

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Российской академии наук

на правах рукописи



СУЧКОВА Юлия Александровна

**ПЕРМСКИЕ ПРИСТЕРОЗАВРИИ (THEROСЕРНАLIA) ЕВРОПЕЙСКОЙ
РОССИИ**

1.6.2 – Палеонтология и стратиграфия

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
кандидат геолого-минералогических наук
Голубев Валерий Константинович

Москва – 2021

Оглавление

Введение	3
Материалы и методы	8
Глава 1. История изучения пристерозаврий	16
Глава 2. Морфология черепа пристерозаврий	57
Глава 3. Систематическая часть	82
Глава 4. Филогенетические взаимоотношения пристерозаврий Европейской России	126
Глава 5. Пристерозаврии в животном мире тетрапод пермского периода	130
5.1. Пристерозаврии в фаунистических комплексах Европейской России.....	130
5.2. Экология и синэкология пристерозаврий.....	132
5.3. Погрызы на костях тетрапод сундырской фауны.....	136
Заключение	140
Список литературы	143
Список условных обозначений к таблицам и рисункам.....	157
Объяснения к фототаблицам.....	161
Фототаблицы	166
Приложение	179

Введение

Актуальность проблемы

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

Морфологически примитивные тероцефалы обычно определяются наличием зазубренных режущих кантов на зубах верхней и нижней челюсти, трех нижнечелюстных резцов, узких несрастающихся сошников, плоской пластинчатой кости и слабого нижнечелюстного симфиза, а также сохранением заднелобной кости и характерному строению зубной кости с покатым,

¹В международной стратиграфической шкале пермская система подразделяется на три отдела с собственными названиями: приуральский, гваделупский и лопинский (Cohen et al., 2013). В общей стратиграфической шкале, принятой на территории России, пермская система также подразделяется на три отдела: нижнепермский (приуральский), среднепермский (биармийский) и верхнепермский (татарский) (Стратиграфический..., 2019). Объемы отделов международной и общей стратиграфических шкал совпадают лишь частично: граница гваделупского и лопинского отдела располагается внутри верхнепермского (татарского) отдела, а граница среднепермского (биармийского) и верхнепермского (татарского) – внутри гваделупского отдела (Arefiev et al., 2015). В настоящее время такие понятия, как "нижнепермский", "раннепермский", "среднепермский", "верхнепермский" и "позднепермский" уже не являются строгими в стратиграфическом смысле. Это термины свободного пользования. В данной диссертационной работе под "среднепермским" понимается интервал, примерно соответствующий гваделупскому отделу/эпохе.

отнесенным назад подбородочным выступом и массивным задне-нижним углом. Экологически все представители – хищники средних и крупных размеров с длиной черепа от 13 до 47 см. В классификациях разных авторов примитивные тероцефалы рассматривались в составе семейств *Pristerognathidae* Haughton, 1924, *Scylacosauridae* Broom, 1903, *Lycosuchidae* Nopsca, 1923, *Ictidosauridae* Broom, 1932, либо выделялись в самостоятельный таксон надсемейственного ранга: *Pristerosauria* Boonstra, 1953, *Scylacosauroida* Tatarinov, 1974, *Pristerosaurida* Tatarinov, 2008 или *Lycosuchida*, Ivachnenko, 2011.

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

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

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

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

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

Цели и задачи исследования

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

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

Научная новизна

В результате работы было описано два новых рода (*Julognathus*, *Koksharovia*) и три новых вида (*Julognathus crudelis*, *Koksharovia grechovi*, *Gorynychus sundyrensis*), а также определен как примитивный тероцефал *Viarmosuchoides romanovi*. Представлена новая система группы, составлены и уточнены диагнозы всех входящих в него таксонов с территории Европейской России. Уточнены родственные связи российских ранних тероцефалов с южноафриканскими представителями, установлена их примитивность по

отношению к южноафриканским ранним тероцефалам. Рассмотрены экология примитивных тероцефалов Европейской России и их положение в сообществах пермских тетрапод.

Теоретическое и практическое значение

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

Положения, выносимые на защиту

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

2. Примитивные тероцефалы выделяются в подотряд *Pristerosauria* в составе семейств *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*. На территории европейской России сем. *Scylacosauridae* представлено *Porosteognathus*, *Biarmosuchoides*, *Julognathus*, *Koksharovia* gen. nov., а сем. *Lycosuchidae* – *Gorynychus*.

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

Апробация работы

В процессе подготовки работы ее результаты докладывались на сессиях Палеонтологического общества (2017, 2018, 2019), на конференции Пятнадцатой всероссийской научной школы молодых ученых-палеонтологов (2018), годовом собрании (научной конференции) секции палеонтологии МОИП и Московского

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

Материалы и методы

Основной материал

В работе использованы коллекции ПИН и ВПМ. Полный список изученных материалов по пристерозавриям Европейской России представлен ниже.

***Porosteognathus efremovi* Vjuschkov, 1952**

ПИН, № 157; Республика Татарстан, Апастовский р-н, местонахождение Ишеево (рис. 1); уржумский ярус, уржумский горизонт.

Образцы: 19, 20, 21 – теменные кости; 22, 270, 498 – челюстные кости; 24, 268, 960, 1123 – предчелюстные кости; 683, 684, 685, 686, 687, 688, 689, 1126 – крыловидные кости; 865 – парабазисфеноид, 1122 – заклыковый зуб.

ПИН, № 5813; Республика Татарстан, Верхнеуслонский р-н, местонахождение Гремячка; уржумский ярус, уржумский горизонт.

Образцы: 1 – челюстная кость, 2 – резец, 3 – заклыковый зуб.

***Biarmosuchoides romanovi* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994**

ПИН, № 5468; Оренбургская обл., Новосергиевский р-н, местонахождение Дубовка-1; уржумский ярус, уржумский горизонт.

Образцы: 104В-2051 – зубная кость.

***Julognathus crudelis* Sutschkova et Golubev, 2019**

ПИН, № 5388; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1 (рис. 2); северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт.

Образцы: 51, 52, 124, 125, 126, 310, 328, 381 – зубные кости; 57, 58, 105, 291, 355 – предчелюстные кости; 70, 339, 521 – предлобные кости; 90, 91, 149, 156, 217, 228, 230, 239, 522, 526 – носовые кости; 63, 347 – септомаксиллярные кости; 127 – пластинчатая кость; 137, 138, 140, 167, 191, 212, 272, 316, 346, 351, 354, 356, 359, 361, 427, 434, 495 – челюстные кости; 422 – слезная кость; 108, 110, 111, 112, 113, 114, 115, 141, 172, 293, 294, 308, 362, 365, 369, 373, 374, 514 –

клыки; 121, 122, 333 – угловые кости; 116, 117, 153, 171, 173, 264, 267, 281, 367, 368, 372 – резцы; 174, 175, 176, 177, 227, 268, 311, 371, 376, 494 – заклыковые зубы.

***Gorynychus sundyrensis* Sutschkova et Golubev, 2019**

ПИН, № 5388; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1 (рис. 2); северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт.

Образцы: 55, 56, 231 – предчелюстные кости; 59, 61, 192, 210, 211, 327, 535 – челюстные кости; 67, 436 – предлобные кости; 68, 69, 312, 340, 350, 357, 431 – носовые кости; 213, 337, 519 – зубные кости; 95, 232, 338, 428 – угловые кости; 542 – слезная кость; 109, 278, 429 – клыки; 178, 179, 180, 295, 296, 364, 366, 435, 499 – резцы; 430 – заклыковый зуб.

***Gorynychus masyutinae* Kammerer et Masyutin, 2018**

ВПМ; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич (рис. 3); северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт.

Образцы: КПМ 346 – череп с фрагментами посткраниального скелета; КПМ 347 – фрагмент посткраниального скелета; КПМ 348, КПМ 349 – резцы; КПМ 291 – изолированные кости черепа и посткраниального скелета.

***Koksharovia grechovi* Sutschkova, gen. et sp. nov.**

ВПМ; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич (рис.3); северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт.

Образцы: КПМ 456-1 – зубная кость, КПМ 456-2а – челюстная кость, КПМ 456-2b – отпечаток челюстной кости КПМ 456-2а на породе.

Дополнительный материал

ПИН, № 272; Оренбургская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Малая Кинель; уржумский ярус, уржумский горизонт.

Образцы: 5 – клык *Theromorpha ordo indet.*; 10 – левая плечевая кость *Therocerphalia subordo indet.*; 11 – правая бедренная кость *Gorgonopia fam. indet.*; 26 – позвонок *Theromorpha ordo indet.*

ПИН, № 520; Оренбургская обл., Красногвардейский р-н, местонахождение Малый Уран; уржумский ярус, уржумский горизонт.

Образцы: 42 – клык *Priesterosauria fam. indet.*

ПИН, № 5388; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1 (рис. 2); северодвинский ярус, верхнесеверодвинский подъярус, путятинский горизонт.

Priesterosauria fam. indet.

Образцы: 53, 54, 236, 279, 330, 331, 425, 500 – зубные кости; 64, 214, 235, 270 – крыловидные кости; 275, 313 – угловые кости; 168, 220 – челюстные кости; 72, 73, 152, 348, 358, 426, 528, 529, 538 – лобные кости; 421 – теменные кости; 520 – сошник; 530 – заглазничная кость; 190, 269, 377 – когтевые фаланги.

Упомянутые в тексте образцы из Южной Африки находятся в: SAM – Южноафриканский музей Изико (*Iziko South African Museum*), ЮАР; MM – Музей Макгрегора в Кимберли (*McGregor Museum, Kimberley*), ЮАР.

Большая часть нового материала из местонахождения Сундырь-1 была отпрепарирована механически либо химически (с использованием 5-10% раствора уксусной кислоты). Изучение материала осуществлялось стандартным сравнительно-анатомическим методом.

Приведенные в работе рисунки и фотографии сделаны автором.

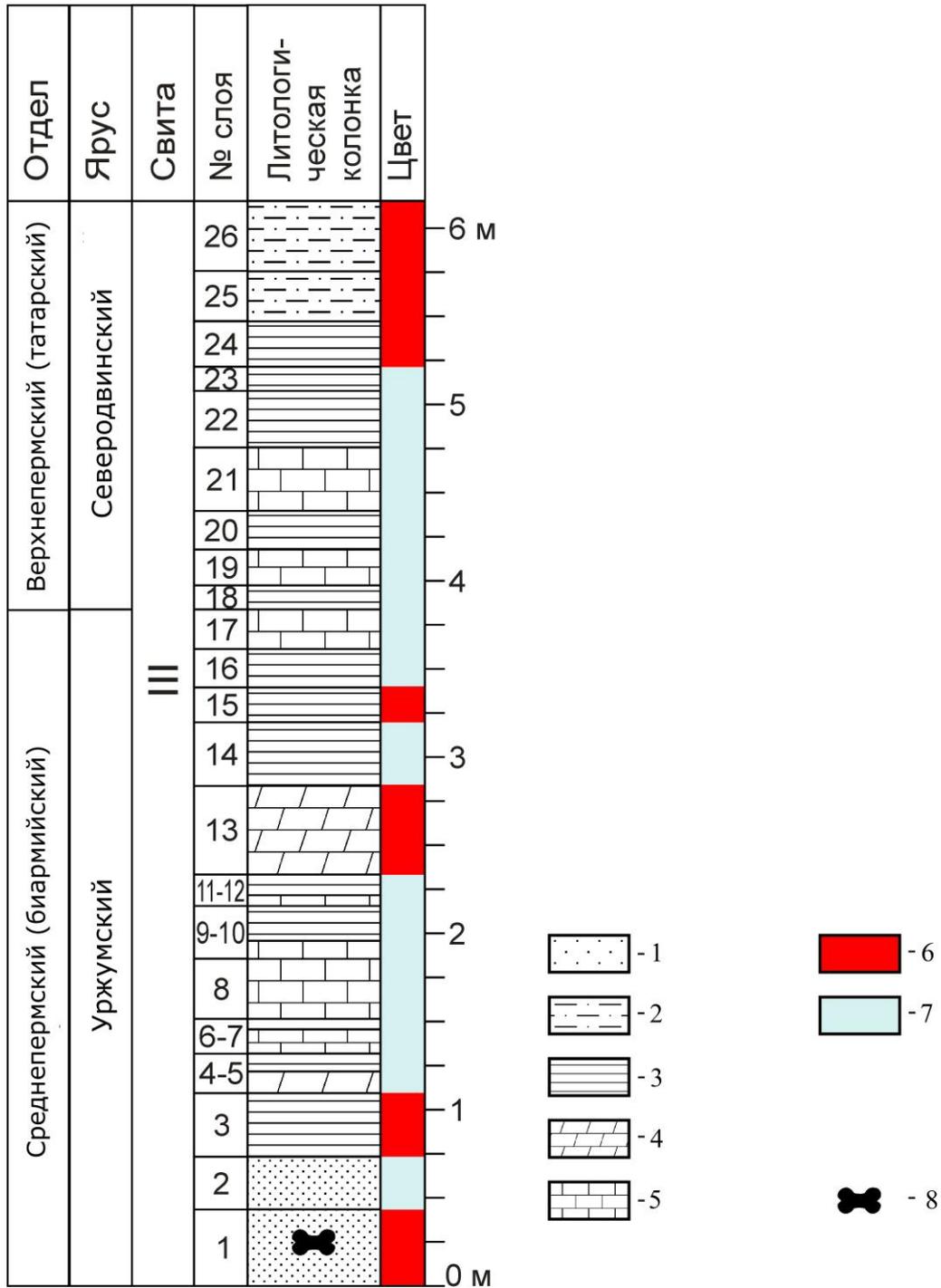


Рис.1. Схема разреза Ишеево, Республика Татарстан (Голубев, Жарков, 2001). Обозначения: 1 – песчаник, 2 – алевролит, 3 – глина, 4 – мергель, 5 – известняк, 6 - красноцветы, 7 – сероцветы, 8 – остатки тетрапод.

