, 20, *b*.
Venyukovia invisa: Orlov, 1961, с. 281, рис. 1.

Лектотип – № 48/1, ПИН, фрагмент левой ветви нижней челюсти с зубами; Оренбургская обл.; Каргалинские рудники (точное местонахождение неизвестно); нижнетатарский подъярус верхней перми (избран здесь); рис. 62.

Описание. Череп (ПИН № 2793) не деформирован, кости крыши, нёба хорошо сохранились; границы швов и очертания костей отчетливы (рис. 63). Череп в плане треугольный, с удлиненной и суженной предглазничной областью, с широко открытыми сверху глазницами и височными впадинами и наклоненной вперед затылочной поверхностью. Последняя сильно повреждена, кости сбиты, но контуры затылка частично видимы на породе. Глазницы большие, слабо овальные с длинной осью, ориентированной вверх и вперед, вниз и назад. Заглазничная дуга тонкая, стержневидная, скуловая дуга массивная, стержневидная, слабо выпуклая. Лобно-теменная область глубоко вдавлена, с массивным и высоким теменным бугром, в задней части которого расположено крупное, круглое теменное отверстие.

В описании черепа (ПИН № 157/5) Ефремов [1940а] отмечает массивность и утолщенность дорсальных участков предчелюстных костей, образующих передний конец морды. На нашем экземпляре предчелюстные кости менее массивны и впереди ноздрей плавно спадают вниз без резкого перегиба, показанного на ишеевском экземпляре. По-видимому, на последнем перегиб обусловлен дорсовентральной деформацией дорсальных отростков этих костей.

Септомаксилларная, челюстная и носовая кости детально описаны. Для челюстной предположительно указано участие в ограничении передненижнего края глазниц. Слезная кость показана длинной. Уточненные границы этих костей видны на рисунке (рис. 63).

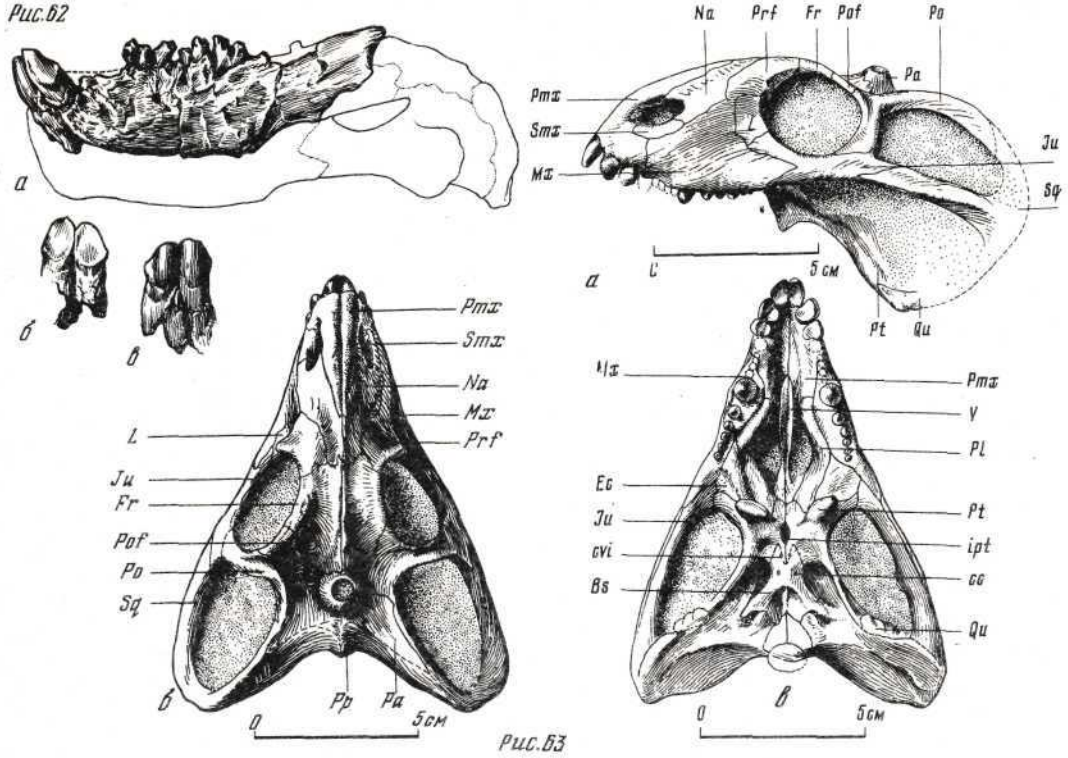
Jugalia – не сохранившиеся на ишеевском экземпляре, показывают обычное ограничение передненижнего участка глазницы. Заглазничный отросток скуловой кости, прикрытый одноименным отростком заглазничной, короткий и массивный. Впереди скуловая кость на значительном протяжении прикрыта челюстной. С вентральной стороны она контактирует также с крыловидной и наружной крыловидной костями. По нижнему краю височной впадины скуловая почти полностью прикрыта чешуйчатой, причем последняя в виде узкого клина проходит вперед необычно далеко, почти достигая челюстной кости.

Praefrontalia – по краю глазниц сильно утолщены в виде отчетливого латерального выступа. Очертания лобной, заднелобной, заглазничной и отчасти теменной костей показаны на рисунке. По сагиттальной линии между дорсальными отростками предчелюстных костей шов погружен и кости резко разделены узким округлым желобком. Последний кончается на контакте с носовыми костями и далее назад сменяется узким гребнем, продолжающимся до теменного отверстия.

Postfrontalia – небольшие клиновидные кости с длинным задне-медиальным отростком, вклиненным между лобной и заглазничной костями и достигающим теменной.

Postorbitalia – вдоль контакта с заднелобной несет отчетливый широкий желобок, спускающийся на заглазничную дугу. Скуловой отросток этой кости очень длинный и достигает уровня нижнего ограничения глазницы.

Parietalia – составляет большую часть высокого теменного бугра. Впереди теменная отделена от лобной глубоким ступенчатым швом, позади по сагиттальной линии, вместе с межтеменной формирует срединный затылочный гребень. Заднебоковой отросток



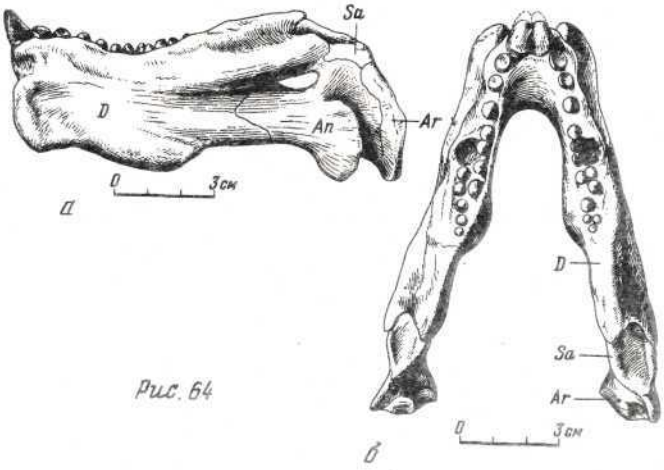


Рис. 62–64. Venyukovia prima Amalitzky

62 – лектотип № 48/1, ПИН, фрагмент нижней челюсти: *а* – сбоку, слева, *б* – симфизные зубы спереди, *в* – симфизные зубы изнутри; Оренбургская обл., Каргалинские рудники (точное местонахождение неизвестно); верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; *63* – топотип № 2793/1, ПИН, череп: *а* – сбоку, *б* – сверху, *в* – снизу; Оренбургская обл., Ново-Николаевское; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус; *64* – экз. № 157/5, нижняя челюсть (с исправлением деформации): *а* – сбоку слева, *б* – сверху; Татарская АССР. Ишеево, верхняя пермь, нижнетатарский подъярус [*62* – Ефремов, 1954а]

теменной кости длинный и с передней стороны прикрыт на значительном протяжении заглазничной костью, сзади таблитчатой.

Postparietale – сохранилась частично. В верхнебоковых участках она тонкая, листовидная, по сагиттальной линии межтеменная кость на всем протяжении формирует выступающий назад узкий гребень, основание которого расширено и входит в вырезку верхней затылочной кости.

Другие кости затылочной поверхности и затылочный мыщелок не сохранились. Последний, судя по излому основания, положению базисфеноида и боковых затылочных костей, был направлен назад.

Вентральная поверхность черепа до уровня межптеригоидной щели детально описана Ефремовым. Границы костей, их очертания полностью совпадают на обоих экземплярах, хотя наш экземпляр менее крупный, соответственно отличается и меньшей массивностью костей нёба.

Pterygoidea – на ишеевском экземпляре сохранились частично в передних участках; на нашем экземпляре они более полны и в передней ветви представляются непропорционально менее массивными. Поперечные фланги крыловидных костей широко расставлены и разделены глубоким сагиттальным желобом. Впереди межптеригоидной ямы медиальные участки кости выдаются вентрально в виде уплощенных бугорков, к которым примыкают окончания нёбных костей. Задние ветви крыловидных костей высокие и широко расставленные. Их вентральные гребни в передних участках довольно толстые, в задних – тонкие и более высокие. В задних участках на контакте с квадратной костью вентральные гребни по сравнению с гребнями поперечных ветвей опущены необычайно глубоко. На дорсальной стороне, впереди межптеригоидной ямы, крыловидные кости, как видно на ишеевском экземпляре, образуют двойную септу, направленную вверх и вперед. Сближенные основания этих септ широкие и толстые.

Область базиптеригоидного сочленения лежит почти сразу же за межптеригоидной ямой и довольно отчетлива на ишеевском экземпляре. На нашем рисунке базиптеригоидное сочленение и видиевы каналы изображены в положении, наблюдаемом для них на ишеевском экземпляре. Медиальные участки крыловидных костей на контакте с базисфеноидом имеют ступенчатый шов и вклиниваются назад между небольшими базиптеригоидными отростками базисфеноида. Последние с внутренней стороны пропускают довольно крупные видиевы каналы, которые на дорсальной стороне открываются между основанием парасфеноидного роста и межптеригоидной ямой. Довольно близкая картина базиптеригоидного сочленения показана Татариновым [1966] для тапиноцефала Moschops svijagensis и автором [Tchudinov, 1968] для дейноцефала–бритоподида Notosyodon gusevi. В том и другом случае базиптеригоидное сочленение занимает весьма ограниченный участок в передней части базисфеноидного ростра; далее сочленение крыловидной кости с базисфеноидом осуществляется позади и сбоку от видиевых каналов в косом гребнистом шве, параллельном боковой поверхности тела базисфеноида, причем у венюковии область этого контакта соответственно небольшой протяженности базисфеноидной области, значительно более смещена назад по отношению к телу базисфеноида.

Basiphenoideum – короткая и очень широкая в заднем отделе. В переднем участке тело базисфеноида прободено крупными каналами сонных артерий, разделенными коротким и высоким вентральным гребнем. Позади гребня базисфеноид несет очень глубокий продольный желобок, в вершине которого проходит невысокий, но отчетливый сагиттальный гребень.

Глубокий продольный желобок позади базисфеноида переходит на парную кость, разделенную четким сагиттальным швом. По-видимому, эта парная кость не может быть ни чем иным, кроме передних отростков боковых затылочных костей, которые весьма необычно прикрывают снизу основную затылочную и сходятся на ней в сагиттальном шве.

Челюстное сочленение расположено значительно ниже затылочного и в сравнении с последним смещено вперед приблизительно на 15–20 мм. Сочленовные мыщелки и тело квадратной кости сохранились неполно. Внутренний мыщелок очень небольшой,

округлый и слегка выдается вентрально ниже уровня контакта с вентральным гребнем крыловидной кости. Внутренний мыщелок отделен от внешнего обычным косым седловидным желобком. Наружный мыщелок несколько крупнее и приподнят над уровнем внутреннего. Мыщелки ориентированы почти перпендикулярно оси черепа и в целом сочленовный блок занимает участок не более 10 мм. Высота квадратной кости, замеренная по отпечатку передней поверхности, составляет 30 мм. Передняя сторона кости, обращенная к височной впадине, уплощена. Ее контакт с чешуйчатой представляет длинную и узкую вертикальную площадку, расположенную латерально на теле кости. Выше челюстных мыщелков квадратная кость максимально утолщена. Задняя сторона ее сильно выпуклая и несет тонкую струйчатость на контакте с заднеушной и чешуйчатой костями.

Нижняя челюсть и зубы венюковии детально описаны Ефремовым, однако изучение нового экземпляра и всех ишеевских, в том числе двух полных нижних челюстей, неизвестных указанному автору, позволяют внести ряд уточнений. Прежде всего они касаются формы нижней челюсти. Фрагменты черепа с нижней челюстью (ПИН № 157/5), описанные Ефремовым, сильно деформированы, причем имеют преимущественно дорсовентральную деформацию, а нижняя челюсть сильно сужена в ветвях и ширина ее в сочленовном отделе показана практически равной ширине симфиза. В действительности, ширина сочленовной области недеформированного черепа, измеренная на нашем экземпляре по наружному краю внешних мыщелков квадратной, кости составляет около 70 мм, т.е. равна половине длины черепа.

Границы и соотношения нижнечелюстных костей не требуют уточнений и показаны на рисунке челюсти, который дан с исправлением деформации (рис. 64). Для сочленовной кости следует лишь отметить наличие мощных вентральных выростов, которые расположены ниже сочленовных фасеток. Помимо этих выростов здесь определенно имелись вентральные крючковидные отростки, которые не сохранились, но на изломах следы их видны отчетливо. По-видимому, эти отростки аналогичны ретроартикулярным отросткам, хорошо развитым на одноименной кости многих растительноядных и хищных дейноцефалов. Сочленовные ямки кости слабо разработаны, направлены назад, несколько скошены внутрь и расположены под углом к оси челюстного сочленения.

Передние верхнечелюстные резцы отогнуты вперед. Их внешняя сторона выпуклая и составляет плавное продолжение предчелюстных костей. Внутренняя сторона уплощенная, вершина коронки долотовидная или лопатковидная. Внешняя часть зуба образует острый и тонкий режущий край, который глубоко опущен по сравнению с внутренним. Внутренняя часть занимает две трети поперечного сечения и представляет очень широкую и слабо вогнутую пятку. Третий и четвертый резцы имеют аналогичное строение, но пропорционально уменьшены по сравнению со вторым резцом. Таким образом, четыре пары резцов предчелюстных костей по внешнему краю морды составляют острый режущий гребень, который лингвально круто обрывается к единой внутренней площадке, составленной глубоко приподнятыми пятками резцов. Пятый зуб, помещенный уже в челюстной кости, очень небольшой с выпуклой буккальной и слегка уплощенной лингвальной сторонами. Шестой–восьмой зубы не отличаются по форме, но постепенно увеличиваются в размерах. Внутренние стороны каждого из зубов этого ряда стерты в виде небольших косых площадок, которые вытянуты в одной плоскости. На нашем экземпляре этот ряд был виден только на изломе, проходившем через корни зубов. Девятый зуб в серии щечных, наиболее крупный и массивный, хотя в поперечном сечении он несколько меньше второго резца. Его коронка конусовидная и притупленная. С лингвальной стороны она несет площадку истирания. В нижней челюсти вершине этого зуба противопоставлена ямка, которая помещена с внешней стороны ряда щечных зубов. Внутренняя косая площадка этого зуба примыкает к внешним площадкам истирания шестого и седьмого нижнечелюстных зубов. Заклыковые зубы в числе пяти-шести постепенно уменьшаются в размерах к сочленовному концу. Коронки этих зубов также конусовидные, слегка уплощенные лингвально. Число зубов, их форма и расположение совершенно одинаковы на обоих экземплярах.

Череп № 2793 не имеет нижней челюсти, но показывает хорошо сохранившиеся передние три пары резцов верхней челюсти. Четвертая пара резцов видна на черепе № 157/5, где наоборот предшествующие три пары повреждены и не передают особенностей строения и способа действия зубного аппарата. Описанное выше строение верхнечелюстных резцов с их острыми режущими краями и внутренними пятками оказалось точно сопоставленным со строением нижнечелюстных резцов. Один из экземпляров ишеевской коллекции (№ 157/6), представляющий симфиз нижней челюсти с четырьмя парами прекрасно сохранившихся резцов, по своему размеру вполне соответствует черепу № 2793. Совмещение этих экземпляров показало, что первая пара нижних резцов располагается непосредственно за верхнечелюстной парой в глубоком тесном прикусе. Последующие три пары нижних резцов с короткими, тупыми коронками точно входят в верхнечелюстной уступ и своими скошенными наружу площадками плотно примыкают к скошенным внутрь пяткам верхних резцов. Таким образом, на переднем конце морды создается острый и довольно мощный зубной аппарат, где происходит первичное измельчение пищи, а ее дальнейшая обработка осуществляется уже на площадках второй-четвертой пар резцов, на очень крупных и массивных клыках, которым противопоставляются по два нижнечелюстных зуба, и мелких, но многочисленных щечных зубов.

Уотсон [Watson, 1948], переизучивший в Палеонтологическом институте АН СССР материалы по венюковидам, более полные, чем были в распоряжении Ефремова [1940], сделал весьма важное дополнение к описанию венюковии, которое имело значение для выявления положения семейства среди терапсид. Передняя часть зубного ряда, включая клыки, описана мною более детально и дополнение Уотсона касается специфического строения заклыковой области челюстей. В нижней челюсти позади клыков внешний край зубной кости резко расширяется и заклыковый ряд мелких неправильно помещенных зубов становится двойным. Латерально от этих зубов расширенный участок зубной кости образует уступ, на котором лежит ряд округлых ямок. Наибольшая из них, передняя ямка вмещала верхнечелюстной клык. Задние ямки соответствовали коронкам мелких заклыковых верхнечелюстных зубов. Поскольку эти верхнечелюстные зубы показывают отчетливые площадки истирания, очевидно, что их прикус осуществляется на твердой поверхности. Следовательно, заключил Уотсон, расширение зубной кости позади клыковой ямки было покрыто роговым чехлом. Соответственно, в верхней челюсти, где лингвально от ряда заклыковых зубов помещался двойной ряд нижних заклыковых зубов, расширения верхнечелюстной и нёбной костей также имели роговую подкладку. Таким образом, прикус нижнечелюстных зубов располагался против передней части нёба, которое впереди вдоль челюстной и предчелюстной костей формировало роговое покрытие. Следы его существования выражены, по-видимому, в неотмеченной Уотсоном ясной волнистой штриховке, видимой на расширенных участках челюстного края сразу же позади первой пары верхних резцов и проходящей почти до конца зубного ряда.

Размеры (лектотип). Длина фрагмента нижней челюсти 52 мм; максимальная высота зубной кости, включая зубной ряд 18 мм; длина коронки первого резца 10 мм; длина ряда щечных зубов 28 мм. Экз. 48/2. Длина фрагмента по осевой линии 22 мм; поперечник основания коронки первого резца 6 мм. Экз. 157/5. Длина предглазничной области 74 мм; высота челюстной кости 41 мм; расстояние между птеригоидами на уровне межптеригоидной щели 34 мм; длина нёба до переднего края межптеригоидной щели 89 мм; ширина хоанной области 21 мм; длина нижней челюсти 127 мм; высота в симфизе 36 мм. Экз. 157/6. Высота симфиза 21 мм. Экз. 157/1111. Длина нижней челюсти 129 мм; высота в симфизе 31 мм. Экз. 157/1112. Длина нижней челюсти 137 мм; высота в симфизе 39 мм.

Топотип. Длина черепа 123 мм; длина предглазничной области 56 мм; высота челюстной кости 29 мм; ширина межглазничной области 25 мм; ширина затылочной области 114 мм; ширина теменной области 36 мм; горизонтальный диаметр глазницы 30 мм; ее вертикальный диаметр 28 мм; ширина хоанной области 20 мм; расстояние между птеригоидами на уровне межптеригоидной щели 22 мм.

Диапазон изменчивости. Максимальная длина черепа 157/5, рассчитанная через длину черепа у топотипа, а также по длине зубных рядов и другим показателям, составляет 160–170 мм. Следовательно, истинная ширина нижней челюсти по краям внешних фасеток сочленовных костей должна составлять 80–85 мм. Этот интервал, замеренный на экз. 157/1111 и 157/1112 составляет соответственно 95 и 110 мм. Эти же экземпляры отличаются и большими размерами, причем последний экземпляр наиболее крупный во всей стране.

Изученные остатки 11 особей их трех местонахождений показывают значительный диапазон индивидуальной (возможно, возрастной или половой) изменчивости. Экземпляры Амалицкого принадлежат двум особям, которые сильно отличаются размерами. Изображенный Амалицким экземпляр (ПИН № 48/1) характеризует очень небольшую особь, вероятно, самку. Такие же и несколько меньшие по величине остатки имеются в сборах из Ишеево. Новый череп с р.Мал. Уран немного крупнее экземпляра, изображенного Амалицким, и, возможно, также относится к самке. Крупные экземпляры из Ишеево и второй экземпляр Амалицкого относятся, вероятно, к самцам. Для этих экземпляров Ефремов отметил необыкновенную массивность симфиза и подбородочных выступов. Эти экземпляры, как видно по имеющимся четырем челюстям, по величине также несколько различны. Таким образом, из всей серии остатков не менее восьми экземпляров принадлежат особям разной величины, показывая весьма значительные индивидуальные различия, свойственные этой редкой адаптации ранних пермских пресмыкающихся.

З а м е ч а н и я. Амалицкий [1922], описавший типовой вид рода, не выделил голотипа. Ефремов [1940а, 1954а] ошибочно назвал экземпляры Амалицкого (ПИН № 48/1 и 48/2) типом рода. Первый из этих экземпляров избран мною в качестве лектотипа. Экземпляр (ПИН № 157/5), являвшийся голотипом второго вида этого рода, одновременно был назван Ефремовым [1940а] котипом рода вместе с другими ишеевскими экземплярами (ПИН № 157/6, 157/7, 157/8). Поскольку наш экземпляр (ПИН № 2793) происходит из того же района, что и экземпляры Амалицкого, и оиличается большей полнотой и сохранностью, он выделен здесь в качестве топотипа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижнетатарский подъярус; Оренбургская обл., Татарская АССР.

М а т е р и а л. Кроме лектотипа, экз. № 48–2, симфиз нижней челюсти. Материал происходит из местонахождения Каргалинские рудники. Экз. 157/5, предглазничная часть черепа с нижней челюстью; экз. № 157/6, симфиз нижней челюсти; экз. № 157/7, симфиз нижней челюсти; 157/8, симфиз нижней челюсти; экз. № 157/1111, нижняя челюсть; экз. № 157/1112, нижняя челюсть; экз. № 157/1113, неполная нижняя челюсть; экз. № 157/1114, симфиз нижней челюсти. Весь материал происходит из местонахождения Ишеево. Топотип № 2793, череп без нижней челюсти. Материал происходит из местонахождения Каргалинские рудники, р. Мал. Уран у с. Ново-Николаевское Оренбургской обл.

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

НЕКОТОРЫЕ ВОПРОСЫ МОРФОЛОГИИ РАННИХ ТЕРАПСИД

Базиптеригоидное сочленение

Среди эотериодонтов строение базиптеригоидной области известно преимущественно для биармозухид и эотитанозухид. Базиптеригоидная область биармозухид и эотитанозухид сходна прежде всего наличием межптеригоидной щели между передними участками базиптеригоидных отростков. У первых эта щель не обособлена от базиптеригоидных отростков, более глубоко внедрена назад между базисфеноидным ростом и дорсальной стороной киля базисфеноида, который прикрывает ее снизу (рис. 65). У эотитанозухид эта щель сквозная и частично отделена от базиптеригоидных отростков направленными вперед вертикальными парасагиттальными гребнями парасфеноидной части базисфеноида. Между этими гребнями лежит вогнутая кзади U-образная вырезка, гладкая поверхность которой отвечает участку прикрепления ретракторных мускулов глаз. Видиев канал в своем дорсальном участке проходит между латеральной стороной упомянутого гребня и внутренней стороной базиптеригоидного отростка. Помимо этого, передне-медиально видиев канал ограничен вертикальной пластинкой крыловидной кости, которая направлена навстречу парасагиттальному гребню. Таким образом, у эотитанозухид видиев канал полностью отделен от межптеригоидной щели, тогда как у биармозухид он отмечен желобком по внутренней стороне базиптеригоидного отростка, вдоль края щели, и, огибая ее спереди, выходит дорсально у основания базисфеноидного ростра. Весьма существенным различием является также и то, что у биармозухид межптеригоидная щель замкнута впереди отогнутыми сагиттально базиптеригоидными отростками, которые на этом участке прикрыты сверху крыловидными костями (рис. 66).

У представителей обоих семейств базиптеригоидное сочленение примитивного типа: видиевы каналы очень короткие; вертикальные и крыловидные кости не наползают снизу на базисфеноид с образованием нижнего горизонтального ограничения видиевых каналов, как это имеет место у прогрессивных тероцефалов [Татаринов, 1966а]. При этом в обоих семействах в этой области наблюдаются существенные преобразования, которые фиксируют несколько различные направления специализации, усиленные у поздних териодонтов.

Базисфеноидная область эотериодонтов заметно укорочена, и крыловидные кости имеют "тенденцию"продвижения назад к вентральному прикрытию базиптеригоидной области. Параллельно развивается высокий вентральный гребень базисфеноида, по бокам которого в его заднем участке открываются сближенные отверстия каналов внутренних сонных артерий и впереди, близко к последним, видиевы отверстия.

У эотитанозухид базиптеригоидная область отчасти более специализирована, вследствие того, что по бокам ростра в теле базисфеноида развит необычайно глубокий желобок, соединяющий отверстия внутренней сонной артерии с видиевым, причем первые, открываясь на вентральной стороне двумя парами, дорсально открываются одним крупным отверстием в передней части гипофизарной ямки. Видиевы каналы открываются дорсально сбоку от сквозной межптеригоидной щели, будучи отделены от нее медиальным отростком крыловидной кости и окончанием боковой пластинки базисфеноидного ростра (рис. 67). Таким образом, основные отличия в базиптеригоидной области эотериодонтов выражены в различной степени развития межптеригоидной щели и

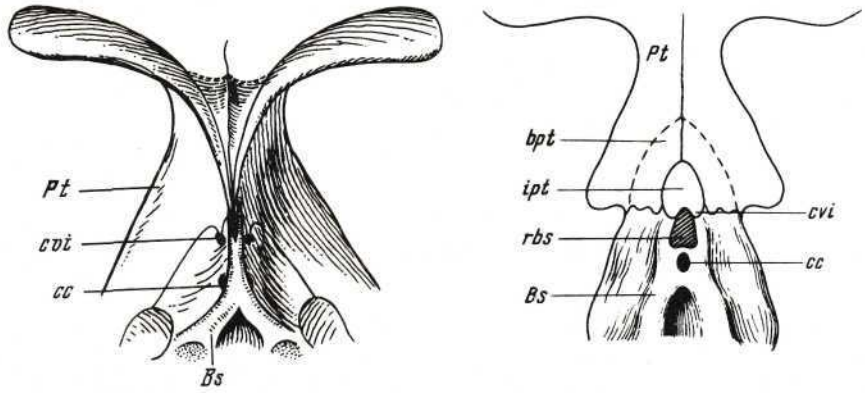


Рис. 65–66. Базиптеригоидное сочленение Biarmosuchus tener Tchudinov
65 – экз. № 1758/18, снизу; *66* – экз. № 1758/86, сверху

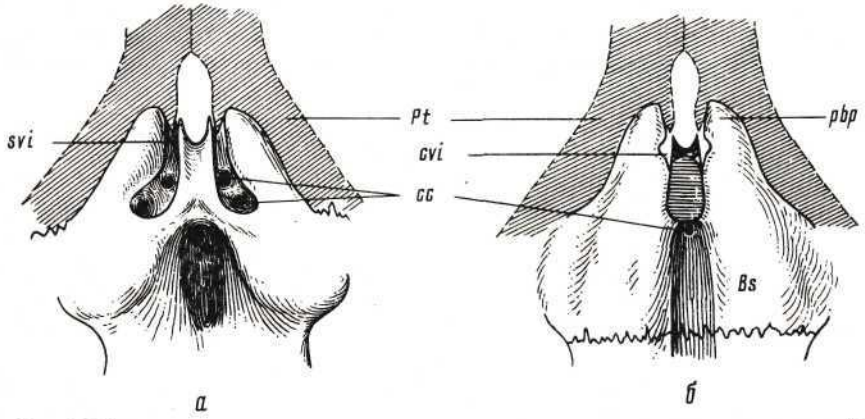


Рис. 67. Базиптеригоидное сочленение Eotitanosuchus olsoni Tchudinov; экз. № 1758/85:
а – снизу, *б* – сверху

вентрального базисфеноидного желобка, соединяющего сонные и видиевы отверстия; в положении видиевых каналов относительно межптеригоидной щели и в положении передних участков базиптеригоидных отростков.

В целом базиптеригоидная область эотериодонтов и дейноцефалов в ряде признаков обнаруживает заметное сходство. Так, эотитанозухиды и, отчасти, биармозухиды по развитию базиптеригоидных отростков, межптеригоидной щели и вентрального желобка базисфеноидного рострa сходны с бритоподидом Syodon biarmicum Kutorga (Орлов, 1958, с. 54, рис. 28, *g*, *e*]. Однако в последнем случае вентральный гребень базисфеноида менее развит, а базисфеноидный ростр выражен неотчетливо, что объясняется, возможно, слабым окостенением. Судя по всему, межптеригоидная щель сиодона была сквозной, как у эотитанозухид, но в отличие от последних видиевы каналы имели связь с межптеригоидной щелью, а передние участки базипретигоидных отростков обнаруживают явную тенденцию к смыканию, как это имеет место у биармозухид.

Среди различных типов базиптеригоидного сочленения довольно близкая к эотитанозухидам картина отмечена Татариновым [1966а] у дейноцефала Moschops svijagensis (Riabinin), для которого характерно меньшее развитие базиптеригоидных отростков и отсутствие межптеригоидной щели (рис. 68). Кроме того, базисфеноидный ростр мосхопса впереди базиптеригоидных отростков с боков полностью прикрыт крыловид-

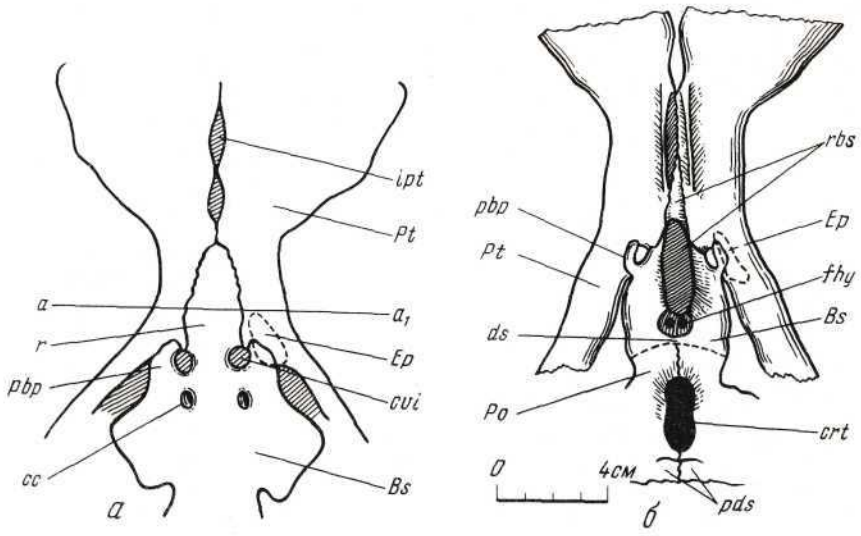


Рис. 68. Базиптеригоидное сочленение Moschops svijagensis (Riabinin); лектотип № 2005/2, ПИН
а – снизу [Татаринов, 1966а]; *б* – сверху [Татаринов, 1965]

ными костями, что, по-видимому, говорит о большей специализации базиптеригоидной области. В ограничении видиевых каналов, которые у дейноцефалов открываются дорсально у переднего края базисфеноидного ростра, помимо базиптеригоидных отростков и крыловидной кости, как отмечает указанный автор, принимают участие и эпиптеригоиды. Последние прикрывают базиптеригоидные отростки сбоку от отверстия видиевого канала. Это справедливо, по-видимому, лишь отчасти, поскольку у одного из типичных дейноцефалов–бритоподид Notosyodon gusevi [Tchudinov, 1968] видиевы каналы смещены вперед от основания базисфеноидного ростра, расположены в особом углублении и совершенно обособлены от эпиптеригоидов, которые смещены латерально и незначительно прикрывают лишь боковые участки базисфеноидного ростра (рис. 69). Следовательно, базиптеригоидное сочленение в некоторых деталях строения может сильно варьировать даже в ряду близких дейноцефалов, какими определенно являются титанофонеус, сиодон и нотосиодон.

Морфологически, как отмечает Татаринов [1966а], наиболее примитивные видиевы каналы дейноцефалов соответствуют остаткам межптеригоидных ям, обособленным в результате шовного соединения крыловидных костей с базисфеноидным ростром. Однако у эотитанозухид задний участок "межптеригоидной" ямы образован вырезкой в базисфеноидном ростре, а видиев канал обособлен от межптеригоидной щели. Последняя у эотитанозухид занимает, по существу, крайнее заднее положение с максимально приближенной областью базиптеригоидного сочленения и обособленными видиевыми каналами, проходящими вертикально на дорсальную сторону. Базиптеригоидное сочленение дейноцефалов отличается обычно более значительным продвижением срединных вентральных гребней крыловидных костей под базисфеноидный ростр. Таким образом, исходя из особенностей строения базиптеригоидной области эотериодонтов и дейноцефалов, можно полагать, что у первых оно представляет более раннюю "преддейноцефаловую" стадию, в которой видиевы каналы еще слабо обособлены и менее связаны с крыловидными костями. С другой стороны, представляется весьма вероятным, что морфологически базиптеригоидная область биармозухид и эотитанозухид лежит на пути тех изменений, которые имеют место у поздних териодонтов и могут приводить к образованию горизонтальных видиевых каналов. Эти изменения легко представить у близких к биармозухидам и эотитанозухидам форм в вентральном продвижении назад сагиттального гребня несросшихся крыловидных костей с постепенным боковым

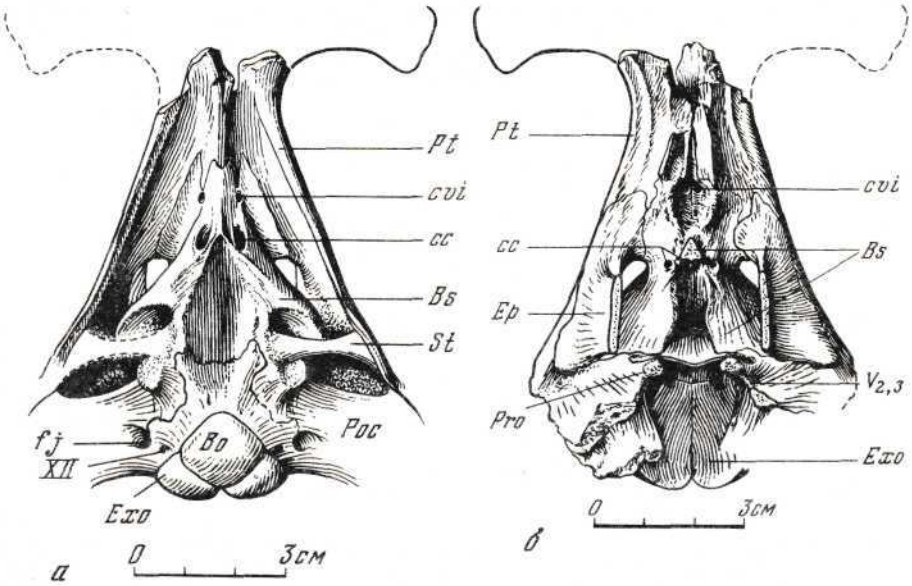
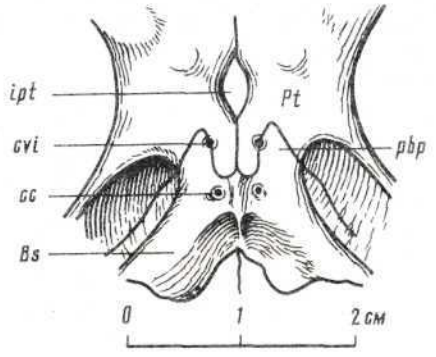


Рис. 69. Базиптеригоидное сочленение Notosyodon gusevi Tchudinov; голотип № 2505/1, ПИН
а – снизу, *б* – сверху [Tchudinov, 1968]

закрытием базисфеноидного ростра, при одновременном свободном продвижении крыловидных костей под базиптеригоидные отростки. У пеликозавров обособленные видиевы каналы отсутствуют, но в целом базиптеригоидное сочленение эотериодонтов и сфенакодонтов [Romer, Price, 1940] при слабой связи базисфеноида с крыловидными костями и приближенной межптеригоидной ямой весьма сходно. По-видимому, базиптеригоидное сочленение эотериодонтов может быть выведено из сфенакодонтной стадии путем морфологических преобразований, связанных в этой линии с редукцией базисфеноидного ростра и усилением связи базисфеноида с крыловидными костями.

Базиптергоидное сочленение, близкое к "исходным" примитивным типам, отмеченным для дейноцефалов и эотитанозухид, характеризует и ранних аномодонтов-венюковиид. Так, у Venyukovia prima Amalitzky (экз. № 157/5) видиевы каналы лежат впереди входных каналов внутренних сонных артерий и связаны с последними отчетливыми бороздками. Вентрально видиевы каналы расположены с внутренней стороны базиптеригоидных отростков, в их передней части и на дорсальную поверхность проходят вертикально, сближаясь к осевой линии (рис. 70). Дорсально они открываются небольшими отверстиями у основания базисфеноидного ростра и приближены почти вплотную к заднему краю межптеригоидной щели. Кпереди от выходных отверстий вдоль края межптеригоидной щели проходят затухающие бороздки, отмечающие, очевидно, дальнейший ход нёбных нервов и сосудов (рис. 71). В этом случае видиевы каналы также не связаны с межптеригоидной щелью. Позади щели крыловидные кости вдаются медиально лишь короткими выростами между базиптеригоидными отростками, не образуя вентрального гребня. Однако с дорсальной стороны, в результате сближения видиевых каналов к оси, базиптеригоидные отростки базисфеноида и лежащие между ними медиальные выросты крыловидных костей почти не выражены. Контакт же крыловидных с боковыми участками базисфеноида у венюковии, как это видно на другом экземпляре (экз. № 2793), мало отличается от аналогичного контакта у эотитанозуха или нотосиодона. Таким образом, вертикальные видиевы каналы венюковиид с ограниченным участием крыловидных костей в их образовании более сходны с видиевыми каналами эотериодонтов и дейноцефалов, нежели с аналогичными горизонтальными каналами поздних аномодонтов.



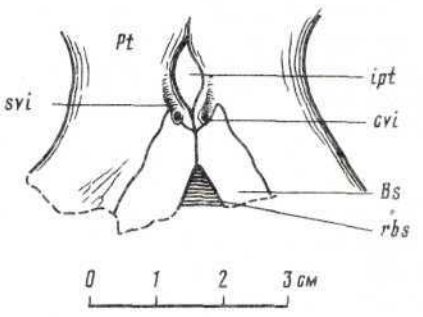


Рис. 70 Рис. 71

Рис. 70–71. Базиптеригоидное сочленение Venyukovia prima Amalitzky
70 – топотип № 2793/1, ПИН, снизу; *71* – экз. № 157/5, сверху

Внутренняя сонная артерия у терапсид проникает в черепную полость позади базиптеригоидных отростков, в результате чего, как отмечает Татаринов [1966а], эта артерия остается позади видиевого канала и не связана с ним. Однако в ряде случаев (прогрессивные тероцефалы и некоторые цинодонты), согласно Татаринову, крыловидные кости прикрывают снизу и входные отверстия сонных артерий, которые, таким образом, включаются в видиевы каналы. Однако горизонтальные видиевы каналы для поздних териодонтов отнюдь не представляют общего явления. По данным того же автора [Татаринов, 1966а, 1971], у цинодонтов (Dvinia) бороздки по сторонам вентрального киля базисфеноида соединяют входные отверстия внутренних сонных артерий с лежащими впереди вертикальными видиевыми каналами, заключенными между базиптеригоидными отростками и основанием базисфеноидного рострa. Аналогичные бороздки, соответствующие горизонтальной части видиевых каналов, не замкнутых крыловидными костями, отмечены Олсоном [1944] для цинодонта Thrinaxodon liorhinus Seeley; они также отчетливо выражены у биармозухид; у эотитанозухид этим бороздкам соответствуют очень глубокие желобки, проходящие в теле базисфеноида вдоль вентрального киля. У эотитанозухид картина усложняется тем, что этот желобок или глубокая щель от медиального отверстия сонной артерии идет сначала горизонтально вперед, вдоль основания базисфеноидного рострa, затем резко поворачивает дорсально, где ограничивается сбоку базиптеригоидным отростком, а медиально передним краем парасагиттальной пластинки базисфеноидного рострa и свободно примыкающей к ней спереди также вертикальной пластинкой крыловидной кости.

Таким образом, у эотитанозухид замыкание видиевого канала базиптеригоидным отростком и крыловидной костью и отчасти его "горизонтальное" положение находятся в начальной стадии по сравнению с их положением у тероцефалов и цинодонтов, как это показано для последних Татариновым. По-видимому, на этой, явно примитивной стадии отмеченный желобок фиксирует положение видиевого канала и его связь с сонной артерией. Тем самым решается вопрос о прохождении в этом желобке не только нёбного нерва, но и нёбной ветви внутренней сонной артерии. К тому же этот желобок, выходящий дорсально каналом, явно превосходит по величине поперечник канала внутренней сонной артерии.

Крайне необычайное для терапсид соединение передних участков базиптеригоидных отростков отмечено у двинии, видиевы каналы которой, согласно Татаринову, построены в основном по дейноцефаловому типу. Новые материалы показывают, однако, что базиптеригоидное сочленение двинии обнаруживает весьма близкое сходство с таковым у биармозухид. В обоих случаях базиптеригоидные отростки сомкнуты впереди и частично прикрыты сверху и снизу крыловидными костями; видиевы каналы верти-

кальные, соединены бороздками с входными отверстиями каналов внутренней сонной артерии и разделены вентральным гребнем базисфеноида. Однако в обоих случаях имеются различия в положении межптеригоидной щели. У эотериодонтов последняя приближена к базиптеригоидному сочленению и видиевы каналы, как это имеет место у биармозухид, выходят через щель дорсально, будучи ограниченными преимущественно внутренней стороной базиптеригоидных отростков.

Межптеригоидная щель, ограниченная с боков вертикальными пластинками крыловидных костей, как и у эотитанозухид, имеется у цинодонтов среди молодых особей Thrinaxodon liorhinus Seeley [Estes, 1961], но у эотитанозухид эта щель ограничена отростками крыловидных костей лишь в передней половине, а основание базисфеноидного ростра, как было указано, разделено короткими парасагиттальными гребнями, ограничивающими заднюю часть щели.

Разделение базисфеноидного ростра на две парасагиттальные септы описано Олсоном [Olson, 1944, с. 66, рис. 20] у некоторых южноафриканских тероцефалов из зоны Tapinocephalus. В этом случае входные отверстия каналов внутренних сонных артерий помещены как и у эотитанозуха, у вентрального киля базисфеноида (парасфеноида) в основании последнего. Впереди этих отверстий имеются хорошо развитые, но широко расставленные базиптеригоидные отростки, свободно соединенные с крыловидными костями. Видиевы каналы и соединение передних участков базиптеригоидных отростков не описаны, но общее сходство базиптеригоидной области у этого тероцефала и эотитанозуха еще усилено и тем, что в обоих случаях парасфеноид сохраняет отчетливые границы в заднем участке вплоть до контакта с основной затылочной костью.

Выход видиевых каналов в межптеригоидную щель отмечен Татариновым [1966а] для дицинодонтов-каннемейерид и тероцефалов. У первых область базиптеригоидного сочленения расположена далеко позади межптеригоидной щели, видиевы каналы разобщены с сонными и проходят горизонтально, будучи полностью замкнутыми между базиптеригоидными отростками и крыловидными костями. У тероцефала Moschowhaitsia vjuschkovi Tatarinov крыловидные кости далеко наползают на базисфеноид, достигая входных отверстий внутренних сонных артерий, которые таким образом оказываются объединенными с входными отверстиями видиевых каналов. От этого участка каналы внутренних сонных артерий направлены, как обычно, вверх, а видиевы, отделяясь от сонных, идут горизонтально вперед вдоль вентрального края базиптеригоидных отростков и открываются в межптеригоидную щель по сторонам базисфеноидного ростра. Межптеригоидная щель, как отмечает Татаринов, расположена непосредственно впереди базисфеноида, но явно позади уровня межптеригоидных флангов. В верхнюю часть межптеригоидной щели вдается ростр базисфеноида. Парасфеноид образует лишь хорошо развитый вентральный киль, который также лишь слегка вдается в межптеригоидную щель. Последняя окружена с боков крыловидными костями, которые, продолжаясь назад, прикрывают снизу базиптеригоидную область до уровня входных отверстий внутренних сонных артерий и общих с ними видиевых каналов. Последние примеры базиптеригоидного сочленения с выходом видиевого канала в межптеригоидную щель отчасти сходны с аналогичным сочленением у эотериодонтов. Однако у эотитанозухид дорсальный выход видиевых каналов отделен от межптеригоидной щели вертикальной пластинкой крыловидной кости, а канал внутренней сонной артерии и лежащий впереди него желобок видиевого нерва остаются открытыми вентрально; к тому же крыловидные кости не образуют вентрального гребня, прикрывающего базисфеноид. Контакт крыловидных с базисфеноидом осуществляется впереди последнего, по внешним сторонам базисптеригоидных отростков, по бокам базисфеноида и лишь незначительно по внутренним сторонам базиптеригоидных отростков, где узкие вертикальные пластины крыловидных костей ограничивают видиевы каналы и межптеригоидную щель. У биармозухид видиевы каналы с вентральной стороны переходят непосредственно в межптеригоидную щель, но последняя прикрыта внизу вентральным гребнем базисфеноидного ростра. Крыловидные же кости прикрывают снизу и сверху

только передние участки сомкнутых впереди базиптеригоидных отростков, оставляя незамкнутыми вентрально бороздки видиевого нерва.

Как видно из изложенного, строение базиптеригоидной области у ранних терапсид – эотериодонтов примитивно, но показывает пути формирования различных типов базиптеригоидного сочленения, которое становится глубоко специализированным у поздних терапсид. На фоне примитивности строения у эотериодонтов уже намечается специализация, выраженная у биармозухид развитием в этом комплексе межптеригоидной щели и соединением базиптеригоидных отростков впереди этой щели, которая одновременно вмещает и видиевы каналы. Сагиттальное соединение этих отростков у двинии, как отмечает Татаринов, показывает глубокую специализацию. Последняя у двинии более резко выражена по сравнению с биармозухидами, но, по-видимому, общее сходство этих структур в обоих случаях отражает не генетическое родство эотериодонтов и цинодонтов, а параллельное развитие структур. Другой тип специализации базиптеригоидного сочленения отмечен у эотитанозухид, где межптеригоидная щель обособлена впереди крыловидными костями и сзади парасагиттальными гребнями парасфеноида, причем видиевы каналы не связаны с этой щелью и проходят сбоку между базиптеригоидным отростком, крыловидной костью и парасагиттальным гребнем. Очевидно, что различия в базиптеригоидной области эотериодонтов уходят корнями к более ранним этапам радиации терапсид. Вместе с тем в этих различиях отчетливо проступает исходный тип строения базиптеригоидной области, близкий к таковому у примитивных аномодонтов, что свидетельствует о генетическом единстве терапсид. Следует также отметить, что у многих горгонопсов, в том числе у позднепермских представителей семейства горгонопсид (Sauroctonus progressus Bystrov, 1955), по данным Татаринова [1966а, 1969], базиптеригоидное сочленение остается подвижным и наиболее близким к исходному пеликозавровому типу.

Кожные окостенения и покровы

В литературе нет указаний о кожных окостенениях у терапсид. О строении кожных покровов у этих животных также ничего неизвестно, кроме недавних сообщений автора [Чудинов, 1968в, 1970], в которых кратко описаны фоссилизированные остатки кожных структур у дейноцефалов-эстемменозухов. Как любой новый, еще не подтвержденный факт, находка и интерпретация кожных покровов и окостенений, как таковых, может вызывать сомнения и, следовательно, вывод об ошибке или преждевременности описания. Однако такой подход мало приблизит нас к выявлению природы первичного факта, который в этом случае на неопределенное время переходит в категорию "lusus naturae" и, по существу, остается неизвестным исследователям. Поскольку имеющиеся материалы допускают, по моему мнению, единственную приемлемую интерпретацию (как кожных окостенений и остатков кожных покровов) и приобретают, таким образом, существенное значение для характеристики не только ранних терапсид, но и всего подкласса, постольку они заслуживают пристального внимания.

Кожные (панцирные) окостенения дейноцефалов. В массе остеологического материала кожные панцирные окостенения обнаружены в одном случае среди костей крестцовой области неполного скелета Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov (экз. № 1758/321). Поэтому, исходя из тафономических данных, приуроченность кожных окостенений именно к этому роду и виду более вероятна, чем к другим дейноцефалам ежовского местонахождения. Кожное окостенение (рис. 72) представляет лепешковидное образование с нечетко выраженным дисковидным центральным участком, от которого отходят асимметричные округлые выросты. Максимальная толщина центрального диска составляет около 15 мм. Периферийные округлые выросты неодинаковы по размерам и частично отделены от центрального диска желобками или круговыми желобчатыми пережимами. По-видимому, центральный диск и периферийные выросты составляют единое костное образование, в котором полностью утрачены следы срастания. Некоторые выросты заметно удлинены и несут дополнитель-

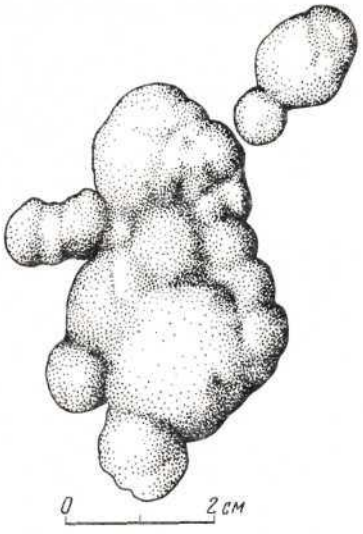


Рис. 72. Кожные окостенения дейноцефала Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov; экз. № 1758/321, с наружной стороны

ные пережимы, которые придают выросту вид членистого сегмента. Не исключено, что пережимы и сегментация представляют следы срастания и группировку мелких самостоятельных окостенений около более крупных, из которых составляются отдельные бляшки панциря. В целом поверхность окостенений гладкая, лишенная слоя компактной костной ткани. На изломах костная ткань рыхлая, пронизанная густой сетью гаверсовых каналов. Ровная сферическая поверхность показывает, что сросшиеся костные бляшки были рассеяны в коже и не составляли сочлененного костного панциря. По единичной находке трудно судить о числе окостенений в коже и о их распределении на поверхности тела. Возможно, их редкость обусловлена слабой способностью к фоссилизации и различием в условиях захоронения сравнительно с костями скелетов. Вероятно, этими же причинами объясняется и приуроченность кожных покровов исключительно к черепным остаткам.

Для пермских пресмыкающихся кожные окостенения отмечены только у парейазавров в виде округлых или овальных бляшек, имеющих иногда ругозную внешнюю поверхность. Эти бляшки были развиты в коже преимущественно над поясами конечностей и оставались разобщенными или соединялись подвижно в поперечные ряды. В распоряжении автора имелись аналогичные, но разобщенные костные бляшки северодвинских скутозавров. Эти бляшки близки по размерам к отмеченным выше окостенениям дейноцефалов, но отличаются обычно формой и большей массивностью. Характерно, что некоторые костные бляшки скутозавров (по-видимому, аксиальные) имеют довольно правильную звездчатую форму с утолщенным и выступающим наружу центральным диском и слабо выраженными периферийными выростами.

Дейноцефалы–эстемменозухиды рассматривались автором [Чудинов, 1960, 1962] как экологические предшественники парейазавров. Те и другие – очень крупные, тяжелые, малоподвижные растительноядные животные с необычайно массивным скелетом. Их внешнее сходство усиливается общей формой тела, постановкой конечностей и развитием длинного ряда режущих лопатковидных зубов. Дополнительно к этому наличие щитков кожного панциря у дейноцефалов усиливает "парейазавровый" облик последних и как бы завершает картину конвергентного сходства в этих глубоко различных по происхождению группах пресмыкающихся.

Кожные покровы дейноцефалов и эотериодонтов. При изучении черепов дейноцефала Estemmenosuchus uralensis Tchudinov из ежовского местонахождения автор отметил весьма необычную скульптуру, внешне напоминающую мелкую шагрень, сохранившуюся участками на поверхности покровных костей. Выяснилось, что эта "шагрень" не связана непосредственно с поверхностью костной ткани. Она обнаружена на большинстве экземпляров, где кости не были полностью очищены и сохранили темную корочку окислов железа, прикрывающую внешнюю поверхность покровных костей.

Микроскопическое изучение показало, что "шагрень" состоит из массы разобщенных, но однородных по форме, строению и размерам чечевицеподобных образований, которые отделены от покровных костей тонким слоем различно окрашенного вторичного кальцита. Связь образований с черепом, постоянство их расположения и распределения привели к заключению, что эти необычно фоссилизированные образования связаны, по-видимому, с основой глубоких участков мезодермальных кожных структур головы.

В большинстве случаев эти участки замещенных структур глубоко эродированы и лишены покровного эпидермального слоя, что определенно зависит от степени мацерации черепов.

Наиболее полно сохранившиеся остатки кожи на черепе эстемменозуха (экз. № 158/22), помимо отмеченного однорядного слоя равномерно рассеянных чечевиц, прикрыты сверху темно-коричневым бесструктурным слоем, который соответствует, по-видимому, видоизмененному эпидермису (табл. VIII, фиг. 1). Поверхность этого слоя не имеет определенного рисунка и рассечена мелкими локальными трещинами, создающими ложное впечатление неправильно-ячеистого рельефа. Общая толщина кожного покрова от поверхности эпидермиса до границы с костной тканью составляет менее 1 мм. Очевидно, эта цифра по сравнению с прижизненной толщиной кожи головы занижена в несколько раз. Естественно, что на уменьшение толщины покрова оказали влияние мацерация и последующие изменения в процессе литификации[1].

Поверхность эпидермиса на уцелевших наружных участках гладкая, однородная, матовая, имеет коричневый цвет и хорошо отграничена от покрывающей породы. На поверхности нет следов выхода каких-либо отверстий. Возможно, они были мелкими и не сохранились при перекристаллизации. Участками в эпидермис довольно глубоко внедрены слабо окатанные или остроугольные песчинки различных минеральных включений. На поверхности нет также следов, указывающих на существование роговых чешуйчатых образований, присущих эпидермису современных пресмыкающихся.

При малом увеличении (х 7 – х 15) на гладкой поверхности кожи отчетливо видны мелкие вздутия, которые приданы эпидермису чечевицами, рассеянными, по-видимому, в кориуме под базальным слоем эпидермиса. Не исключено, что этот рельеф поверхности эпидермиса был прижизненным, т.е. отражал структуру собственно кожи (верхнего слоя кориума). С другой стороны, вполне возможно, что этот рельеф представляет вторичное явление, обусловленное посмертным уплотнением тканей под воздействием различных причин.

В строении покровов головы Estemmenosuchus uralensis Tchudinov особенно интересна микроструктура глубоких участков кожи, существенно отличная от известных типов строения кожных покровов, ископаемых и современных пресмыкающихся. Особенность этой микроструктуры составляет слой упомянутых однорядных чечевицеподобных "скелетных" образований. На одном из экземпляров (№ 1758/279) с разрушенным слоем эпидермиса число таких чечевиц на площади со стороной квадрата 3,5 мм равнялось 75, что в пересчете на 1 $см^2$ составляет около 650 (табл. VIII , фиг.2).

Поперечные сечения чечевиц параллельны поверхности кожи. Сверху чечевицы обычно округлые, редко слабо овальные. Их поперечники изменяются от 0,3 мм до 0,45 мм; толщина от 0,15 мм до 0,3 мм. Примечательно, что чечевицы показывают весьма незначительные отклонения в размерах и подавляющее большинство их редко выходит за пределы средних величин. Чечевицы имеют обычно форму правильных эллипсоидов. Иногда их основания уплощены, а внешние выпуклые стороны выглядят тупоконическими, с вершинкой, расположенной в центре чечевицы или несколько смещенной. Тела чечевиц образованы разнородным кристаллическим кальцитом. Снаружи они имеют по периферии довольно четкий кольцевой ободок темного кальцита по внутреннему краю кольца. От этого уступа, не всегда отчетливого, выпуклая сферическая или конусовидная часть чечевицы выполнена обычно мелкокристаллическим вторичным кальцитом. Последний часто прикрыт очень тонкой пленкой окислов железа, причем изредка в центральной части сохраняется небольшой кружок молочно-белого кальцита. Иногда на выветрелых экземплярах вся внутренняя зона кальцита отсутствует, и чечевицы от краев внутренней стенки образуют правильную почти полушаровидную полость

---

[1] Сохранность этих образований и их связь с черепными остатками объясняется, очевидно, близостью расположения кожного покрова к поверхности покровных костей при сравнительно тонкой соединительнотканной основе, связывающей кожу непосредственно с костью, а не с мышцами, как это имело место в области височных впадин или на поверхности туловища.

с гладкой и глянцевой внутренней стенкой. Следовательно, заполнение чечевиц кальцитом имеет явно вторичное происхождение. Кристаллизация начиналась от внутренней стенки и заканчивалась в верхней части в центральной зоне отложением молочно-белого кальцита или конусовидной вершинки. Стенка обычно целиком сложена более однородным, чем в чечевице, кальцитом, в котором неуловимы детали строения. В большинстве случаев, когда внутренняя полость закристаллизована и границы внутренней стенки слабо различимы, чечевицы имеют вид правильных овалов, заполненных однородным кальцитом. По образцам с наиболее полно сохранившимися покровами можно судить, что заполнение чечевиц кальцитом протекало под эпидермисом, когда последний еще не был полностью разрушен. Минерализация стенок, по-видимому, предшествовала этому процессу.

Границы внешних контуров чечевиц отчетливы в верхней части и не всегда различимы в основании, где мелкокристаллический кальцит неотделим от тонких слоев слабоволокнистого кальцита, которые покрывают кость. Верхние участки чечевиц, при свободной от кальцита внутренней зоне, почти всегда разрущены механическими повреждениями, а в их оставшиеся полости внедрен измененный эпидермис (табл. VIII фиг. 3). В других случаях стенки целиком или частично растворены, что отчетливо видно на отслоенных внутренних участках эпидермиса.

Промежутки между смежными чечевицами невелики (0,1–0,2 мм) и, по-видимому, базальный слой эпидермиса при жизни животного лежал на уровне устьев чечевиц. Более глубокие участки заполнены темно-коричневым или почти черным кальцитом, окраска которого частично может быть обусловлена пигментом – меланином, как это трактуется для ихтиозавров [Whitear, 1956]. Между основаниями чечевиц в интервале одной трети их высоты и до поверхности костной ткани расположены продольно-волокнистые слои прозрачного или золотистого кальцита, максимальная толщина которых достигает 0,3–0,4 мм. Верхний из слоев (слой серого кальцита), как видно на ряде шлифов, от стенки чечевицы плавно спускается вниз и на уровне оснований теряется в массе продольных пучков волокон, которые соответствуют, по-видимому, нижнему слою кориума. Границы этого слоя и наружной стенки на контакте неразличимы, возможно, что этот слой был связан со стенкой волокнами соединительной ткани. Границы оснований не всегда четко отделены от подлежащих слоев и в зоне контакта рассеяны темные зерна кальцита, окрашенного окислами железа или пигментом. Наиболее глубокие соединительнотканные участки покрова, которые могут передавать структуру коллагеновых волокон субкутиса, представлены двумя слоями неясноволокнистого кальцита и не всегда различимы между собой. Верхний из них обычно сложен светло-коричневым кальцитом; нижний, непосредственно примыкающий к кости слой серого кальцита, имеет неровную сосочковидную внешнюю поверхность. Оба слоя приблизительно равны по толщине и составляют вместе до 0,4 мм.[1].

Таким образом, строение чечевиц показывает, что при жизни животного они представляли довольно упругие, вероятно, обызвествленные структуры с хорошо выраженной стенкой и внутренней сферической полостью, обращенной к эпидермису. Плотность их расположения, однорядность в слое, постоянство в размерах, отсутствие мелких чечевиц, которые показывали бы процесс их формирования, говорят о том, что закладка чечевиц в коже завершалась на ранних стадиях онтогенеза и число их с возрастом оставалось постоянным.

Заслуживает специального внимания тот факт, что стенки чечевиц обнаруживают иногда двуслойное строение, отчетливо видимое при большом увеличении (табл. VIII, фиг. 4). Наружная стенка толщиной 0,03 мм сложена довольно светлым кальцитом, в котором неразличимы детали гистологического строения. Толщина внутренней стенки, равная в основании 0,06 мм, постепенно уменьшается вверх и, по-видимому, стен-

---

[1] Светлая окраска и сохранение основы соединительнотканных слоев, по данным Т.А. Дроздовой [1962, 1968] и других авторов, объясняются высокой химической и биологической устойчивостью коллагена по сравнению с другими белками.

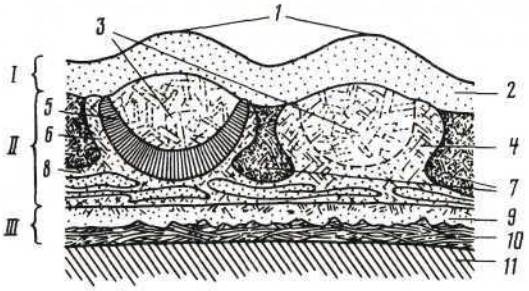


Рис. 73. Предполагаемый схематический разрез кожи головы дейноцефала Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

I – эпидермис, II – кориум, III – подкожная соединительная ткань, *1* – поверхностные бугорки эпидермиса, *2* – недифференцированный темно-коричневый эпидермис, *3* – полости чечевиц, выполненные светлым кальцитом, *4* – недифференцированная стенка чечевицы, *5* – внутренний сегментированный слой золотистого кальцита, *6* – наружный слой серого кальцита, *7* – участок между смежными чечевицами, выполненный темно-коричневым золотистым кальцитом, *8* – слой серого кальцита в основании чечевицы, *9* – слой светло-коричневого, иногда неясноволокнистого кальцита, *10* – слои параллельноволокнистого серого или золотистого кальцита, *11* – компактная костная ткань [Чудинов, 1968в]

ка заканчивается у внутреннего края периферийного кольца, составляющего общую стенку. Внутренний слой стенки сформирован более темным золотистым кальцитом, зерна которого составляют прямоугольные, вытянутые радиально сегменты, разделенные темными прямыми линиями через 7–8 мкм. Соответственно утонению внутренней стенки вверх по краю чечевицы сегменты становятся короче, но проследить их до края кольца не удалось. Подобное строение стенки для Estemmenosuchus uralensis Tchudinov отмечено лишь в одном случае (№ 1758/279) , и обычная утрата двуслойного строения и сегментации внутренней стенки обусловлена, очевидно, вторичными изменениями при перекристаллизации. Вместе с тем мало сомнений в том, что сегментация внутреннего слоя стенки передает, хотя бы частично, строение некогда существовавших, но замещенных позднее структур. Возможно, сегментация отражает дифференциацию определенного рода клеток, выстилавших полость чечевицы (рис. 73).

Остатки кожных покровов первоначально были описаны автором [Чудинов, 1968] только для растительноядных дейноцефалов Estemmenosuchus uralensis. Дальнейшее изучение черепных материалов показало, однако, что фоссилизированные остатки кожи сохранились и у других терапсид ежовской фауны: у крупных хищников – эотериодонтов и у дейноцефалов–бритоподид. В обоих случаях эти образования неотличимы от аналогичных образований, рассмотренных выше у эстемменозуха. Тип сложения линз-чечевиц, их размеры и плотность на единицу поверхности у Eotitanosushus и Archaeosyodon – те же самые, что и у эстемменозуха. Вследствие различных причин уцелевшие остатки кожных покровов на черепах археосиодона и эотитанозуха были малы по площади и немногочислены. Поэтому во избежание серьезного повреждения оригиналов и голотипа шлифы не были изготовлены.

Описанные образования не имеют ничего общего в строении с дентином или костью и в этом случае их фоссилизация, вероятно, стала возможной благодаря обызвествлению, которое наблюдается в мезодерме позвоночных, но может и не приводить к развитию костного скелета. Изучение материалов показывает, что слой чечевиц расположен под эпидермисом. Предположение автора о их функциональном значении сводится к следующему. Чечевицы можно рассматривать как железистые образования, концентрирующие в полости слизевой или какой-либо другой секрет, который затем поступал на поверхность кожи через общий проток. Это предположение согласуется с отчетливым многоклеточным и однорядным строением внутреннего слоя чечевиц и с наличием в них полостей, что в целом напоминает мешочковидные многоклеточные железы амфибий. Однако здесь нигде не отмечены следы выводящего протока. Доволь-

но сложное строение чечевиц, по-видимому, не дает достаточных оснований рассматривать их как "скелетные" – для придания коже прочности, но эта функция могла быть и вспомогательной. На первый взгляд допущение железистой природы этих структур у терапсид противоречит общеизвестным представлениям, согласно которым кожа пресмыкающихся (без кожного дыхания, при хорошо развитых роговых слоях эпидермиса) практически не имеет кожных желез. В действительности здесь нет противоречия, поскольку кожные железы не развиты только у современных групп пресмыкающихся, составляющих лишь часть завроморфной ветви развития класса.