песчаник с гравием и галькой; 2 – песчаник; 3 – алевролит глинистый; 4 – глина; 5 – известняк; 6 – осыпь; 7–9 – преобладающая окраска пород: 7 – красноцветная, 8 – пестроцветная, 9 – сероцветная; 10–18 – ископаемые остатки: 10 – тетраподы, 11 – рыбы, 12 – надземные части высших растений, 13 – корни растений, 14 – двустворчатые моллюски, 15 – гастроподы, 16 – остракоды, 17 – конхостраки, 18 – копролиты; Б – Быковский, В – Вятский, Н – Нижний; WD – *Wjatkellina fragilina*–*Dvinella cyrta*.

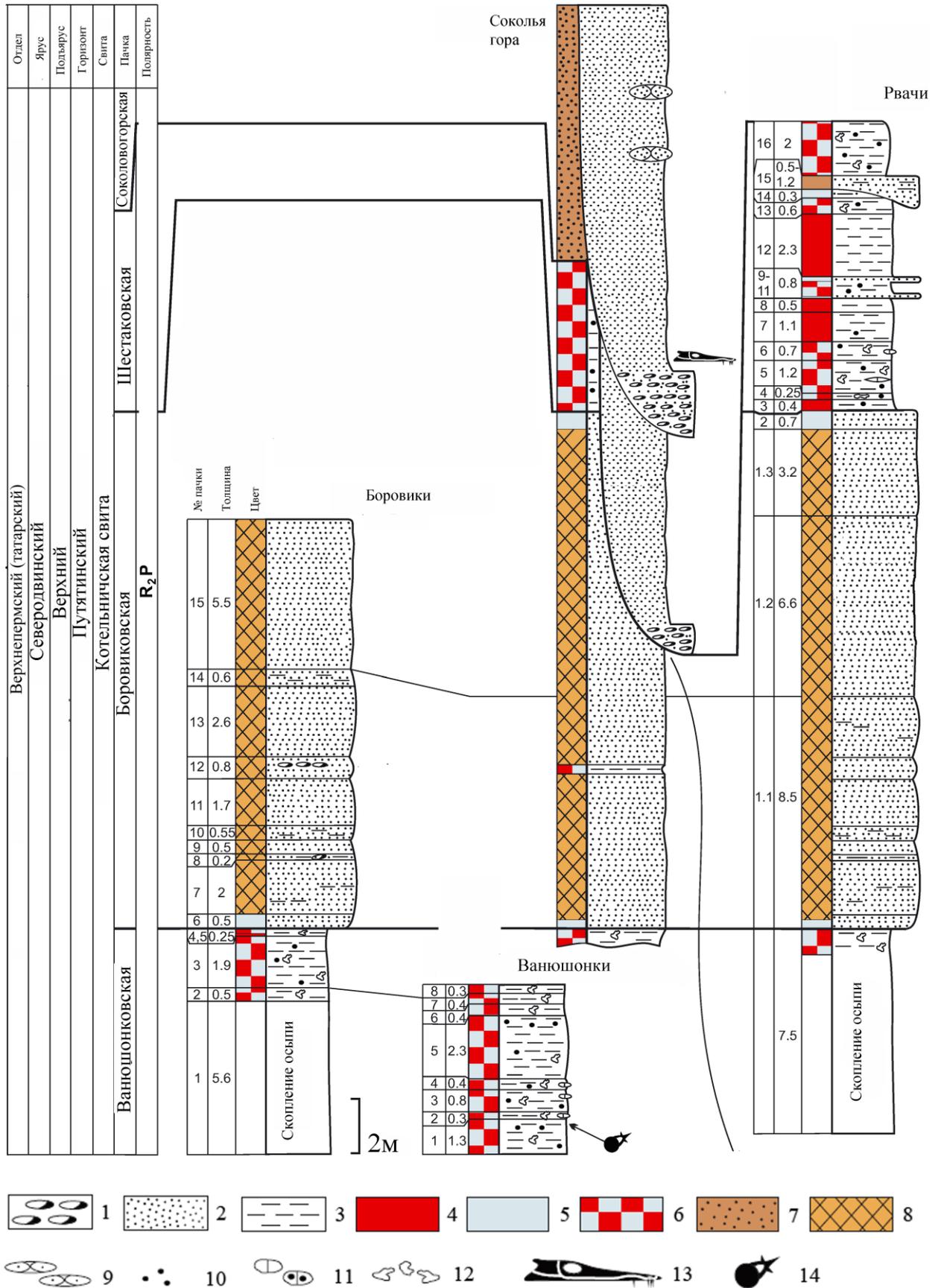


Рис.3. Схема разреза Котельнич, Кировская обл. (по Arefiev et al. (2015) с упрощениями). Обозначения: 1 – гравий и галька, гравелит и конгломерат, 2 –

песок и песчаник, 3 – глина и аргиллит, 4 – красноцветные породы, 5 – сероцветные породы, 6 – пестроцветные, преимущественно красные с голубовато-серыми пятнами породы, 7 – бурые и серовато-зеленые пески, 8 – желтые, оранжевые и светло-бурые пески, 9 – песчаные конкреции, 10 – палеопочвенные карбонатные стяжения, 11 – карбонатные конкреции и стяжения, 12 – голубоватые глеевые пятна, 13 – местонахождение тетрапод Соколя Гора, 14 – местонахождение тетрапод Котельнич.

Глава 1. История изучения пристерозаврий

Первый представитель примитивных тероцефалов был описан Г. Сили в 1894 г. как *Pristerognathus polyodon* (Seeley, 1894). Сили сравнивал его с известными териодонтами того времени (*Aelurosaurus*, *Cynodraco*, *Titanosuchus*, *Cynochamps*, *Cynosuchus*, *Tigrisuchus*, *Lycosaurus*), большая часть которых впоследствии будет отнесена к *Gorgonoria*. В частности, он привел зубные формулы и указал, что *Pristerognathus polyodon* отличается от всех прочих таксонов большим количеством верхнечелюстных резцов (шесть; определение оказалось неверным (Mendrez (1972)), и малым количеством нижнечелюстных резцов (три).

В 1903 г. Р. Брумом был описан *Lycosuchus vanderrieti* (Broom, 1903a). Брум назвал его наиболее обобщенным типом териодонта в сравнении с высокоразвитым *Cynognathus*. Другим поводом для сравнения с циногнатом – а именно с ?*Cynognathus leptorhinus* (sic!) – послужило наличие двух клыков в верхней челюсти. В остальном Брум справедливо отнес *Lycosuchus* к примитивным териодонтам и сравнивал его с *Lycosaurus* и *Ictidosuchus* (впоследствии *Gorgonoria* и *Therocephalia* соответственно), найдя более близким ко второму.

В том же году Брум занялся систематизацией известных на тот момент ископаемых рептилий «триасового» возраста (Broom, 1903b,d). Важную роль в этой работе сыграл образец, найденный в коллекциях Южноафриканского музея и описанный Брумом под названием *Scylacosaurus sclateri*. У голотипа *Scylacosaurus sclateri* хорошо сохранилась небная область, строение которой Брум посчитал основанием для выделения нового отряда – *Therocephalia*. Его понимание тероцефалов заметно отличалось от актуального: в эту группу вошли все примитивные териодонты с неразвитым вторичным небом.

Scylacosaurus стал типовым родом не только для отряда *Therocephalia*, но и для семейства *Scylacosauridae* (Broom, 1903b). Оно было охарактеризовано наличием заднелобных костей и более чем одного клыка в верхней челюсти с обеих сторон, а также озублением птеригоидов, но не небных костей или

сошников. Из всех прочих отнесенных к отряду семейств, только Ictidosuchidae являлись тероцефалами в современном понимании и, что характерно, отличались от сцилякозаврид отсутствием заднелобных костей и наличием единственного клыка в каждой максилле (Broom, 1903b).

Вскоре последовало детальное описание новых териодонтов *Scylacosaurus sclateri*, а также *Ictidosaurus angusticeps*, *Scymnosaurus ferox* и нового вида *Lycosuchus* – *L. machayi* (Broom, 1903c). *Ictidosaurus* Брум нашел близким к *Scylacosaurus*, а *Scymnosaurus* назвал крупнейшим примитивным териодонтом после титанозуха. Все три новых таксона были названы типичными для отряда Therocerphalia, в состав которого был также включен *Lycosuchus*.

Новый вид *Lycosuchus* был выделен на основании более крупных размеров по неполной верхнечелюстной кости с двумя клыками, один из которых не полностью прорезался. Другие кости в том же фрагменте породы Брум определил как принадлежавшие дицинодонту *Oudenodon*.

В следующем году список примитивных тероцефалов пополнился новым родом и видом *Glanosuchus macrops* и новым видом рода *Pristerognathus* – *P. baini* (Broom, 1904). Голотип *Glanosuchus* отличался от всех предыдущих находок полнотой материала – был найден почти целый череп крупного тероцефала с нижней челюстью. Основанием для выделения нового рода и вида послужила зубная система: наличие в верхней челюсти пяти крупных резцов и одного маленького, а также единственного клыка. В случае же *Pristerognathus baini* сохранность была настолько плохой, что Брум не привел видового диагноза для него и не обозначил никаких отличий от *Pristerognathus polyodon*.

Следующей находкой стала изолированная зубная кость маленького тероцефала, которого Брум описал (Broom, 1907a) под названием *Arnognathus parvidens*. Наиболее близкой из известных форм Брум посчитал прогрессивного тероцефала *Ictidosuchus primaevus*, от которого *Arnognathus* отличался выраженным задне-нижним углом кости. Было отмечено некоторое сходство в строении костей конечностей (неназванных) с *Theriodesmus*.

Также из поздней перми был описан новый вид рода *Scymnosaurus* – *S. warreni*. Зубная формула *Scymnosaurus warreni* в описании указана как I 5/4 C 1/1 Pс 3/3 и названа идентичной зубной формуле *Scymnosaurus ferox* (Broom, 1907b), хотя для последнего нижняя челюсть не была известна, а такое число нижних резцов (4) нехарактерно для примитивных тероцефалов (Broom, 1907a).

Сразу пять видов примитивных тероцефалов Брум описал в 1908 г.: *Alopecodon priscus*, *Alopecodon rugosus*, *Hyaenasuchus whaitsi*, *Trochosuchus acutus* и *Pardosuchus whaitsi* (Broom, 1908a).

В случае *Alopecodon priscus* было найдено два скелета с черепами в одном местонахождении. Обе находки Брум отнес к одному виду. Голотипом он выбрал череп, на котором сохранились зубы. Новый тероцефал отличался от уже известных необычно большим количеством верхнечелюстных резцов (восемь). Также было отмечено наличие «первого клыка» перед основным, как у *Scylacosaurus*. Второй вид рода – *A. rugosus* – был отнесен к нему с оговоркой, на основании общего сходства и схожей уплощенной формы коронок зубов. Отличия заключались в размерах (образец достигал 2/3 длины *A. priscus*) и, как следует из видового названия, в наличии ругозистой скульптуры на латеральной поверхности челюстной кости.

Hyaenasuchus whaitsi напомнил Бруму *Lycosuchus vanderrieti*, отличаясь от последнего большим количеством резцов (шесть) и заклыковых зубов (четыре), а также более крупными размерами. *Trochosuchus acutus* Брум сравнивал с *Aelurosaurus*, в качестве отличия привел только зубную формулу – I 5 C 2 Pс 3-4. У *Pardosuchus whaitsi* им были отмечены довольно короткая и широкая предглазничная часть черепа и маленький «добавочный» клык впереди от крупного действующего.

Большое количество новых находок тероцефалов привело Брума к переосмыслению их системы (Broom, 1908b). Тероцефалы, по-прежнему понимаемые им как примитивные хищные териодонты без вторичного костного неба, включали 30 видов. Формы с большим количеством верхнечелюстных резцов были названы предковыми для форм с меньшим их количеством, при этом

Alopecodon с восемью резцами рассматривался в качестве предка всех остальных тероцефалов. Брум в своей схеме выделил две эволюционные линии: одну по редукции числа резцов и «добавочных» клыков; вторую – по развитию двуклыкового состояния для форм с двумя крупными клыками в верхней челюсти (*Hyaensuchus*, *Trochosuchus*, *Lycosuchus*). Отдельно были приведены *Ictidosuchus* и *Arnognathus* как неблизкие родственники остальных форм.

В 1912 г. Брум в составе рода *Pristerognathus* выделил новый вид *P. platyrhinus*, хотя и отметил, что сохранность голотипа не позволяет с уверенностью отличить его от *Pristerognathus polyodon* (Broom, 1912). Еще одним таксоном примитивных тероцефалов, описанным в этой работе, стал *Alopecorhinus parvidens*. От *Pristerognathus platyrhinus*, которого он напоминал зубной формулой и широкой и короткой предглазничной частью черепа, *Alopecorhinus* отличался утонченной зубной костью, меньшими размерами зубов и более короткой предклыковой частью черепа.

В следующем году Брум выделил горгонопий в отдельный подотряд в составе отряда Therapsida, оформив при этом и новое представление о тероцефалах в паритетном *Gorgonopsia* таксоне *Therocerphalia* как о животных с подглазничными окнами, узкой теменной областью, небольшой заглазничной костью, не контактирующей с чешуйчатой, без предтеменной кости и рядом других признаков (Broom, 1913).