Таким образом, имеющиеся данные позволяют полагать, что кожа терапсид была мягкой и не имела жестких роговых эпидермальных чешуй. Это вполне согласуется с прежними представлениями о дейноцефаловых эстемменозухидах, которы на основе строения скелета рассматривались как растительноядные животные, адаптированные отчасти к амфибиотическому существованию [Чудинов, 1960, 1962].

В литературе нет указаний о строении кожных покровов звероподобных пресмыкающихся, но имеются сведения о покровах динозавров, ихтиозавров, крокодилов и завроптеригий. Среди работ, касающихся последних групп, интересна работа Хеллера [Heller, 1966]. По данным этого автора, исследовавшего содержание аминокислот у некоторых пресмыкающихся и млекопитающих, кожа ихтиозавров была мягкой и не имела чешуйчатого покрова. Остатки чешуйчатых роговых образований, как показал Хеллер, хорошо сохраняются в ископаемом состоянии и известны у крокодилов из лейаса Гольцмадена и у завроптеригий (Pachypleurosaurus) из среднего триаса Швейцарии.

Согласно широко распространенным представлениям крокодилы и все современные пресмыкающиеся входят в группу завроморфных, а ихтиозавры – тероморфных пресмыкающихся. Завроморфы и тероморфы – две ветви развития, происхождение которых иногда связывается с двумя различными группами древних амфибий: первую – с антракозаврами, вторую – с микрозаврами [Татаринов, 1959, 1960]. Положение завроптеригий в системе недостаточно ясно. Иногда их происхождение ведут от древних диапсид, утративших нижнюю височную дугу, и соответственно рассматривают среди завроморф [Watson, 1957; Kuhn-Schnyder, 1963] или связывают с ареосцелидиями и помещают среди тероморфных пресмыкающихся [Romer, 1956; Татаринов, 1964]. Таким образом, если не принимать во внимание малоизвестных завроптеригий или полагать их в составе завроморф, ихтиозавры, дейноцефалы и эотериодонты с их мягкой кожей, лишенной жесткого рогового эпидермиса, попадают также в группу тероморф, тогда как другие отходят к завроморфам. В связи с изложенным, интересны данные Татаринова [1959] о строении сердца, артериального ствола и выделительной системы, которые показывают, что разделение этих главных ветвей началось еще на амфибийном уровне, с присущим ему сильно развитым кожным дыханием и проницаемыми покровами. Переход к наземному существованию у тероморф и завроморф осуществлялся независимо. У последних в числе особенностей, определяющих пути перехода к наземному существованию, Татаринов упоминает образование многослойного ороговевающего эпидермиса и утрату кожных желез, причем только первая особенность свойственна млекопитающим. По сохранению кожных желез млекопитающие стоят ближе к земноводным, и предки млекопитающих, тероморфы, формировались, по-видимому, в условиях более тесной связи с водой. Приведенные соображения согласуются в какой-то степени с "амфибийным" образом жизни дейноцефалов и эотериодонтов и строением их мягких кожных покровов, в которых эпидермальные образования оставались, по-видимому, на уровне слабо ороговевающего эпидермиса при вероятном развитии у них многочисленных железистых образований в противовес завроморфной ветви с обычно гипертрофированным развитием жесткого чешуйчатого рогового эпидермиса и утратой кожных желез.

Все это приводит к заключению, что различия, определяющие две ветви развития пресмыкающихся, могут быть дополнены различиями в строении покровов. В завроморфной ветви хорошо известные покровы характеризуются разнообразием ярко

выраженных жестких роговых эпидермальных образований, имеющихся у всех современных, а также ископаемых представителей этой ветви, включая черепах. Для тероморфной ветви характерны, по-видимому, мягкие покровы со слабо дифференцированным эпидермисом, которые известны пока лишь для некоторых терапсид и ихтиозавров, ведущих начало от котилозавров–капториноморф или древнейших зверообразных.

Естественно, что находка единого или близкого типа кожных структур не только у растительноядных дейноцефалов–эстемменозухид, но и у хищных дейноцефалов и эотериодонтов (прогрессивной группы ранних терапсид) выходят за пределы единичного факта, характеризующего частный случай строения кожных покровов терапсид. По-видимому, единство строения этих пока еще загадочных структур говорит также о близком источнике происхождения и ранней дивергенции терапсидной фауны Приуралья. Это заключение не снимает, однако, частично высказанных неясных или спорных вопросов, касающихся деталей характеристики покровов, генетической и функциональной природы этих структур и других вопросов, которые неизбежно возникают, но не могут быть решены из-за неполноты материалов. Как бы то ни было, лица, знакомившиеся с этими материалами, единодушно подтверждают кожное происхождение этих образований. Таким образом, если эта интерпретация верна, то факт сохранения близких по строению покровных структур у различных древнейших зверообразных приобретает значение не только для филогении этих групп, но и может служить отправным пунктом для выявления природы и эволюции покровов в терапсидной ветви пресмыкающихся.

В общей сложности остатки покровов обнаружены на 11 экземплярах, преимущественно у эстемменозуха и археосиодона и лишь в одном случае у эотитанозуха (экз. № 1758/1, голотип). По-видимому, сравнительно небольшое число экземпляров с покровами в общей массе черепных остатков обусловлено в большей степени дефектами препарировки, нежели сохранностью самого материала. По-видимому, сохранение остатков кожного покрова у терапсид и других древнейших наземных позвоночных – явление не исключительно редкое, как было принято считать ранее. Автор склонен полагать, что "чистая" препарировка черепов и отсутствие должного внимания к вмещающей скелеты породе становились подчас причиной утраты покровов.

В заключение следует отметить, что данные о кожных окостенениях и покровах приобретают "прикладное" значение для реконструкции внешнего облика ранних терапсид. Так, например, кожные окостенения у аноплозуха были, вероятно, защитным панцирем, что существенно меняет представление об облике животного[1]. Следовательно, прототип наземных панцирных пресмыкающихся уходит истоками к ранним дейноцефалам начала позднепермской эпохи. Интересно также, что присутствие у эстемменозуха кожных покровов на непарном выросте носовых костей и на концах лобно-теменных парных костных "рогов" исключает развитие на них роговых чехлов или шипов, как это было показано Бринком [Brink, 1958] для дейноцефала Struthiocephalus whaitsi Haughton. Грегори [Gregory, 1957] указывает, что поверхность пахиостозных образований на черепных костях дейноцефалов грубая и кости должны быть покрыты очень толстым кожным покровом. Нужно сказать, что в черепе дейноцефалов пахиостоз был дифференцирован и, например, у эстемменозухид пахиостозные кости осевой зоны крыши черепа гладкие и грубая морщинистая поверхность в основном связана с боковыми выростами скуловой области. У некоторых хищных бритоподид, наоборот, ругозная поверхность пахиостозных костей приурочена к осевой зоне черепов в лобно-теменной области. По-видимому, толщина покровов в различных участках крыши черепа могла существенно варьировать в зависимости от формы пахиостоза.

В отечественной литературе преимущественно под влиянием взглядов А.П. Быстрова [1955] сложилось представление о ящеричном облике некоторых терапсид и, в част-

[1] Костные щитки были найдены в единственном случае в комплексе костей тазового пояса. Возможно, этот панцирь в виде разобщенных костных щитков опоясывал сверху крестцовую область, как это имело место у некоторых панцирных динозавров.

ности, ранних териодонтов. Это нашло отражение и в реконструкциях внешнего облика терапсид, выполненных "по образу и подобию" хищных ящериц. У эотериодонтов, которых можно рассматривать экологическими предшественниками териодонтов-горгонопсий, данные о кожных покровах, по-видимому, исключают развитие жесткого чешуйчатого рогового покрова. Дополнительно к этому, наличие у эотериодонтов и у более поздних горгонопсий крупных сабельных клыков было приспособлением к питанию крупной животной добычей, которая по размерам равнялась или превосходила самого хищника, т.е. в эотериодонтах мы видим не крупных хищных ящериц, но прототип саблезубых животных, повторенный позднее у горгонопсий.

Материал (по кожным окостенениям и покровам): коллекция ПИН № 1758.

Estemmenosuchus uralensis Tchudinov. Покровы: экз. № 1758/21 – череп; экз. № 1758/22 – неполный скелет с черепом; экз. № 1758/279 – левый верхний вырост теменной области; экз. № 1758/280 – левый надвисочный вырост; экз. № 1758/287 – надвисочный вырост; экз. № 1758/290 – фрагмент лобных костей с непарным срединным выростом; экз. № 1758/291 – череп.

Eotitanosuchus olsoni Tchudinov. Покровы (голотип).

Archaeosyodon praeventor Tchudinov. Покровы: экз. № 1758/118 – фрагменты черепа; экз. № 1758/314 – фрагмент черепа; экз. № 1758/318 – левая челюстная кость.

Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov. Окостенения: экз. № 1758/321 – фрагмент скелета.

ФИЛОГЕНИЯ РАННИХ ТЕРАПСИД

Происхождение и родственные связи эотериодонтов

Происхождение эотериодонтов от сфенакодонтных пеликозавров не вызывало сомнений и подчеркивалось всеми исследователями, имевшими дело с этими звероподобными пресмыкающимися. Большое внешнее сходство и ряд общих черт в черепе сфенакодонтов, эотериодонтов и горгонопсий допускало предположение, что эотериодонты стоят в одном ряду между пеликозаврами и горгонопсиями и не связаны непосредственно с дейноцефалами. Сходство с последними выражено в значительной степени в примитивных пеликозавровых особенностях, унаследованных не только дейноцефалами, но и аномодонтами – венюковиоидеями и дицинодонтами. Подобно дейноцефалам, горгонопсии во многих отношениях представляют одну из наиболее примитивных групп терапсид и до открытия эотериодонтов (фтинозухий) ее происхождение, как отметил Олсон [Olson, 1962], связывали обычно со сфенакодонтными пеликозаврами или дейноцефалами.

Первые из известных эотериодонтов (Phthinosaurus и Phthinosushus) рассматривались в составе пеликозавров [Ефремов, 1938] или примитивных горгонопсий [Ефремов, 1954а], стоящих между сфенакодонтными пеликозаврами и горгонопсиями. Описанные позднее эотериодонты очерской фауны (Biarmosuchus и Eotitanosuchus) были выделены автором [Чудинов, 1960] в семейство эотинатозухид, особенно близкое к сфенакодонтным пеликозаврам и стоящее в основании ветви дейноцефалов.

Ромер [Romer, 1961] рассматривал фтинозухий как группу, исходную для всех терапсид. Часть эотитанозухид (род Eotitanosuchus) была объединена Олсоном [1962] с фтинозухидами, которые, как он полагал, стоят на пути от сфенакодонтов к горгонопсиям и дают наиболее убедительный и обоснованный фактами пример перехода от пеликозавров к терапсидам. Следует напомнить, что вместе с эотериодонтами, объединенными Олсоном в инфраотряде Eotheriodontia, рассматривались и титанозухии-бритоподиды, а такиноцефалии выводились от эдафозавроидных пеликозавров.

Более умеренные взгляды на родство эотитанозухии с горгонопсиями высказаны Бунстра [Boonstra, 1963а], согласно которому очерские эотериодонты, составляющие вместе с фтинозухидами подотряд Eotitanosuchia, являются реликтовой ветвью и не имеют прямого отношения к предкам териодонтов. Этот автор [Boonstra, 1963b,

1971], исходя из морфологических особенностей эотитанозухид, помещал их в основание ветви, ведущей к дейноцефалам. В целом происхождение эотериодонтов Бунстра связывает с более ранней гипотетической эотерапсидной стадией.

Татаринов [1966] полагал, что предками териодонтов не могли быть примитивные титанозухии типа бритоподид, поскольку среди горгонопсов имеются формы с подвижным базиптеригоидным сочленением. Предками териодонтов, по мнению этого автора, могли быть формы, близкие к эотитанозуху, у которого крыловидные кости построены по горгонопсовому типу и не образуют вентральных гребней. Следует заметить, что вентральные гребни слабо развиты и у биармозухид. Последние по ряду признаков, в том числе и по строению базиптеригоидной области, представляются менее специализированными по сравнению с эотитанозухидами, что, по-видимому, с большим основанием позволяет сближать их с предками териодонтов и рассматривать в основании ствола терапсид.

В свете новых данных о эотериодонтах интересно предположение Ромера [1961] о сходстве фтинозухий с рубиджинидами (род Rubidgina), согласно которому последние могут быть поздними реликтами фтинозухий. Типовой род этого семейства, описанный Брумом [Broom, 1942] из зоны Kistecephalus Южной Африки, характеризуется крупными глазницами, расширенной теменной областью, опущенными низко височными впадинами, которые значительно меньше глазниц, крупным темным отверстием, окруженным высоким костным валиком, отсутствие вторичного нёба и венечного отростка зубной кости, наличием зубов на передних участках крыловидных костей, межптеригоидной щелью в задних участках этих костей и сильно опущенным вниз челюстным сочленением. Кроме того, у этого рода, по данным Сиганье [Sigogneau, 1963], контакт заглазничной и чешуйчатой костей проходит над височной впадиной, а подглазничные отверстия отсутствуют. Первая группа перечисленных признаков характеризует всех эотериодонтов, и особенно биармозухид, причем для последних сходство усиливается строением и общим числом зубов. Разумеется, степень сходства и различий, а также большой разрыв во времени между этими группами ставят под вопрос рассмотрение рубиджинид как настоящих реликтов эотериодонтов. Однако родство их не может быть исключено целиком, если учесть, что дивергенция самих эотериодонтов наметилась на более ранних этапах.

Для оценки родственных взаимоотношений эотериодонтов и горгонопсий интересны данные Сиганье [Sigogneau, 1963, 1970], согласно которым горгонопсии могут быть разделены на две группы семейственного или более высокого ранга, характеризующиеся различными типами строения: первая – иктидориниды (или гиппозавриды); вторая – горгонопсиды. У иктидоринид, известных по немногим родам, развитие проходило в направлении усиления особенностей, выраженных уже у сфенакодонтов и эотериодонтов, которые показаны чрезмерным увеличением глазниц, уменьшением височных впадин, выпрямлением зубного края предчелюстных костей, чередованием верхних и нижних предклыковых зубов (*т.е. особенностями, параллельно выраженными у дейноцефалов*). На этом основании Сиганье полагает, что иктидориниды являются потомками эотериодонтов, которые в позднепермской фауне СССР представлены биармозухидами и фтинозухидами. Многочисленное семейство горгонопсид, как отмечает указанный автор, в целом более специализировано, чем иктидориниды, и развитие семейства характеризовалось увеличением размеров и массивности черепа, выпрямлением верхней части профиля черепа, сопровождающимся увеличением височных впадин, изменением пропорций и формы морды, укорочением слезной кости, частичным вытеснением лобной из глазничного края, соединением предлобных и послелобных костей (что имеет место у некоторых сфенакодонтов), удлинением скулового отростка заглазничной кости, продвижением вперед поперечных отростков крыловидных костей, уменьшением несущих зубы площадок нёбных бугров, укрупнением предклыковых зубов и другими признаками. Отсутствие предтеменной кости у некоторых горгонопсид представляло вторичное явление, связанное с усилением пахиостоза. В целом, как считает Сиганье, горгонопсиды близки к эотитанозухидам. Позднее Си-

ганье и автор [Sigogeneau, Tchudinov, 1972] связывали эотитанозухид с горгонопсидами и бирмозухид с иктидоринидами, полагая при этом, что обособление семейств эотериодонтов произошло на очень раннем дотерапсидном уровне.

Действительно, среди эотериодонтов эотитанозухиды в ряде признаков представляются специализированными в горгонопсовом направлении. Однако трудно сказать, в какой степени эта специализация отражает истинное родство, в какой – конвергенцию, обусловленную сходными условиями существования. Так или иначе эотитанозухиды имеют наиболее горгонопсоподобный череп с расширенной теменной областью, ограниченным участием лобных костей по краю глазницы, с хорошо развитыми саблевидными клыками и сокращенным числом крупных и ножевидных заклыковых зубов. Насколько можно судить по имеющимся материалам, крупные представители эотитанозухид (род Ivantosaurus) развитием высокой и мощной челюстной кости, громадных клыков и наклоненными кзади коронками первых заклыковых зубов весьма напоминают поздних горгонопсий северодвинской фауны. Вместе с тем отсутствие у эотитанозухид (как и у всех эотериодонтов) предтеменной кости, по-видимому, полностью не исключает эотитанозухид из ряда прямых предков горгонопсий. Данные об отсутствии предтеменной кости у горгонопсий, вероятно, сильно преувеличены, что отчасти объясняется неполнотой материалов или недостаточной изученностью. Так, например, Татаринов [1969] указывает, что эта кость имеется у рода Sauroctonus, описанного Быстровым [1955]. Появление этой кости в горгонопсовой линии териодонтов относится, вероятно, к эотериодонтовому уровню; исчезновение же ее у горгонопсов представляется сомнительным. В этом отношении весьма интересны недавние данные Олсона [1974, 1975] о новом роде Watongia, который рассматривается как примитивный представитель семейства горгонопсид, впервые отмеченный в североамериканской верхней перми. Для этого рода характерно присутствие предтеменной кости и значительное участие лобной в ограничении глазницы. По мнению Олсона, ватонгия наиболее близко сходна с мало специализированными горгонопсидами, такими как Galesuchus (из зоны Tapinocephalus) и Aelurognathus (из зон Endothiodon и Kistecephalus), будучи определенно более примитивной, чем любой из этих родов. Watongia имеет большие отличия от представителей подсемейства рубиджиин, у которых отсутствует или слабо развита предтеменная кость, а лобная часто исключена из ограничения глазницы. Поэтому Олсон не исключает, что горгонопсиды с родом Watongia, произошедшие, возможно, непосредственно от сфенакодонтов, могли вести к поздним рубиджиинам, минуя эотериодонтов. Это предположение отчасти исходит из заключения, что фауна терапсид из средней части свиты флоуэр-пот (откуда известен и род Watongia) занимает промежуточное положение между более ранней фауной свиты сан-анжело и более поздней очерской фауной. В изложенных выше коррелятивных соотношениях, проведенных автором, фауна флоуэр-пот с родом Watongia занимает промежуточное положение между очерской фауной и фауной нижнего горизонта зоны Tapinocephalus. Это вполне согласуется с данными Олсона о более низком эволюционном уровне рода Watongia по сравнению с горгонопсидами зоны Tapinocephalus. Это не исключает происхождения предтеменной кости в горгонопсовой ветви эотериодонтов и не исключает последних из предков горгонопсид.

Имеющиеся данные показывают, что среди ранних терапсид эотериодонты определенно стоят наиболее близко к истокам типичных поздних горгонопсий и эвтериодонтов. В числе признаков, сближающих эотериодонтов с этими группами, Татаринов [1969, 1974] указывает образование хоанной ямы с погруженными в нее сошниками, развитие у биармозухид и эотитанозухид базикраниальных пластин крыловидных костей с заключенной между ними межптеригоидной щелью, удлинение лицевого отростка септамаксиллы и образование у фтинозавра зачаточного венечного отростка зубной кости. Позднее Татаринов [1976] подчеркнул мозаичное проявление горгонопсовых особенностей и специализацию в трех основных семействах фтинозухий (эотериодонтов) и предположил, что в этой группе особенно близкими к горгонопсам являются фтинозухиды. Открытие примитивных горгонопсид (Watongia) на стратиграфи-

ческом уровне, близком к таковому для фтинозухид, наименьшая горгонопсовая мозаичность и специализация биармозухид исключают высказанное предположение и позволяют видеть в последних наибольшую близость к горгонопсам.

Ряд специализированных черт, отличавших эотериодонтов от сфенакодонтоподобных предков и повторявшихся в разной степени у других териодонтов, показывает, что начало дивергенции собственно эотериодонтов, как и обособление ранних ветвей терапсид (в том числе аномодонтов), уходит корнями к дотерапсидной стадии. То же самое вытекает из рассмотрения ранних терапсид очерской фауны, включающей уже широко дивергировавших дейноцефалов, а также эотериодонтов с их неожиданно широким диапазоном морфологических различий и одновременным совмещением признаков различных групп терапсид.

Дополнительным аргументом в пользу близкого родства всех терапсид, представление о котором не является общепризнанным, заслуживают внимания отчасти косвенные данные о строении кожных покровов у некоторых терапсид. У ранних растительноядных дейноцефалов—эстемменозухид автором [Чудинов, 1968а] были описаны весьма специфические образования в виде остатков кожных структур, отмеченных исключительно на черепах. Найденные первоначально лишь у эстемменозуха аналогичные образования были обнаружены и на черепах крупных хищников: у эотитанозухид (типовой экземпляр Eotitanosuchus olsoni Tchudinov) и в ряде случаев у дейноцефала-британодида (Archaeosyodon praeventor Tchudinov)*. Разительное сходство этих образований у различных терапсид – эотериодонтов и дейноцефалов может быть поставлено в единую связь с другими данными, подтверждающими близкое родство или близкий источник происхождения дейноцефалов и эотериодонтов.

Происхождение и родственные связи дейноцефалов

Дейноцефалы как примитивные ранние терапсиды имеют много общих черт строения с пеликозаврами, особенно со сфенакодонтами, которые следует рассмотреть более детально, на фоне различий, характеризующих дейноцефалов. Дейноцефалы – весьма быстро дивергировавшая группа и более специализированные поздние представители (например, тапиноцефалиды или стиракоцефалиды) весьма существенно отличаются от примитивного "исходного" типа приуральских британодид или близких к ним дейноцефалов. При сравнении хищных легко построенных дейноцефалов с пеликозаврами прежде всего обращает на себя внимание общее сходство черепа и посткраниального скелета, постановка поясов и конечностей и пропорции туловища. В черепе сходны общая форма, высота, положение и размеры глазниц, соотношение лицевого и заглазничного отделов. Задний отдел черепа также сходен; но у дейноцефалов он обычно шире и существенно отличается вертикальным положением затылочной поверхности или наклоном ее верхней части назад. Кости крыши черепа и их топография весьма сходны в обеих группах, причем это наглядно проявляется у сравнительно немногих хищных дейноцефалов типа британодид, где "исходная" топография не нарушена и не замаскирована пахиостозом. Предтеменная кость отсутствует в обеих группах; интересно, что ее нет и у примитивных аномодонтов (венюковиоидей), а также у эотериодонтов, весьма сходных с дейноцефалами. В ограничении височных впадин титанозухий, в особенности у британодид, как и у пеликозавров, принимает участие скуловая кость, и височная впадина остается высокой, хотя дорсомедиальные участки впадины сближены, широко наползают на крышу черепа и обычно, смещаясь кзади, остаются разделенными лишь более или менее широким теменным гребнем. У тапиноцефалов скуловая кость исключена из нижнего ограничения впадины, а сзади в ее ограничении иногда принимает участие табулярная кость.

Предклыковая ступенька челюстного края у дейноцефалов всегда слабо выражена и заменена обычным довольно крутым или плавным передневерхним подъемом альвеолярного края предчелюстных костей. У патиноцефалов, по-видимому, с утратой клыков челюстной край становится ровным на протяжении зубного ряда.

Слезная кость, уже заметно редуцированная у сфенакодонтов, возможно, в связи с развитием клыков у дейноцефалов почти вдвое укорочена и лишь в единственном случае (у Mnemeiosaurus) имеет заметный передневерхний отросток. Глазничный край кости в обеих группах утолщен и имеет ограниченные размеры.

Септомаксиллярная кость заметно отличается. У примитивных дейноцефалов, в частности у эстемменозухид, как и у сфенакодонтов, она практически ограничена областью носового отверстия. В этом случае сходно и положение сравнительно небольшого септомаксиллярного отверстия, которое открывается наружу между септомаксиллярной и челюстной костями. У большинства титанозухов и тапиноцефалов септомаксилла имеет задний отросток, вклиненный между челюстной и носовой костями.

В обеих группах межтеменная и табулярная – крупные и хорошо развитые кости затылочной поверхности. Первая у всех дейноцефалов значительно крупнее, выше и обычно принимает участие в формировании массивного срединного затылочного гребня. Табулярная – также более массивная и, в отличие от пеликозавров, вместе с чешуйчатой формирует боковой затылочный гребень.

Лобные кости у большинства дейноцефалов входят в глазничный край и в разной степени всегда испытывают влияние пахиостоза. В редких случаях (у Mhemeiosaurus) задние отделы лобных костей формируют часть теменного гребня, который разделяет передневнутренние участки височных впадин. Заднелобная кость у дейноцефалов обычно сокращена в размерах, особенно в медиальном участке, имеющем вид узкого клина.

Наружные носовые отверстия в обеих группах практически терминальные, хотя у дейноцефалов они смещены постеро-медиально и обычно несколько удлинены по оси черепа.

В строении нёба обе группы показывают значительно большее сходство, чем между сфенакодонтами и венюковиоидеями. Это прежде всего проявляется в удлиненной хоанной области, которая заметно сужена благодаря расширению челюстной кости в клыковом отделе и в развитии длинных, обычно парных сошников. Последние, как правило, лишены зубов и лишь в единственном случае эта явно примитивная особенность отмечена для дейноцефалов (Estemmenosuchus)[1]. Поперечные гребни крыловидных костей весьма сходны, но достигают у дейноцефалов большей величины и массивности, хотя и испытывают обычную у терапсид тенденцию к продвижению вперед с одновременным сокращением межптеригоидной щели. Боковой участок крыловидной кости теряет связь со скуловой и с продвижением поперечных гребней вперед связь крыловидных костей с боковыми стенками черепа осуществляется через наружную крыловидную, соединенную со скуловой и крыловидной костями. Последние две кости составляют передневерхнее ограничение птеригоидного фланга. Вентральные участки флангов у некоторых дейноцефалов (бритоподиды, эстемменозухиды) сохраняют, как и у пеликозавров, довольно крупные редкие зубы. У некоторых титанозухов зубы сохраняются и на передневнутренних участках птеригоидов и даже на нёбных костях, но в отличие от пеликозавров зубы всегда более дифференцированы, крупны и редки. У тапиноцефалов нёбные зубы полностью редуцированы.

Существенные отличия отмечены в строении базиптеригоидного комплекса. Базиптеригоидное сочленение дейноцефалов становится неподвижным, и крыловидные кости, сближаясь медиально, частично прикрывают снизу и сверху базиптеригоидные отростки и базисфеноидный ростр с образованием примитивных видиевых каналов [Татаринов, 1965, 1966а, б; Tchudinov, 1968]. Эти каналы, по данным Татаринова, расположены между базиптеригоидными отростками, базисфеноидным ростром, крыловидной и верхней крыловидной костями и дорсально открываются у тапиноцефалов (Moschops) у переднего края пресфеноида. У некоторых бритоподид (Notosyodon), по данным автора [Tchudinov, 1968], дорсальные выходы видиевых каналов полностью теряют связь с верхней крыловидной, смещены далеко вперед от основания базисфеноидно-

[1] Среди пеликозавров нёбные зубы на сошниках известны у эдафозавров [Romer, Price, 1940; Olson, 1962].

го ростра и располагаются в особом углублении, по-видимому, на границе с задневнутренними участками крыловидных костей. Впереди базиптеригоидного комплекса на дорсальной стороне непосредственно перед видиевыми каналами крыловидные кости приобретают у бритоподид дополнительные окостенения в виде парасагиттальных коротких и широких в основании пластин, несущих небольшие замкнутые полости. Верхняя крыловидная кость дейноцефалов и пеликозавров мало отличима и продолжается дорсально узким и слабым стержнем, который у первых достигает поверхности теменных костей несколько сбоку от теменного отверстия, где обычно имеется четкая гребнистая поверхность контакта.

Положение челюстного сочленения у бритоподид и других титанозухий заметно отличается от такового у пеликозавров. У последних оно обычно более приближено к уровню затылочного сочленения или смещено кзади. В обоих случаях квадратная ветвь крыловидной, квадратная и квадратно-скуловая кости сходны и хорошо развиты. У титанозухий (особенно южноафриканских) квадратная ветвь крыловидной короткая, широко расставленная, протягивается кзади за уровень сочленовных мыщелков квадратной кости, и область между базиптеригоидным и челюстным сочленением настолько сокращена, что оба сочленения находятся практически на одном уровне.

Ушная область в обеих группах сильно сходна положением внутреннего уха, овального окна и положением переднеушных костей в дне мозговой полости, которая еще широко открыта с боков. Переднеушная, по-видимому, полностью сливается с заднеушной в единое образование – периотику. Помимо сфенэтмоида, хорошо окостеневшего у пеликозавров и дейноцефалов, в предушной области мозговой коробки у некоторых тапиноцефалий отмечено окостенение латеросфеноида [Татаринов, 1965].

Слуховая кость довольно сильно варьирует у дейноцефалов по форме и размерам. У бритоподид она представляет хорошо окостеневший, расширенный на концах палочковидный стержень, лишенный, по-видимому, как и у пеликозавров, дистального дорсального отростка. Однако в отличие от последних слуховая кость бритоподид лишена и стапедиального отверстия [Tchudinov, 1968]. У других титанозухий эта кость пронизана отверстием и имеет сильно утолщенный дистальный отдел. По данным Бунстра [Boonstra, 1965c] в дистальном отделе кости имеется обычный для терапсид дорсальный отросток с площадкой для контакта с околозатылочным отростком заднеушной кости. У некоторых тапиноцефалий (Moschops) эта кость приобретает совершенно необычную форму, будучи дважды изогнутой в проксимальном и дистальном отделах. Она также лишена отверстия, и, по данным Татаринова [1965], стапедиальная артерия проходит в ней по особому желобку в проксимальном отделе.

Нижняя челюсть дейноцефалов и сфенакодонтов отличается немногими особенностями, в том числе более мощным симфизом, утратой передней венечной кости и обычно более массивным ретроартикулярным отростком сочленовной кости. У большинства титанозухий и тапиноцефалий мощность симфиза, высота и массивность челюсти, строение альвеолярного края могут существенно различаться, но соотношения отдельных костей остаются почти такими же, как и сфенакодонтов. Сходство с последними усиливается общей формой челюсти, положением желобчатых сочленовных впадин и особенно развитием глубокой вырезки на угловой кости с образованием внешнего лепестка (lamina reflexa).

Наличие вырезки на угловой кости у сфенакодонтид и у терапсид рассматривалось как особенность, имеющая важное филогенетическое значение [Romer, Price, 1940]. Функционально эта вырезка обычно связывалась исследователями или с помещением барабанной перепонки [Palmer, 1913; Watson, 1914, 1951] или с прохождением пучков аддукторной челюстной мускулатуры [Romer, Price, 1940; Parrington, 1955]. Согласно Татаринову [1965], у тапиноцефала Moschops передняя стенка барабанной полости ограничивалась гребешком на задней поверхности квадратной кости. Отсутствие ограничения по наружному краю указывает, что барабанная полость могла отдавать карман, выходящий наружу в области квадратно-скуловой кости. Отсюда карман барабанной полости мог достигать вырезки в угловой кости и, таким образом, зачаточная

барабанная перепонка была натянута именно в этой вырезке. В этом варианте, как считает Татаринов [1970], связь дистального конца слуховой кости с зачаточной барабанной перепонкой могла опосредствоваться через гиоидные рожки.

Вырезка в угловой кости сфенакодонтов и терапсид представляет весьма необычную особенность, как указывают Ромер и Прайс [1940], и ее вторичное появление вне пределов узкой группы маловероятно. Поэтому присутствие вырезки является важным аргументом в пользу единого источника происхождения терапсид. Олсон [Olson, 1962] придерживается, однако, других взглядов и считает вполне вероятным независимое возникновение этой вырезки на более раннем уровне, чем сфенакодонтовый, с ее последующим параллельным развитием в различных группах терапсид. Так, бритоподиды и дейтерозавриды, имеющие подобно всем дейноцефалам ангулярную вырезку и другие общие особенности, оказываются у Олсона разобщенными и первые попадают в сфенакодонтовую эволюционную линию, а вторые – в линию, близкую к эдафозаврам и казеидам.