В 1914 г. Д.М.С. Уотсон привел морфологическое описание небной области неполного черепа тероцефала, которого он считал представителем рода *Lycosuchus* и близким к *Scylacosaurus* (Watson, 1914). Брум после дополнительного препарирования описал этот образец под названием *Scymnosaurus watsoni* (Broom, 1915a). Его основными признаками были названы большие размеры височного окна, суженность предглазничной части черепа и наличие высокого и узкого теменного гребня. Отсутствие передней части черепа помешало Бруму уверенно сравнить новый вид с *S. ferox* и *S. warreni*.

В той же работе были описаны примитивные тероцефалы *Simorhinella baini* и *Cerdodon tenuidens*. Маленькая *Simorhinella* отличалась короткой и широкой

предглазничной частью черепа, а также небольшими размерами зубов. Брум без подробностей сравнил ее с прогрессивными тероцефалами *Ictidognathus*, *Scaloposaurus* и *Icticephalus* и отметил ювенильный возраст особи на основании признаков замещения зубов. Голотип *Cerdodon* имел худшую сохранность: от черепа некрупного животного остались доступны для изучения неполные челюстная, скуловая, зубная и фрагменты угловой и слезной костей. Его Брум также сравнил с *Ictidosuchus primsevus* и отнес к семейству *Ictidosuchidae*.

Ранее в том же году вышел номер каталога ископаемых позвоночных Американского музея естественной истории, посвященный пермским, триасовым и юрским рептилиям Южной Африки (Broom, 1915b). К уже известным таксонам примитивных тероцефалов в этой работе добавились *Alopecognathus angusticeps*, *Scylacoides ferox* (с оговоркой о возможной принадлежности к горгонопиям), *Scylacorhinus falkenbachi* и новый вид *Trochosuchus* – *T. major*. Голотипы *Alopecognathus angusticeps* и *Trochosuchus acutus* были довольно полными, однако сравнение проводилось автором преимущественно по зубной формуле. Для «двуклыкового» *Trochosuchus* и подобных ему *Lycosuchus* и *hyaenasuchus* было высказано предположение о том, что второй клык в паре является замещающим.

Еще одного примитивного тероцефала из Южной Африки описал С. Хафтон под названием *Trochosaurus intermedius* (Haughton, 1915). Близость к *Lycosuchus* и *Trochosuchus* была определена через наличие двух клыков и пяти резцов в верхней челюсти. В качестве отличий от ликозуха были приведены более низкая резцовая область верхней челюсти, более высокая зубная кость (как у *Trochosuchus*) и более широкая теменная область; от трохозуха – одинаковые размеры верхнечелюстных клыков, тогда как у *Trochosuchus* второй клык был крупнее первого. Таким образом, промежуточное положение рода *Trochosaurus* определило название его типового вида.

Позднее Хафтон добавил в список примитивных тероцефалов новый вид *Alopecognathus* – *A. minor*. Он был описан по почти полному черепу средних размеров (Haughton, 1918). Отличиями от *A. angusticeps* послужили число заклыковых зубов (четыре против шести у ранее описанного вида), более

переднее положение орбит и иное расположение одноименных групп зубов. В дополнение к описанию покровных костей черепа была приведена информация о строении мозговой коробки животного.

Вскоре последовало подробное морфологическое описание *Scymnosaurus watsoni*, которое было сделано Уотсоном (Watson, 1921) по небной и затылочной части черепа хорошей сохранности, отпрепарированного и описанного Брумом (Broom, 1915a).

В 1923 году Ф. Нопша выделил три семейства в составе подотряда *Therocephalia*: *Scylacosauridae*, *Lycosuchidae* и *Whaitsiidae* (Nopcsa, 1923). *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae* отличались от *Whaitsiidae* сохранением подглазничных окон и заклыковых зубов. Количество заклыковых зубов послужило различием уже между ними: рода *Lycosuchus* и *hyaenosuchus* с малым числом заклыковых зубов вошли в установленное им семейство *Lycosuchidae*; *Glanosuchus*, *Aelurosaurus*, *Aloposaurus*, *Alopecopsis*, *Trochosaurus* и *Trochosuchus* с большим – в *Scylacosauridae*. Систематическое положение родов *Cerdognathus*, *Cerdodon*, *Cyniscodon*, *Galesuchus*, *Pristerognathus*, *Tigrisuchus*, *Scylacoides* и *Scylacorhinus* осталось неопределенным.

Нопша отметил также наличие двойных клыков у ряда форм (*Lycosuchus*, *hyaenosuchus*, *Alopecognathus*, *Aloposaurus*, *Trochosaurus*, *Trochosuchus*) и предположил, что они могут принадлежать к одной группе, но указал и уродство как возможную причину такого состояния (Nopcsa, 1923).

В следующем году Хафтон представил собственную систему, в которой *Therocephalia* в ранге подотряда оказались без морфологического обоснования разделены на пять семейств (Haughton, 1924). *Arnognathus* и *Cerdodon* вошли в *Ictidosuchidae*; *Alopecodon*, *Alopecognathus*, *Alopecorhinus*, *Glanosuchus*, *hyaenasuchus*, *Ictidosaurus*, *Lycosuchus*, *Pardosuchus*, *Pristerognathus*, *Scylacoides*, *Scylacorhinus*, *Scylacosaurus*, *Scymnosaurus*, *Trochosaurus*, *Trochosuchus* и *Moschorhinus* (как поздний представитель) вместе с горгонопией *Broomisaurus* были объединены в установленное семейство *Pristerognathidae*; *Simorhinella* – в

Scaloposauridae; прогрессивные тероцефалы составили семейства Alopacosauridae и Whaitsiidae.

С. Виллистон также помещал *Arnognathus* и *Cerdodon* в Ictidosuchidae и *Simorhinella* в Scaloposauridae, но сохранял в своей системе тероцефалов семейства Scylacosauridae (*Alopecodon*, *Pardosuchus*, *Glanosuchus*, *Scylacosaurus*, *Pristerognathus*, *Ictidosaurus*, *Alopecognathus*, *Scylacorhinus*) и Lycosuchidae (*Lycosuchus*, *Trochosuchus*, *Hyaenasuchus*). Спорным осталось систематическое положение *Alopecorhinus* и *Scylacoides* (Williston, 1925).

В том же году Брум привел новые данные по строению *Alopecodon priscus*, указав наличие семи резцов и двух предклыковых зубов у этой формы (Broom, 1925). Тогда же он описал маленького тероцефала *Ictidoparia brevirostris* с нехарактерными для примитивных тероцефалов признаками (отсутствие заднелобной кости и длинная и низкая нижняя челюсть) и два новых вида *Pristerognathus* – *P. vanderbyli* и *P. vanwyki*. *P. vanderbyli* мало отличался от *P. polyodon*, но был найден в более низком горизонте, а *P. vanwyki* в свою очередь очень походил на *P. vanderbyli*, но имел меньшие размеры и небольшие отличия в пропорциях. *Alopecognathus minor* был отнесен к роду *Pristerognathus*.

Позднее Брум выделил ранее описанный им вид *Pristerognathus platyrhinus* в новый род *Cynariognathus* на основании наличия восьми заклыковых зубов против шести у представителей видов *Pristerognathus* (Broom, 1931).

В обобщающей работе Брум высказал идею разделения тероцефалов на ранних и поздних, но не установил для этих групп специальных таксонов (Broom, 1932). Как ранние тероцефалы им были перечислены формы, которые сегодня считаются горгонопиями: *Eriphostoma microdon*, *Lycosaurus pardalis*, *Arctosuchus tigrinus* и *Tigrisuchus simus*. При этом он вывел из состава тероцефалов горгонопию *Broomisaurus planiceps*. В список родов тероцефалов в этой работе вошли *Alopecodon*, *Alopecognathus*, *Alopecorhinus*, *Arnognathus*, *Cerdodon*, *Cynariognathus*, *Glanosuchus*, *Hyaenasuchus*, *Huorhynchus*, *Ictidoparia*, *Ictidosaurus*, *Lycosuchus*, *Pardosuchus*, *Pristerognathoides*, *Pristerognathus*, *Scylacoides*, *Scylacosaurus*, *Scymnosaurus* (с видами *S. ferox* и *S. watsoni*), *Akidnognathus*.

Новый тероцефал был описан как *Alopecideops gracilis*. Для него, *Alopecodon* и *Pardosuchus* Брум установил семейство *Alopecodontidae*. Еще одним новым семейством стало *Ictidosauridae*, включавшее *Ictidosaurus*, *Scylacosaurus*, *Scylacorhinus* и *Akidnognathus*.

Для проблемного *Cerdodon* была указана новая зубная формула с четырьмя резцами в нижней челюсти (I 6²/4 C 1/1 Pс 5/5). Тероцефала *Scymnosaurus warreni* Брум переопределил как представителя прогрессивного рода *Moschorhinus* – *M. warreni*. В роде *Trochosuchus* оставил только два вида – *T. major* и *T. acutus*, сведя *T. major* и *T. intermedius* в синонимы.

В 1934 г. Л.Д. Бунстра изучил тероцефалов из фондов Британского музея естественной истории (Boonstra, 1934). В принятой им системе почти все примитивные тероцефалы вошли в семейство *Pristerognathidae*: *Alopecodon*, *Cynariognathus*, *Pristerognathus*, *Scylacosaurus*, *Scymnosaurus*, *Trochosaurus*, *Huorhynchus* и *Theriodesmus*; и только *Cerdodon* был отнесен к семейству *Ictidosuchidae*.

Бунстра продемонстрировал более осторожный подход к выделению видовых таксонов и свел *Alopecodon minor* и *Alopecodon rugosus* в синонимы к *Alopecodon priscus*, основываясь на слишком незначительной разнице в зубной формуле и на отсутствии таксономического веса у такого признака, как индивидуальный размер особи.

Также он дополнительно отпрепарировал голотип *Scylacosaurus sclateri*, очистив от породы заднюю часть неба и левую сторону мозговой коробки. Это позволило получить новые данные о строении *Scylacosaurus*, в частности были отмечены расширение базисфеноида и выпуклость парокципитального отростка, как у прогрессивных скалопозавров; расширение сошников (*prevomers*) в задней части; отсутствие зубов на небных костях; наличие межптеригоидной ямы; крупные подглазничные окна и короткие хоаны; большой объем проотики и развитый слуховой канал, сформированный гребнем чешуйчатой кости. Строение мозговой коробки *Scylacosaurus* Бунстра нашел схожим в некоторых отношениях (латеральное расширение базисфеноида) со строением этой области у

скалопозаврид и несходным со строением у другого пристерогнатида – *Trochosaurus*. При этом он описал тонкий гребень базисфеноида, ограждающий овальное окно спереди и сбоку, сообщив, что подобная структура неизвестна у других тероцефалов, но отмечена у цинодонта *Galesaurus* и некоторых аномодонтов. Также он отметил, что эпиптериковая полость *Scylacosaurus* вдвое больше, чем у *Gorgonopia* и *Whaitsiidae*, но вдвое меньше, чем у *Cynodontia*.

Бунстра согласился с описанием мозговой коробки *Scymnosurus watsoni*, выполненным Уотсоном в 1921 г., но для строения небной области привел свою интерпретацию. Как и Уотсон, Бунстра сравнивал примитивных тероцефалов с горгонопиями.

В то же время он дополнительно отпрепарировал *Trochosaurus major* и сделал описание и изображение неба, затылка и латеральной стенки мозговой коробки, найдя описание крыши черепа и щечного сегмента авторства Брума (Broom, 1932) корректным. По мнению Бунстры, *Trochosaurus* существенно отличался от других представителей *Priesterognathidae*, поэтому последующее изучение должно было показать, что семейство состоит в действительности более чем из одной группы тероцефалов.

Для *Cerdodon tenuidens* Бунстра определил зубную формулу как $I\ 4/3\ C\ 1/1\ P_c\ 4/3$, подтвердив изначальное предположение Брума (Broom, 1915) о трех резах в нижней челюсти. Попытки дополнительно отпрепарировать образец или сделать срез успехом не увенчались.

Бунстра изучил также коллекцию Американского музея естественной истории, в которой было восемь примитивных тероцефалов, объединенных в семейство *Priesterognathidae*: *Alopecodon priscus*, *Alopecognathus angusticeps*, *Alopecorhinus parvidens*, *Cynariognathus platyrhinus*, *Ictidosaurus angusticeps*, *Scylacoides ferox*, *Scylacosaurus sclateri* и *Trochosaurus major* (Boonstra, 1935). Для *Alopecognathus angusticeps* он привел подробное описание и изображения. Экземпляр AMNH 5527 (*Ictidosaurus angusticeps*) посчитал не тероцефалом, а горгонопией из-за строения подбородочного выступа; и в любом случае не *Ictidosaurus angusticeps* из-за несовпадения в зубной формуле. Из тероцефалов в

горгонопии Бунстра предположительно вывел и *Scylacoides ferox* из-за отсутствия на образце подглазничных окон, но, как и в предыдущем случае, не дал нового определения из-за плохой сохранности. *Scylacorhinus falkenbachi* он свел в синонимы к *Scylacosaurus sclateri*. Ему удалось очистить от породы верхнюю сторону небной области у этого образца и описать ее.

В том же году Брум описал еще одного примитивного тероцефала – *Lycedops scholtzi* (Broom, 1935). Он сравнил нового тероцефала с *Pristerognathus* и посчитал, что *Lycedops* отличается от последнего наличием четырех заклыковых зубов, более закругленным передним концом черепа и более широким и коротким височным окном. С *Lycosuchus* сравнение проводилось на основании наличия двух клыков в верхней челюсти, но у *Lycedops* Брум посчитал второй клык нефункциональным.

Затем последовало описание еще двух таксонов – *Cynariognathus gallowayi* и *Trochorhinus vanhoepeni* (Broom, 1936a). Новый вид *Cynariognathus* отличался количеством заклыковых зубов (9), *Trochorhinus vanhoepeni* от представителей *Trochosaurus* – меньшими размерами резцовой области и меньшим количеством заклыковых зубов (3/4 против 4/5 у *Trochosaurus major*).

В тот же год вышло описание *Trochosaurus dirus* в обширной работе по морфологии черепа южноафриканских тероцефалов (Broom, 1936b). Новый вид был близок к *Trochosaurus major*, но имел более крупные размеры и меньшее число заклыковых зубов (два). У него оказалось по два клыка с каждой стороны в верхней челюсти. Брум предположил, что оба функционировали одновременно, как один зуб, но в то же время по срезам нашел, что зубы имели разный возраст и прямо говорил о процессе их смены. Смену зубов он отметил также на резцах, но не нашел признаков смены заклыковых зубов. По его мнению, у тероцефалов было три и более генерации резцов, две генерации клыков и одна – заклыковых зубов.

Помимо смены зубов Брум уделил внимание строению нижней челюсти (прежде всего пластинчатой, задней части зубной и передней части угловой костей) и отметил сходство в этом отношении примитивных тероцефалов с

цинодонтами, но не горгонопиями. Это навело его на мысль, что цинодонты произошли от тероцефалов, а не от горгонопий, как тогда предполагалось.

Морфологическое исследование было выполнено преимущественно на материале по примитивным тероцефалам, а именно для *Trochosaurus dirus*, *Pristerognathus minor*, *Lycedops scholtzi* и образцов, предположительно отнесенных к *Pristerognathus vanderbyli*, *Trochosuchus acutus* и *Lycedops scholtzi*. Сложность в точном определении была связана с тем, что Брум изготавливал срезы образцов, которые нашел недостаточно ценными для музейной экспозиции или иной работы без повреждения материала.

В той же работе Брум писал, что тероцефалы из зоны *Tarinoserphalus* могут быть разделены на два семейства – по количеству верхнечелюстных клыков, – но никак не обозначил их.

Два новых вида ранних тероцефалов описали Ф. Броили и Й. Шредер – *Synariognathus seeleyi* и *Pristerognathus peyeri* (Broili, Schroder, 1936a, b). Авторы нашли строение *Synariognathus seeleyi* типичным для «пристерогнатид», а как особенность этого вида отметили расширение заглазничной кости в заднем направлении (Broili, Schroder, 1936a). *Pristerognathus peyeri* они сравнивали с другими видами рода, в качестве видовых отличий использовали общие размеры, пропорции черепа, соотношение размеров и количество заклыковых зубов (Broili, Schroder, 1936b).

Уже в следующем году вышло описание *Alopecognathus megalops* (Broom, 1937). Этого тероцефала отличало количество заклыковых зубов в верхней челюсти (восемь), в остальном же сохранность образца не давала возможности для более детального сравнения.

В 1938 г. Э. Олсон исследовал ушную и затылочную области черепа неопределенного тероцефала из зоны *Tarinoserphalus* (Olson, 1938). Как и Брум, он делал последовательные срезы образцов. Основные затылочные кости он нашел тонкими и длинными, и отделенными от базисфеноида неокостеневающей зоной. На крупных боковых затылочных костях описал вырезку яремного отверстия и отверстия для XII нерва. Также им было указано, что ушные кости срастаются и

образуют периотику, а преддверие внутреннего уха имеет медиовентральное положение.

В 1940 г. о находке тероцефалов в средней перми СССР сообщил И.А. Ефремов: в местонахождении Ишеево были обнаружены теменные кости типичного для них строения (Ефремов, 1940). Ефремов ограничился предварительным описанием этих образцов (экз. ПИН №№ 157/19-21), не дав названия новой форме.

В 1951 г. А. Бринк и Дж. Китчинг описали *Walteria skinneri* из низов зоны *Tarinoscephalus* (Brink, Kitching, 1951). Наиболее близкими к ней родами были названы *Pristerognathus* и *Scymnosaurus*. От последнего *Walteria* отличалась более крупными размерами, большим числом заклыковых зубов и расположением костей небной области, от *Pristerognathus* – более широкой и массивной предглазничной частью черепа, превосходящими размерами и меньшим числом зубов на птеригоидах.

В следующем году для тероцефала из местонахождения Ишеево был установлен таксон *Porosteognathus efremovi* (Вьюшков, 1952). Б.П. Вьюшков назвал его примитивным, как представители семейства *Pristerognathidae* из нижней части зоны *Tarinoscephalus*. Сравнивал он нового тероцефала с уже известными на территории России позднепермскими *Anna (sic!) petri* и *Chtonosaurus velocidens*. При этом Вьюшков отметил крупный пинеальный канал поростеогната, следы шва между теменными костями, меньшие размеры височных окон и, возможно, мозговой коробки и большое число заклыковых зубов.

В следующем году Бунстра предложил разделить тероцефалов на два надсемейства – *Pristerosauria* и *Scaloposauria* (Boonstra, 1953a). В первое вошли не только примитивные тероцефалы (*Pristerognathidae*, *Lycosuchidae*, *Scylacosauridae*), но также семейства *Ictidosuchidae*, *Whaitsidae*, *Alopecopsidae*, *Lycideopsidae* и *Euchambersidae*. Диагноз включал узкую теменную область обычно с гребнем, полную заглазничную дугу и теменное отверстие (кроме

Euchambersia), отсутствие вторичного неба, развитые клыки и наличие заднелобной кости у примитивных форм.

Тогда же он опубликовал статью, посвященную артикуляции нижней челюсти у *Pristerognathidae* (Boonstra, 1953b). Материалом для нее послужили новый образец *Scymnosaurus ferox*, неопределенный тероцефал S.A.M. 11959 и описанные в данной работе новые таксоны – *Theriodes cyniscus*, *Pristerognathus roggeveldensis*, *Maraiasaurus parvus* и *Alopecognathus angustioriceps*.

Вскоре последовала обширная работа о примитивных тероцефалах зоны *Tarinoscephalus*, которых Бунстра рассматривал в семействе *Pristerognathidae* отдельно от *Lycosuchidae* и *Scylacosauridae* (Boonstra, 1954). Он предлагал разделить их на два подсемейства, объединив в одно формы с шестью резцами и длиной черепа вдвое превышающей ширину, а в другое – формы с пятью резцами и длиной, менее чем вдвое превышающей ширину, но названия им не дал.

Коллекция по пристерогнатидам в Южноафриканском музее к тому моменту состояла приблизительно из сотни образцов. Основанный на этом материале диагноз семейства включал едва ли не все признаки в строении черепа: хищные тероцефалы из зоны *Tarinoscephalus* с зубной формулой $I\ 5-6/3\ C\ 1/1\ P_c\ 2-9/2-9$; резцы и клыки развиты лучше заклыковых зубов; череп длинный, довольно высокий и узкий; теменной гребень высокий и тонкий; озубленная часть зубной кости длинная и неизогнутая; развиты постдентальная часть нижней челюсти, венечный отросток, предлобная, заглазничная и заднелобная кости, скуловая дуга и септомаксиллярная кость; теменное отверстие средних размеров или крупное и т.д.

В общем описании Бунстра отметил зазубренность челюстных зубов, изменение размеров резцов в их ряду, наличие только одного клыка в верхней и нижней челюстях и трех резцов в нижней, диастемы в зубном ряду, слабое развитие заклыковых зубов. Он предположил, что в питании пристерогнатида использовали только переднюю часть зубной системы, а жевание пищи исключалось. Заднелобная кость, по его мнению, была развита у различных представителей в той или иной степени, как и заглазничная. Последняя у

некоторых форм выходит на края орбиты и височного окна. Сквямозный отросток скуловой кости длинный, как у цинодонтов. Затылок у форм с длинным и узким черепом глубоко вогнут, у форм с коротким и широким – значительно менее вогнут. Размер квадратноскуловой кости сильно редуцирован. На слезную кость приходится большая часть предглазничной впадины, обычно неглубокой и продолжающейся бороздой по направлению к клыкам, но у некоторых форм впадина глубокая и резко заканчивающаяся впереди. Предположительно она вмещала какую-то железу, но ее природа осталась неустановленной. Для нижней челюсти были указаны непрочный симфиз и уплощенная пластинчатая кость, слабо заходящая в него и не видная с вентральной стороны; угловая кость с крупной наружной поверхностью, вырезкой и ангулярным лепестком.

В составе Pristerognathidae перечислены известные рода *Scymnosaurus*, *Glanosuchus*, *Therioides*, *Pristerognathus*, *Alopecognathus*, *Cynariognathus*, *Maraiasaurus*, а также три новых – *Ptomalestes*, *Pristerosaurus* и *Pristerognathoides*. В последний был переведен *Alopecognathus minor*. Также были описаны новые виды – *Scymnosaurus major* и *Cynariognathus paucioridens*. Всего автор перечислил 71 образец, отнесенный им к пристерогнатидам.

Другую систему тероцефалов представили в том же году Хафтон и Бринк в списке рептилий из Кару (Южная Африка) (Haughton, Brink, 1954). Основой для выделения семейств послужили прежде всего признаки зубной системы, в особенности количество верхнечелюстных клыков. Среди примитивных тероцефалов были выделены семейства Pristerognathidae, объединяющее примитивные формы с одним клыком (*Alopecognathus*, *Alopecorhinus*, *Cerdodon*, *Cynariognathus*, *Glanosuchus*, *Hofmeyria*, *Ictidoparia*, *Lycedops*, *Maraiasaurus*, *Notaelurodon*, *Ptomalestes*, *Pristerognathus*, *Pristerognathoides*, *Pristerosaurus*, *Scylacoides*, *Scymnosaurus*, *Therioides*, *Walteria*), и Lycosuchidae, объединяющее тероцефалов с двумя клыками (*Hyaenasuchus*, *Lycosuchus*, *Trochorhinus*, *Trochosaurus*). Рода *Ictidosaurus*, *Scylacosaurus* и *Trochosuchus* вошли в семейство Akidnognathidae, охарактеризованное наличием маленького клыка (предклыкового зуба) перед основным, а рода *Alopecideops*, *Alopecodon* и

Pardosuchus – в *Alopecodontidae* (с двумя маленькими клыками перед большим функциональным). *Lycideops* вошел в собственное семейство *Lycideopsidae*; *Simorhinella* была указана как *Therocephalia incertae sedis*.

В том же году вышла монография Ефремова, посвященная фауне медистых песчаников (Ефремов, 1954). В ней он перечислил находки тероцефалов: два фрагмента плечевых костей (ЛГМ/ЧМП № 44 и № 46) и «обломки костей черепа и щечный зуб» (коллекция ПИН № 519 без уточнения номеров экземпляров). По мнению Ефремова, тероцефалы должны были составлять вместе с диноцефалами «преобладающий элемент фауны», но не попадали в сборы из-за небольших размеров. Тем не менее он отмечал, что найденные в медистых песчаниках кости принадлежали крупным животным.

В следующем году Вьюшков опубликовал работу, посвященную трем известным тероцефалам СССР – *Anna* (*Annatherapsidus*), *Chtonosaurus* и *Porosteognathus* (Вьюшков, 1955a). Коллекция остатков *Porosteognathus* включала на тот момент три теменные кости (№ 157/19, 20, 21), две челюстные (№ 157/22, 23) и предположительно одну предчелюстную (№ 157/24). К сожалению, определение экз. ПИН № 157/23 оказалось неверным – эта кость происходила из черепа *Syodon* (Ivakhnenko, 2003).

Хотя формально *Porosteognathus* был описан тремя годами ранее, только в этой работе Вьюшков дал диагноз рода: «Средней величины хищное животное. Зубная формула верхней челюсти I(?)6 C2 Pс9. Оба клыка велики. Послеклыковые зубы со слабовыраженными режущими передним и задним краями. Интертемпоральный гребень очень узок; у самцов в 1,5 раза выше, чем у самок. Канал пинеального органа расположен в передней части не окончательно слившихся теменных костей, велик, слабо наклонен назад. Заднеглазничные кости лишь немного заходят на стенки теменных. Височные ямы и мозговая полость укорочены».

Porosteognathus был условно введен в семейство *Pristerognathidae*. Само это семейство автор понимал как животных из зон *Tapinocephalus* и *Endothiodon* с незамкнутым пинеальным отверстием, двумя клыками в верхней челюсти,

укороченным височным окном и массивной заглазничной дугой, участвующей в образовании нижнечелюстного симфиза spleniale, числом верхних заклыковых зубов обычно менее восьми, впадиной впереди-снизу от орбиты на слезной и челюстной костях у некоторых представителей.

Сравнение *Porosteognathus* с *Annatherapsidus* и *Chtonosaurus* дублировало информацию из первоописания 1952 года, добавлены были только данные по положению пинеального канала (у *Porosteognathus* идет почти вертикально, у *Chtonosaurus* наклонен назад под 45°).

Вьюшков также отметил редкость находок тероцефалов в местонахождении Ишеево, где остатки *Porosteognathus* составляют не более 1,5 % от сборов, и связал это с более наземным образом жизни тероцефалов по сравнению с хорошо представленными в коллекции диноцефалами.

Там же были упомянуты находки плечевых костей тероцефалов в местонахождениях Малая Кинель и Березовая Ростошь (Оренбургская обл.) (Вьюшков, 1955а).

Находки из Малой Кинели были описаны в отдельной статье (Вьюшков, 1955б). Фауну из этого местонахождения М.Ф. Ивахненко выделял в отдельный субкомплекс ишеевского комплекса (Ивахненко, 2001) и считал заключительным этапом развития диноцефаловой фауны (Ivakhnenko, 2003), но позже отказался от малокинельского субкомплекса (Ivakhnenko, 2011).