Зубная система дейноцефалов (особенно титанозухий) и сфенакодонтов очень сходна и характеризуется прежде всего дифференциацией на три отдела: предклыковые зубы, клыки и щечные зубы. У титанозухий предклыковые зубы более специализированы и число их в предчелюстной кости обычно такое же, как и у сфенокодонтов. В целом предклыковые зубы у дейноцефалов, в отличие от пеликозавров, имеют четкую тенденцию к укрупнению с развитием весьма специфических внутренних косых гребней или слабо развитых пятковидных уступов. Последние у тапиноцефалий иногда превращены в гипертрофированные, удлиненные лингвальные пятки. Клыки титанозухий всегда более мощные и рудиментарные, предклыковые зубы в челюстной кости не развиты. Щечные зубы дейноцефалов, как и в целом у пеликозавров, весьма сильно варьируют в количестве. Так, у титанозухий число щечных зубов колеблется от шести до 28 и в титанозуховой линии функциональное усиление предклыковых зубов, по-видимому, часто связано с сокращением числа щечных зубов у более поздних хищных представителей. У бритоподид, как и у сфенакодонтов, число щечных зубов почти совпадает и величина их уменьшается к концу ряда. Тапиноцефалии строением зубов наиболее отличаются от сфенакодонтов и "изодонтностью" зубного ряда напоминают эдафозавров. Однако эта изодонтность типиноцефалий есть следствие постепенных превращений из дифференцированной зубной системы сфенакодонтового типа [Romer, Price, 1940; Ефремов, 1954а; Romer, 1961], о чем можно судить по строению зубов у некоторых тапиноцефалид (Moschops svijagensis) и дейтерозаврид, еще сохранивших дифференцировку зубов.

Позвоночный столб в обеих группах показывает сравнительно мало существенных различий. Общее число предкрестцовых позвонков у дейноцефалов (Moschops и, по-видимому, Estemmenosuchus) обычно близко к числу их у сфенакодонтов. Для некоторых бритоподид Орлов [1968] указывает не менее 35 предкрестцовых позвонков (в противовес 28 у сфенакодонтов), три крестцовых и около 60 хвостовых[1]. Тела позвонков глубоко амфицеальные, сохраняющие небольшие отверстия для хорды. У хищных дейноцефалов (особенно у бритоподид), как и у сфенакодонтов, тела позвонков удлиненные; у тяжелых растительноядных эстемменозухов – укороченные, широкие, иногда с уплощенными по периферии "субплатицельными" поверхностями. Число элементов в комплексе атлас-аксис у ранних дейноцефалов (эстемменозухиды) то же, что и у пеликозавров; у поздних отмечено срастание тел атласа и аксиса. В целом этот комплекс, как и последующие позвонки, у большинства дейноцефалов отличается чрезвычайной массивностью. Интерцентры сохраняются, по крайней мере, в шейном и в начале хвостового отделов. В последнем на большей части серии хорошо развиты гемальные дуги с удлиненным вертикально гемальным каналом. Крестцовых позвонков обычно три, как у сфенакодонтов, но в хвостовой серии у эстемменозухид

[1] Интересно, что у эдафозавров число предкрестцовых позвонков может быть сокращено до 23 [Shuler, Witter, 1942].

втрое меньше, чем у британодид. Невральные дуги, особенно в предкрестцовой серии, массивные, с длинными поперечными отростками. Остистые отростки также отличаются массивностью и в туловищной серии утолщены поперечно.

В плечевом поясе, как и у пеликозавров, имеется два коракоида, супракоракоидный канал и у некоторых, по-видимому, сохраняется клейтрум. Лопатка обычно более мощная и длинная. Передний отдел межключицы сильно расширен поперечно и вся кость очень массивна, хотя ее задний отросток остается удлиненным. Ключица изогнутая, но отличается расширенным дорсальным отделом. Гленоидная впадина дейноцефалов заметно укороченная, более глубокая и округлая. В отличие от пеликозавров хорошо окостеневает грудина.

Тазовый пояс общей формой мало отличается от пеликозаврового, но вертлужная впадина становится отчетливо очерченной, круглой, глубокой, обычно с хорошо развитым и мощным надацетабулярным выступом. Лобковый отдел обычно укорочен и у поздних дейноцефалов, соответственно общей массивности тазовый пояс становится иногда толстостенным и широким (Molybdopygus).

Конечности дейноцефалов показывают существенные отличия от пеликозавровых. У британодид плечевая кость длинная, более стройная, с двумя эпикондилярными отверстиями и менее широкими проксимальным и дистальным отделами. В дистальном отделе плеча лучевой и локтевой надмыщелки выражены слабее, чем у пеликозавров. У других титанозухий (Estemmenosuchus) плечевая кость весьма сильно напоминает таковую у Edaphosaurus или Cotylorhynchus [Stowell et al., 1966] наличием обоих эпикондилярных отверстий, широкими и округлыми проксимальным и дистальным отделами и очень рельефными надмыщелками дистального отдела. У эстемменозуха, как и у пеликозавров, на локтевой кости развит мощный локтевой выступ (olecranon), который у британодид остается слабо окостеневшим на участке прикрепления трехглавой мышцы. У других титанозухий (Zopherosuchus) локтевой выступ, как и у британодид, слабо выражен, и Ромер и Прайс [Romer, Price, 1940] указывают на его позднее окостенение в онтогенезе и на значительные вариации даже в пределах одного вида.

Бедренная кость британодид отличается от пеликозавровой более терапсидным обликом с отчетливым общим S-образным изгибом, слабым развитием межтрохантерной впадины, трохантерных гребней и четвертого трохантера. В дистальном отделе кости наружный и внутренний мыщелки, межкондилярная и подколенная впадины неотчетливы. По сумме этих признаков бедренная кость растительноядных титанозухий, особенно в дистальном отделе, показывает значительное сходство с бедренной костью сфенакодонтов.

Кисть и стопа числу составляющих элементов также сходны с пеликозавровыми, но фаланговая формула обычно сокращенная – 2, 3, 3, 3, 3 и у некоторых в кости наблюдается срастание второй и третьей фаланг четвертого пальца. Весьма интересно, что у близких к дейноцефалам эотериодонтов фаланговая формула полная, как и у пеликозавров, но фаланги в третьем и четвертом пальцах кисти частично редуцированы.

Приведенное выше сравнение черепа и посткраниального скелета дейноцефалов и пеликозавров дает много общих особенностей, определенно указывающих на происхождение дейноцефалов от сфенокодонтов, что в ряде случаев особенно наглядно прослеживается на приуральских титанозухиях – британодидах, дейтерозаврида и эстемменозухидах. Эти формы в целом более близки к сфенакодонтам, чем поздние южноафриканские дейноцефалы, как это и полагал Ефремов [1964а]. Однако поздние сфенакодонты представляются уже весьма специализированными и происхождение дейноцефалов, очевидно, уходит истоками к более ранним представителям этой группы пеликозавров.

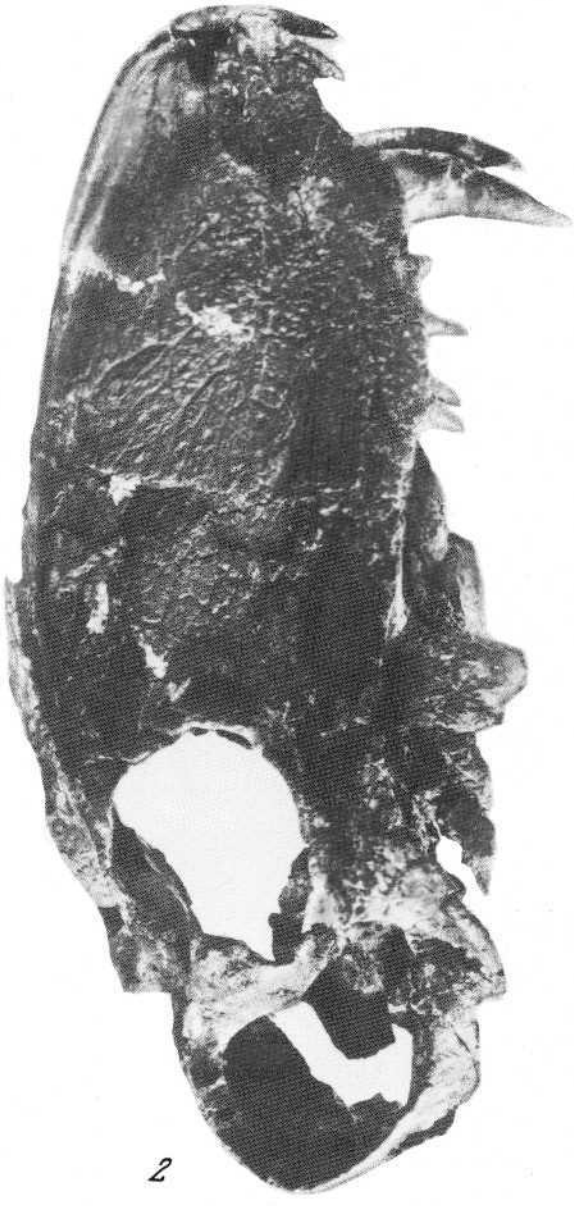
Происхождение и родственные связи венюковиоидей

Венюковиоидеи длительное время рассматривались в составе дейноцефалов. Ефремов [1940а], отметивший специфический характер семейства, поместил их среди тапиноцефалий и одновременно указывал, что они являются рано обособившейся ветвью дейноцефалов, конвергентно сходной с дицинодонтами. Близкое сходство венюковиид с дейноцефалами проявляется в соотношении костей нёба (сошников, нёбных и крыловидных костей), предчелюстных, септомаксиллярных, челюстных, носовых костей и ангулярного отдела нижней челюсти. Ефремов отметил также, что венюковииды, в отличие от дейноцефалов, не обладают пахиостозом костей лобно-теменной области, но показывают утолщения костей на переднем конце морды, челюстных краях черепа и нижней челюсти. Отметим, что все эти утолщения в равной или большей мере выражены у многих дейноцефалов. Очень существенным признаком Ефремов считал контакт нёбных и предчелюстных костей, отличавший венюковиид от дейноцефалов и сближавший их с дицинодонтами. Среди примитивных признаков Ефремов отметил для венюковиид значительную протяженность слезной кости вперед, напоминающую ее положение у пеликозавров и дромазавров. Новые материалы, однако, показали, что у венюковиид эта кость имеет ограниченные размеры, весьма близкие к таковым у некоторых тапиноцефалов. Ефремов рассматривал венюковиид в качестве рано обособившейся ветви дейноцефалов, уклонившихся в специализации в сторону дицинодонтов, которая зашла настолько далеко, что, на первый взгляд, как отмечал этот автор, венюковииды не могут быть отнесены ни к титанозухам, ни к тапиноцефалам. В действительности, сходство венюковиид с дицинодонтами менее конвергентно, чем полагал Ефремов, и может быть прослежено далее в форме и удлиненности височных впадин, строении заглазничной и скуловой дуг, ограниченном развитии слезной кости и других признаках. С другой стороны, и сходство венюковиид с дейноцефалами также может быть прослежено далее в строении лобно-теменной области, удлиненности заднебоковых отростков теменных костей, развитии теменного бугра, базиптеригоидного сочленения, т.е. в тех признаках, которые особенно сближают венюковиид с бритоподидами и в меньшей степени с эстемменозухидами.

Уотсон [Watson, 1948] более определенно отметил генетическую близость венюковиид к дейноцефалам и дицинодонтам и обратил внимание на сходство челюстного сочленения венюковиид и сфенакодонтных пеликозавров. Сочленовные фасетки нижней челюсти венюковии и диметродона обладают большим радиусом кривизны, что допускает скольжение челюсти на мыщелках квадратных костей в большей степени, чем ротацию. Сочленовные ямки при этом направлены вверх и назад и скольжение позволяет заднему участку челюсти быть приподнятым или опущенным при закрытом рте. В этой особенности венюковииды сходны со сфенакодонтами более других дейноцефалов и поэтому, как полагал Уотсон, венюковииды происходят от основания ствола терапсид перед обособлением ветвей титанозухов и тапиноцефалов.

Наиболее примечательной особенностью венюковиид Уотсон полагал присутствие на нижней челюсти расширенной латерально от щечных зубов, которые, по его мнению, несли роговые чехлы. Последним в прикусе противопоставлялись клыки и заклыковые верхнечелюстные зубы. Соответственно позади клыков на расширении челюстной и нёбной костей помещались аналогичные роговые покрытия. Среди особенностей, сближающих венюковиид с тапиноцефалами, Уотсон указал низкое положение челюстного сочленения, слабое развитие квадратной ветви крыловидных костей, базиптеригоидное сочленение, лежащее далеко позади поперечных ветвей крыловидных костей. При этом, исходя из имеющихся данных, Уотсон полагал, что поперечные фланги крыловидных костей у венюковии развиты слабо. В действительности они необычайно велики, как и у хищных дейноцефалов – бритоподид, и их гребни на боковых участках также отогнуты вперед. Основываясь на сходстве венюковиид и тапиноцефалов, Уотсон предположил, что дицинодонты возникли от венюковий или близких к ним форм, которые не были столь специализированы. Исходя из особенностей в

1

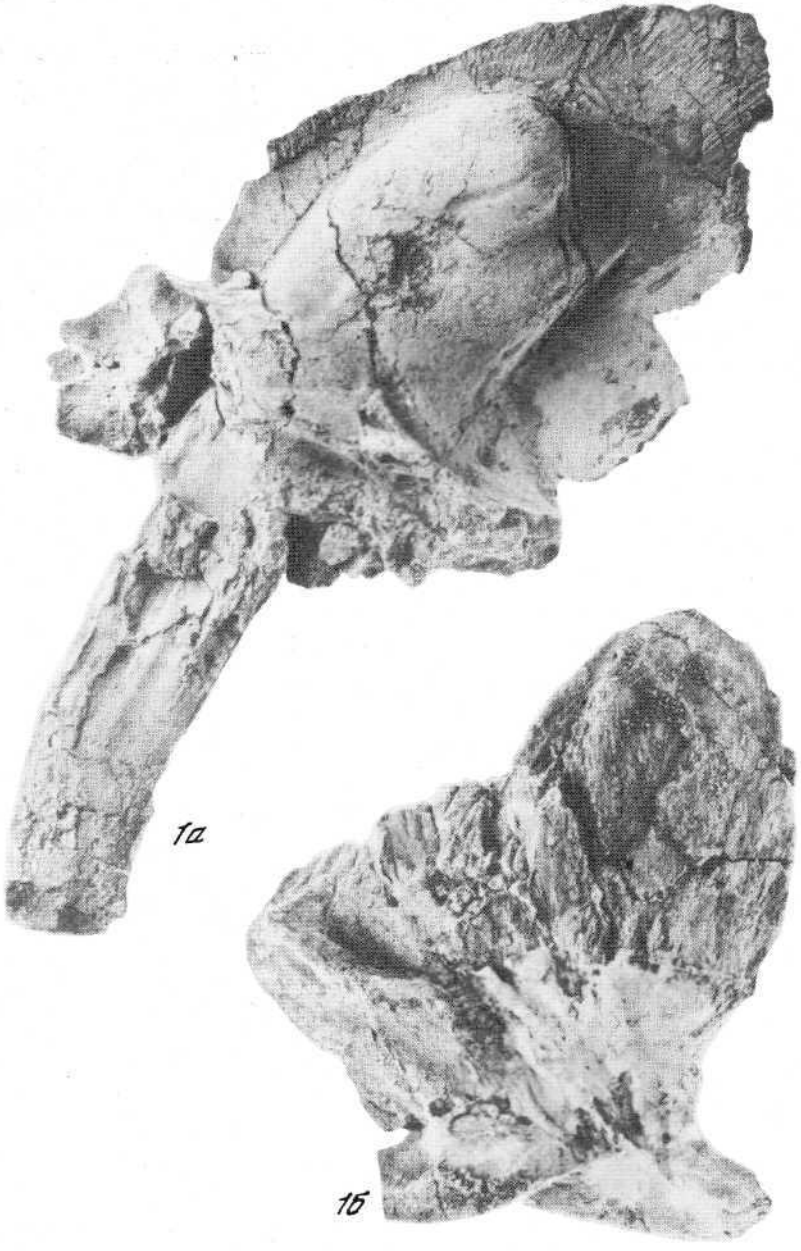


2

Фиг. 1. Biarmosuchus tener Tchudinov
Экз. № 1758/320, правая передняя лапа снизу (×0,6); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский ярус

Фиг. 2. Eotitanosuchus olsoni Tchudinov
Голотип № 1758/1, череп сбоку (×0,45); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

Таблица II

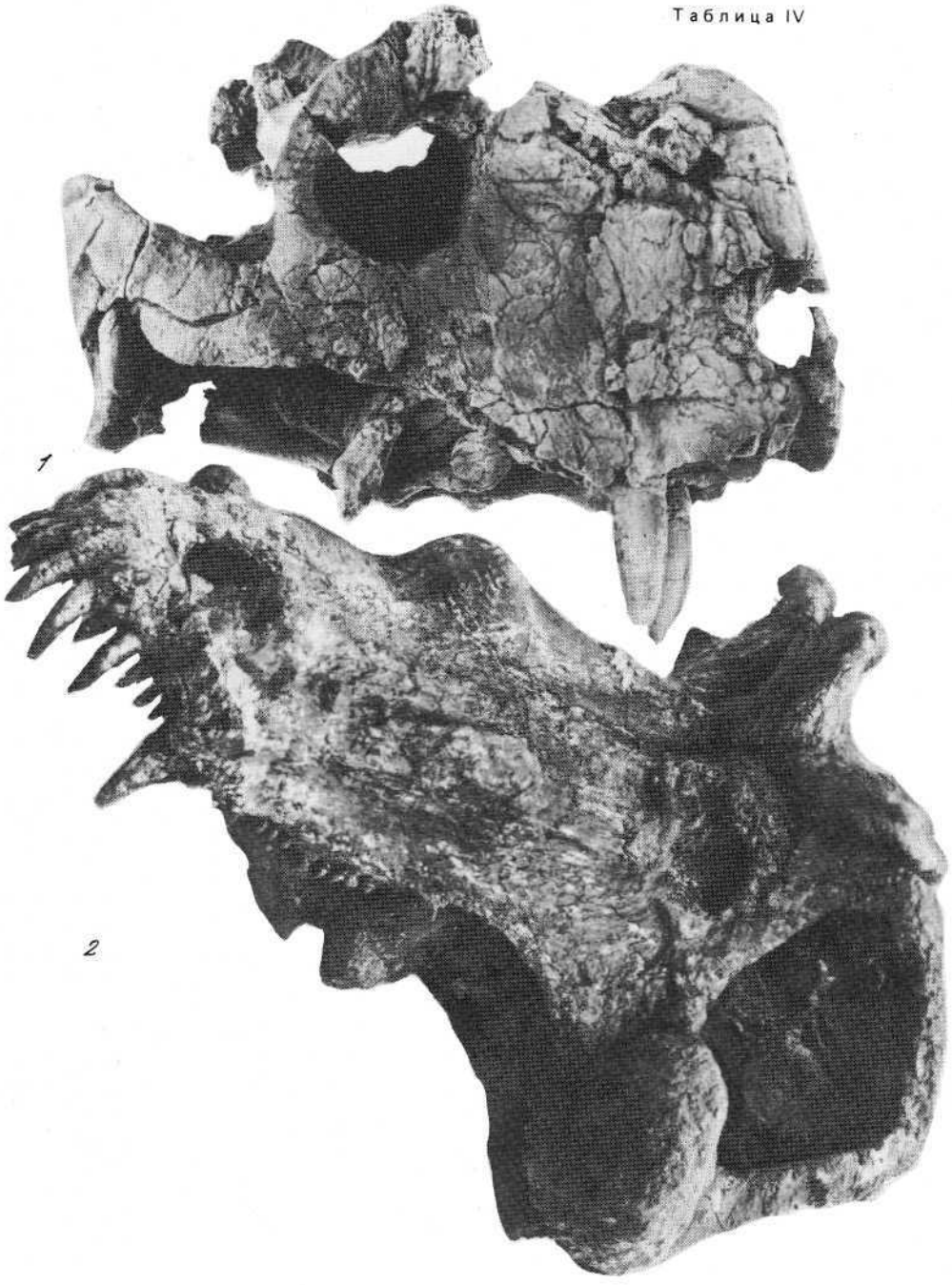


Фиг. 1. Ivantosaurus ensifer Tchudinov, sp. nov.

Голотип № 1758/292, фрагменты черепа: *1* – правая челюстная кость изнутри (×0,50), *б* – квадратная кость сзади (×1); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

Фиг. 1, 2. Archaeosyodon praeventor Tchudinov

1 – экз. № 1758/95, череп (без затылочной области) сбоку (×0,6); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь: верхнеказанский подъярус, *2* – экз. № 1758/309, фрагмент крыши черепа сверху (×1); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

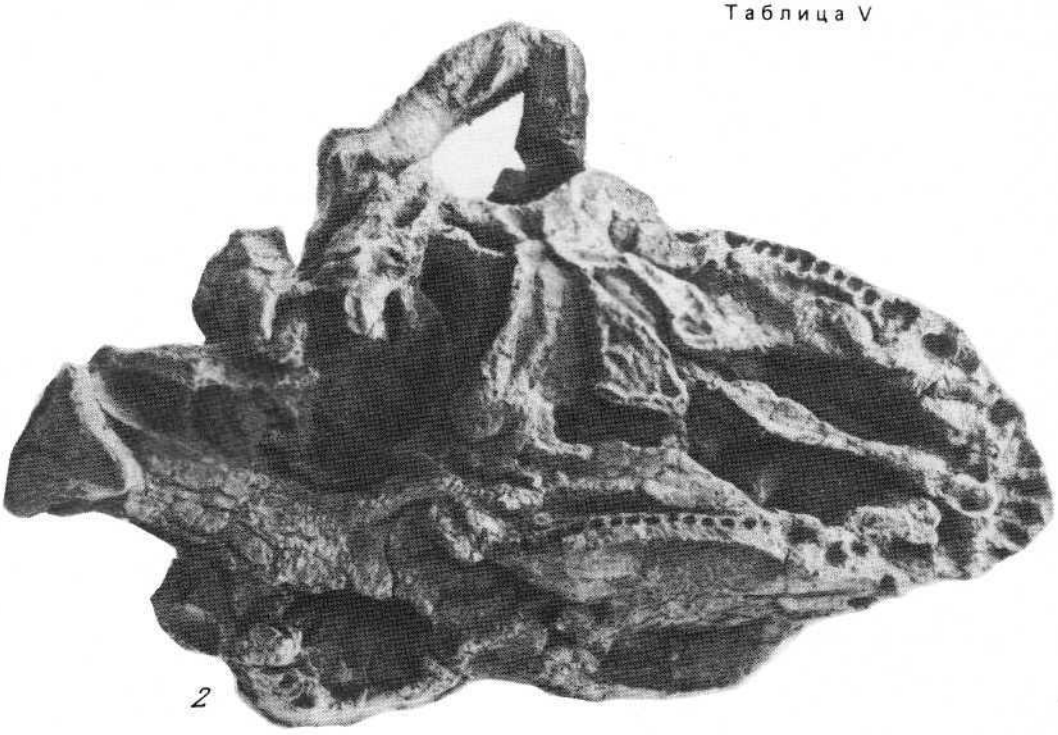


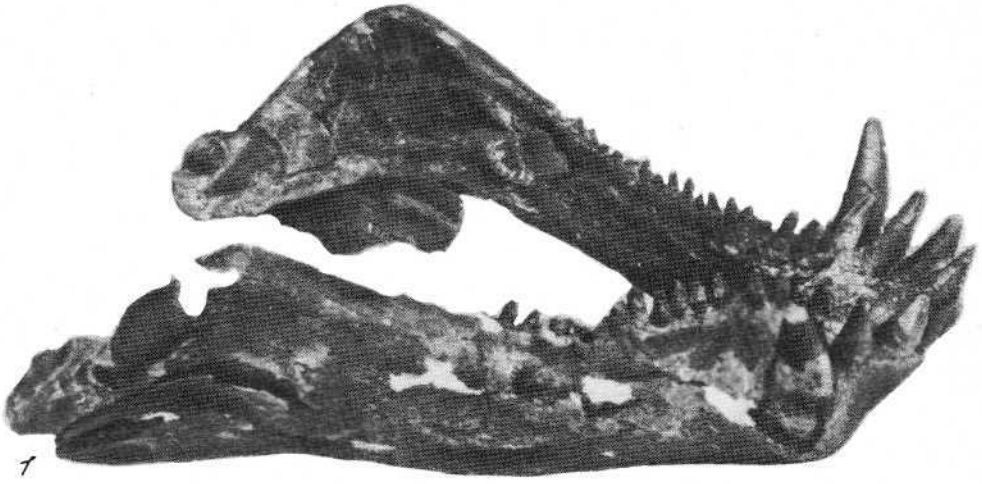
Фиг. 1. Mnemeiosaurus jubilaei Nopcsa

Экз. № 2629/1, череп сбоку (×0,3); Оренбургская обл., Нежинский овраг; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус

Фиг. 2. Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

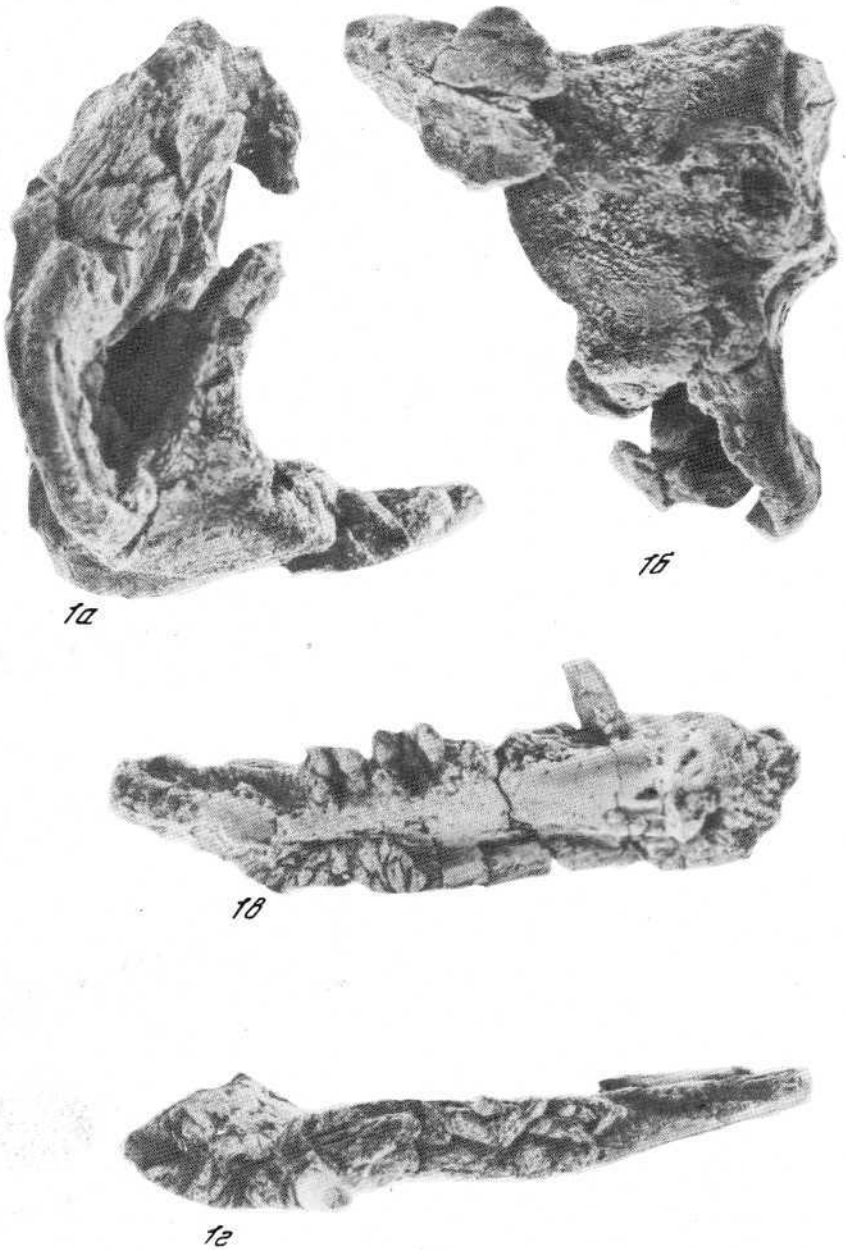
Экз. № 1758/25, череп сбоку (×0,3); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус





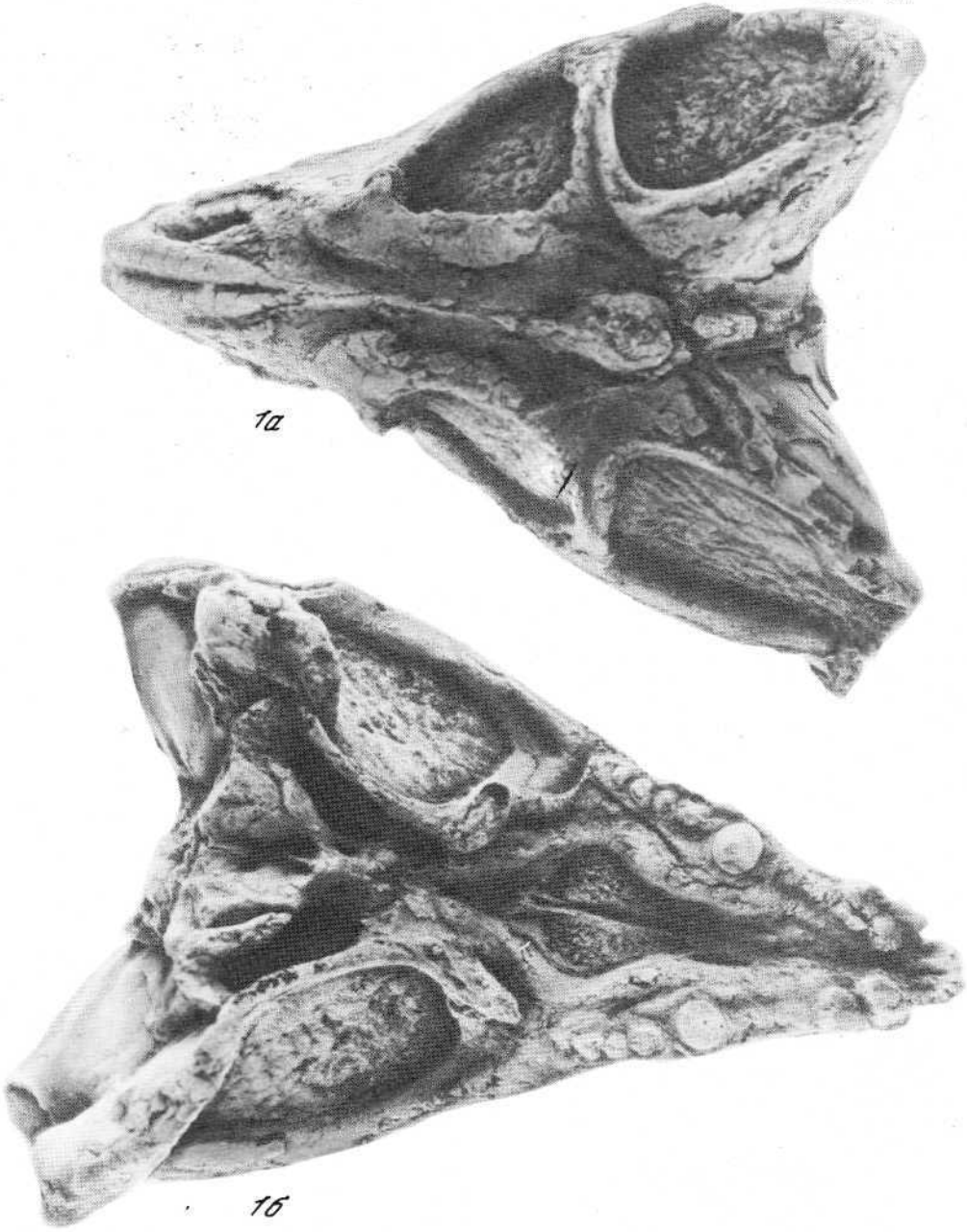
Фиг. 1. Estemmenosuchus mirabilis Tchudinov
Голотип № 1758/6, нижняя челюсть сбоку (×0,5); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

Фиг. 2. Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov
Голотип № 1758/79, череп снизу (× 0,35); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

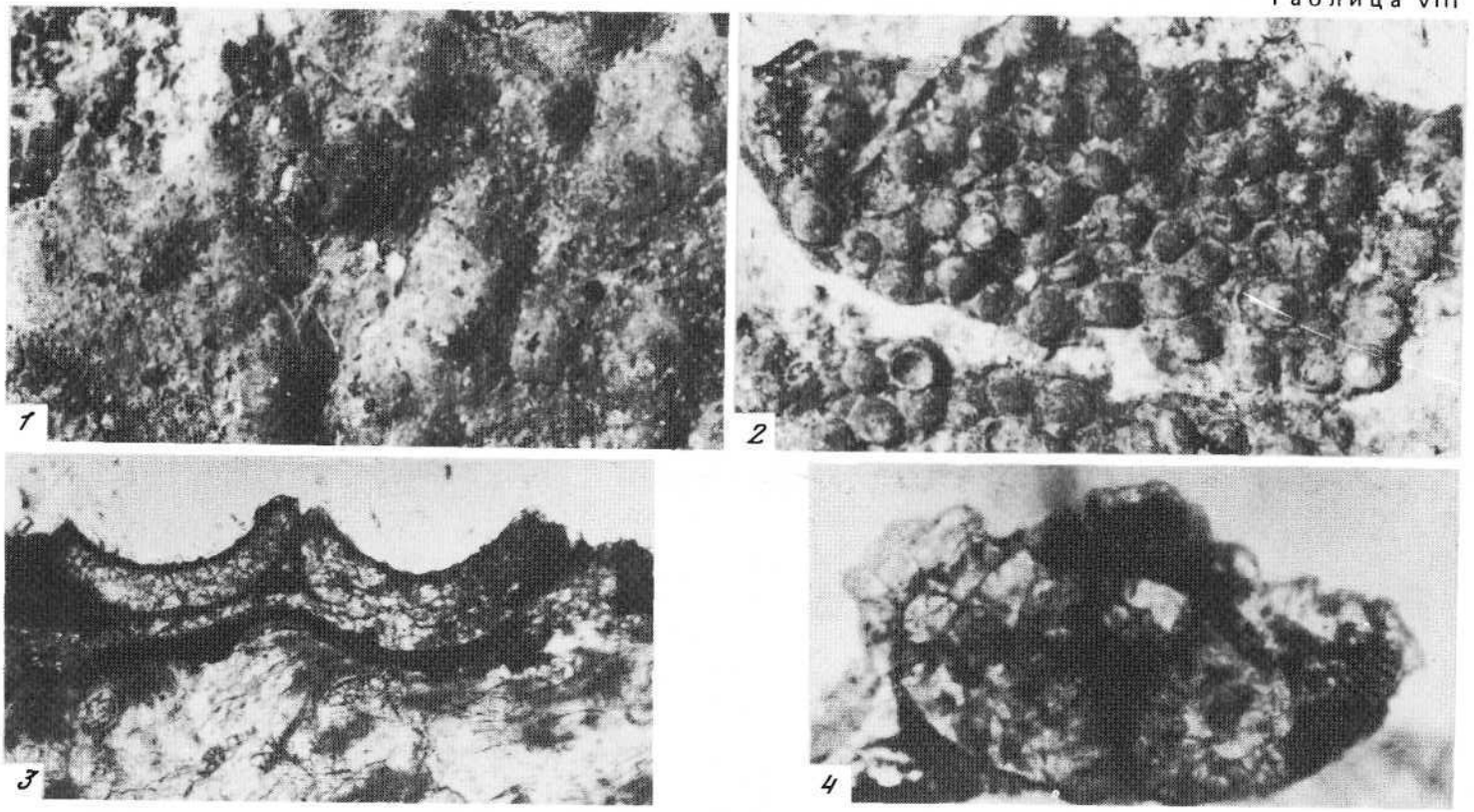


Фиг. 1. Zopherosuchus luceus Tchudinov, sp. nov.