Кроме упомянутой выше плечевой кости, в сборах из Малой Кинели тероцефаловым мог быть уплощенный клык с зазубренными кантами. Для него Вьюшков допустил принадлежность горгонопии, поскольку бедренная кость экз. ПИН № 272/11, по его мнению, принадлежала животному из этой группы.

Плечевую кость Вьюшков нашел примитивной и предположил, что ее можно отождествить с *Porosteognathus*, а несколько меньшие размеры объясняются молодостью особи, но в заключении перечислил в фауне «новый вид тероцефалов». Несмотря на фрагментарность материала из местонахождения, Вьюшков предположил, что разница в процентном соотношении териодонтов и диноцефалов в нем обусловлена не только тафономическими, но и

зоогеографическими причинами – более восточным положением местонахождения и большей его близостью к «области сноса» (Вьюшков, 1955б).

В следующем году были оформлены новые систематические сводки Ф. Хюнэ и А. Ромера.

Ромер выделял в составе тероцефалов семейства *Pristerognathidae*, *Trochosuchidae*, *Whaitsiidae* и *Euchambersiidae* (Romer, 1956). *Pristerognathidae* и *Trochosuchidae* были охарактеризованы следующим образом. *Pristerognathidae* (25 родов) – крупные примитивные тероцефалы, предглазничная часть черепа массивная и округлая в сечении, длинное височное окно, теменной гребень развит, подглазничные окна большие, количество верхних резцов – до семи, три-девять простых заклыковых зубов, затылок высокий треугольной формы, один клык, зубная кость высокая с прямым нижним краем. *Trochosuchidae* (4 рода) – напоминают пристерогнатид в основных характеристиках, но череп более низкий, широкий и уплощенный, затылок шире, теменной гребень невысокий, в норме два клыка в верхней челюсти. В составе *Pristerognathidae* были перечислены: ?*Akidognathus*, *Alopecideops*, *Alopecodon*, *Alopecognathus*, *Alopecorhinus*, *Cynariognathus*, *Glanosuchus*, ?*Hyorhynchus*, *Ictidoparia*, *Ictidosaurus*, *Lycedops*, *Maraisaurus*, ?*Notaelurodon*, *Pardosuchus*, *Pristerognathoides*, *Pristerognathus*, *Pristerosaurus*, *Ptomalestes*, *Scylacoides*, *Scylacorhinus*, *Scylacosaurus*, *Scymnosaurus*, ?*Tamboeria*, *Therioides* и *Walteria*, в составе *Trochosuchidae* – *Hyenasuchus*, *Lycosuchus*, *Trochorhinus* и *Trochosuchus*.

В совместной с Уотсоном классификации терапсид в диагноз *Pristerognathidae* были добавлены следующие признаки: теменное отверстие расположено впереди, заднелобные кости обычно крупные, квадратные кости маленькие, небо уплощенное, может быть небольшая межптеригоидная яма, зубные кости не срастаются, передний край этих костей закруглен (Watson, Romer, 1956). Три рода были исключены из состава семейства: *Akidognathus*, *Notaelurodon* и *Tamboeria*. Для *Trochosuchidae* было дополнительно указано возможное наличие шести верхнечелюстных резцов.

Хюнэ рассматривал в составе Theroccephalia семь семейств: Pristerognathidae, Alopecopsidae, Lycideopsidae, Whaitsiidae, Euchambersiidae, Ictidosuchidae и Scaloposauridae (Huene, 1956). Диагноз Pristerognathidae был написан очень подробно: височные окна крупнее орбит; некоторые экземпляры имеют предклыковую «ступеньку» в челюстной кости; клыки крупные (у некоторых два); септомаксиллярная кость крупная, как у горгонопий; ноздри терминальные и разделены вертикальным отростком предчелюстной кости; лобные кости выходят на край орбиты; носовые кости длинные, поскольку предглазничная часть черепа удлиненная, часто сужена в средней части; сошник разделяет хоану и в задней части контактирует с крыловидными костями, находится на одном уровне с ними и небными костями; челюстная и предчелюстная кости формируют глубокую яму для нижнечелюстного клыка; есть небольшая межптеригоидная яма в области поперечных отростков птеригоидов; птеригоиды несут зубы, как у горгонопий; эпиптеригоиды с широким основанием и уплощенным пилонообразным вертикальным отростком; зубные кости низкие с узким длинным венечным отростком, заходящим в височное окно. Там же Хюнэ привел признаки в строении посткраниального скелета и указал на то, что распространение пристерогнатид ограничено зоной Tapinocephalus.

Часть примитивных тероцефалов (*Alopecideops*, *Pardosuchus*, *Scylacorhinus*) была перечислена в составе семейства Alopecopsidae, которое отличалось от Pristerognathidae более узкой и длинной предглазничной частью черепа, меньшими общими размерами и отсутствием у некоторых представителей заклыковых зубов и заднелобной кости.

Авторы последующих публикаций (Camp, Allison, 1961; Lehman, 1961) придерживались системы Ромера.

В то же время было опубликовано исследование смены зубов у горгонопий и тероцефалов (Kermack, 1956). В этой работе К. Кермак использовал четыре экземпляра примитивных тероцефалов – *Trochosaurus major*, *Synariognathus platyrhinus* и два неполных черепа *Pristerognathus polyodon*. У *Trochosaurus major* Кермак обнаружил сменные зубы с лингвальной стороны от каждого из двух

одновременно находящихся в правой половине верхней челюсти клыков, где слом позволял это увидеть. Сменные резцы и клыки на нижней челюсти также росли лингвально по отношению к действующим зубам. У *Pristerognathus* за единственным действующим клыком были обнаружены остатки старого зуба в виде массива пористой кости. Сменные резцы и заклыковый зуб располагались у него лингвально по отношению к действующим, как и у *Trochosaurus*. У *Synariognathus* автор также нашел корень выпавшего клыка в верхней челюсти позади от действующего. Кермак посчитал, что одновременное нахождение двух клыков в верхней челюсти – это примитивное состояние, которое у более продвинутых форм сменилось последовательным замещением одного клыка другим. У примитивных тероцефалов промежуток времени между выпадением старого клыка и вырастанием нового был небольшим, а у более прогрессивных тероцефалов он сравнивался со временем использования действующего зуба.

В то же время животным было критично иметь действующий зуб в челюсти, поэтому сменный должен был вырасти до функционального размера до выпадения старого зуба. Переднее либо заднее положение сменного клыка Кермак объяснил нежелательностью лингвального расширения альвеолы из-за сложностей с воздухопроводением при формировании аналога вторичного неба из мягких тканей. Чтобы не перекрывать проход для воздуха, териодонты вернулись к дистихиальному замещению верхнечелюстных клыков.

В 1958 г. О. Кун отметил, что родовое название *Walteria* преокупировано, и предложил новое название – *Karroowalteria skinneri* (Kuhn, 1958).

Вьюшков в «Основах палеонтологии» рассматривал тероцефалов в надсемействе *Scylacosauroidae*, которое приравнивал в объеме к *Therocephalia* (Вьюшков, 1964). Из семи выделенных им семейств четыре составляли примитивные тероцефалы: *Pristerognathidae*, *Scylacosauridae*, *Alopecodontidae* и *Lycosuchidae*. Диагнозы были составлены по литературным данным, т.к. на территории СССР был известен только *Porosteognathus efremovi*. Его Вьюшков поместил в состав *Pristerognathidae* вопреки диагнозу, в котором было указано

наличие одного верхнечелюстного клыка, но оговорился, что возможно отнесение данной формы к семейству Trochosuchidae.

Тем временем в Южной Африке Бунстра продолжил изучение примитивных тероцефалов и выпустил работу, посвященную морфологии их конечностей (Boonstra, 1964). В ней он также описал новый род и вид – *Zinnosaurus paucidens*. Этот таксон был охарактеризован следующими признаками в строении зубной системы: зубная формула I 5 C 1 Pс 2, резцы и заклыковые зубы слабые и свободно расположенные в ряду, заклыковые зубы располагаются на выступе челюстной кости. Также автор привел признаки строения посткраниального скелета, ассоциированного с черепом (скапулоторакоида, плечевых костей и фрагментов бедренных костей). Ближайшим родственником *Zinnosaurus* Бунстра назвал *Glanosuchus*.

Посткраниальный скелет и отчасти череп в подробностях описал Дж. Цис для *Synariognathus platyrhinus* (Cys, 1967). Он обнаружил в строении этой формы смешение примитивных и прогрессивных признаков. К первым автор отнес строение поясов конечностей, астрагала и пяточной кости, а ко вторым – строение стремечка, позвонков, поясничных ребер и фаланговую формулу (2-3-3-3-3). Несмотря на то, что образец представлял собой полный скелет, череп сохранился плохо. Из него Цис описал только строение стремечка.

В следующем году был описан новый тероцефал с территории Европейской России – *Scylacosuchus orenburgensis* из местонахождения Вязовка-5 (Оренбургская обл.) (Татаринов, 1968). В 1964 году был добыт полный скелет, но предварительное описание Л.П. Татаринов дал только для черепа. Хотя это животное не имеет всех признаков примитивных тероцефалов и, вероятно, не может быть отнесено к ним, Татаринов поместил его в семейство *Scylacosauridae*, поэтому описание заслуживает рассмотрения.

Диагноз был дан следующим образом. Крупный сцилякозаврид с узкой мордой, маленькими округлыми глазницами и узкой заглазничной дугой. Теменной гребень сравнительно широкий, с маленьким теменным отверстием, расположенным чуть позади уровня заглазничных дуг. Затылок широкий, почти

вертикальный. Край верхней челюсти со слабо выраженным предклыковым уступом. Нижняя челюсть низкая и стройная, с очень слабым симфизом. Край зубной кости поднимается к венечному отростку лишь на уровне заглазничной дуги. Зубная формула I 6/5 C 1+2/1 Pс 6-7/7. Задние резцы в верхней и нижней челюстях маленькие.

Принадлежность к семейству Scylacosauridae обосновывалась наличием предклыкового зуба в челюстной кости, относительно широким теменным гребнем и рыхлым симфизом. Сравнение тем не менее проводилось с прогрессивными тероцефалами, никогда не рассматривавшимися в составе примитивных (*Cerdops*, *Cerdosuchus*, *Cerdosuchoides*, *Akidnognathus*), а само семейство Татаринов приравнивал в объеме к *Akidnognathidae* (Haughton, Brink, 1954), в которое несколько родов примитивных тероцефалов вошли из-за наличия предклыкового зуба в челюстной кости (Татаринов, 1968). В то же время было указано, что *Scylacosuchus* отличается от *Trochosuchus* меньшим количеством резцов и заклыковых зубов, а также меньшими размерами последнего резца и сходен по этим параметрам со *Scylacosaurus* и *Ictidosaurus*. От последних *Scylacosuchus* отличался формой глазниц, нижней челюсти и затылочной поверхности (от *Scylacosaurus*) и реже поставленными зубами (от *Ictidosaurus*), а также отсутствием диастемы между последним резцом и предклыковым зубом.

В описании интересно указание на продольные гребни на резцах, отсутствующие на заклыковых зубах, поскольку ни гребни, ни простые конические зубы без зазубренности не характерны для примитивных тероцефалов. Совершенно не укладывается в их морфологию большое количество резцов на зубной кости и сама ее форма – низкая, без выраженного задне-нижнего угла.

Следующей значимой работой стала монография Бунстры о фауне зоны *Tarinoserphalus*, из которой было известно наибольшее число образцов и таксонов примитивных тероцефалов (Boonstra, 1969). Бунстра выделял три семейства в этой группе – *Priesterognathidae*, *Lycosuchidae* и *Alopecodontidae*. Прогрессивные

тероцефалы того же возраста относились к семейству Scaloposauridae. Всего им было перечислено 17 родов и 30 видов примитивных тероцефалов в этой фауне.

Диагноз Pristerognathidae включал зубную формулу (I 5-6 C 1 Pс 2-9) и узкий эпиптеригоид. Семейство Бунстра разделил на два подсемейства – Scymnosaurinae с пятью резцами в верхней челюсти и Pristerognathinae с шестью резцами, хотя указал, что это недиагностический признак. В первое подсемейство вошли Scymnosaurus, Glanosuchus, Ptomalestes, Pristerosaurus и Zinnosaurus, во второе – Pristerognathoides, Alopecognathus, Cynariognathus, Lycedops и Therioides. Maraisaurus, как описанный по ювенильному черепу, был сведен в синонимы к Pristerognathoides. Так же поступил Бунстра с родом Karroowalteria. Рода Nyorhynchus и Ictidopareia (Ictidoparia) были определены только до семейства. Таксоны Pristerognathus polyodon и Pristerognathus baini указаны как *nomen dubium*.

Lycosuchidae Бунстра диагностировал следующим образом: довольно крупные примитивные тероцефалы с широкими уплощенными черепами, двумя функционирующими клыками в верхней челюсти, низким теменным гребнем и продвинутым расширенным эпиптеригоидом, в остальном сходные с пристерогнатидами. Он перечислил в семействе четыре рода: Nyaeasuchus, Lycosuchus, Trochorhinus и Trochosaurus.

К Alopecodontidae он отнес некрупных и плохо известных тероцефалов, для которых характерно наличие двух маленьких клыков (предклыковых зубов) перед крупным действующим клыком: Alopecideops, Alopecodon и Pardosuchus. Видовой состав Alopecodon он сократил до *A. priscus*, не найдя видовых отличий для *A. rugosus* и *A. minor*.