Голотип № 1758/300, фрагменты черепа: *а* – заглазничная часть черепа сбоку (×1), *б* – заглазничная часть черепа сверху (×1), *в* – фрагмент нижней челюсти изнутри (×1), *г* – фрагмент нижней челюсти сверху (×1); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус



Фиг. 1. Venyukovia prima Amalitzky
Голотип № 2793/1, череп: *а* – сверху (×1), *б* – снизу (×1); Оренбургская обл., Ново-Николаевское; верхняя пермь, нижнетатарский подъярус



Фиг. 1–4. Остатки кожного покрова головы Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

1 – экз. № 1758/22, внешний вид мелкобугорчатого рельефа эпидермиса (×15), *2* – экз. № 1758/279, внешний вид кориума с чечевицами, расположенными на соединительной основе (×15), *3* – экз. № 1757/279, продольный разрез двух чечевиц с разрушенными верхними участками (×70), *4* – экз. № 1758/287, диаметральный разрез чечевицы с участком внутреннего сегментированного слоя (×140); Пермская обл., Очерский р-н, Ежово; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус

строении предчелюстных, челюстных, нёбных костей, утраты зубов и развитии рогового чехла у примитивных дицинодонтов-эндоциодонтид, Уотсон пришел к заключению, что венюковия стоит в начале ряда, который через эндоциодонтид ведет к поздним дицинодонтам, показывая вероятный путь последовательных структурных преобразований в черепе дицинодонтов.

Уотсон и Ромер [Watson, Romer, 1956], основываясь на общем близком сходстве строения нижней челюсти венюковиид и дейтерозаврид, пришли к заключению, что венюковииды совершенно определенно показывают промежуточную стадию в развитии дицинодонтов от дейтерозаврид. Однако дейтерозавриды во многих отношениях не менее специализированная, чем венюковииды, ветвь дейноцефалов. Действительно, нижние челюсти дейтерозаврид и венюковиид весьма сходны, но это сходство, присущее в равной мере и другим группам дейноцефалов, может быть прослежено и в строении черепа, где сходство венюковиид с дейтерозавридами менее определенно, чем сходство последних с другими группами дейноцефалов. Венюковия, как было указано, при сходстве с аномодонтами в строении заглазничной и скуловой дуг, форме и удлиненности височных впадин, наличии на челюстных краях ороговения и других признаках отличается далеко ушедшей специализацией зубов при хорошо выраженном контакте предчелюстных и нёбных костей. У некоторых примитивных эндоциодонтид этот контакт не выражен, и предчелюстные кости не соприкасаются с нёбными. В этом отношении род очерия, представитель второго подсемейства венюковиид, показывающий меньшую специализацию зубов и разобщенность предчелюстной и нёбной костей, не сходный с аномодонтами в других признаках, по-видимому, с большим основанием может рассматриваться в ряду аномодонтовых предков.

Ряд интересных замечаний о морфологии венюковиид, их связях с дицинодонтами и о происхождении этих групп высказан Олсоном [Olson, 1962], который имел в распоряжении почти все материалы по венюковиидам. Этот автор рассматривал семейство венюковиид в нашем понимании [Чудинов, 1960] в качестве инфраотряда среди аномодонтов. Олсон отметил, что открытие очерии значительно приближает нас к пониманию происхождения дицинодонтов, указывая возможный источник их происхождения среди пеликозавров. Олсон полагал, что очериины значительно менее прогрессивны в строении черепа и зубов и по времени существования и своим морфологическим особенностям могут быть предками венюковий ишеевского типа[1]. Суммируя дицинодонтовые особенности обоих родов, Олсон указал для очерии менее прогрессивную специализацию, которая в ряде случаев более напоминает специализацию примитивных дицинодонтов, нежели венюковий. В числе общих с дицинодонтами признаков для очерии отмечена глубокая вырезка ниже височной впадины и отчетливая скуловая дуга. У дицинодонтов эта дуга проходит назад в виде расширяющегося гребня и, по-видимому, как указал Олсон, не развита у очерии. На рисунке, приводимом указанным автором [Olson, 1962, p. 188, рис. 68, *d, e, g*], дана наша интерпретация скуловой дуги и височной впадины черепа очерии, которая, как показало переизучение, нуждалась в исправлении. В действительности скуловая дуга у очерии тонкая, стержневидная, не имеет резкого перегиба на границе с височной впадиной и поразительно сходна с ее положением у венюковии и дицинодонта. Это сходство усиливается у очерии и удлиненностью заднего отдела височной впадины, которая на прежней реконструкции ошибочно показана короткой. У очерии отмечена бо́льшая, чем у дицинодонтов, ширина теменной области, редукция которой, по-видимому, отмечает пути преобразования этой области у прогрессивных дицинодонтов. Сходство между этими родами также проявляется в клиновидной форме заднелобной кости и небольших расширениях переднелобной. Теменное отверстие у дицинодонтов смещено вперед, отличается меньшими размерами и даже у примитивных дицинодонтов лишь слегка приподнято над теменной областью. У очерии (и у венюковии) нет предтеменной кости, и если сходство

[1] Здесь Олсон, следуя Ефремову [1940а, 1954а], исходил из существования двух разновозрастных видов рода Venyukovia.

отражает реальные родственные связи, то предтеменная кость, как предполагает Олсон, появилась независимо у горгонопсий и дицинодонтов. Сходство очерии с дицинодоном прослеживается и в строении нёба, причем у первого тип строения нёба в большей степени близок к таковому у пеликозавров. Сходство эдафозавроидных пеликозавров и казеид с дицинодонтами, объяснявшееся ранее преимущественно конвергенцией, с открытием очерии приобретает большее значение в смысле установления действительных родственных связей. Очерия не только дицинодонтоподобное животное, она имеет также много особенностей казеид и эдафозавроидных пеликозавров. В связи с этим Олсон высказал два предположения. В первом аномодонты ведут начало от основания ствола терапсид, подобно другим терапсидам в ветви, которая примыкает к горгонопсиям. Общее основание тех и других представлено сфенакодонтами. Эта наиболее обычная точка зрения отчасти обоснована развитием ангулярного лепестка (lamina reflexa) угловой кости в различных группах терапсид. Однако положение осложняется тем, что ангулярный лепесток неизвестен у эотитанозухид и очерии и имеется у венюковиин, как и в других семействах эотериодонтов.

Второе предположение, к которому склоняется Олсон, имеет в виду полифилию терапсид и затрагивает вероятность происхождения аномодонтов от казеидных пеликозавров в линии, близкой к казеидам, где от пеликозавроидных предков отделилась ветвь близких к очерии форм, независимо от предков горгонопсий и бритоподид. В строении черепа казеид и очериин имеется ряд общих морфологических особенностей. Прежде всего в сходстве, размере и положении височных впадин. Вентральное положение сочленовной области челюстной развито у казеид в начальной стадии и вырезка ниже височной впадины еще не углублена. Сходство очевидно и в плане строения покровных костей крыши черепа. Большинство различий имеют у казеид отношение к специализации носовой области. Очерия занимает более или менее промежуточное положение между крайними отклонениями в размере и в строении теменной области. Теменное отверстие очень большое у казеид, промежуточное у очерии и менее крупное и смещенное вперед у дицинодонтов. Строение нёба очерии также промежуточное между казеидами и дицинодонтами, но ближе к его строению у казеид. Однако особенности строения нёба, как указывает Олсон, менее определенны по сравнению с особенностями формы черепа, его покровных костей и височных впадин. Отмечая большое сходство морфологических особенностей казеид и очерии, с одной стороны, с дицинодонтами – с другой, Олсон полагал, что значение этих аргументов в рассмотрении действительных родственных связей в какой-то мере остается произвольным. По его мнению, наилучшая интерпретация – полагать очерию наиболее близкой к предкам дицинодонтов. Близкие к очерии формы произошли в ветви, близкой к казеидам, которая имела отношение к сфенакодонтам только через предков офиакодонтов. Наиболее противоречит этому заключению присутствие ангулярного лепестка в нижней челюсти терапсид и у сфенакодонтных пеликозавров. Второе предположение требует признания независимого появления ангулярного лепестка в отдельных линиях пресмыкающихся. Вероятность этого параллельного развития находит также подтверждение при рассмотрении функциональной природы ангулярной области.

По поводу этих взглядов Олсона, повторенных им позднее [Olson, 1968], следует напомнить критические высказывания Ромера [Romer, 1969]. Сходство венюковиоидей и казеид – двух групп зверообразных, имеющих тенденцию к растительноядному способу питания, представляется Ромеру конвергентным. Представление о казеидном происхождении аномодонтов предполагает независимое появление в разных группах терапсид ангулярного лепестка угловой кости (последний отсутствует у казеид, имеется у венюковии и неизвестен у очерии). Наличие ангулярного лепестка Ромер рассматривает как очень важную эволюционную особенность, появление которой у потомков казеид представляется маловероятным. Поэтому Ромер не видит оснований полагать терапсид полифилетической группой.

Довольно близкая интерпретация морфологических особенностей венюковиид дана Бунстрой [Boonstra, 1963a], который рассматривал подсемейства очерии и веню-

ковиин в виде самостоятельных семейств в инфраотряде Dicynodontia. В числе примитивных для венюковиид особенностей Бунстра ошибочно приводит длинную слезную кость, а среди неспециализированных (прогрессивных) особенностей ошибочно указывает редукцию вентральных гребней поперечных ветвей крыловидных костей. Бунстра верно отметил, что венюковиины представляются специализированными формами, довольно рано отделившимися от ветви дицинодонтов. Морфологические особенности очериин также указаны верно и, исходя из них, Бунстра считает, что очерия морфологически лежит на прямой линии развития поздних дицинодонтов, но вследствие своего стратиграфического положения не может стоять в ряду прямых предков. Указанный автор не пояснил это заключение, но, очевидно, руководствовался распространением дицинодонтов в зоне Tapinocephalus, из которой происходят и все остатки южноафриканских дейноцефалов. Сравнивая типы строения черепа венюковиид со строением черепа сфенакодонтных пеликозавров (Dimetrodon), Бунстра связывает происхождение венюковиид со сфенакодонтами и указывает, что очерия представляет, вероятно, промежуточную стадию между сфенакодонтами и дицинодонтами.

Таким образом, две точки зрения на происхождение венюковиид и дицинодонтов предлагают два различные пути: один – в линии, близкой к казеидам, другой – в линии сфенакодонтных пеликозавров. По-видимому, оба представления в конечном счете исходят из недостаточных данных, которые, естественно, не могут привести к однозначному ответу о истоках происхождения венюковиид. Кроме того, по мнению автора, глубоко терапсидная и к тому же в значительной степени "дицинодонтовая" специализация венюковиид далеко отделяет их от пеликозаврового уровня эволюционного развития. Переизучение очерии показало ее более, нежели предполагалось ранее, дицинодонтовый облик в скуловой дуге и удлинении височных впадин, что сразу же "отбрасывает" очерию от казеид или сфенакодонтов к венюковии и дицинодонтам. У очерии и венюковии, как отмечено, нет предтеменной кости. У второй хорошо развит ангулярный лепесток, и при очень близком сходстве этих родов трудно предположить его отсутствие у очерии. Наконец, сходство очерии с бритоподидами и, возможно, в меньшей степени с тапиноцефалидами и дейтерозавридами, по-видимому, более сближает очериин с истоками дейноцефалов в продолжении сфенакодонтовой линии развития.

Если вопрос о происхождении остается достаточно спорным, то их близкое родство с дицинодонтами не вызывает сомнений. Это родство было подчеркнуто всеми исследователями, имевшими отношение к этим материалам, причем до открытия очерии предками дицинодонтов рассматривали венюковию. Открытие очерии, менее специализированной, как правильно отметил Олсон, чем венюковия, и поэтому более удовлетворяющей особенностям предковых для дицинодонтов форм, дает для этого достаточные основания.

В связи с вопросом о родственных взаимоотношениях венюковиоидей и дицинодонтов представляют интерес недавние данные Барри [Barry, 1970] об открытии примитивных дицинодонтов, происходящих, возможно, из свиты экка. Согласно Барри, новые дицинодонты характеризуются следующими особенностями. 1. Парным сошником. 2. Слабым развитием нёбных отростков предчелюстных костей. 3. Значительным развитием поперечных гребней крыловидных костей. 4. Наличием в слуховой кости крупного отверстия, отсутствующего у дицинодонтов из зоны Tapinocephalus. 5. Широким основанием верхней крыловидной кости. Первая особенность присуща пеликозаврам и венюковии и не отмечена у очерии. По развитию нёбных отростков предчелюстной кости и птеригоидных гребней новые дицинодонты занимают промежуточное положение между очерией и венюковией, с одной стороны, и между дицинодонтами зоны Tapinocephalus – с другой. В целом перечисленные особенности, как отмечает Барри, примитивны и дают основание рассматривать новых дицинодонтов как прямых предков для дицинодонтов зоны Tapinocephalus.

Эти данные также подтверждают, что предками дицинодонтов являются формы, весьма близкие к очерии. Переизучение очерии, предпринятое автором, вскрыло более

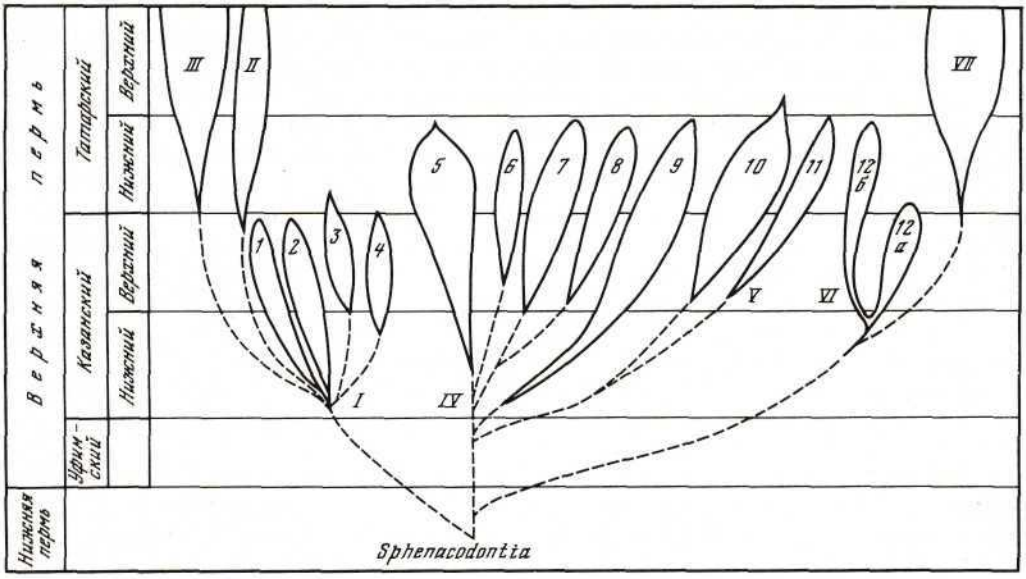


Рис. 74. Филогенетическая схема терапсид. Надотряд Theriodontia

I – отряд Eotheriodonta, семейства: *1* – Biarmosuchidae, *2* – Eotitanosuchidae, *3* – Phthinosuchidae, *4* – Phthinosauridae; II – отряд Gorgonopia, III – отряд Eutheriodontia. Надотряд Deinocephalia; IV – отряд Titanosuchia, семейства: *5* – Brithopodidae, *6* – Deuterosauridae, *7* – Anteosauridae, *8* – Titanosuchidae, *9* – Estemmenosuchidae; V – отряд Tapinocephalia, семейства: *10* – Tapinocephalidae, *11* – Styracocephalidae. Надотряд Anomodontia: VI – отряд Venyukoviamorpha; подсемейства: *12а* – Otsdheriinae; *12б* – Venyukoviinae; VIII – отряд Dicynodontia

дицинодонтовый облик черепа в строении скуловой дуги и удлинении височных впадин. Эти особенности уменьшают сходство очериин с казеидами и сфенакодонтами и резко приближают первых к дицинодонтам.

Таким образом, имеющиеся факты убедительно показывают, что подсемейство очерии может быть поставлено в начале ветви, ведущей к дицинодонтам. В этом случае венюковиины представляются более специализированной и поздней боковой ветвью, исчезнувшей одновременно с поздними дейноцефалами. Происхождение очерин менее ясно. Их сходство с дейноцефалами (бритоподидами и в меньшей степени с дейтерозавридами и тапиноцефалидами) позволяет сближать истоки тех и других в продолжении сфенакодонтовой линии развития.

Отчетливая дивергенция в трех ветвях терапсид – териодонтах (эотериодонтах), дейноцефалах и аномодонтах (венюковиоидеях) в наиболее ранней очерской фауне показывает, что обособление этих групп проходило на дотерапсидном уровне, связанном, по-видимому, с раннепермской эпохой.

Открытие очериин, предковых или близких к предкам дицинодонтов, естественно вызывает вопрос о центре происхождения дицинодонтов. Очериины известны пока лишь в единственном пункте в верхнеказанских отложениях европейской части СССР. Разумеется, ни в этих отложениях, ни даже в более поздних нижнетатарских отложениях этого региона дицинодонты неизвестны. В то же время они уже многочисленны и весьма разнообразны в зоне Tapinocephalus, где они сопровождаются дейноцефалами, близкими к ишеевским, и в более поздних отложениях СССР и Южной Африки. Таким образом, геологическое распространение пермских дицинодонтов не противоречит тому, что возможный источник их происхождения – восток Русской платформы. Отрывочность данных о распространении ранних аномодонтов также не противоречит этому предположению, и дицинодонты, возникшие от очериин, уже к концу позднепермской эпохи стали одной из наиболее распространенных групп терапсид.

Рассмотренные филогенетические отношения показаны на рис. 74.

Первая половина позднепермской эпохи знаменуется широкой дивергенцией терапсид, положивших начало массовому освоению наземных обстановок. В ходе этой дивергенции ранние терапсиды формируют многие из основных экологических типов, многократно повторенных позднее на других уровнях организации в других группах наземных позвоночных. Эта экологическая дифференциация отчетлива не только в крупных группах, но и в группах ранга семейств.

Эотериодонты. Активные хищные терапсиды с узким и высоким клиновидным черепом, лишенным пахиостоза. Глазницы довольно крупные, часто с кольцом склеротики. Клыки крупные, уплощенные с боков, заклыковые зубы с острыми ножевидными коронками. Нёбо покрыто многочисленными мелкими зубами. Поперечные гребни крыловидных костей высокие, исключающие боковую подвижность нижней челюсти. Височные впадины сравнительно крупные, вмещающие мощную аддукторную мускулатуру. Затылочная поверхность черепа вместе с затылочным мыщелком указывают на слабый угол наклона черепа вниз относительно шеи.

Биармозухиды – очень легкие, подвижные мелкие хищники до 1,5 м длиной. Клыки острые, кинжаловидные, слабо изогнутые и достигают края подбородочного выступа. Заклыковые зубы мелкие и острые. Шея длинная, туловище заметно сжато с боков, хвост длинный, тонкий. Конечности длинные, лапы мощные с сильно изогнутыми когтями. Биармозухиды, по-видимому, полуводные животные, питавшиеся рыбой или другой сравнительно мелкой животной добычей. Были, вероятно, обитателями непосредственно приближенных к рекам участков типа дельтовых русел.

Близкий к биармозухидам тип легкого наземного хищника представляют сравнительно малоизвестные фтинозухиды. Они обладали несколько более укороченной мордой и мощными заклыковыми зубами.

Эотитанозухиды – крупные и очень крупные наземные хищники с высоким черепом и узкой мордой. Предклыковые зубы с отогнутыми кзади вершинками, клыки саблевидные изогнутые, заклыковые зубы мощные кинжаловидные. Череп эотитанозуха еще сильно напоминает череп сфенакодонтного пеликозавра диметродона, отражая не только родство, но и, по-видимому, сходные условия существования. Эотитанозухи – довольно крупные хищники более 2 м длиной. Охотились за крупной добычей в прибрежных зарослях. Возможно, на твердый характер пищи указывают притупленные и сглаженные концы верхних клыков, наблюдаемые на типовом экземпляре Eotitanosuchus olsoni Tchudinov. Интересно также, что лингвальные стороны клыков несут отчетливую площадку истирания о край нижней челюсти. На этом же экземпляре отмечены остатки фоссилизированных кожных покровов, подчеркивающие отсутствие на черепе роговых чешуй, свойственных современным пресмыкающимся.

Другой эотитанозухид представлен очень крупным наземным хищником – ивантозавром, не уступающим по величине иностранцевиям северодвинской фауны. Необычная длина и саблевидность клыков у ивантозавра явно не соответствует высоте нижней челюсти и, таким образом, верхние клыки были опущены очень низко по отношению к краю нижнечелюстного симфиза, напоминая их положение и гипертрофированное развитие у горгонопсий – рубиджеид, иностранцевий и саблезубых млекопитающихся – махайродонтин, особенно у рода Smilodon. По-видимому, среди древнейших наземных позвоночных род Ivantosaurus является одним из прототипов "саблезубых" адаптаций крупнейших наземных хищников, которые впоследствии были конвергентно повторены сначала у поздних горгонопсий в конце позднепермской эпохи и, наконец, у хищных млекопитающих.

Подобно иностранцевии, составляющей со скутозавром естественную пару антагонистов – хищника и растительноядного животного, ивантозавр сосуществовал с эстеменозухом, занимая весьма близкую экологическую нишу в верхних участках дельт, богатых растительностью.

Дейноцефалы. В экологическом отношении – наиболее разнообразная катего-

рия ранних терапсид, включающих как сравнительно мелких наземных хищников, величиной с крупного современного варана, так и очень крупных, мало подвижных и тяжело построенных растительноядных животных, соизмеримых с бегемотом.

Одной из наиболее примечательных внешних особенностей дейноцефалов, накладывающей специфический отпечаток на строение и облик черепа и определившей название группы, является пахиостоз, или утолщение костей в крыше черепа (и посткраниальном скелете), не носящее патологического характера[1]. Природа пахиостоза не ясна, и он выступает как следствие причин, о которых можно лишь гадать. Вместе с тем пахиостоз одинаково присущ титанозухиям с той лишь разницей, что у первых он проявляется обычно в виде отчетливых выростов или обособленных утолщений, а у тапиноцефалий – распределяется более равномерно в крыше черепа. По-видимому, пахиостоз не связан со способом питания и встречается как у растительноядных, так и у хищных дейноцефалов. Бунстра [Boonstra, 1956] предполагает, что усиление пахиостоза в индивидуальном развитии идет параллельно его усилению в развитии дейноцефалов и, следовательно, представляет эволюционную особенность. В отдельных случаях, действительно, можно говорить о усилении пахиостоза в индивидуальном развитии (как это наблюдается на серийном материале по Anoplosuchus tenuirostris Tchudinov), когда с возрастом идет утолщение определенных участков крыши черепа и теряются швы между соседними костями. Более проблематичен вопрос о общем нарастании пахиостоза в историческом развитии дейноцефалов. Возможно, подобная тенденция имеет место, однако у ранних дейноцефалов, таких как эстемменозухиды, пахиостоз уже показывает свое "максимальное" выражение, причем в более резких и причудливых формах по сравнению с его "умеренным" проявлением у южноафриканских титанозухий. Вполне допустимо, что в ряде случаев это совершенно "излишний" расход костного вещества, не оправданный биомеханикой строения черепа, связан со сверхспециализацией, выходящей за пределы признаков, первоначально имевших приспособительное значение. Для этих случаев можно предполагать, что "вспышки" пахиостоза в развитии дейноцефалов были одним из факторов, способствующих вымиранию особенно таких специализированных семейств, как эстемменозухиды или тапиноцефалиды. Бунстра [Boonstra, 1968] называет этот пахиостоз патологическим и вполне определенно связывает с ним вымирание южноафриканских дейноцефалов перед концом времени Tapinocephalus.

Л.К. Габуния [1969] предполагает, что в экстерминации (уничтожении) дейноцефалов решающую роль играли также появившиеся в начале позднепермской эпохи териодонты и аномодонты, обладавшие многими преимуществами перед дейноцефалами[2]. Действительно, в ранних дейноцефаловых фаунах имеются териодонты и аномодонты. Первые включают очень крупных хищников эотериодонтов, например ивантозавров–экологических предшественников крупных горгонопсий. Однако число остатков их по отношению к крупным растительноядным дейноцефалам в ежовском местонахождении говорит о том, что они были редкими формами. Об этом же косвенно свидетельствуют аналогичные северодвинские захоронения, в которых преобладают растительноядные формы. Аномодонты ранней дейноцефаловой фауны, представленные очень мелкими животными других экологических ниш, очевидно, не имели прямого отношения к экстерминации крупных растительноядных дейноцефалов. Присутствие териодонтов и аномодонтов в поздних дейноцефаловых фаунах также проливает мало света на исчезновение крупных хищных титанозухий типа бритоподид или антеозаврид, имевших характерное для всей группы развитие экцессивных структур.

Экцессивную природу подобных структур на примерах других групп ископаемых

---

[1] В отличие от пахиостоза, связанного с патологическими нарушениями в микроструктуре костей, пахиостоз у ранних терапсид (и у других групп ископаемых позвоночных) Кайзер [Kaiser, 1969] называет псевдопахиостозом. Однако палеонтологи используют обычно первый термин.

[2] Этот автор допускает, что исчезновение дейноцефалов, растительноядные формы которых служили, вероятно, добычей для горгонопсов, также ускорило угасание последних. Это допущение не объясняет исчезновения в конце позднепермской эпохи крупных и наиболее специализированных горгонопсий, отделенных от исчезновения дейноцефалов большим промежутком времени.

позвоночных Л.Ш. Давиташвили [1961] склонен связывать с вторичными половыми признаками. Так, этот автор считает,что покрытые роговым веществом костные выросты в носовой и префронтальной области черепа цератозавра показывают, что теория полового отбора в состоянии объяснить происхождение не только экцессивных органов, но и ориментов, которые кажутся совершенно лишенными адаптивного значения. В этом смысле череп эстеменозуха, в избытке снабженный экцессивными структурами, представляет наиболее благодарный образец для этологического анализа. Однако в этом случае экцессивные структуры практически в равной мере свойственны самцам и самкам; остатки же кожных покровов показывают, что костные выросты черепа и "рога" были покрыты мягкой и тонкой кожей и не несли эпидермальных роговых образований. Часть этих структур (например, надглазничные выросты или надвисочные выросты, прикрывающие челюстную мускулатуру) могла иметь защитную функцию. Тем не менее представляется мало объяснимым наличие в лобно-теменной области черепа эстеменозуха, достигающей более 100 мм толщины, дополнительных костных "рогов", также прикрывающих эту надежно защищенную область. С этих же позиций, по-видимому, еще менее объяснима защитная функция пахиостоза в черепе южноафриканского рода Criocephalus, у которого при сравнительно небольшом черепе мозговая полость прикрыта костной "броней" более 300 мм толщины.

Бритоподиды – среднего размера и крупные, до 3 м длиной, подвижные наземные хищники. Пахиостоз крыши черепа от очень слабого до умеренного, наблюдаемого чаще у крупных хищников. Посткраниальный скелет легкий, стройный. Шея короткая, туловище и хвост длинные. Лапы мощные, когтистые.

Одним из типичных и наиболее полно известных представителей семейства является титанофонеус – довольно крупный хищник с легким черепом, практически лишенным пахиостоза (рис. 75). Орлов [1958] указывает, что предклыковые зубы и клыки титанофонеуса, направленные косо вперед, вряд ли были хорошо приспособлены для разрывания на части сухопутной добычи вроде взрослых тапиноцефалий –мосхопсов, превосходящих величиной самого хищника. Редкие и слабые заклыковые зубы не приспособлены для измельчения пищи, перекусывания грубой кожи и связок крупных пресмыкающихся , а скорее пригодны для удержания добычи. Лингвальные гребни на краях предклыковых зубов отчасти были режущими и несли слабые пятки. В целом предклыковые зубы и клыки титанофонеуса были хватательными. Нёбные зубы, вероятно, были приспособлены для пронзания и раздавливания добычи, частично и для удержания. По-видимому, этой же цели служили и массивные поперечные отростки крыловидных костей, снабженные зубами.

Очень характерны, как подчеркивает Ю.А. Орлов, длинные, стройные и сильные конечности титанофонеуса. Плечо с предплечьем и бедро с голенью конвергентно сходны с крокодильями. Кисть и стопа относительно очень широкие и при наличии перепонки между пальцами лапы титанофонеуса могли быть хорошо приспособлены и для плавания и для передвижения по влажному побережью рек и озер. Все это, по мнению Орлова, позволяет предполагать для титанофонеуса приспособленность к полуводному образу жизни и питанию некрупной добычей – мелкими земноводными и пресмыкающимися, и, возможно, моллюсками. Последнее, по нашему мнению, мало вероятно, поскольку не находит подтверждения в особенностях строения зубов.

Несколько другая адаптация более крупного и малоподвижного хищника представлена долиозавриском. Орлов отмечает для него небольшие заклыковые зубы, слишком слабые для размеров черепа и указывает, что эти зубы вместе с нёбными приспособлены скорее для удержания пищи, чем для ее измельчения. По мнению этого автора, ямки на нёбе для вершин нижнечелюстных заклыковых зубов, ложащихся внутрь от верхних, могут указывать на сильное ороговение эпителия нёба и полости рта вообще.