В своем сравнении фаун Южной Африки и России Бунстра соотнес Porosteognathus с семейством Pristerognathidae. Он также высказал предположение о большей примитивности российской фауны зон I и II (Ефремов, Вьюшков, 1955), по сравнению с фауной зоны Tarinoscephalus. Из-за отсутствия предшественников фауны зоны Tarinoscephalus в Южной Африке, Бунстра обратился к фаунам Европейской России в их поисках. Тем не менее, напрямую

происхождение животных из зоны *Tarinoserphalus* с фаунами Европейской России он не связал, отметив только, что пермские отложения Европейской России могут располагаться ближе к территории появления предковых форм.

К. Мендрез усомнилась в обоснованности разделения примитивных тероцефалов по количеству верхнечелюстных клыков, когда обнаружила на образцах *Priesterognathus* и *Ptomalestes* вторые клыковые альвеолы с каждой стороны (Mendrez, 1972). Она также обратила внимание на развитие хоанного гребня (*crista choanalis*) на медиальной стороне челюстной кости в районе альвеолы клыка. По ее мнению, эта структура являлась признаком начального развития вторичного костного неба.

Также Мендрез отметила неверное определение количества верхнечелюстных резцов у *Priesterognathus polyodon* (семь, а не шесть, как указывал Сили) и нерасширенный в действительности эпиптеригоид *Trochosaurus major* и *Lycosuchus vanderrieti*.

Татаринов разделил тероцефалов на два надсемейства – *Scylacosauroidea* и *Whaitsioidea* (Татаринов, 1974). При этом примитивные тероцефалы попали в оба эти таксона: *Scylacosauridae* (*Alopecodontinae*, *Scylacosaurinae*) и *Priesterognathidae* – в *Scylacosauroidea*, а *Lycosuchidae* – в *Whaitsioidea*.

Татаринов определял *Scylacosauroidea* как примитивных тероцефалов без вторичного неба, с нерасширенным восходящим отростком эпиптеригоида, относительно высоким лицевым отделом черепа и относительно широким теменным, полными скуловой и заглазничной дугами, с небными зубами, очень рыхлым симфизом нижней челюсти. Заднелобные кости и пинеальное отверстие у них сохраняются. Небные пластины предчелюстных костей иногда узкие, ограничивающие изнутри небные щели. Зубная формула: I 4-7/3-5 C 1 + 0-2/1 Pс 2-10/2-9.

Признаки семейства *Scylacosauridae* следующие: 1) предчелюстные кости с узкими небными отростками, ограничивающими изнутри небные щели; 2) теменной отдел относительно широкий, не образующий сагиттальный гребень; 3) в челюстной кости есть предклыковые зубы; 4) по крайней мере, у некоторых в

нижней челюсти пять резцов; 5) зубная формула: I 5-7/5 C 1+1-2/1 Pс 3-10/3-8. Они противопоставлены Pristerognathidae, которые определены так: 1) небные пластины предчелюстных костей широкие, не вырезанные сзади небными щелями; 2) теменной отдел образует хорошо выраженный сагиттальный гребень; 3) предклыковых зубов в челюстной кости нет; 4) зубная формула: I 5-6/3-4 C 1/1 Pс 2-9/2-9.

Основой для подразделения семейства Scylacosauridae на подсемейства послужило количество зубов: у Alopocodontinae два предклыковых зуба и зубная формула в целом: I 6-7 C 1+2 Pс 5-7, а у Scylacosaurinae в челюстной кости один предклыковый зуб и зубная формула: I 4-6/5 C 1+1/1 Pс 3-10/3-8.

Из перечня российских таксонов в семейство Scylacosauridae были помещены Hexacynodon и Scylacosuchus, а в Pristerognathidae – Porosteognathus.

Более подробный собственный диагноз Pristerognathidae включал дополнительные к перечисленным выше признаки: череп удлинённый, высокий и узкий; большая предглазничная яма; лобная кость образует на небольшом протяжении край глазницы; вертикальный затылок глубоко вогнут с боков; «тероцефаловая» межптеригоидная яма впереди базисфеноида мала, иногда отмечается маленькая яма между поперечными отростками крыловидных костей; вентральный базисфеноидный киль сильно развит; челюстное сочленение расположено чуть ниже уровня альвеолярного края челюсти; хорошо развит венечный отросток; передние отростки крыловидных костей всегда с зубами, на птеригоидных флангах зубы не отмечались; предклыковых зубов в челюстной кости нет, предклыковая диастема иногда отсутствует, ступенька в альвеолярном крае верхней челюсти впереди клыка обычно не выражена; зубы слегка изогнутые, обычно с пильчатым задним краем, резцы и клыки сильные, заклыковые маленькие; в нижней челюсти три резца, за исключением Notaelurodon (четыре).

Татаринев упомянул идею Бунстры (Boonstra, 1969) подразделять семейство Pristerognathidae по количеству верхних резцов на пяти- и шестирезцовых тероцефалов и даже отметил, что Porosteognathus должен, по такой

классификации, войти в шестирезцовые вместе с *Alopecognathus*, *Alopecorhinus*, *Cynariognathus*, *Glanosuchus*, *Lycedops*, *Karroowalteria*, *Maraisaurus*, *Pristerognathus*, *Pristerognathoides* и *Pristerosaurus*, но сам воздержался от выделения подсемейств.

Комментируя описание *Porosteognathus efremovi*, выполненное Вьюшковым, Татаринов назвал указание на наличие двух клыков в челюстной кости ошибочным (второй клык представляет собой остатки корня замещенного) и не согласился со слабым захождением заглазничных костей на стенки теменных, а также с укороченностью височной ямы и мозговой полости. По его мнению, в этом отношении *Porosteognathus* не отличался от других примитивных тероцефалов. Он также указал на то, что задний край теменных костей образует шовный контакт с заднетеменной, а не чешуйчатой, как писали Ефремов (1940) и Вьюшков (1955а). Их реконструкцию соотношения теменных костей с мозгом животного он не принял, предложив собственную интерпретацию: расширение черепной полости ниже и впереди от пинеального канала вмещало большие полушария головного мозга, а не эпифиз, который, как и теменной орган, у териодонтов, по-видимому, входил в пинеальный канал.

Размерный ряд теменных костей № 157/19-21 Татаринов назвал возрастным и предположил, что в процессе роста животного увеличивались общая массивность черепа и длина предглазничного отдела. По сохранившимся заклыковым зубам на верхнечелюстных костях № 157/22, 497 и 498 он также предположил замедление смены зубов с возрастом и указал на примитивное альтернативное замещение у экз. ПИН № 157/22. К сожалению, здесь же он привел данные по экз. ПИН № 157/23, не принадлежащей *Porosteognathus* и тероцефалу вообще (Ivakhnenko, 2003). Среди особенностей поростеогната были отмечены также сочленение заднелобной кости с теменной выше и впереди от заглазничной и очень высокий и узкий сагиттальный гребень.

В описании прогрессивных тероцефалов *Whaitsoidea* Татаринов отметил, что *Lycosuchidae* сходны по многим признакам с *Pristerognathidae* и занимают в надсемействе изолированное положение, поэтому, возможно, должны быть отнесены к *Scylacosauroidae*. Фактически они были причислены им к

прогрессивным *Whaitsoidea* только из-за расширенного эпиптеригоида, но отсутствие европейских представителей оставило этот вопрос без детального рассмотрения.

Позднее Татаринов повысил ранг тероцефалов до отряда, включив в него *Mygalesauria*, *Therocephalia in sensu strictum, seu Scylacosauria* и *Scaloposauria* (Татаринов, 1976). Наиболее примитивные тероцефалы вошли в *Scylacosauria*, а именно в надсемейство *Scylacosauroidae*. В нем *Pristerognathidae* были названы более специализированными, чем *Scylacosauridae*, из-за редукции предклыковых зубов и развития узкого теменного гребня «цинодонтового типа». Семейство *Lycosauridae (sic!)* по-прежнему сближалось с прогрессивными *Whaitsoidea* на основании наличия расширенного эпиптеригоида.

Подход к классификации примитивных тероцефалов по зубной системе и, в частности, по числу верхнечелюстных клыков подвергся критике в статье Ю. ван ден Хивера о валидности семейства *Lycosuchidae (van den Heever, 1980)*. Он пришел к выводу, что нахождение в челюсти двух клыков одновременно было следствием задержки в альвеоле старого клыка при выросшем новом. Это зафиксировано не только у ликозухид, но и у пристерогнатид и не является диагностическим признаком. Семейство *Lycosuchidae* было признано невалидным, его представители вошли в состав *Pristerognathidae*.

В своей работе о классификации терапсид Дж. Хопсон и Г. Баргхьюзен разделили тероцефалов на *Pristerosauria* и *Eutherocephalia* (Hopson, Barghusen, 1986). В отличие от Бунстры, который первым применил термин *Pristerosauria* (Boonstra, 1953), в состав этой группы они включили единственное семейство *Pristerognathidae*. Тем самым авторы подчеркнули отличие примитивных тероцефалов от прогрессивных, к числу которых отнесли все остальные семейства.

Pristerosauria характеризовались следующими признаками: 1) число нижних резцов – три; 2) сошники поперечно расширены; 3) предчелюстная кость с развитым сошниковым отростком, широко перекрывающим вентральную поверхность сошника.

В следующем году ван ден Хивер написал диссертацию, посвященную примитивным тероцефалам (van den Heever, 1987). Она стала основополагающей для дальнейшей работы по этой группе, поскольку в ней был изучен и подробно описан почти весь материал из Южной Африки и разработана оригинальная система, основанная на детальном морфологическом исследовании. Несколько доработанная, диссертация была опубликована в 1994 году в виде монографии (van den Heever, 1994).

В работах ван ден Хивера оформилось современное понимание примитивных тероцефалов как самостоятельной группы: это средние и крупные хищники с зазубренными зубами, тремя нижнечелюстными резцами, крупными клыками, узкими несрастающимися сошниками и хорошо развитой заднелобной костью. Небезынтересным стало перечисление отличий этих животных от горгонопий из-за сложностей с определением высшего таксона по неполным и деформированным остаткам обычно предглазничной части черепа. Наиболее значимыми аспектами в данном вопросе автор назвал строение подбородочного выступа и число нижних резцов. Подбородочный выступ у тероцефалов более пологий и имеет менее крутой передний край. Отличаются также задне-нижний край зубной кости, который у примитивных тероцефалов в отличие от прогрессивных тероцефалов и горгонопий в целом формирует отчетливый угол; и строение переднего края пластинчатой кости, которая у тероцефалов не несет характерного для горгонопий симфизного расширения.

Российского *Porosteognathus efremovi* он причислил к примитивным тероцефалам из-за зазубренности на режущих кантах зубов и наличия шести верхнечелюстных резцов и отметил, что нет оснований считать его более примитивным, чем южноафриканские формы (что предполагалось для других тероцефалов с территории Европейской России). По описанию предчелюстной кости экз. ПИН № 157/24, данному Татариновым (1974), он пришел к выводу о несходстве *Porosteognathus* с южноафриканскими *Scylacosauridae*, к которым тот должен был быть отнесен по количеству верхнечелюстных резцов (van den Heever, 1994).

В разработанной им системе примитивные тероцефалы подразделялись на два семейства – *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae* с новым диагнозом. Ван ден Хивер отказался от семейств *Pristerognathidae*, *Alopecodontidae* и *Ictidosauridae* и включил все валидные таксоны в указанные два. В *Lycosuchidae*, таким образом, вошел единственный род *Lycosuchus*, а в *Scylacosauridae* – *Scylacosaurus*, *Pristerognathus*, *Pardosuchus*, *Ictidosaurus*, *Glanosuchus* и *Alopecodon*. Рода сцилякозаврид различались по количеству верхнечелюстных резцов и предклыковых зубов у тех форм, где они отмечены: *Glanosuchus macrops* – 6 резцов, нет предклыковых зубов; *Pristerognathus polyodon* – 7 резцов, нет предклыковых зубов; *Ictidosaurus angusticeps* – 6 резцов, 1 предклыковый зуб; *Scylacosaurus sclateri* – 7 резцов, 1 предклыковый зуб; *Pardosuchus whaitsi* – 6 резцов, 2 предклыковых зуба; *Alopecodon priscus* – 7 резцов, 2 предклыковых зуба. В количественном отношении среди определенных до рода образцов в списке лидировал *Glanosuchus* (30), остальные были представлены 2-4 образцами. 23 образца были определены только до семейства (*Scylacosauridae* i.s.).

Ликозухиды в данном исследовании оказались представлены семью экземплярами *Lycosuchus vanderrieti*, 24 экземплярами *Lycosuchidae* i.s. и одним экземпляром нового вида *Lycosuchus keyseri*. *L. keyseri* был описан по единственному черепу и в последующих публикациях не фигурировал. Основанием для его выделения послужило отсутствие у этого экземпляра вентрального выступа челюстной кости, характерного для *Lycosuchus vanderrieti*.

Для различения *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae* было предложено 24 признака (van den Heever, 1987).

Для *Scylacosauridae* признаки были следующими:

- 1) морда длинная и узкая; 2) морда сужена позади клыков; 3) передний край орбиты на срединной линии черепа; 4) межглазничная область узкая; 5) заглазничная дуга узкая; 6) орбиты маленькие; 7) вентральная поверхность лобных костей глубоко вдавлена для вмещения ольфакторных долей мозга; 8) предклыковых зубов 0, 1 или 2; 9) 6-7 верхнечелюстных резцов; 10) верхнечелюстные заклыковые зубы многочисленны (5-9); 11) нет зубов на

поперечных флангах птеригоидов (с возможной специализацией у экз. ММ 4499 «*Lycedops scholtzi*», Scylacosauridae i.s.); 12) зубы на птеригоидном бугре; 13) сошниковый отросток есть на премаксилле; 14) сошник не вогнут в передней части; 15) вентромедиальный гребень на задней части сошника; 16) хоаны длинные; 17) хорошо развита *crista choanalis*; 18) антеромедиальный отросток на слезной кости внутри носовой полости; 19) вентромедиальный гребень на птеригоиде; 20) межптеригоидная яма узкая; 21) вентральный край поперечных флангов птеригоида не изгибается назад на срединном отверстии; 22) базальные бугры маленькие; 23) птеригоидно-парокципитальное отверстие присутствует; 24) латеральный край турецкого седла в виде крутого гребня.

Соответственно ликозухиды в своем строении отличались по тем же показателям:

1) морда короткая и широкая; 2) морда не сужена позади клыков; 3) передняя граница орбиты в передней половине черепа; 4) межглазничная область широкая; 5) заглазничная дуга широкая; 6) орбиты большие; 7) вентральная поверхность лобных костей неглубоко вдавлена для вмещения ольфакторных долей мозга; 8) нет предклыковых зубов; 9) 5 верхнечелюстных резцов; 10) число верхних заклыковых зубов сокращено (до 5); 11) на поперечных флангах птеригоидов всегда есть зубы; 12) нет зубов на птеригоидном бугре (с возможным исключением для *Trochosuchus acutus* SAM 1076); 13) сошниковый отросток отсутствует на премаксилле; 14) сошник впереди вогнутый; 15) нет вентромедиального гребня на задней части сошника; 16) хоаны короткие; 17) *crista choanalis* отсутствует; 18) нет антеромедиального отростка на слезной кости внутри носовой полости; 19) вентромедиальный бугор на птеригоиде; 20) межптеригоидная яма широкая; 21) вентральный край поперечных флангов птеригоида изгибается назад на срединном отверстии; 22) базальные бугры большие; 23) птеригоидно-парокципитальное отверстие отсутствует; 24) латеральный край турецкого седла резко скруглен.

Последний пункт в обоих списках приведен с оговоркой, что не может быть уверенно отнесен к диагностическим признакам. Пункт 18 отсутствует в напечатанной монографии (van den Heever, 1994).

По мнению ван ден Хивера, на основе признаков 8, 10-14, 17, 19, 20 и 23 представители *Lycosuchidae* более примитивны, чем *Scylacosauridae*. На основании признаков 17, 19 и 23 последние сближаются с *Eutherocephalia*. В то же время меньшее количество верхних резцов и отсутствие предклыковых зубов ван ден Хивер счел примитивными признаками внутри самого семейства *Scylacosauridae*.

Объединения примитивных тероцефалов в таксон надсемейственного ранга (*Pristerosauria*) он не принял, посчитав группу полифилетичной. Из трех перечисленных Хопсоном и Баргхьюзенем апоморфий *Pristerosauria* (Hopson, Barghusen, 1986), ван ден Хивер согласился только с количеством нижнечелюстных резцов (три). Сошниковый отросток отсутствует у ликозухид, но присутствует у сцилякозаврид, а также некоторых прогрессивных тероцефалов; расширение сошника относительно более примитивного для тероцефалов состояния непроверяемо, поскольку более примитивные тероцефалы неизвестны. Им самим выделенные признаки ранних тероцефалов – зазубренность на зубах, наличие заднелобной кости и задневисочной впадины – он назвал плезиоморфными. Ван ден Хивер предложил обозначать ликозухид как *Lycosauria*, а *Scylacosauridae* объединять с *Eutherocephalia* под названием *Scylacosauria*.

В заключении ван ден Хивер предположил, что ветви нижней челюсти у примитивных тероцефалов могли двигаться в некоторой степени независимо, а постдентальная часть при открывании пасти – отклоняться наружу. Рыхлый симфиз, характерный для тероцефалов, способствовал такой подвижности. В отношении звукопроведения он предположил наличие барабанной полости за квадратной костью. Никаких признаков полового диморфизма у примитивных тероцефалов он не обнаружил. Дальнейшего изучения, по его мнению, требовали строение хрящевой носовой капсулы, включая природу септомаксиллярного

отверстия и расположение Якобсонова органа, функционирование нижней челюсти, механизм звукопроводения и филогенетические отношения между примитивными тероцефалами из Южной Африки и России (van den Heever, 1987, 1994).

В 1994 году по неполной зубной кости из местонахождения Дубовка-1 (Оренбургская обл.) был описан *Biarmosuchoides romanovi*, отнесенный в тот момент авторами к семейству *Biarmosuchidae* (Твердохлебова, Ивахненко, 1994). Они посчитали кость типичной для биармозухида, но «растянутой в передне-заднем направлении». Такая особенность рождала вопрос о положении верхнечелюстного клыка, потому что подбородочный выступ и желоб на нем маркируют именно эту деталь.

В систематическом каталоге 1997 года *Scylacosuchus* и *Porosteognathus* были указаны в семействах *Scylacosauridae* и *Priesterognathidae* соответственно, как было у Татаринова (1974), а *Biarmosuchoides* помещался под вопросом в семейство *Burnetiidae* (*Phthinosuchia*) (Ивахненко и др., 1997).

Два года спустя Татаринов описал в семействе *Scylacosauridae* нового тероцефала из местонахождения Котельнич (Кировская обл.) – *Kotelcephalon viatkensis* (Татаринов, 1999а). Он сравнивал новую форму с южноафриканскими *Scylacosauridae* в старом понимании, основанном на работе Брума (Broom, 1932). Фактически Татаринов предложил рассматривать *Scylacosauridae* в объеме, принятом Брумом для *Ictidosauridae*. Таким образом, сходными с *Kotelcephalon* были названы примитивные тероцефалы *Scylacosaurus*, *Ictidosaurus*, *Scylacorhinus* (*Scylacosaurus*, по Boonstra, 1935 и van den Heever, 1987) и прогрессивный тероцефал *Akidnognathus*. Специфической чертой *Kotelcephalon* оказалась очень широкая теменная область.

Хотя единственный экземпляр *Kotelcephalon* имеет очень плохую сохранность со слабо различимыми швами между костями, наблюдение о наличии у него заднелобных костей, по-видимому, следует считать верным. Зазубренности на зубах обнаружить не удалось, нижняя челюсть практически отсутствует, поэтому уверенно отнести его к примитивным тероцефалам затруднительно.

Дальнейшая препаровка показала (Ivakhnenko, 2011) у него наличие парных сошников, что тоже характерно для примитивных тероцефалов.

В ревизии тероцефалов Европейской России авторства Б. Баттайла и М. Суркова они в ранге инфраотряда были разделены на *Pristerosauria* и *Eutherocephalia* (по схеме Hopson и Barghusen, 1986). В состав семейства *Scylacosauridae* вошли *Scylacosuchus*, *Hexacynodon* и *Porosteognathus* (Battail, Surkov, 2000).

Ивахненко добавил к списку образцов *Porosteognathus* из Ишеево лобные кости с необычными парасагиттальными гребнями, возможное назначение которых он счел таким же, как у сходно локализованных разрастаний диноцефалов: для защиты глаз при передвижении по густым зарослям. Тогда же он выполнил реконструкцию черепа *Porosteognathus* с этими структурами (Ивахненко, 2001).

В 2002 г. В. Майер и Ю. ван ден Хивер исследовали область среднего уха на образце *Glanosuchus* с выполнением поперечных срезов (Maier, van den Heever, 2002). Они пришли к выводу, что ангулярный лепесток покрывал наполненную воздухом вырезку в полости глотки и играл роль приемника звуковых колебаний; вестибулярное отверстие и стремечко окружались хрящом, стремечко и квадратные ветви птеригоида напрямую контактировали с квадратной костью. Систему звукопроводения у тероцефалов авторы назвали малоэффективной по сравнению с таковой у современных млекопитающих.

В монографии Ивахненко, посвященной пермским эотерапсидам, *Viarmosuchooides* вместе с новым родом *Ustia* рассматривались в составе семейства примитивных горгонопий *Ictidorhinidae* (Ivakhnenko, 2003). Именно сравнение с зубной костью *Ustia* экз. ПИН № 4548/155 послужило основанием для внесения *Viarmosuchooides* в состав *Ictidorhinidae*. Детали строения, на которых базировалось его первоописание, были признаны широко распространенными среди примитивных терапсид. Сходство с *Ustia* обосновывалось через скульптуру поверхности кости. В качестве признаков сходства с южноафриканским

Lemurosaurus были перечислены строение заклыковых зубов и короткая резцовая область.

В дальнейшем Ивахненко упоминал слабый симфиз *Biarmosuchoides* (а также *Ustia* и *Reisia*) как возможный косвенный признак стрептостилии QQJ-комплекса (Ivakhnenko, 2008), хотя у стрептостилических *Gorgonopidae* (*Suchogorgon*, *Viatkogorgon*) симфиз укрепленный, типично горгонопидный.

В 2008 г. вышла работа Ф. Абдалы, Б. Рубиджа и ван ден Хивера, посвященная самым древним южноафриканским тероцефалам – сцилякозавридам *Glanosuchus macrops* и *Ictidosaurus angusticeps* из зоны *Eodicynodon*, которую они обозначили как соответствующую очерскому комплексу в России (Abdala, Rubidge, van den Heever, 2008). Один из этих тероцефалов, *Glanosuchus macrops* экз. NM QR 2908, ранее упоминался как пристерогнатид (Rubidge et al, 1983). Образцы не только механически препарировали, но и подвергли томографическому исследованию, выявившему наличие предклыкового зуба в челюстной кости *Ictidosaurus*.

Авторы использовали систему ван ден Хивера (van den Heever 1987, 1994) с оговоркой, что большая часть признаков была разработана для различения *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*, тогда как сами по себе они встречаются и в строении других тероцефалов, но только два семейства примитивных тероцефалов имеют зазубренность на зубах и выраженный задне-нижний угол зубной кости. *Porosteognathus efremovi* они отнесли к *Scylacosauridae*.

В той же работе они привели список видов тероцефалов по зонам в Южной Африке и зонам/фаунистическим комплексам в России. В списке по Южной Африке в самой ранней зоне *Eodicynodon* были перечислены только *Glanosuchus* и *Ictidosaurus*. В следующей – зоне *Tarinocephalus* – рода *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Alopecodon*, *Pardosuchus*, *Pristerognathus* и *Lycosuchus*, а также прогрессивных тероцефалов *Blattoidealestes* и *Crapartinella*. В последней зоне, из которой известны примитивные тероцефалы, – зона *Pristerognathus* – указан только собственно *Pristerognathus* вместе с прогрессивным тероцефалом *Ictidosuchoides*. Впоследствии в список примитивных тероцефалов зоны *Pristerognathus* был

добавлен род *Lycosuchus* (Abdala et al, 2014), а *Pristerognathus* из нее переопределен как *Glanosuchus* (Абдала, 2015, устное сообщение). В России единственный известный представитель группы, *Porosteognathus efremovi*, был указан в зоне *Ulemosaurus svijagensis* (ишеевский и малокинельский субкомплексы).

В том же году был опубликован первый том справочника «Ископаемые рептилии и птицы», в котором Ивахненко и Татаринцов представили систему тероморф, первый – для Eotherapsida, второй – для Therosauria (Eutherapsida) (Ивахненко, 2008а; Татаринцов, 2008). Тeroцефалы в составе Therosauria рассматривались в ранге отряда с подотрядами Pristerosaurida и Scylacosaurida. Прimitивные тeroцефалы в понимании ван ден Хивера (van den Heever, 1987, 1994) вошли в Pristerosaurida и снова оказались в разных надсемействах (Scylacosauroidae и Whaitsioidae).

В Scylacosauroidae вошли семейства Crapartinellidae, Simorhinellidae, Scylacosauridae и Pristerognathidae.

Scylacosauridae определялись как тeroцефалы, у которых теменные кости относительно широкие, не образующие сагиттальный гребень и сохраняющие пинеальное отверстие; всегда имеется антеролатеральная группа птеригоидных зубов, в отдельных случаях также остатки зубов на птеригоидных флангах; в челюстной кости один-два предклыковых зуба и не более 10 заклыковых зубов; в нижней челюсти до семи резцов. Среди них были выделены два подсемейства – Alopocodontinae и Scylacosaurinae, ко второму отнесены российские *Scylacosuchus* и под вопросом *Kotelcephalon*.

Диагноз Pristerognathidae соответствовал таковому в (Татаринцов, 1974) с уточнением по количеству верхнечелюстных заклыковых зубов – не более 5-6. Семейство было разделено на два подсемейства – Pristerognathinae и Scymnosaurinae. Диагноз был приведен только для включающего российский таксон *Porosteognathus* подсемейства Scymnosaurinae: в предчелюстной кости, за редким исключением, пять резцов, нижняя челюсть сравнительно массивная.

Вместе с *Porosteognathus* туда включены южноафриканские рода – *Glanosuchus*, *Ptomalestes*, *Priesterosaurus*, *Scymnosaurus* и *Zinnosaurus*.

Lycosuchidae из *Whaitsoidea* не рассматривались из-за отсутствия представителей в Европейской России.

Ивахненко в своей части работы несколько расширил опубликованный ранее диагноз *Biarmosuchoides romanovi* (Ivakhnenko, 2003), включив в него такие признаки, как расположение резцовой области зубной кости на уровне ряда заклыковых зубов и пологий подъем нижнего края зубной кости от линии зубного ряда. В остальном описание таксона осталось без изменений (Ивахненко, 2008а).

В 2009 г. А. Хаттенлокер исследовал тероцефалов с целью проверить монофилию группы и построить кладистическую схему их родственных отношений (Huttenlocker, 2009). В итоге он признал *Therocephalia* монофилетичной сестринской группой по отношению к *Cynodontia*, а также согласился с идеей ван ден Хивера (van den Heever, 1994) о большей близости *Scylacosauridae* к *Euthercephalia*, чем к *Lycosuchidae*. Сами *Lycosuchidae* были названы наиболее примитивными из всех тероцефалов.