Весьма интересно указание Орлова на массивность костей крыши черепа долиозавриска. На первый взгляд, как пишет этот автор, она могла бы иметь причиной механическую нагрузку со стороны переднего конца черепа. Но, как известно, эта массивность у южноафриканских дейноцефалов еще намного сильнее и, главное, слишком велика,

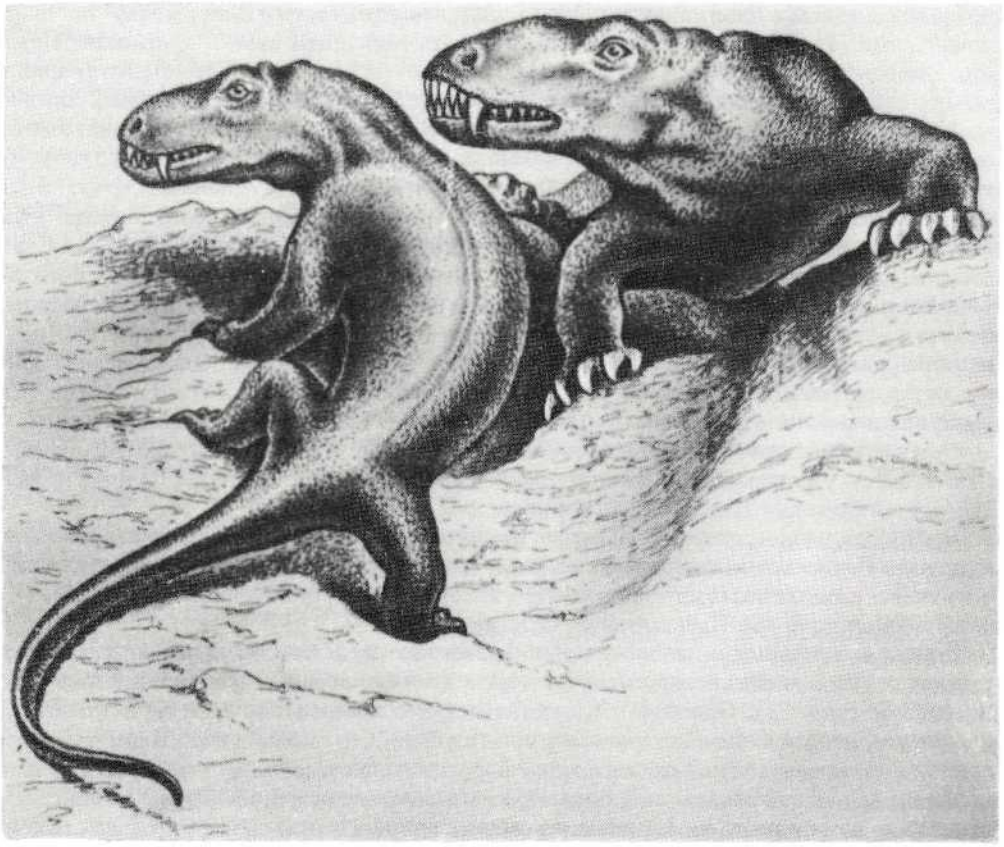


Рис. 75. Titanophoneus potens Efremov
Реконструкция внешнего вида (Ефремов, 1940); Татарская АССР, Ишеево; верхняя пермь

чтобы в ней можно было видеть отражение механической нагрузки. По-видимому, мы имеем дело с явлением пока не выясненного адаптационного характера, какой-то специализации, нашедшей свое крайнее выражение у южноафриканских дейноцефалов, например у Anteosaurus. С сильной бугристостью утолщенных участков крыши черепа долиозавриска Орлов связывает возможное присутствие грубой, сильно ороговевшей кожи. Этот автор указывает также, что аналогичное утолщение костей крыши черепа отмечено у рода Pachycephalosaurus из орнитисхий.

Бритоподиды дают и другой тип наземных адаптаций, наблюдаемый у сиодона или археосиодона. Череп первого небольшой, сравнительно низкий, со слабо удлиненной лицевой областью и не имеет заметных костных утолщений. Предклыковые зубы небольшие, с обычными лингвальными косыми гребнями, но клыки мощные и изогнутые так, что вершина коронки по отношению к корневой части расположена под прямым углом. Очевидно, такие клыки более пригодны для разрывания добычи на части и для удержания ее. Иногда, как отмечает Орлов, клыки обломаны или стерты до оснований. Заклыковые зубы с очень короткими часто тупоконическими коронками, несущими косые площадки истирания. В нижней челюсти заклыковые зубы иногда сдвоены. На твердый характер пищи указывают, по-видимому, и нёбные зубы, часто стертые до оснований. Исходя из этих особенностей, Орлов предполагает, что сиодон был всеядным хищником и вел, вероятно, сумеречный или ночной образ жизни.

Близкий к сиодону археосиодон характеризуется крупными размерами, утолщенностью костей крыши черепа, более мощными клыками и дифференцировкой зубов на

нёбных и крыловидных костях. Весьма характерно, что и у археосиодона (как видно на типовом экземпляре Archaeosyodon praeventor Tchudinov) клыки могут быть стерты почти до края челюсти, и это, вероятно, также указывает на твердый характер пищи. Этот тип адаптации, свойственный сиодону и заметно усиленный у археосиодона, обладавшего очень мощными челюстями, позволяет предполагать, что такие животные могли быть и всеядными ночными хищниками, нападавшими на крупную спящую добычу, и падалеядными. Очевидно, они были обитателями приречных участков суши, в изобилии населенных наземными позвоночными.

По образу жизни близок к сиодону и археосиодону нотосиодон, имевший заметно утолщенную (типично пахиостозную) крышу черепа, крупные, сближенные и резко очерченные в верхних участках височные впадины, вмещавшие мощную мускулатуру.

Южноафриканские хищные титанозухии – антеозавриды сходны с британоподидами, особенно такими, как долиозавриск, но отличались заметно большим развитием пахиостоза.

Необычную для британоподид, и вообще для терапсид, адаптацию показывает род Chthomaloporus. Его исключительная редкость в захоронении и морфологические особенности в строении тазового пояса и крестцовой области говорят о подвижном, типично наземном животном, обладающим легким и сжатым с боков туловищем. В целом эти особенности подчеркивают не только наземность животного, но и его способность к "бипедальному" передвижению, т.е. характеризуют появление новой для наземных позвоночных экологической адаптации, впервые осуществленной у терапсид.

Дейтерозавриды представляют интерес для понимания происхождения тапиноцефалоидной специализации дейноцефалов. Ефремов [1954а] указывает, что передние зубы дейтерозавра с режущими гребнями и пятковидными лингвальными уступами построены совершенно точно по типу передних зубов растительноядных дейноцефалов – тапиноцефалид и хорошо приспособлены для усвоения растительной пищи. Вместе с тем у дейтерозавра имелись крупные, овальные в сечении клыки, которые в отличие от хищников не снабжены острыми пильчатыми краями. Заклыковые зубы дейтерозавра показывают промежуточное строение между аналогичными зубами титанозухий и тапиноцефалий. Согласно Ефремову, строение зубного аппарата дейтерозавра наглядно показывает возникновение типичных растительноядных зубов тапиноцефалид из первично дифференцированной зубной системы хищных титанозухий.

Эстеменозухиды – растительноядные титанозухии, включающие как сравнительно мелких, около 1,5 м длиной, так и очень крупных, тяжело построенных и малоподвижных животных около 4 м длиной. Глазницы сравнительно небольшие, направленные в стороны и вперед. Верхняя часть затылка наклонена назад и вместе с затылочным мыщелком указывает на значительный наклон черепа вниз. Нёбо, а иногда и сошники покрыты мелкими зубами. Предклыковые зубы и клыки расположены в виде полукруга и образуют мощный аппарат, хорошо приспособленный для захватывания мягкой растительной пищи. Эстеменозухиды были, по-видимому, полуводными обитателями, находившими обильную пищу вблизи берегов.

По внешнему облику одним из примечательных родов семейства является "страшноголовый" эстеменозух, оправдывающий в наибольшей мере название дейноцефалов (рис. 76, 77). Действительно, характером экцессивных структур и степенью развития пахиостоза крыши черепа оба вида эстеменозуха превосходят более поздних южноафриканских титанозухий. Внешним видом череп эстеменозуха отдаленно сходен с черепом современного африканского бородавочника (Phacochoerus aethiopicus; (рис. 78)) или широко распространенного олигоценового энтелодона (Entelodon magnus) из свинообразных. Интересно, что сходство с последним прослеживается и в нижней челюсти эстеменозуха, имеющей, как у энтелодона, внешние костные выросты в виде валикообразных утолщений. В конце концов, не исключено, что все эти экцессивные и мало объяснимые "украшения" черепа, негомологичные по происхождению, имеют, как указывает Давиташвили [1961], одну существенную функцию – вторичнополовых признаков.

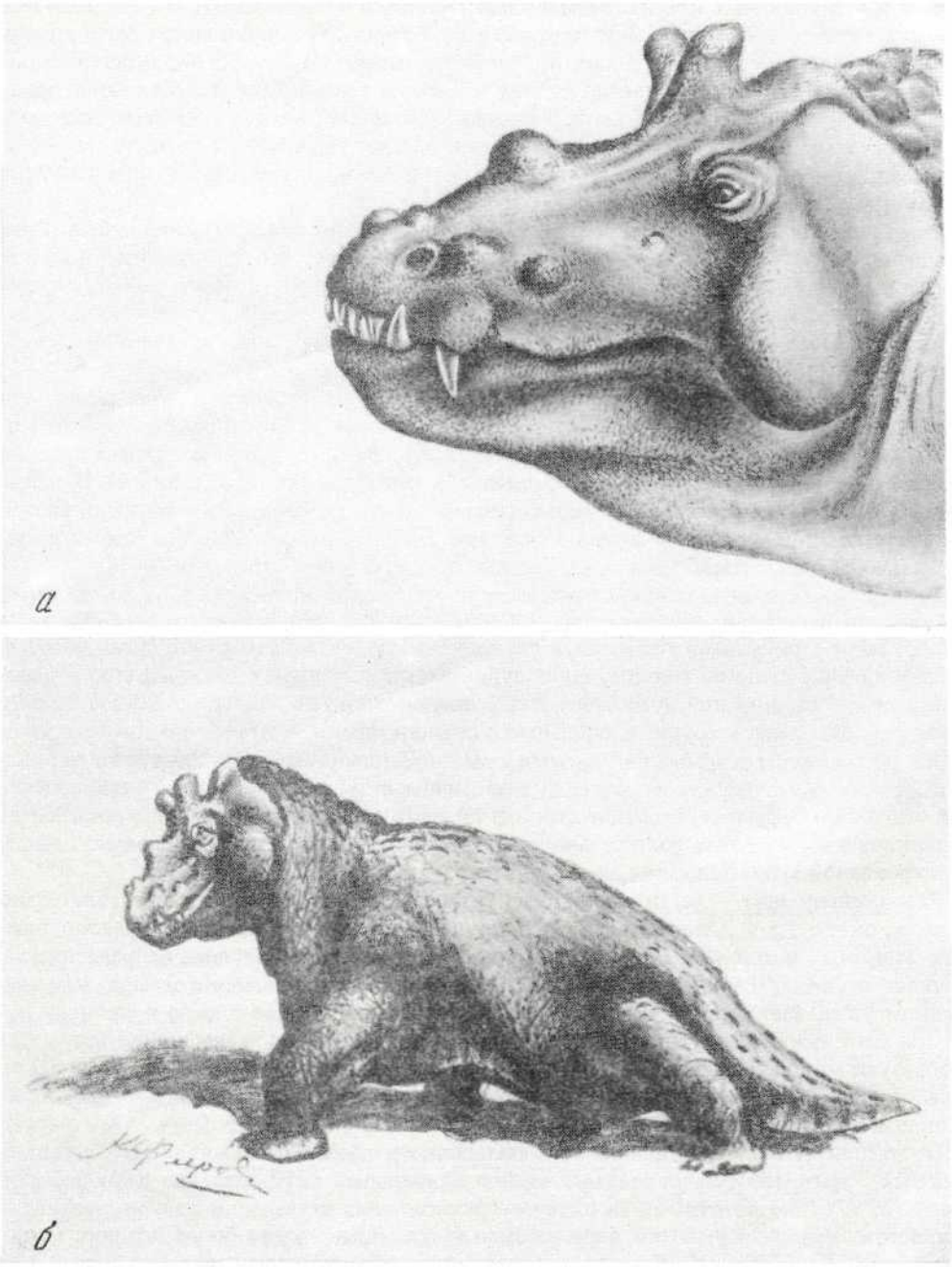


Рис. 76. Estemmenosuchus uralensis Tchudinov

а – реконструкция головы, рисунок К.К. Флерова (Орлов, 1968), *б* – реконструкция внешнего вида, рисунок К.К. Флерова (Tchudinov,1965); Пермская обл., Очерский р-н, д. Ежово, верхняя пермь

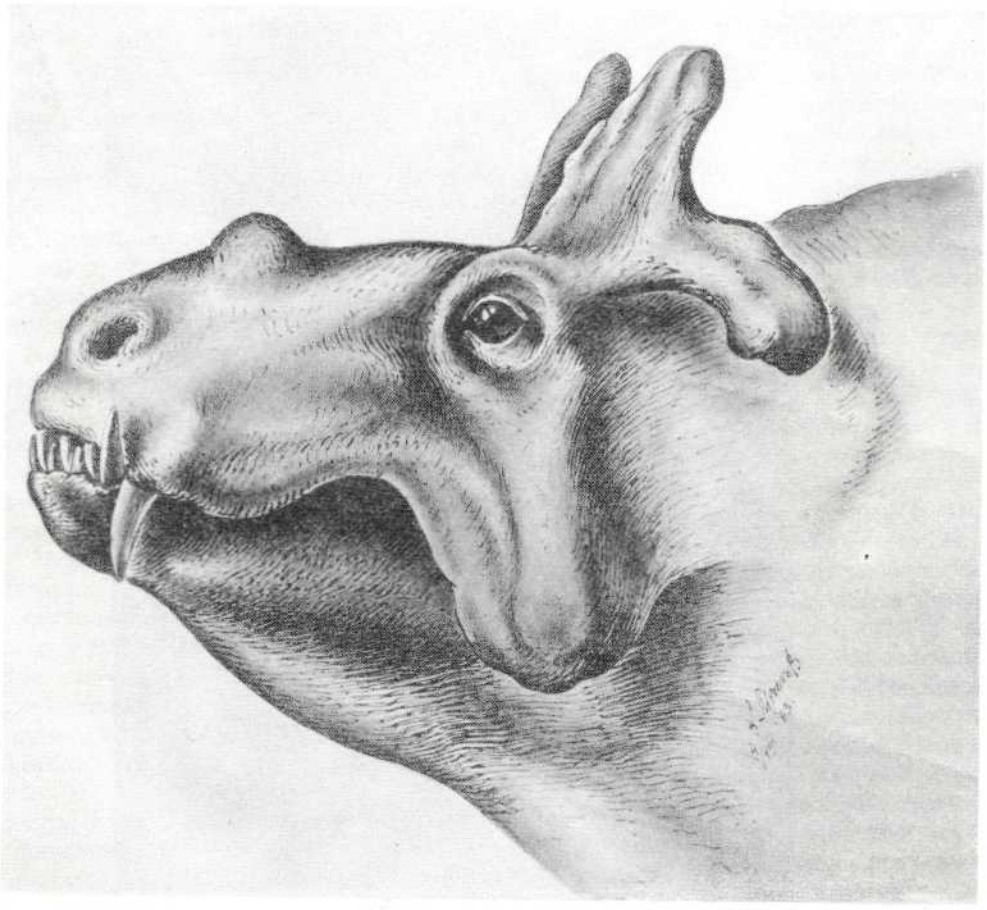


Рис. 77. Estemmenosuchus mirabilis Tchudinov

Реконструкция головы, рисунок К.П. Мешкова (Tchudinov, 1965); Пермская обл., Очерский р-н, д. Ежово; верхняя пермь

Туловище эстемменозуха – широкое, бочковидное, с коротким хвостом и очень широкими мощными лапами, по-видимому, хорошо приспособленными для плавания и передвижения по увлажненному грунту. Весьма показательно, что у одного из видов эстемменозуха (Estemmenosuchus uralensis Tchudinov) в соответствии с общей массивностью и тяжестью скелета и тела типичные для дейноцефалов глубоко амфицеальные тела позвонков в туловищной области становятся псевдоплатицельными, сохраняя лишь очень небольшие воронковидные углубления для хорды.

Кожные покровы эстемменозуха были мягкими, без эпидермальных роговых образований. Все в целом, включая строение зубного аппарата, приспособленного для захватывания, отрывания растительной пищи, показывает, что эстемменозухи были животными "амфибиотического" образа жизни и в этом отношении весьма напоминали современных бегемотов (рис. 79).

Строением щечных зубов, общей формой тела, постановкой конечностей и их общей формой эстемменозухиды весьма похожи на более поздних пермских парейазавров. Это сходство усиливается у тех и других наличием кожных окостенений в виде бляшек у парейазавров или сросшихся лепешковидных образований, расположенных у аноплозуха, по-видимому, над крестцовой областью. Это позволило предполагать [Чудинов, 1960], что эстемменозухиды и другие дейноцефалы подобного типа были экологическими предшественниками парейазавров.

Рис. 78

Рис. 79

Рис. 78. Phacochoerus aethiopicus Pallas
Голова (Stanek, 1960); Африка, современный

Рис. 79. Hippopotamus amphibius Linnaeus
Внешний вид (Stanek, 1960); Африка, современный

Представление о эстемменозухидах как о животных, конвергентно сходных с парейазаврами и адаптированных к близким условиям существования, приложимо, по-видимому, к многим южноафриканским и приуральским растительноядным дейноцефалам. В дополнение этому совершенно отчетливая стратиграфическая изоляция дейноцефаловых и парейазавровых комплексов в русских местонахождениях и различные эволюционные уровни этих фаун также наводят на мысль, что растительноядные дейноцефалы были экологическими предшественниками парейазавров. Однако в Южной Африке дейноцефалы и парейазавры сосуществовали на протяжении значительного отрезка времени Tapinocephalus, если верны наблюдения о совместном захоронении скелетных остатков. В этом случае подразумевается сосуществование двух близких и, очевидно, экологически мало совместимых адаптаций. Для длительного промежутка времени подобное равновесие представляется сомнительным.

Несколько иную, отчасти тапиноцефалоидную специализацию, можно видеть у другого представителя семейства – аноплозуха, который сходен с эстемменозухом, но отличается более широкой мордой, менее резко выраженными клыками, меньшим числом щечных зубов и довольно умеренным пахиостозом, развитым преимущественно в лобно-теменной области. Аноплозухи – менее тяжелые и крупные животные, около 3 м длиной, обитали, очевидно, в более высоких по течению и удаленных от берегов участках. Об этом же говорит и длительный путь транспортировки скелетных остатков.

Весьма интересно, что одна из наиболее полно сохранившихся нижних челюстей аноплозуха (№ 1758/227) показывает прижизненные повреждения, не наблюдавшиеся ранее у дейноцефалов. Ветви нижней челюсти по бокам от щечных зубов, где обычно располагаются ровные и широкие внешние площадки, имеют глубокие вырезки, которые более или менее симметричны, но выражены в различной степени (рис. 40). На левой ветви удлиненно-овальная вырезка рассекает край челюсти дорсовентрально с небольшим наклоном вперед и внутрь. Поверхность вырезки гладкая и сформирована компактной тканью dentale. На правой стороне вырезка менее выражена и ее ось наклонена под углом 45° к горизонтальной плоскости. На обеих ветвях по краям вырезок имеются костные мозолистые утолщения, развившиеся, несомненно, при жизни животного. Возникновение вырезок может быть связано только с движением верхнечелюстных клыков, а их смещение далеко кзади указывает на ненормальное положение верхних клыков, которые при жизни животного постепенно истирали внешние края челюсти. По-видимому, отмеченная аномалия говорит о патологическом повреждении предглазничной области черепа, которое вполне вероятно, если учесть, что кости предглазничной области были очень тонки и слабы при сравнительно мощной и тяжелой нижней челюсти и десятикратно утолщенной заглазничной области. Степень и характер повреждения указывают, что оно возникло еще у молодого животного, когда череп не был вполне окостеневшим.

Мелкие, до 1,5 м длиной, растительноядные эстемменозухиды представлены эоферозухом, имевшим сравнительно массивный скелет, широкое и несколько приплюснутое сверху туловище и короткие, малоподвижные конечности. Череп эоферозуха, не более 20 см длиной, характеризуется укороченной лицевой областью, утолщенным, как обычно, заглазничным отделом и крупными височными впадинами. Зубы дифференцированы так же, как и у других эстемменозухид, и щечные зубы отличаются лишь значительно меньшими размерами.

Род Molybdopygus, известный по посткраниальным остаткам, отличается от всех дейноцефалов чрезвычайно массивным, толстостенным и широким тазовым поясом, характеризующим сравнительно небольшого, менее 2 м длиной, но тяжело построенного растительноядного дейноцефала. Не менее чем пятикратный "запас прочности" в тазовом поясе молибдопига по сравнению с тазовым поясом эстемменозуха, очень крупного и тяжело построенного животного, показывает, что и в этом случае мы, по-видимому, снова сталкиваемся с проявлением той же загадочной тенденции к развитию экцессивных структур, особенно характерных для дейноцефалов.

Южноафриканские титанозухиды типа Jonkeria или Titanosuchus, во многом сход-

ные с эстемменозухом, особенно строением зубов, были, очевидно, обитателями близких экологических ниш.

Тапиноцефалиды – объединяют большинство растительноядных дейноцефалов. Череп, как правило, тяжелый, массивный, с равномерным пахиостозом. У большинства представителей морда укороченная, широкая. Клыки обычно не выражены и наиболее мощными и крупными зубами являются передние резцы, снабженные глубокими лингвальными пятками. Туловище сравнительно короткое, с несколько приподнятой над землей передней частью и удлиненными передними конечностями. Лапы мощные, широкие, с заметно расширенными поперечно концевыми фалангами.

Совершенно необычную для семейства (и вообще для дейноцефалов) специфическую особенность, наблюдаемую у тапиноцефалин, представляет строение носовых костей. В задних участках они сильно утолщены и входят в массивное лобно-носовое вздутие. Впереди вздутия носовые кости вместе с окончаниями дорсальных отростков предчелюстных костей составляют резкий переход от лицевой области к крыше черепа. В области перегиба поверхность носовой кости довольно глубоко вдавлена в виде отчетливого и затухающего вперед парасагиттального желобка или овального углубления, которые Бунстра [Boonstra, 1956] предположительно связывал с помещением лицевых желез. На этих участках в кости не отмечено каких-либо каналов, и структуры, в них располагавшиеся, могли иметь кожное происхождение и быть железами. В завроморфной ветви современных пресмыкающихся кожные железы обычно редуцированы; вероятность их существования в тероморфной ветви косвенно усиливается известными данными о развитии у терапсид мягких кожных покровов, глубоко отличных от таковых у завроморф. Имеющиеся данные не позволяют судить о природе структур, располагавшихся в желобках или углублениях носовых костей тапиноцефалин. Аналогичные участки этих костей у эстемменозухид не утолщены и лишены желобков или углублений.

Одним из типичных представителей семейства является хорошо известный и широко распространенный род Moschops (рис. 80). Встречающийся в СССР один из видов этого рода – M. svijagensis (Riabinin) характеризуется крупным черепом, до 50 см длиной, с обычным куполовидным утолщением в лобно-теменной области. Зубной ряд включает до 15 зубов, из которых передняя пара резцов –наиболее крупные. Последующие зубы, за исключением сильно редуцированных клыков, постепенно уменьшаются в размерах к сочленовному концу челюстей. При смыкании челюстей передние резцы образуют наиболее мощную часть зубного аппарата, который одновременно перерезает, раздавливает и перетирает пищу. Ее дальнейшее измельчение осуществляется на щечных зубах, имеющих острые режущие коронки. Этот тип строения зубов мосхопса, детально описанный Ефремовым [Efremov, 1940], был, по-видимому, весьма выгодным и эффективным приспособлением для питания растительной пищей. Возможно, поэтому, как заметил Орлов [1968], тапиноцефалиды получили столь широкое распространение и были одними из первых растительноядных крупных наземных позвоночных.

В этом же семействе имеются крупные (величиной с эстемменозуха), длиннорылые формы, такие, как Struthiocephalus. Бринк [Brink, 1958] полагал, что у струтиоцефала непарный вырост лобных костей был снабжен направленным вперед рогом, который служил оружием защиты. Аналогичный костный вырост имеется у эстемменозуха, но он несет остатки кожного покрова, что исключает наличие роговых образований. Согласно Бринку, струтиоцефал, подобно утке или утконосу, мог извлекать пищу из воды. Близкого мнения придерживается и Бунстра [Boonstra, 1965], который указывает, что строение костей около носовых отверстий струтиоцефала допускает наличие особой мускулатуры, закрывающей ноздри при извлечении пищи из воды. Бунстра считает, что зубы струтиоцефала, сильно наклоненные вперед, свидетельствуют о питании мягкой болотной растительностью (рис. 81).

Стиракоцефалиды – растительноядные, весьма специализированные дейноцефалы с единственным родом Styracocephalus. Надглазничная и заглазничная область необыкновенно утолщена в виде куполовидного вздутия. Затылочная поверхность сильно наклонена верхней частью назад, и челюстное и затылочное сочленение смещены вперед, под-

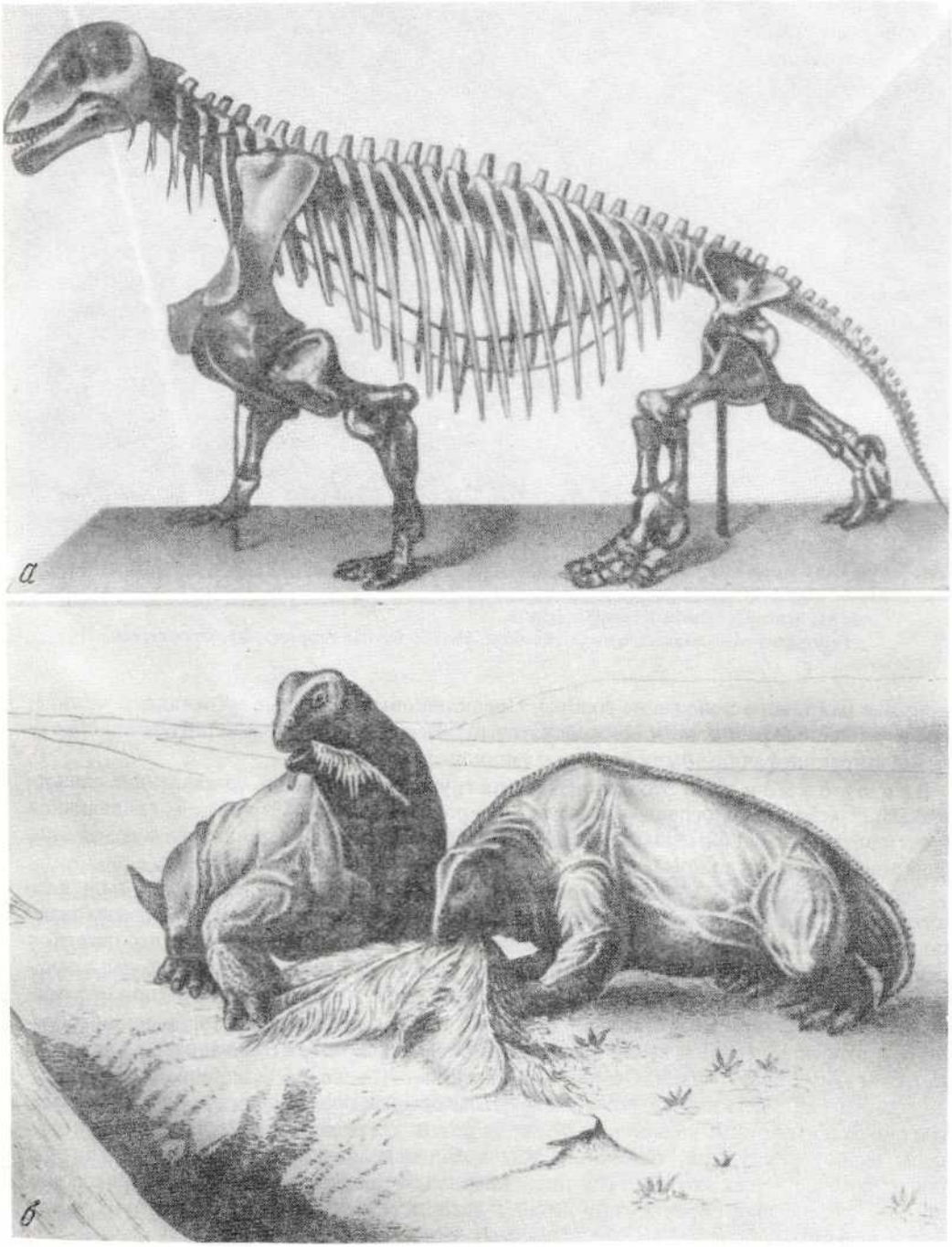


Рис. 80. Moschops capensis Broom

а – реконструкция скелета, *б* – реконструкция внешнего вида (Gregory, 1926); Южная Африка, верхняя пермь

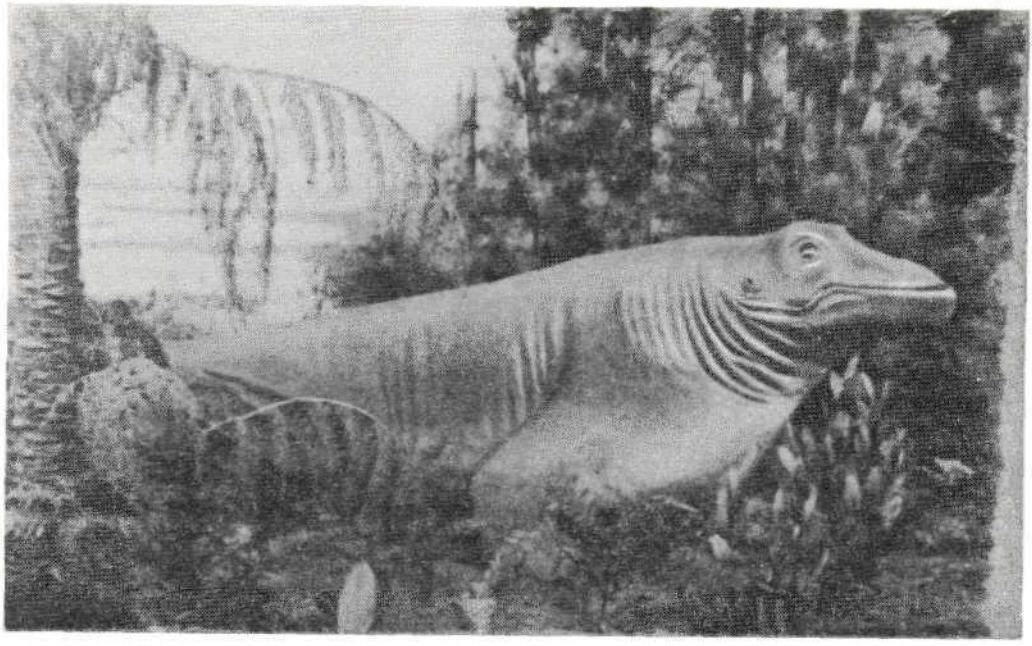


Рис. 81. Struthiocephalus whaitsi Haughton
Реконструкция внешнего вида (Boonsta, 1955); Южная Африка; верхняя пермь

черкивая наклонное положение головы. Предклыковые и щечные зубы такого же типа, как и у тапиноцефалид, но клыки не утрачены. Вероятно, по способу питания и образу жизни стиракоцефалиды были близки к тапиноцефалидам.

В е н ю к о в и о и д е и. Это малоизвестная группа аномодонтов, составленная единственным семейством. Последнее включает два рода: Otsheria и Venyukovia, являющихся представителями одноименных подсемейств, которые дают представление о изменении адаптаций семейства во времени.

Очериины, сходные с венюковиинами строением черепа и зубов, возможно, были экологическими предшественниками последних. В единственном известном местонахождении найден лишь один череп очерии среди многих десятков сопутствующих остатков дейноцефалов, эотериодонтов и сравнительно редких лабиринтодонтов. Это дало основание предположить [Чудинов, 1960], что их редкость в захоронении обусловлена значительным удалением мест обитания от водных бассейнов. С другой стороны, их особенности в строении черепа и зубов могут быть объяснены ранней специализацией к типично наземному образу жизни. Очерии были мелкими (более 1,5 м длиной) и подвижными животными с легким черепом, снабженным острыми режущими передними зубами, напоминающими резцы венюковий. У обоих родов в середине ряда щечных зубов помещены наиболее крупные, тупоконические зубы, приспособленные для раздавливания пищи. Наконец, очень крупные глазницы позволяют предполагать, что очерия вела ночной или сумеречный образ жизни, питаясь мелкой животной добычей, которой могли быть и насекомые.

Венюковиины – боковая ветвь семейства, по своей специализации отчасти занимают промежуточное положение между очериинами и дицинодонтами. Вероятно, они были более многочисленными по сравнению с очериинами, о чем можно судить по частоте их остатков в хорошо известном ишеевском местонахождении. Здесь следует отметить, что остатки их в местонахождении (исключительно черепные) большей частью сильно окатаны, тогда как основная масса сопутствующих остатков пресмыкающихся встречена в виде скелетов различной полноты и сохранности. Следовательно, окатанность остат-

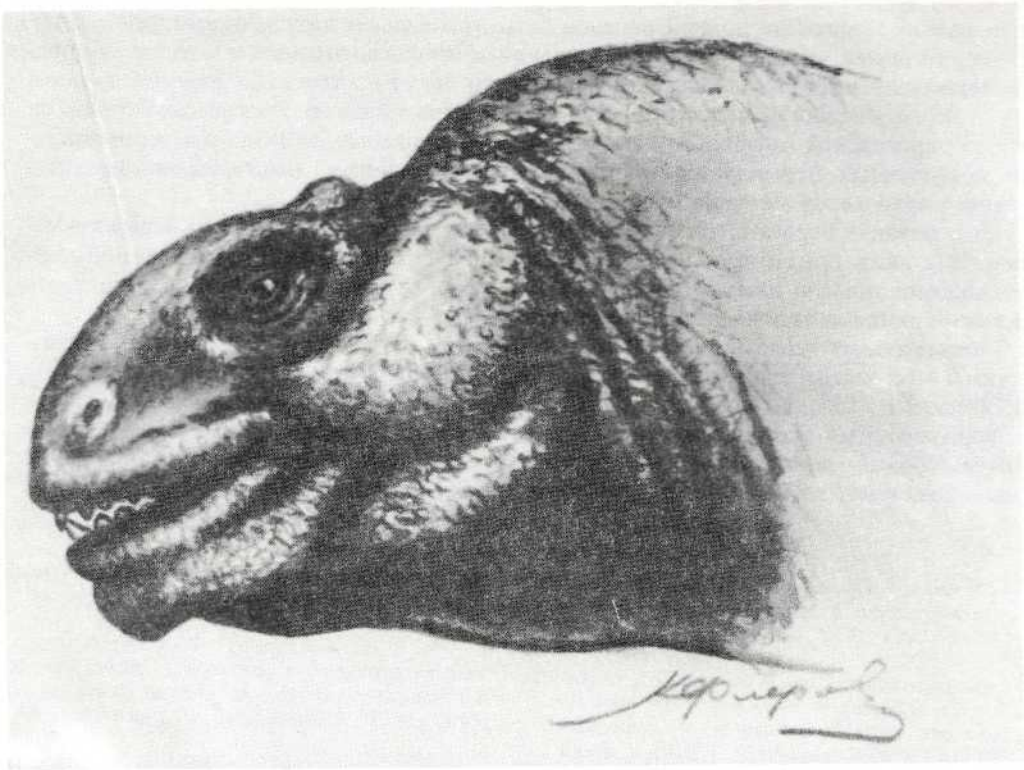


Рис. 82. Venyukovia prima Amalitzky

Реконструкция головы, рисунок К.К. Флерова, Оренбургская обл., Ново-Николаевское; верхняя пермь

ков можно также объяснить удаленностью экологических ниш венюковий от основных водоемов, связанных с областью захоронения.

Венюковии – уже крупные, более метра длиной, и сравнительно тяжело построенные животные с мощным режущим аппаратом передних зубов и многочисленными щечными зубами, дополнительно к которым челюсти, возможно, несли роговые чехлы, помогающие измельчению пищи (рис. 82).

Таким образом, в развитии венюковиид наблюдается усиление их дицинодонтовой специализации, сопровождавшейся усилением тенденции к освоению суши. В отложениях этого возраста в европейской части СССР потомки очериин в виде примитивных дицинодонтов не встречены, но в близких по возрасту (и более поздних) местонахождениях Южной Африки дицинодонты необычайно многочисленны и разнообразны. В зоне Tapinocephalus они сопровождаются дейноцефалами, но остатки их в подавляющем большинстве представлены черепами и очень редко полными скелетами, что также показывает приуроченность дицинодонтов к наземным обстановкам. Из этого можно предположить, что в дицинодонтовой линии от очериин к дицинодонтам поздней перми явно усиливается тенденция к освоению суши. Представления о наземном образе жизни венюковиид разделялись.

Отмеченное выше разнообразие адаптаций ранних терапсид показывает усиление общей тенденции наземных позвоночных к экологической экспансии в пределы суши, отчетливо выраженной уже в ранней перми [Olson, 1976]. В ходе этого процесса сохраняются три основные экологические комплекса наземных позвоночных: водные, связанные с водными обстановками, и удаленные от водных обстановок. Однако с повышением трофического уровня экосистем в наземных обстановках уменьшается зависи-

мость ранних терапсид от водной пищевой базы. Уменьшение этой зависимости в середине поздней перми усиливает экологическую дифференциацию хищных и растительноядных терапсид. Среди них появляются новые типы легко построенных наземных животных – экологических предшественников териодонтов конца позднепермской эпохи. На этой же терапсидной морфологической основе, по-видимому, впервые в истории наземных позвоночных формируется прототип хищных "двуногих" адаптаций, повторенный позднее у архозавров мезозоя.

Нет оснований полагать, что тенденция к освоению суши исчерпывается этими примерами. Они лишь показывают недостаточность знаний о масштабах экологической дифференциации типично наземных позвоночных, которая в конечном счете определяется жесткими рамками тафономического отбора.

В целом анализ экологических и тафономических данных по отдельным наиболее известным местонахождениям типа ишеевского или ежовского, показывает, что их фаунистические комплексы происходят, скорее всего, из верхних участков дельт, умеренно удаленных от мест захоронения. По-видимому, именно такие обширные участки с весьма разнообразными экологическими условиями были в середине позднепермской эпохи теми "оазисами", из которых пошла дальнейшая экспансия терапсид в пределы суши.

ЛИТЕРАТУРА

Амалицкий В.П. Дневник наблюдений по Малой Северной Двине. – В кн.: Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Л.: Изд-во АН СССР, 1931, вып. 6, с. 13–57.

Блом Г.И. О маркирующих горизонтах и стратиграфии татарских отложений Горьковского Поволжья. – Докл. АН СССР, 1951, т. 86, № 2, с. 572–574.

Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 375 с.

Быстров А.П. Горгонопс их верхнепермских отложений на Волге. – В кн.: Вопросы палеонтологии. Л.: Изд-во ЛГУ. Т. 2, 1955, с. 7–18.

Вьюшков Б.П. Об относительном возрасте ишеевской и северодвинской фауны наземных позвоночных перми СССР. – Докл. АН СССР, 1952, т. 83, № 6, с. 897–900.

Вьюшков Б.П. О горгонопсиях северодвинской фауны. – Докл. АН СССР, 1953. Н. с., т. 91, № 2, с. 397–400.

Вьюшков Б.П. О фауне верхнепермских наземных позвоночных с реки Малая Кинель. – Тр. ПИН АН СССР, 1955а, т. 49, с. 176–189.

Вьюшков Б.П. Тероцефалы Советского Союза. – Тр. ПИН АН СССР, 1955б, т. 49, с. 128–175.

Вьюшков Б.П. К экологии аномодонтов. – Бюл. МОИП, Отд. геол., 1958а, т. 33, с. 154–155.

Вьюшков Б.П. Открытие североамериканских элементов в фаунах пермских позвоночных СССР. – Природа, 1958б, № 11, с. 107.

Вьюшков Б.П. Подотряд Deinocephalia. Дейноцефалы. – В кн.: Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 246–258.

Вьюшков Б.П., Чудинов П.К. Открытие капторинид в верхней перми СССР. – Докл. АН СССР, 1957, т. 112, № 3, с. 523–526.

Габуния Л.К. Вымирание древних рептилий. Тбилиси: Мецниереба, 1969. 234 с.

Гартманн-Вейнберг А.П. Парейазавриды как руководящие ископаемые. – Пробл. палеонтол., 1937, т. 2, с. 704–712.

Горяинов В.А., Очев В.Г. Каталог местонахождений позвоночных в пермских и триасовых отложениях оренбургского Приуралья и юга Общего Сырта. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1962, с. 1–67.

Губин Ю.М. Новые пермские диссорофиды Приуралья. – Палеонтол. журн., № 2, 1980, с. 82–90.

Гусев А.К., Богатырев В.В., Игонин В.М., Солодухо М.Г. Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Актюбинского Приуралья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968, с. 3–218.

Давиташвили Л.Ш. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 538 с.

Дроздова Т.В. Химическое исследование ископаемой кожи земноводного нижнепермского периода. – Докл. АН СССР, 1962, т. 145, № 3, с. 650–652.

Дроздова Т.В. Исследование компонентов ископаемого органического вещества. – В кн.: Абиагенез и начальные стадии эволюции жизни. АН СССР. М.: Наука, 1968, с. 122–129.

Едемский М.Б. Район распространения песчаных линз в бассейне р. Северной Двины. – Тр. Геол. музея АН СССР, 1929, т. 4, с. 197–240.

Ефремов И.А. Остатки стегоцефалов с р. Камы. – Тр. Геол. музея АН СССР, 1930, т. 6, с. 173–179.

Ефремов И.А. Местонахождения пермских наземных позвоночных в медистых песчаниках юго-западного Приуралья. – Изв. АН СССР, 1931. Мат. и естеств. науки, с. 691–704.

Ефремов И.А. О происхождении пермской фауны наземных позвоночных СССР. – Природа, 1936а, № 1, с. 55–60.

Ефремов И.А. Закономерности захоронения в палеозоологии древнейших Tetrapoda. – Природа, 1936б, № 4, с. 108–111.

Ефремов И.А. О стратиграфическом подразделении континентальных перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных. – Докл. АН СССР, 1937. Н.с., т. 16, № 2, с. 121–126.

Ефремов И.А. Некоторые новые пермские рептилии СССР. – Докл. АН СССР, 1938, т. 19, № 9, с. 771–776.

Ефремов И.А. О развитии пермской фауны Tetrapoda СССР и разделении континентальной перми на стратиграфические зоны. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1939а, № 2, с. 272–289.

Ефремов И.А. Перспективы раскопок и поисков древнейших позвоночных на территории СССР. – Природа, 1939б, № 4, с. 21–26.

Ефремов И.А. Дейноцефаловая фауна II зоны Поволжья. – В кн.: Рефераты работ учреждений ОБН АН СССР за 1940 г. М.: Изд-во АН СССР, 1940а, с. 267–268.

Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. III. Дейноцефаловая фауна с. Ишеева, Средняя Волга. – Тр. ПИН АН СССР, 1940б, т. 10, вып. 2, с. 31–73.

Ефремов И.А. Новые находки пермских наземных позвоночных в Башкирии и в Чкаловской области. – Докл. АН СССР, 1940в, т. 27, № 4, с. 412–415.

Ефремов И.А. Краткий обзор иностранной литературы по низшим Tetrapoda за период 1918–1938 гг. – Палеонтол. обозрение, 1940г, вып. 2, с. 16–26.

Ефремов И.А. Тафономия – новая отрасль палеонтологии. – Изв. АН СССР, 1940д, с. 405-413.

Ефремов И.А. Краткий обзор фауны пермских и триасовых Tetrapoda СССР. – Сов. геология, № 5, 1941, с. 96–103.

Ефремов И.А. К вопросам стратиграфии верхнепермских отложений СССР по наземным позвоночным. – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1944, вып. 6, 52–60.

Ефремов И.А. О подклассе Batrachosauria – группе форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. – Изв. АН СССР. Сер. биол., 1946, № 6, с. 615–638.

Ефремов И.А. Гондванские фации северных материалов. – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1948, № 1, с. 57–68.

Ефремов И.А. Тафономия и геологическая летопись. – Тр. ПИН АН СССР, 1950, т. 24, с. 1–177.

Ефремов И.А. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным. – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1952а, № 6, с. 49–75.

Ефремов И.А. О книге Е.М. Люткевича "Стратиграфия верхнепермских отложений Камского Приуралья". – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1952б, № 2, с. 147–151.

Ефремов И.А. Фауна наземных позвоночных в пермских мелистых песчаниках Западного Приуралья. М.: Изд-во АН СССР, 1954а. 116 с. (Тр. ПИН АН СССР; т. 54).

Ефремов И.А. Что такое тафономия? – Природа, 1954б, № 3, с. 48–54.

Ефремов И.А. Американские элементы в фауне пермских пресмыкающихся СССР. – Докл. АН СССР, 1956, т. 3, № 5, с. 1091–1094.

Ефремов И.А. Некоторые соображения о биологических основах палеозоологии. – В кн.: Сорок лет советской палеонтологии. М.: Госгеолтехиздат, 1961, с. 198–210.

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 46).

Зеккель Я.Д. Геологические исследования в районе Зимнего берега Кулоя и низовьев Мезени. – Тр. Сев. геол. упр., 1939, вып. 3. Архангельск, с. 1–96.

Ивахненко М.Ф. Новые котилозавры Приуралья. – Палеонтол. журн., 1973, № 2, с. 131–134.

Игнатьев В.И. Стратиграфическая схема татарских отложений бассейна верхней Вятки. – Учен. зап. Казан. ун-та, 1955, т. 115, кн. 16, с. 107–131.

Игнатьев В.И. Татарский ярус центральных и восточных областей Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1962а. Ч. 1. 334 с.

Игнатьев В.И. К вопросу о стратиграфии татарского яруса Русской платформы. В кн.: Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Пермская система. М.: Гостоптехиздат, 1962б, с. 114–125.

Игнатьев В.И. Татарский ярус центральных и восточных областей Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1963. Ч. 2. 337 с.

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П., Чудинов П.К., Шишкин М.А. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР. – В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающие СССР. М.: Наука, 1968, с. 72–91.

Кассин Н.Г. Общая геологическая карта Европейской части СССР, лист 107. – Тр. Геол. Ком. Н.С., 1928, вып. 158, с. 1–268.

Квален В. Геогностические сведения о горных формациях на Западном склоне Урала, особенно от реки Демы до Западного Ика. – Горн. журн., 1841, ч. 1, с. 247.

Конжукова Е.Д. Нижнепермская фауна наземных позвоночных Северного Приуралья (басс. р. Инты). – Докл. АН СССР, 1953, т. 89, № 4, с. 723–726.

Конжукова Е.Д. Platyops stukenbergi Trautsch. – архегозавроидный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья. – Тр. ПИН АН СССР, 1955, т. 49, с. 89–127.

Конжукова Е.Д. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья. – Тр. ПИН АН СССР, 1955, т. 49, с. 5–88.

Конжукова Е.Д. Старческая особь мелозавра из верхней перми р. Вятки. – Палеонтол. журн., 1964, № 4, с. 122–126.

Красильников Б.Н. О возрасте каргалинской толщи мелистых песчаников. – В кн.: Вопросы теоретич. и прикладной геол. М.: МГРИ, 1947, сб. 4, с. 56–60.

Красильников Б.Н. Новые данные по стратиграфии красноцветных пермских и триасовых отложений Чкаловского Приуралья. – В кн.: Памяти проф. А.Н. Мазаровича. М.: МОИП, 1953, с. 67–104.

Люткевич Е.М. О татарском возрасте мелистых песчаников Камского Приуралья. – Докл. АН СССР, 1948, т. 59, вып. № 9, с. 1611–1614.

Люткевич Е.М. Стратиграфия верхнепермских отложений Камского Приуралья. – Тр. ВНИГРИ. Н.С., 1951, вып. 39, с. 1–123.

Люткевич Е.М. О существующем положении в стратиграфии пермских отложений Русской платформы по фауне Tetrapoda. – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1953, № 3, с. 100.

Люткевич Е.М. Пермские и триасовые отложения Севера и северо-запада Русской плат-

формы. – Тр. ВНИГРИ. Н.С., 1955, вып. 86, с. 1–237.

Люткевич Е.М. Имеют ли право на существование кунгурский и уфимский ярусы и связанные с этим вопросы стратиграфии верхней перми Западного Приуралья? – В кн.: Стратиграфические схемы палеозойских отложений. Пермская система. М.: Гостоптехиздат, 1962, с. 50–60.

Люткевич Е.М. О приуроченности пермских Tetrapoda преимущественно к татарскому ярусу Русской платформы и Приуралья. – В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1969, ч. 1, вып. 6, с. 106–121.

Мазарович А.Н. О стратиграфии татарского яруса. – Учен. зап. МГУ. Геология 1952, вып. 161, т. 5, с. 12–62.

Мейен С.В. Пермские флоры Русской платформы и Приуралья. – В кн.: Современные проблемы палеонтологии. М.: Наука, 1971, с. 294–308. (Тр. ПИН АН СССР, 1971, Т. 130).

Орлов Ю.А. Титанозухи ишеевской фауны. – В кн.: Рефераты работ учреждений ОБН АН СССР за 1940 г. М.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 266–267.

Орлов Ю.А. Хищные дейноцефалы фауны Ишеева (титанозухи). М.: Изд-во АН СССР, 1958. 114 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 72).

Орлов Ю.А. В мире древних животных. М.: Наука, 1968. 210 с.

Очев В.Г. О континентальном перерыве между палеозоем и мезозоем на востоке Европейской части СССР. – Изв. высш. учебн. завед. Геол. и разведка, 1960, № 3, с. 32–35.

Пахтусова Н.А. О границе казанских и татарских отложений и о расчленении нижнеустьинской свиты на Севере Русской платформы. – Докл. АН СССР, 1963, т. 152, № 6, с. 1431–1435.

Пустовалов Л.В. Месторождения волконскоита в Камском Приуралье. – В кн.: Материалы по изучению Камского Приуралья. Пермь: Изд-во , 1928, вып. 1, с. 11–16.

Рачитский В.И. К вопросу о стратиграфии Каргалинских медистых песчаников. – Сов. геология, 1949, № 40, с. 29.

Рачитский В.И. К вопросу об объеме и стратиграфии татарского яруса Куйбышевско-Чкаловского Заволжья. – Вестн. ЛГУ, 1956, № 18, с. 40–56.

Рачитский В.И. О сопоставлении татарских отложений Русской платформы. – Вестн. ЛГУ, 1957, № 18, с. 61–67.

Рачитский В.И. О стратиграфическом положении некоторых местонахождений ископаемой фауны наземных позвоночных дейноцефалового комплекса. – В кн.: Геология, геохимия и разработка нефтяных и газовых месторождений. Куйбышев, 1969, с. 64–68.

Регель Е.Д. Развитие осевого хрящевого черепа и его связей с верхним отделом челюстной дуги у Ranodon sibiricus (Hynobiidae, Amphibia). – Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 1968, т. 46, с. 5–85.

Рябинин А.Н. Фауна позвоночных из верхнепермских отложений бассейна р. Свияги. 1. Новый дейноцефал Ulemosaurus svijagensis nov. gen. et nov. sp. – Ежегодник Центр. н.-и. геол.-развед. музея им. акад. Ф.Н. Чернышева, 1938, т. 1, с. 4–40.

Рябинин А.Н., Шишкин М.А. О верхнепермской лабиринтодонте Jugosuchus. – Палеонтол. журн., 1962, № 1, с. 140–145.

Стратиграфические схемы палеозойских отложений: Пермь. М.: Гостоптехиздат, 1962, с. 241.

Татаринов Л.П. Происхождение пресмыкающихся и некоторые принципы их классификации. – Палеонтол. журн., 1959, № 4, с. 65–84.

Татаринов Л.П. Эволюция аппарата разделения токов крови в сердце позвоночных. – Зоол. журн., 1960, т. 39, вып. 8, с. 1218–1231.

Татаринов Л.П. Подкласс Synaptosauria. – В кн.: Основы палеонтологии, т. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964, с. 229–303.

Татаринов Л.П. Новые данные об улемозавре. – Палеонтол. журн., 1965, № 2, с. 93–108.

Татаринов Л.П. Базиптеригоидное сочленение и видиев канал терапсид. – Палеонтол. журн., 1966а, № 1, с. 101–105.

Татаринов Л.П. О парасфеноиде териодонтов. – Палеонтол. журн., 1966б, № 2, с. 131–133.

Татаринов Л.П. Некоторые проблемы филогенетических исследований по низшим тетраподам. – В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970, с. 8–29.

Татаринов Л.П. К морфологии и систематике северодвинских цинодонтов. – Тр. ПИН АН СССР, 1971, т. 130, с. 114–139.

Татаринов Л.П. Териодонты СССР. М.: Наука, 1974. 250 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 143).

Татаринов Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 256 с.

Тихвинская Е.И. Пермь–Волга: Пермская экскурсия. Северный маршрут. – В кн.: Материалы XVII Межд. геол. конгр. М.: ОНТИ, 1937. 146 с.

Тихвинская Е.И. Стратиграфия красноцветных отложений востока Русской платформы. т. 1. – Учен. зап. Казан. ун-та, 1946, т. 106, кн. 4, вып. 16, с. 318.

Тихвинская Е.И. Основы палеогеографии востока Русской платформы в верхнепермское время. – Докл. АН СССР, 1949, т. 64, № 2, с. 860–869.

Тихвинская Е.И. Стратиграфия красноцветных пермских отложений востока Русской платформы. т. 2. – Учен. зап. Казан. ун-та, 1952, т. 112, кн. 2, вып. 19, с. 1–135.

Тихвинская Е.И. Прения на совещании по уточнению стратиграфических схем палеозоя Волго-Уральской нефтяной провинции. – В кн.: Стратиграфические схемы палеозойских отложений: Пермская система. М.: Гостоптехиздат, 1962, с. 231–234.

Тихвинская Е.И., Гусев А.К. и др. Корреляция разрезов пермских отложений Татарской, Марийской, Чувашской АССР, Кировской

и Горьковской областей в увязке с бассейном средней Печоры. – Учен. зап. Казан. ун-та, 1963, т. 123, кн. 1, с. 3–26.

Третьяков Н.А. К вопросу о возрождении медной промышленности в Пермском районе пермских медистых песчаников. – В кн.: Материалы по изучению Камского Приуралья. Пермь, 1928, вып. 1, с. 17–29.

Форш Н.Н. О стратиграфическом расчленении и корреляции татарского яруса востока Русской платформы по комплексу литолого-стратиграфических, палеомагнитных и палеонтологических данных. – Тр. ВНИГРИ, 1963, вып. 204, с. 151

Форш Н.Н. Русская платформа. Верхняя пермь. Стратиграфия СССР: Пермская система. М.: Недра, 1966, с. 70–117.

Чепиков К.Р. К вопросу о расчленении верхнепермских красноцветов по фауне Tetrapoda. – Изв. АН СССР. Сер. геол., 1946, № 4, с. 420–428.

Чепиков К.Р. О границе верхней и нижней перми на Русской платформе. – Докл. АН СССР, т. 61, 1948, № 2, с. 341–343.

Чудинов П.К. Котилозавры из верхнепермских отложений Приуралья. Тр. ПИН АН СССР, 1957а, т. 68, с. 19–87.

Чудинов П.К. Захоронение пеликозавров на реке Пинеге. – Докл. АН СССР, 1957б, т. 116, № 5, с. 859–862.

Чудинов П.К. Открытие новых пресмыкающихся в верхней перми СССР. – Палеонтол. журн., 1959, № 1, с. 143–145.

Чудинов П.К. Верхнепермские терапсиды ежовского местонахождения. – Палеонтол. журн., 1960, № 4, с. 81–94.

Чудинов П.К. Кладбище древних зверообразных. – Природа, 1962, № 4, с. 78–84.

Чудинов П.К. К познанию дейноцефалов СССР. – Палеонтол. журн., 1964а, № 2, с. 85–98.

Чудинов П.К. Палеонтологические раскопки у Очера. – В кн.: На западном Урале. – Пермь, 1964б, вып. 4, с. 105–113.

Чудинов П.К. Семейство Eotitanosuchidae. – В кн.: Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964в, с. 247–249.

Чудинов П.К. Подкласс Cotylosauria. Котилозавры. – В кн.: Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964 г, с. 213–230.

Чудинов П.К. Надсемейство Venyukovioidea. – В кн.: Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Изд-во АН СССР, 1964д, с. 287–288.

Чудинов П.К. Уникальное местонахождение позднемеловых пресмыкающихся в Баян-Хонгорском аймаке. – В кн.: Материалы по геологии Монгольской Народной Республики. М.: Недра, 1966, с. 74–78.

Чудинов П.К. Новые дейноцефалы из Очера. – В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968а, с. 16–31.

Чудинов П.К. Итоги и перспективы изучения пермских позвоночных Приуралья. – В кн.: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968б, с. 65–71.

Чудинов П.К. О строении кожных покровов зверообразных пресмыкающихся. – Докл. АН СССР, 1968в, т. 179, № 1, с. 207–210.

Чудинов П.К. О стратиграфическом распределении пермских позвоночных на востоке Европейской части СССР. – В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Изд-во Сарат. ун-та, 1969, вып. 6, ч. 1, с. 96–105.

Чудинов П.К. О кожном покрове терапсид. – В кн.: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука, 1970, с. 45–50.

Чудинов П.К. Ранние терапсиды: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1972. 44 с.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР. – В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых отложений Азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. с. 74–82.

Штукенберг А.А. Общая геологическая карта России. Лист 127. – Тр. Геол. ком-та, 1898, т. 16, № 1, с. 1–362.

Штылько Б.А. Отчет о палеонтологических раскопках 1931 г., произведенных в Среднем Поволжье ЦНИГР Музеем им. акад. Ф.Н. Чернышева. – Ежегодник Центр. н.-и. геол.-разв. музея им. акад. Ф.Н. Чернышева, 1938, т. 1, с. 53–65.

Эйхвальд Е. Геогнозия России. СПб., 1846. 572 с.

Amalitzky V.P. Diagnoses of the new form of vertebrates and plants from the upper permian of North Dvina. – Bull. Acad. Sci. Russie, 1922, vol. 6, p. 1–12.

Barry T.H. Terrestrial vertebrates fossils from Ecca defined beds in South Africa. – In: Second Gondmana Symposium, South Africa, 1970: Proc. and pap. 1970, p. 653–657.

Boonstra L.D. On an aberrant gorgonopsian, Burnetia mirabilis Broom. – S. Afr. J. Sci., 1934, vol. 31, p. 462–470.

Boonstra L.D. Some features of the cranial morphology of the tapinocephalid deinocephalians. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1936a, vol. 72, N 2, p. 75–98.

Boonstra L.D. The cranial morphology of some tatanosuchid deinocephalians. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1936b, vol. 72, N 2, p. 99–116.

Boonstra L.D. On the Anomodont reptiles from the Tapinocephalus zone of the Karroo system. – Roy. Soc. S. Afr. Robert Broom Commemorial, 1948a, vol., p. 57–64.

Boonstra L.D. Kurze Notiz über den Schädel der Dinocephalen – Gattung Keratocephalus F. v. Huene. – Neues Jb. Geol., 1951, Bd. II, S. 341–343.

Boonstra L.D. Further observations on the typeskull of Struthiocephalus whaitsi. – Ann. Mag. Natur. Hist., 1952a, ser. 12, vol. 5, p. 455–459.

Boonstra L.D. On a new Tapinocephalid Deinocephalian. – Ann. Mag. Natur. Hist., 1952b, ser. 12, vol. 5, p. 509–511.

Boonstra L.D. A new Deinocephalian from the Karroo (Struthionops intermedius gen et sp. nov.). – Ann. Mag. Natur. Hist., 1952c, ser. 12, vol. 5, p. 988–989.

Boonstra L.D. N nuwe soort van Tapinocephalide Dinocephalier: Struthiocephalus akralensis sp. nov. – S. Afr. J. Sci., 1952d, vol. 48, p. 247–248.

Boonstra L.D. N nuwe Titanosuchiersoort (Anteosaurus abeli). – Tydskr. wet. kuns., 1952e, vol. 12, N 1, p. 150–151.

Boonstra L.D. Struthiocephaloides: N nuwe genus van Mormosauride Tapinocephaliers. – Tydskr. wet. kuns., 1952f, vol. 12, N 1, p. 237–241.

Boonstra L.D. Agnosaurus gen. von.; N nuwe Geslag van die Deinocephaliers. – Tydskr. wet. kuns., 1952g, vol. 12, N 2, p. 242–245.

Boonstra L.D. 'N nuwe Tapinocephalide, Riebeeckosaurus longirostris gen. et sp. nov. – Tydskr. wet. kuns., 1952h, vol. 12, N 2, p. 246–249.

Boonstra L.D. Uiters interessante nuwe deinocephalier, Arenantia Kruisvleiensis gen. et sp. nov. – Tydskr. wet. kuns., 1952i, vol. 12, N 2, p. 250–255.

Boonstra L.D. A suggested classification of the Taxonomic Status of the South African Titanosuchiana. – Ann. S. Afr. Mus., 1953a, vol. 42, p. 19–28.

Boonstra L.D. The cranial morphology and taxonomy of the Tapinocephalid genus Struthiocephalus. – Ann. S. Afr. Mus., 1953b, vol. 42, p. 32–53.

Boonstra L.D. The cranial structure of the Titanosuchian Anteosaurus. – Ann. S. Afr. Mus., 1954a, vol. 42, p. 108–148.

Boonstra L.D. The smallest titanosuchid yet recorder from the Karroo. – Ann. S. Afr. Mus., 1954b, vol. 42, p. 149–156.

Boonstra L.D. Paranteosaurus gen. nov.; a titanosuchian reptile. – Ann. S. Afr. Mus., 1954c, vol. 42, p. 157–159.

Boonstra L.D. The Pristerognatid Therocephalians from the Tapinocephalus-zone in the South African Museum. – Ann. S. Afr. Mus., 1954d, vol. 42, p. 65–107.

Boonstra L.D. Struthioceohalellus: A new Deinocephalien. – Ann. S. Afr. Mus., 1955a, vol. 42, p. 180–184.

Boonstra L.D. The Girdles and Limbs South African Deinocephalia. – Ann. S. Afr. Mus., 1955b, vol. 42, p. 185–326.

Boonstra L.D. The scull of Tapinocephalus and its near relatives. – Ann. S. Afr. Mus., 1956, vol. 43, p. 137–169.

Boonstra L.D. The moschopid schull in the South African Museum. – Ann. S. Afr. Mus., 1957, vol. 44, p. 15–38.

Boonstra L.D. The dentition of the Titanosuchian Dinocephalians. – Ann. S. Afr. Mus., 1962, vol. 46, p. 57–112.

Boonstra L.D. Early dichotomies in the Therapsids. – S. Afr. J. Sci., 1963a, vol. 59, p. 176–195.

Boonstra L.D. Diversity within the South African Dinocephalia. – S. Afr. J. Sci., 1963b, vol. 59, p. 196–206.

Boonstra L.D. The girdles and limbs of the pristerognathid Therocephalia. – Ann. S. Afr. Mus., 1964, vol. 48, p. 121–165.

Boonstra L.D. The Russian dinocephalians Deuterosaurus. – Ann. S. Afr. Mus., 1965a, vol. 48, p. 233–236.

Boonstra L.D. The girdles and limbs of the Gorgonopsia of the Tapinocephalus zone. – Ann. S. Afr. Mus., 1965b, vol. 48, p. 237–249.

Boonstra L.D. The scull of the Struthiocephalus kitchingi. – Ann. S. Afr. Mus., 1965c, vol. 48, p. 251–265.

Boonstra L.D. The girdles and limbs of the Dicynodontia of the Tapinocephalus zone. – Ann. S. Afr. Mus., 1966a, vol. 50, p. 1–11.

Boonstra L.D. The dinocefalian manus and pes. – Ann. S. Afr. Mus., 1966b, vol. 50, p. 13–26.

Boonstra L.D. An early stage in the evolution of the mammalian quabrupedal walking gait. – Ann. S. Afr. Mus., 1967, vol. 50, p. 27–42.

Boonstra L.D. The braincase, basicranial axis and medial septum in the deinocephalia. – Ann. S. Afr. Mus., 1968a, vol. 50, p. 195–273.

Boonstra L.D. The terrestrial reptile fauna of Tapinocephalus zone-age and Gondwanaland. – S. Afr. J. Sci., 1968b, vol. 64, N 4, p. 199–204.

Boonstra L.D. The fauna of the Tapinocephalus zone (Beaufort beds of the Karroo). – Ann. S. Afr. Mus., 1969, vol. 56, pt. 1, p. 1–73.

Boonstra L.D. The early Therapsids. – Ann. S. Afr. Mus., 1971, vol. 59, pt. 2, p. 17–46.

Brink A.S. Struthiocephalus kitchingi sp. nov. – Palaeontol. Afr.,1958, vol. 5, p. 39–56.

Broili F., Schröder J. Ein Dinocephalen – Rest aus den unteren Beaufoct-Schichten. – Sitzungsber. Bayer. Akad. Wiss. Math. -naturwiss. Kl, 1935, Abt., S. 3–114.

Broom R. On evidence of a new species of Titanosuchus (T. cloetei). – Ann. S. Afr. Mus., 1903, vol. 4, p. 142–143.

Broom R. Notice on a new fossil reptile (Scapanodon duplessisi) from the Lower Karroo beds of Prince Albert, Cape Colony. – Rec. Alb. Mus., 1904, vol. 1, p. 182–183.

Broom R. Notice of some new fossil reptiles from the Karroo beds of South Africa. – Rec. Alb. Mus., 1905, vol. 1, p. 331–337.

Broom R. On the geological horizons of the vertebrate genera of the Karroo Formation. – Rec. Alb. Mus., 1907a, vol. 2, p. 156–163.

Broom R. On the origin of mammals. – Brit. and S. Afr. Assoc. Rep., 1907b, vol. 3, p. 1–11.

Broom R. Notice of some New South African amphibians and reptilians. – Ann. S. Afr. Mus., 1909a, vol. 7, p. 270–278.

Broom R. An attempt to determine the horizons of the fossil vertebrates of the Karroo. – Ann. S. Afr. Mus., 1909b, vol. 7, p. 285–289.

Broom R. A comparison of the permian reptiles of North America with those of South Africa. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1910a, vol. 28, p. 197–234.

Broom R. Observations on some specimens of South African fossil reptiles preserved in the British Museum. – Trans. Roy. S. Afr., 1910b, vol. 2, p. 19–25.

Broom R. On some new South African permian reptiles. – Proc. Zool. Soc. London, 1911, p. 1073–1082.

Broom R. On some new fossil reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa. – Proc. Zool. Soc. London, 1912, p. 859–876.

Broom R. On the origin of mammals. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1914a, vol. 206, p. 1–48.

Broom R. A further with the American pelycosaurs. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1914b, vol. 33, p. 135–141.

Broom R. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. II. Permian, Triassic and Jurassic reptiles of South Africa. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1915, vol. 25, p. 105–164.

Broom R. On the structure of the scull in the carnivorous dinocephalian reptiles. – Proc. Zool. Soc. London, 1923, p. 661–684.

Broom R. On the classification of the reptiles. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1924, vol. 51, p. 39–65.

Broom R. On Tapinocephalus and two other dinocephalians. – Ann. S. Afr. Mus., 1928, vol. 22, p. 427–438.

Broom R. On the carnivorous mammal-like reptile of the family Titanosuchidae. – Ann. Trans. Mus., 1929, vol. 13, p. 9–36.

Broom R. The mammal-like reptiles of South Africa and the origin of mammals. L., 1932. 376 p.

Broom R. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others. – Ann. Trans. Mus., 1936a, vol. 18, p. 349–386.

Broom R. On the structure of the skull in a new type of Deinocephalian Reptile. – Proc. Zool. Soc. London, 1936b, p. 733–742.

Broom R. A further contributions to our knowledge of the fossil reptiles of the Karroo. – Proc. Zool. Soc. London, 1937, vol. 107, p. 299–318.

Byrne F.A. Preliminary report on a new mammal-like reptile from the Permian of South Africa. – Trans. Kans. Acad. Sci., 1937, vol. 40, p. 221–231.

Byrne F.A. Note on the evolution of the mammal-like reptiles. – Trans. Kans. Acad. Sci., 1940, vol. 43, p. 291.

Cox C.B. On the anatomy of a new Dicynodont genus with evidence of the position of the tympanum. – Proc. Zool. Soc. London, 1959, vol. 132, p. 321–367.

Efremov I.A. Some new permian reptiles of the USSR. – C. r. (Dok.) Acad. Sci. USSR. Paleontol., 1938, vol. 19, N 9, p. 771–776.

Efremov I.A. Ulemosaurus svijagensis Riab. – ein Denocephale aus den Ablagerungen des Perm der UdSSR. – Nova acta leopold., 1940, N.F., Bd. 9, S. 155–205.

Eichwald E. Über die Saurier des Kupferführenden Zechsteins Russlands. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1848, vol. 21(2), p. 136–204.

Eichwald E. Nachschrift über den Zygosaurus lucius. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1852, vol. 25 (2), p. 479–482.

Eichwald E. Lethaea Rossica ou Paléontologie de la Russie. Ancienne période. Stuttgart, 1860, vol. 1. 1657 p.

Estes R. Cranial anatomy of the cynodont reptile Thrinaxodon liorhinus. – Bull. Mus. Compar. Zool., 1961, vol. 125, p. 165–180.

Fischer W.G. Nachtrag zu Hrn. Major von Qualen's geognostischen Beytragen zur Kenntniss des westlischen Urals, die eingesandten organische Ueberreste betreffend. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1840, vol. 13, p. 488–494.

Fischer W.G. Notice sur le Rhopalodon, nouveau genre de sauriens fossiles du versant occidental de l'Oural. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1841, vol. 14, p. 460–464.

Fischer W.G. Zweiter Nachtrag zu den von Hrn. Major von Qualen am westlischen Abhange des Urals gesammelten Versteinerungen. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1842, vol. 15, p. 462–469.

Fischer W.G. Beitrag zur näheren Bestimmung des von Herrn Wangenheim von Qualen abgebildeten und beschrieben Saurier-Schadels. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1845, vol. 18 (2), p. 540–543.

Fischer W.G. Bemerkungen über das von H. Major von Qualen im Westurale entdeckte Schadelfragment. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1847, vol. 20 (2), p. 263–267.

Gadow H.F. The evolution of the vertebral column. Cambridge, 1933. 356 p.

Gregory W.K. The skeleton of Moschops Capensis Broom, a dinocephalian reptile from the permian of South Africa. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1926, vol. 56, art. III, p. 179–251.

Gregory W.K. The significance of the Broom collection of South Africa fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. N.Y.: Roy. Soc. S. Afr. Spec. Publ., Robert Broom Commemorial, 1948, p. 17 – 27.

Gregory W.K. Evolution Emerging. N.Y.: McMillan Co, 1957. Vol. 1. 736 p.

Haughton S.H. On the scull of Tapinocephalus atherstohei. – Ann. S. Afr. Mus., 1913, vol. 12, p. 40–42.

Haughton S.H. On a new dinocephalian from the Gouph. – Ann. S. Afr. Mus., 1915a, vol. 12, p. 52–54.

Haughton S.H. Investigations in South Africa fossil Reptiles and Amphibia. 3. On two new therocephalians from the Gouph. – Ann. S. Afr. Mus., 1915b, vol. 12, p. 55–57.

Haughton S.H. On a new type of Dinocephalian (Moschosaurus longiceps). – Ann. S. Afr. Mus., 1915c, vol. 12, N 3, p. 78–81.

Haughton S.H. The fauna and stratigraphy of the Stormberg Seriae. – Ann. S. Afr. Mus., 1924, vol. 12, p. 323–497.

Haughton S.H. Paleontology in South Africa. – Proc. Geol. Soc. S. Afr., 1927, vol. 29, p. 20–34.

Haughton S.H. On some new therapsid genera. – Ann. S. Afr. Mus., 1929, vol. 28, N 1, p. 55.

Haughton S.H. Note on the distribution of fossil Reptilia of the Karroo age. – Palaeontol. Afr., 1963, vol. 8, p. 1–11.

Haughton S.H., Brink A.S. A bibliographic list of Reptilia from the Karroo beds of Africa. – Palaeontol. Afr., 1954, vol. 2, p. 187.

Heller W. Untersuchungen zur sogenannten Hauter-

Haltung bei Ichthyosauriern aus dem Lias epsilon Holzmadens (Schwaben). – Neues Jb. Geol. und Paläontol. Monatsh., 1966, N 5, S. 304–317.
Heyler D. Gorgonopsia. – In: Traité de Paléontologie/Ed. J. Piveteau. P., 1961, t. VI, vol. 1, p. 88–139.
Hotton N. III. Stratigraphy and Sedimentation in the Beafort Series (Permian-Triassis), South Africa. – Essays Paleontol., Stratigraph. Raymond C. Moor Commemorative. Univ. Kansas Depart. Geol. 1967, Spec. Publ. 2, p. 390–428.
Huene F. Pelycosaurier im deutschen Muschelkalk. – Neues Jb. Mineral. Geol. und Paläontol., 1905, Bd. 20, S. 321–353.
Huene F. Ueber Erythrosuchus, Vertreter der neuen Reptil-Ordnung Pelycosimia. – Geol. und Paläontol. Abh., 1911, N.F., Bd. 10, S. 1–60.
Huene F. Die Südafrikanische Karroformation als geologisches und faunistisches Lebensbild. – Fortschr. Geol. und Paläontol., 1925, Bd. 12, S. 1–124.
Huene F. Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Südafrikanischen Karrooformation. – Geol. und Paläontol. Abh., 1931, N.F., Bd. 18, N 3, S. 159–277.
Huene F. Die Saurier der Karroo. – Gondwana und verwandten Ablagerungen in faunistischer, biologischer und phylogenetischer Hinsisht. – Neues Jb. Mineral. Geol. und Paläontol., 1940, Bd. 83, S. 246–347.
Huene F. Short review of the lower tetrapods. – Roy. Soc. S. Afr. Spec. Publ., Robert Broom Commemorial, 1948, p. 65 – 106.
Huene F. Paläontologie und Phylogenie der niederen Tetrapoden. Jena, 1956. 716 S.
Janensch W. Eine Jonkeria aus Karru-Formation des Karlandes. – Paläontol. Ztschr., 1959, Bd. 33, S. 22–49.
Kaiser H.E. Untersuchungen zur vergleichenden Osteologie der Fossilen und rezenten Pachyostosen. – Palaeontographica, 1960, Abt. A, Bd. 114, Lfg 5/6, S. 113–196.
Kitching J.W. A short review of the Beaufort zoning in South Africa. – In: Proc. and Pap. II Gondwana Symp., South Africa. Pretoria, 1970, p. 659–661.
Kuhn O. Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien. Bamberg, 1961. 79 S.
Kuhn O. Die Reptilien. München, 1966. 154 S.
Kuhn-Schnyder E. Wege der Reptiliensystematik. – Paläontol. Ztschr., 1963, Bd. 37, S. 61–87.
Kutorga S.S. Beitrag zur Kenntniss der organischen Ueberreste des Kupfersandsteins am westlichen Abhange des Urals. St.-Petersburg, 1838. 38 S.
Lydekker R. On associated remains of a theriodont reptile from the Karroo system of the Cape. – Proc. Zool. Soc. London, 1889, p. 572–577.
Meyer H. Reptilien aus dem Kupfer-Sandstein des West-Uralischen Gouverments Orenburg. – Palaeontographica, 1866, Bd. 15, S. 97–130.
Nopcsa F. Die Familien der Reptilien. – Fortschr. Geol. und Paläeontol., 1923, Bd. 2, S. 1–210.
Nopcsa F. The genera of reptiles. – Palaeobiologica, 1928a, vol. 1, p. 163–188.
Nopcsa F. Paleontological notes on Reptiles. II. On some fossil reptiles from the copper-bearing Permian strata of Russia. – Geol. Hung. Ser. palaeontol., 1928b, t. 1, fasc. 1, p. 12–20.
Nowack E. Zur Kenntniss der Karruformation im Ruhuhu graben. – Neues Jb. Mineral. Geol. und Paläontol., 1937, Bd. 78, Abt. B, S. 380–412.
Olson E.C. The origin of mammals based upon the cranial morphology of therapsid suborders. – Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1944, vol. 55, p. 1–136.
Olson E.C. Parallelism in the evolution of the Permian faunas of the Old and New Worlds. – Fieldiana: Zool., 1955, vol. 37, p. 385–401.
Olson E.C. Catalogue of localities of permian and triassic terrestrial vertebrates of the territories of the USSR. – J. Geol., 1957, vol. 65, p. 196–226.
Olson E.C. Late Permian terrestrial vertebrates of U.S.A. and USSR. – Trans. Amer. Phil. Soc., 1962, N.S., vol. 52, p. 1–224.
Olson E.C. The family Caseidae. – Fieldiana: Geol., 1968, vol. 17, N 3, p. 225–349.
Olson E.C. Vertebrate Paleozoology. Dep. Zool. Univ. Cal. Los Angeles, 1971. 359 p.
Olson E.C. On the source of Therapsids. – Ann. S. Afr. Mus., 1974, vol. 64, p. 27–46.
Olson E.C. Permo-Carboniferous Paleoecology and Morphotypie Series. – Amer. Zool., 1975, vol. 15, p. 371–389.
Olson E.C. The exploitation of land by early tetrapods. Linn. Soc. Symp. L., 1976, N 3. 30 p.
Olson E.C., Barghusen H. Permian Vertebrates Oklahoma and Texas. Pt. 1. Vertebrates from the Flowerpot Formation, Permian of Oklahoma. – Okla Geol. Surv., 1962, circ. 59, p. 5–48.
Olson E.C., Beerbower J.R. The San Angelo Formation, Permian of Texas and its vertebrates. – J. Geol., 1953, vol. 61, p. 389–423.
Olson E.C., Broom R. New genera and species of Tetrapods from Karroo beds of Sourth Africa. – J. Paleontol., 1937, vol. 2, p. 613–619.
Orlov J.A. Les Deinocephales des couches permiennes supériores de la Moyenne Volga. – In: Problémes actuales de Paleontologie, Coll. Intern. Centre Nation. Recher. Scient. P., 1956, t. LX, p. 59–66.
Owen R. Descriptive and illustrated cataloque of the fossil Reptilia of South Africa in the collection of the British Museum. L., 1876, p. 1–88.
Owen R. Description of fragmentary indications of huge kind of theriodont reptile (Tatanosuchus ferox Ow.) from Beaufort West, Gough Tract, Cape of Good Hope. – Quart. J. Geol. Soc. London, 1879, vol. 35, p. 189–199.
Palmer R.W. Note on the lower jaw and ear ossicles of a foetal Perameles. – Anat. Anz., 1913, vol. 43, p. 510–515.
Parrington F.R. On the cranial anatomy of some gorgonopsid and the synapsid middle ear. – Proc. Zool. Soc. London, 1955, vol. 125, p. 1–40.
Parrington F.R. The problem of the classification of reptiles. – J. Linnean Soc. London (Zool.), 1958, vol. 44, p. 99–116.
Peabody J.E. Annual Growth Zones in Living and

Fossil Vertebrates. – J. Morphol., 1961, vol. 108, N 1, p. 11–62.
Piveteau J. Therapsida. – In: Traité de Paléontologie/Ed. J. Piveteau. P., 1961, t. VI, vol. 1, p. 59–352.
Qualen W. Übersicht geologische Verhältnisse des Gouverments Orenburg. – Verh. Russ. Kais. Miner. Ges. St.-Petersburg, 1842, S. 40–43.
Qualen W. Übersicht der Lagerungsverhältnisse der Gebirgformationen des westlichen Theils des Gouvernement Orenburg. – Verh. Russ. Kais. Miner. Ges. St.-Petersburg, 1843, S. 1–54.
Qualen W. Fragmentarische Ergänzungen zu den Ablagerungs-Verhältnissen der Formationen des westlischen Theils des Orenburgischen Gouverments. – Verh. Russ. Kais. Miner. Ges. St.-Petersburg, 1844a, S. 1–24.
Qualen W. Kupfererze des Orenburgischen Gouverments. – Verh. Russ. Kais. Miner. Ges. St.-Petersburg, 1844b, S. 31–61.
Qualen W. Über einen im Kupfersandsteine der westuralischen Formation entdeckten Saurier-Kopf, zusammen in einen Stücke mit dem Wedel einer kryptogamischen fossilen Pflanze. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1845, vol. 18, N 3, p. 389–416.
Qualen W. Beiträge und Ergänzungen zu den geologischen Verhältnissen des Orenburgischen Gouverments und der westlischen Ural-Seite, inbesondere über Saurier-Reste im westuralischen Kupfersandsteine und im Bergkalke. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1847, vol. 20, p. 229–262.
Qualen W. Beiträge und Ergänzungen zu den geologischen Verhältnisse des Orenburgischen Gouverments und der westlichen Ural-Seite. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1848, vol. 21, p. 372.
Qualem W. Beiträge und Ergänzungen zu den geologischen Verhältnisse des Orenburgischen Gouverment. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1851, vol. 24, p. 102–165.
Qualen W. Über einen im westuralischen Kupfersandsteine (Sistéme permien) entdeskten Schädel des Zygosaurus lucius. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1852, vol. 25, p. 472–479.
Qualen W. Einige Bemerkungen über die geologischen Beobachtungen in Russland, inbesondere im Ural von R. Ludwig. – Bull. Soc. natur. Moscou, 1862, vol. 35, p. 608.
Romer A.S. The locomotor apparatus of certain primitive and mammal-like reptiles. – Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1922, vol. 46, p. 517–606.
Romer A.S. Vertebrate Paleontology. 2nd ed. Chicago, 1945. 687 p.
Romer A.S. Relative growth in pelycosaurian reptiles. – Roy Soc. S. Afr. Spec. Publ., Robert Broom Commemorial vol., 1948, p. 45–55.
Romer A.S. The osteology of the Reptiles. Chicago, 1956. 772 p.
Romer A.S. Synapsid. evolution and dentition: Intern. Colloq. on the Evolution of lower and nonspecialized Mammals. – Koninkl. Vlaamse Acad. Werensch. Lett. Schöne Kunsten Belg., 1961, pt 1, p. 9–56.
Romer A.S. Vertebrate Paleontology. 3rd ed. Chicago, 1966. 468 p.
Romer A.S. Topics in Therapsid evolution and classification. – Bull. Ind. Geol., 1969, vol. 2, p. 15–26.
Romer A.S., Price L.I. Review of the Pelycosauria. – Geol. Soc. Amer. Spec. Pap., 1940, N 28, p. 1–621.
Rossouw P.J., de Villiers J. Die Geologie van die Gebied Merweville, Kaapprovinsie. Toel. Blad. 198, Geol. Opname, Unie, S. Afr., 1952. 71 p.
Säve-Söderbergh G. On the fossa hypophyseos and the attachment of the retractor bulbi group in Sphenodon, Varanus, and Lacerta. – Ark. zool., 1946, vol. 38a, p. 24.
Seeley H.G. On the Nature and Limits of Reptilian Character in Mammalian Teeth. – Proc. Roy. Soc. London, 1888a, vol. 44, p. 129–141.
Seeley H.G. Researches on the structure, organization and classification of the fossil Reptilia. II. On Pareiasaurus bombidens (Owen), and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals. – Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1888b, vol. 179, p. 59–155.
Seeley H.G. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. VI. On the anomodont Reptilia and their allies. – Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1889, vol. 180, p. 215–296.
Seeley H.G. Researches on the fossil Reptilia. VII. On Delphinognathus conocephalus (Seeley) from the Middle Karroo Beds, Cape Colony, preserved in the South African Museum, Capetown. – Quart. J. Geol. Soc. London, 1892, vol. 48, p. 469–475.
Seeley H.G. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. VIII. Further evidence of the skeleton in Deuterosaurus and Rhopalodon from the Permian Rocks of Russia. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, B, 1894a, vol. 185, p. 663–717.
Seeley H.G. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. IX. Sec. 1. On the Therosuchia. – Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1894b, vol. 185, p. 987–1018.
Seeley H.G. On fossil reptiles from the governments of Perm and Vologda. – In: C. r. 7th Intern. Geol. Congr. St.-Petersburg, 1897, p. 179–182.
Shuler E.W., Witter R.V. The mounted skeleton of Edaphosaurus boanerges Romer at Southern Methodist University. – Field and Lab., 1942, vol. 10 (2), p. 140–144.
Sigogneau D. Remarks on Gorgonopsia. – S. Afr. J. Sci., 1963, vol. 59, p. 207–209.
Sigogneau D. On the classification of the Gorgonopsia. – Palaeontol. Afr., 1968, vol. 11, p. 33–46.
Sigogneau D. Révision sistematique des Gorgonopsiens Sud-Africains. P.: Cent. Nat. Recherch. Scient., 1970. 416 p.
Sigogneau D., Tchudinov P.K. Reflections on some Russian Eotheriodonts. – Palaeovertebrata, 1972, vol. 5, p. 79–109.
Staněk V.J. Nashörner, Nilpferde, Eletanten. Artia. Pr., 1960. 80 s.
Stovall J.W., Price L.I., Romer A.S. The Postcranial Skeleton of the Giant Permian Pelycosaur Cotylorhynchus romeri. – Bull. Mus. Compar. Zool., 1966, vol. 135. N 1, p. 1–30.

Tchudinov P.K. Estemmenosuchidae. Eotithanosuchidae. – In: Traité de Paléontologie/Ed. J. Piveteau. P., 1961, t. VI, vol. 1, p. 79–83.

Tchudinov P.K. New facts about the fauna of the upper Permian of USSR. – J. Geol., 1965, vol. 75, p. 117–128.

Tchudinov P.K. A new dinocephalian from the Cis-Uralian Region. – Postilla Peabody Mus. Natur. Hist., 1968, N 121, p. 1–20.

Toerien M.J. The Evolution of the palate in South African Anomodontia and its classificatory significance. – Palaeontol. Afr., 1953, vol. 1, p. 49–117.

Trautschold H. Die Reste permischen Reptilien des paläeontologischen Kabinets des Universität Kazan. – Nouv. Mém. Soc. Imp. natur. Moscou, 1884, t. 15, p. 1–39.

Twelvetrees W.H. On some reptilian teeth from the Upper Permian cupriferous sandstones of Kargalinsk, near Orenburg, Russia. – Geol. Mag., 1882a, vol. 2, N 9, p. 337–339.

Twelvetrees W.H. On organic remains from the Upper Permian strata of Kargalinsk, in eastern Russia. – Quart. J. Geol. Soc. London, 1882b, vol. 37, p. 490–501.

Van Hoepen E.C.N. A new Karroo reptile. – Ann. Trans. Mus., 1916, N 5 (3), Suppl. 3, p. 1.

Vaughn P.P. The phylogenetic migration of the ambiens muscle. – J.E. Mitchell Sci. Soc., 1956, vol. 72, N 2, p. 243–262.

Watson D.M.S. The Deinocephalia an order of mammal-like reptiles. – Proc. Zool. Soc. London, 1914a, vol. 3, p. 749–786.

Watson D.M.S. The Beaufort beds of the Karroo System of South Africa. – Geol. Mag., 1914b, ser. 6, vol. 1, p. 203–208.

Watson D.M.S. The evolution of the tetropod shoulder girdle and fore-limb. – J. Anat. Physiol., L., 1917a, vol. 52, p. 1–63.

Watson D.M.S. A sketch classification of the prejurassic tetrapod vertebrates. – Proc. Zool. Soc. London, 1917b, p. 167–186.

Watson D.M.S. On Seymouria the most primitve known reptile. – Proc. Zool. Soc. London, 1919, p. 267–301.

Watson D.M.S. The bases of classification of the Theriodontia. – Proc. Zool. Soc. London, 1921, p. 35–98.

Watson D.M.S. On Permian and Triassic. Tetrapods. – Geol. Mag., 1942, vol. 79, p. 81 – 116.

Watson D.M.S. Dicynodon and its Allies. – Proc. Zool. Soc. London, 1948, vol. 118, p. 823–877.

Watson D.M.S. Paleontology and modern Biology. New Haven, 1951. 216 p.

Watson D.M.S. On the Millerosaurus and the early history of the Sauropsid Reptiles. – Phil. Trans. Roy. Soc. London B, 1957, vol. 240, p. 325–400.

Watson D.M.S., Romer A.S. A classification of therapsid reptiles. – Bull. Mus. Compar. Zool., 1956, vol. 114, p. 37–89.

Whitear M. On the colour of the Ichthyosaur. – Ann. Mag. Natur. Hist., 1956, Ser. 12, vol. 9, p. 742–744.

СПИСОК УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ К РИСУНКАМ

An – угловая кость (angulare)
Ar – сочленовная кость (articulare)
Bo – основная затылочная кость (basioccipitale)
Bs – базисфеноид (basisphenoideum)
C – венечная кость (coronoideum) D – зубная кость (dentale)
Ec – нару́жная крыловидная кость (ectopterygoideum)
Eo – боковая затылочная кость (exoccipitale)
Ep – эпиптеригоид, или верхняя крыловидная кость (epipterygoideum)
Fr – лобная кость (frontale)
Ju – скуловая кость (jugale)
L – слезная кость (lacrymale)
Mx – челюстная кость (maxillare)
Na – носовая кость (nasale)
Pa – теменная кость (parietale)
Pl – нёбная кость (palatinum)
Pmx – предчелюстная кость (praemaxillare)
Po – заглазничная кость (postorbitale)
Poc – заднеушная кость (opisthoticum)
Pof – заднелобная кость (postfrontale)
Pp – заднетеменная кость (postparietale)
Pra – предсочленовная кость (praearticulare)
Prf – предлобная кость (praefrontale)
Pro – переднеушная кость (prooticum)
Pt – крыловидная кость (pterygoideum)
Qj – квадратно-скуловая кость (quadratojugale)
Qu – квадратная кость (quadratum)
Sa – надугловая кость (supraangulare)
Smx – септомаксила (septomaxillare)
Sp – пластинчатая кость (spleniale)
Sq – чешуйчатая кость (squamosum)
So – верхнезатылочная кость (supraoccipitale)
St – слуховая кость (stapes)
Tb – таблитчатая кость (tabulare)
V – сошник (vomer)
cc – канал внутренней сонной артерии (canalis caroticus)
cld – боковой мыщелок сочленовного блока квадратной кости
cmq – внутренний мыщелок сочленовного блока квадратной кости
crt – хрящевая зоны (zona cartilagineos)
cvi – видиев канал (canalis vidii)
ds – спинка турецкого седла (dorsum sellae turcici)
fhy – гипофизарная ямка, или турецкое седло
fip – нёбная щель
fj – яремное отверстие (foramen jugulare)
fma – отверстие для нижнечелюстных сосудов и нервов
fml – боковое нижнечелюстное окно
fmp – заднее меккелево отверстие
fo – овальное окно (fenestra ovalis)
fran – отверстие для передней ветви нёбного нерва
fpl – отверстие для бокового нёбного нерва
fpq – параквадратное отверстие (foramen paraquadraum)
fpt – задневисочное окно (foramen posttemporalis)
fst – отверстие слуховой кости (foramen stapediale)
fv – отверстие для кровеносных сосудов
ipt – межптеригоидная щель (foramen interpterygoideum)
mae – наружный слуховой проход (meatus acusticus externus)
pbp – базиптеригоидный отросток базисфеноида (processus basipterygoideus)
pc – венечный отросток (prosessus coronoideus)
pds – ложная или проотическая спинка турецкого седла
plse – боковой отросток сфенэтмоида
pm – мастоидная часть парокципитального отростка
prar – ретроартикулярный крючковидный отросток сочленовной кости (processus retroarticularis)
quop – поверхность контакта квадратной кости с заднеушной
qupt – поверхность контакта квадратной кости с крыловидной
quqj – поверхность контакта квадратной кости с квадратно-скуловой
qusq – поверхность контакта квадратной кости с чешуйчатой
qust – поверхность контакта квадратной кости со слуховой
rbs – базисфеноидный ростр (rastrum basisphenoidaei)
sefr – поверхность контакта сфенэтмоида с лобными костями
svi – видиева бороздка
svse – вентральная септа сфенэтмоида
I, II, III, IV, V, VI, VII, IX, X, XI, XII – отверстия для выходов соответствующих черепномозговых нервов
Id – канал дорсальной ветви обонятельного нерва
Iv – канал вентральной ветви обонятельного нерва

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3

ВВОДНАЯ ЧАСТЬ

Тафономический очерк местонахождений 7
Стратиграфическое распределение ранних терапсид 25

ОПИСАТЕЛЬНАЯ ЧАСТЬ

Подкласс Theromorpha 45
Инфракласс Therapsida 45
Надотряд Theriodontia 45
Отряд Eotheriodontia 45
Семейство Biarmosuchidae 47
Семейство Eotitanosuchidae 57
Семейство Phthinosuchidae 68
Семейство Phthinosauridae 71
Eotheriodontia incertae sedis 72
Надотряд Deinocephalia 74
Отряд Titanosuchia 77
Семейство Brithopodidae 77
Семейство Deuterosauridae 103
Семейство Estemmenosuchidae 107
Семейство Anteosauridae 144
Семейство Titanosuchidae 147
Отряд Tapinocephalia 149
Семейство Tapinocephalidae 150
Семейство Styracocephalidae 166
Надотряд Anomodontia 167
Отряд Venyukoviamorpha 167
Семейство Venyukoviidae 168

ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Некоторые вопросы морфологии ранних терапсид 179
Базиптеригоидное сочленение 179
Кожные окостенения и покровы 185
Филогения ранних терапсид 192
Происхождение и родственные связи эотериодонтов 192
Происхождение и родственные связи дейноцефалов 195
Происхождение и родственные связи венюковиоидей 200
Экология ранних терапсид 205

Литература 219

Список условных обозначений к рисункам 228

Петр Константинович Ч у д и н о в
РАННИЕ ТЕРАПСИДЫ

Утверждено к печати
Палеонтологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *Д.В. Петрова*
Художественный редактор *И.Ю. Нестерова*
Технический редактор *В.В. Лебедева*
Корректор *Л.А. Агеева*

ИБ № 27194

Подписано к печати 12.09.83. Т – 17731
Формат 70 x 100 1/16. Бумага офсетная № 1. Печать офсетная
Усл. печ. л. 18,9+0,7 вкл. Усл. кр.-отт. 19,6. Уч.-изд. л. 23,0
Тираж 650. экз. Тип. зак. 673
Цена 3р. 90к.

Издательство "Наука", 117864 ГСП-7,
Москва В-485, Профсоюзная ул., д. 90

Ордена Трудового Красного Знамени
1-я типография издательства "Наука",
199034, Ленинград, В-34, 9-я линия, 12

Инв. №1432.

ИЗДАТЕЛЬСТВО "НАУКА"

готовит книги:

Биостратиграфия, фауна и флора карбона хребта Дэнг-Нуру. 10 л. 1 р. 50 к.

В книге дается описание разреза пограничных нижне-, среднекаменноугольных отложений хребта Дэнг-Нуру в Южной Монголии. Проводятся сопоставления с одновозрастными отложениями сопредельных территорий. Рассматриваются вопросы биостратиграфии и палеогеографии карбона Северной и Центральной Азии.

Для палеонтологов и геологов-стратиграфов.

Михайлова И.А. **Система и филогения меловых аммоноидей.** 20 л. 3 р.

Первая в нашей стране обобщающая сводка по системе и филогении меловых аммоноидей, основанная на последовательном и целенаправленном применении онтогенетического метода. Особое внимание уделено ранним стадиям онтогенеза; установлены типы эволюционных изменений лопастный линий; рассмотрена новая система высших таксонов меловых аммоноидей. Описано зональное и подъярусное деление аптского яруса; проведена региональная и межрегиональная корреляция.

Для геологов широкого профиля, биостратиграфов, палеонтологов.

Бабак А.В. **Плиоценовые и четвертичные дрейссениды Эвксинского бассейна.** 12 л. 1 р. 80 к.

В работе приведены краткие данные по стратиграфии плиоценовых и четвертичных отложений Эвксинского бассейна. Рассмотрена морфология раковины дрейссенид и таксономическое значение отдельных морфологических элементов. Описаны подроды, виды и подвиды плиоценовых и четвертичных дрейссенид Эвксинского бассейна. Выделены этолого-морфологические типы дрейссенид, приуроченные к определенным условиям существования. Показана возможность использования дрейссенид для целей стратиграфии.

Для палеонтологов и геологов-стратиграфов.

Ископаемые рептилии Монголии. 12 л. 1р. 80 к.

Сборник содержит статьи, посвященные описаниям новых видов и родов черепах, хампсозавров, крокодилов и динозавров из меловых отложений Монгольской Народной Республики.

Для палеонтологов, морфологов и всех интересующихся вопросами эволюции позвоночных.

Заказы просим направлять по одному из перечисленных адресов магазинов "Книга–почтой" "Академкнига":

480091 Алма-Ата, 91, ул. Фурманова, 91/97; 370005 Баку, 5, ул. Джапаридзе, 13; 320093 Днепропетровск, проспект Ю. Гагарина, 24; 734001 Душанбе, проспект Ленина, 95; 252030 Киев, ул. Пирогова, 4; 277012 Кишинев, проспект Ленина, 148; 443002 Куйбышев, проспект Ленина, 2; 197345 Ленинград, Петрозаводская ул., 7; 220012 Минск. Ленинский проспект, 72; 117192 Москва, В-192, Мичуринский проспект, 12; 630090 Новосибирск, Академгородок, Морской проспект, 22; 620151 Свердловск, ул. Мамина-Сибиряка, 137; 700187 Ташкент, ул. Дружбы народов, 6; 450059 Уфа, 59, ул. Р. Зорге, 10; 720001 Фрунзе, бульвар Дзержинского, 42; 310078 Харьков, ул. Чернышевского, 87.