В тот же год вышло исследование посткраниального скелета *Glanosuchus macrops* с определением специфических черт примитивных тероцефалов, по которым их посткраниальные остатки можно отличить от костей горгонопий и цинодонтот: Т-образная межключица, отсутствие окостеневающей грудины и вала плечевой кости, большое лобковое отверстие (Fourie, Rubidge, 2009).

Татаринов в «Очерках по эволюции рептилий» отметил низкое, почти как у горгонопий, расположение челюстного сустава пристерогнатид и расширенные теменные кости сцилякозаврид как примитивный признак (Татаринов, 2009). Его подход к систематике остался отличным от подхода зарубежных авторов; высшие тероцефалы были отделены от низших на основании расширенной восходящей пластины эпиптеригоида.

В 2011 г. была опубликована монография Ивахненко, посвященная тероцефалам Восточной Европы (Ivakhnenko, 2011). В ней он привел подробные морфологические описания и предложил оригинальную систему группы, хотя и

оговорился, что она выстроена в значительной степени условно из-за неполноты материала по многим таксонам.

Ивахненко выделил среди тероцефалов несколько морфологических группировок. Примитивные тероцефалы попали в две из них. Первая: средние и крупные формы, умеренно удлинённая предглазничная часть черепа, уровень затылка заметно выше уровня орбит, костная хоана единая, птеригоиды с озубленными поперечными флангами, заклыковые зубы с многочисленными зазубринами (*Lycosuchus* и *Porosteognathus*, а также *Kotelcephalon* без зазубренности на челюстных зубах). Вторая: средние и крупные формы, предглазничная часть черепа умеренно удлинённая, уровень затылка не выше уровня орбит, костная хоана единая, птеригоиды без озубленных флангов, палатинальные фланги узкие, челюстные зубы с многочисленными зазубринами (*Alopecodon*, *Glanosuchus*, *Pardosuchus*, *Priesterognathus* и *Scylacosaurus* из Южной Африки и *Scylacosuchus* без зазубренности на челюстных зубах из Восточной Европы).

Группировки, по мнению автора, отражают эволюционный тренд к разделению ротовой и воздухопроводящей полостей. Здесь Ивахненко выделил четыре уровня, которые обозначил в ранге подотрядов: 1) *Lycosuchida* – низкий носоглоточный проход, низкие поперечные фланги птеригоидов с сохранением зубов; 2) *Scylacosaurida* – высокий носоглоточный проход, высоко поднятые поперечные фланги птеригоидов без зубов; 3) *Scaloposaurida* – развитые палатинальные фланги, и, возможно, хорошо развитое мягкое небо; 4) *Bauriida* – максиллярное костное небо.

Единственный российский примитивный тероцефал *Porosteognathus* оказался, таким образом, в подотряде *Lycosuchida*, который объединял слабо специализированных мелких *Perplexisauroida* и крупных производных этого уровня *Lycosuchoidea* – животных с узкими палатинальными флангами на небных костях, в значительной степени занятых вершинами нижнечелюстных зубов; высоким в теменной и затылочной областях (выше уровня орбит) черепом; относительно узким височным окном.

Если *Perplexisauroidea* – это мелкие формы (длина черепа менее 10 см) с расширенными заклыковыми зубами с немногочисленными зазубринами по переднему и заднему канту, то надсемейство *Lycosuchoidea* включало средние и крупные формы с «хищными» заклыковыми зубами с овальными основаниями и загнутыми назад вершинками. Входящие в него семейства различались относительной длиной темпоральной области и наличием (*Lycosuchidae*) либо отсутствием (*Kotelcephalonidae*) зазубренности на режущих кантах зубов.

Подотряд *Scylacosaurida* также характеризовался узкими палатинальными флангами на небных костях, высоким в теменной и затылочной областях (но не выше уровня орбит) черепом и относительно узким височным окном, но при этом высоким носоглоточным проходом и поднятыми к поверхности неба поперечными флангами птеригоидов без зубов. Этот подотряд также включал примитивные формы, крупные, с хищной специализацией.

Семейство *Scylacosauridae* было охарактеризовано средними и крупными размерами (длина черепа 18-30 см), умеренно удлинённой предглазничной частью черепа, хорошо развитым теменным гребнем, заклыковыми зубами и клыками с многочисленными зазубринами. Семейство *Scylacosuchidae* с единственным представителем – *Scylacosuchus* – отличалось неразвитым теменным гребнем и отсутствием зазубрин на зубах.

Указывая наличие зазубренности на зубах некоторых восточно-европейских тероцефалов, Ивахненко все же писал, что специализированного плоского клыка с относительно крупными режущими зубцами, как у горгонопий и биармозухид, для них неизвестно. Он связывал это с принципиально иной работой зубного аппарата тероцефалов, который функционировал скорее как «разрывающая», а не «разрезающая» конструкция, как у эотерапсид. По его мнению, это привело к редукции краевых зазубрин на зубах у примитивных в других отношениях *Scylacosuchus* и *Kotelcephalon*.

В морфологическом описании *Porosteognathus efremovi* были приведены дополнительные данные для птеригоидов экз. ПИН №№ 157/683-689 и

базисфеноида экз. ПИН № 157/865. Размеры черепа Ивахненко указал до 30 см, основываясь на экз. ПИН № 157/21 (теменные кости).

Следующая работа по примитивным тероцефалам была посвящена *Simorhinella baini* из зоны *Tarinoscephalus* Южной Африки (Abdala et al., 2014). Короткая предглазничная часть черепа, 3-4 верхних заклыковых зуба и наличие зубов на поперечном фланге птеригоидов вместе с рядом признаков в строении небной области послужили основанием для отнесения этого вида к семейству *Lycosuchidae*. Семейство, таким образом, оказалось состоящим из двух валидных таксонов – *Lycosuchus vanderrieti* (пять экземпляров) и *Simorhinella baini* (два экземпляра); туда же были включены 22 экземпляра *Lycosuchidae incertae sedis*. К списку тероцефалов по зонам из работы (Abdala et al., 2008) добавилась информация о наличии *Lycosuchidae* в зоне *Pristerognathus* (*Lycosuchus*).

Основным разводящим признаком для семейств *Lycosuchidae* и *Scylacosauridae* была названа конфигурация предглазничной части черепа – короткая и широкая у первых и длинная и узкая у вторых. К прочим диагностическим признакам *Lycosuchidae* ван ден Хивера (van den Heever, 1994) добавилось уточнение о количестве верхних резцов – пять или реже четыре (отмечено у одного экземпляра *Lycosuchidae inc.sed.* и голотипа *Simorhinella baini*).

Кроме того, в списке признаков отличия *Simorhinella baini* (экз. BP/1/5592) от *Lycosuchus vanderrieti* было перечислено наличие *crista choanalis*, действительно заметное на фотографии *Simorhinella baini* BP/1/5592 (р. 1145), хотя ван ден Хивер (van den Heever, 1987, 1994) указывал, что этот признак характерен для *Scylacosauridae* и не встречается у *Lycosuchidae*. Другим примером пересечения признаков разных семейств было указано наличие острого срединного гребня на сошнике, по ван ден Хиверу (van den Heever, 1987, 1994), характерное для сцилякозаврид (пункт 15), хотя у них этот гребень тонкий и нечасто виден на отпрепарированных экземплярах. Основываясь на этих данных, авторы предположили возможность парафилетического происхождения *Lycosuchidae*. Они также отметили, что для прояснения этого вопроса нужна

ревизия Scylacosauridae, поскольку семейство не переизучалось с 1994 года и число валидных таксонов в нем неизвестно.

Важным событием для изучения примитивных тероцефалов Европейской России стало открытие новой фауны пермских тетрапод – сундырской (Голубев и др., 2011). Если наиболее крупный фитофаг этой фауны был быстро определен как тапиноцефал aff. Ulemosauridae по очень характерным для этих диноцефалов костям, то с определением доминирующих хищников сундырской фауны долгое время были затруднения. Изначально они были указаны как антеозавриды cf. Titanophoneus и сиодонтиды cf. Syodon (Голубев и др., 2011; Голубев, Куркин, Сенников, 2011; Голубев, Сенников, 2011), но в дальнейшем определены как примитивные горгонопии Burnetioidea fam. indet. с редкими Titanosuchia fam. indet (Голубев, Куркин, Сенников, 2015). Путаница была связана со значительным внешним сходством между костями предглазничной части черепа горгонопий и примитивных тероцефалов, тогда еще практически неизвестных на территории Европейской России. Как горгонопии они рассматривались (Сучкова, 2017а, 2017б, 2017в, 2017г, 2018а, 2018б) до 2018 года, когда наконец было установлено, что в действительности эти животные являлись примитивными тероцефалами (2018в).

В следующем году эти тероцефалы из местонахождения Сундырь-1 были описаны как *Julognathus crudelis* и *Gorynychus sundyrensis* (Сучкова, Голубев, 2019а, б). Данное местонахождение является реперным для относительно недавно установленного сундырского фаунистического комплекса, занимающего промежуточное положение между ишеевским и соколковским (котельничским субкомплексом) комплексами. Тероцефалы из этого местонахождения оказались представлены по крайней мере двумя таксонами и сформировали хищную компоненту доминантного блока сундырского сообщества. Они довольно близки к южноафриканским сцилякозавридам (*Julognathus*) и ликозухидам (*Gorynychus*). В то же время ряд признаков (озубление птеригоидов, число верхнечелюстных

резцов, контакт между сошником и предчелюстной костью) отличает их от южноафриканских примитивных тероцефалов.

J. crudelis был крупным и широко распространенным в сундырской фауне хищником, составляющим трофическую пару с растительноядным тапиноцефалом. Второй тероцефал из сундырского сообщества оказался новым видом рода *Gorynychus*. Как и котельничский *G. masyutinae*, *G. sundyrensis* отличался крупной зазубренностью челюстных зубов. Кроме того, зубная кость обоих представителей этого рода устроена не вполне типично для примитивных тероцефалов. Для *G. sundyrensis* также отмечена необычная двусторонняя стертость резцов и клыков, дающая основание предположить, что в сообществе он занимал нишу падальщика.

Вслед за этим *Viarmosuchoides romanovi* из местонахождения Дубовка-1 (Оренбургская обл.) был определен как примитивный тероцефал из диноцефалового суперкомплекса, а в котельничской фауне был найден еще один представитель этой группы, находящийся в процессе описания (Сучкова, Голубев, 2019в).

Другим важным событием стало описание *Gorynychus masyutinae* из местонахождения Котельнич (Kammerer, Masyutin, 2018). Новый тероцефал при средних размерах оказался самым крупным хищником в котельничском субкомплексе, превосходя по длине черепа (около 20 см) как остальных тероцефалов, так и горгонопий. К. Каммерер и В. Масютин сделали акцент на отсутствии заднелобной кости у примитивного в других отношениях *Gorynychus*. Они не поместили нового тероцефала в какое-либо семейство, ограничившись кладограммой, в которой он оказался сестринским таксоном по отношению к *Eutherocerphalia*. Главным отличием рода от всех прочих тероцефалов авторы назвали характер зазубренности челюстных зубов – с крупными, отчетливыми зазубринами на режущих кантах. Сравнение с *Porosteognathus* проводилось только по длине челюстного зубного ряда и характеру озубления птеригоидов.

В дальнейшем по материалам с территории Европейской России были получены дополнительные данные о морфологии этих животных. Новые остатки

Porosteognathus, обнаруженные в коллекции ПИН № 157 и в новом местонахождении Гремячка (Республика Татарстан) позволили уточнить строение сошниковой отростка на предчелюстной кости этого тероцефала и его зубную формулу (Сучкова, 2020а). Были изучены найденные на костях из местонахождения Сундырь-1 погрызы с отпечатками зазубренности (Сучкова, 2020б) и особенности зазубренности на режущих кантах зубов примитивных тероцефалов из сундырской фауны (Сучкова, 2021).

Были описаны распространение и роль примитивных тероцефалов в фаунах Европейской России (Suchkova, 2020). Для Южной Африки была разработана новая зональная шкала по тетраподам (Smith et al., 2020), в которой зона *Priesterognathus* была ликвидирована, а хронологически следующая за зоной *Tapinocephalus* зона получила название *Endothiodon*. Зона *Endothiodon* была подразделена на подзону *Lycosuchus–Eunotosaurus*, которая соответствовала верхним двум третям бывшей зоны *Priesterognathus*, и подзону *Tropidostoma–Gorgonops* (бывшая зона *Tropidostoma*). Примитивные тероцефалы *Glanosuchus* и *Lycosuchus* известны из подзоны *Lycosuchus–Eunotosaurus* (Smith, Day, 2020). Другие таксоны отмечены в более ранних зоне *Tapinocephalus* (*Lycosuchus*, *Simorhinella*, *Alopecodon*, *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Pardosuchus*, *Priesterognathus*, *Scylacosaurus*) (Day, Rubidge, 2020) и зоне *Eodicynodon* (*Glanosuchus*, *Ictidosaurus*) (Rubidge, Day, 2020).

Глава 2. Морфология черепа пристерозаврий

Тероцефалы рассматриваются в данной работе как таксон отрядного ранга в составе класса Theromorpha. Дефиниция Theromorpha была разработана Ивахненко (Ivakhnenko, 2003, 2008, 2011; Ивахненко, 2008a). Согласно его подходу в определении, тероморфы относятся к:

- ангуститабулярам (наличие контакта между таблитчатой и теменной костями);
- апопарейалам (отсутствие фланга чешуйчатой кости, подстилающего надвисочную кость, сохранение примитивной конструкции с бесшовным прилеганием костей в области контакта крыши черепа и щеки, где проходила спиракулярная щель);
- субапсидам (отсутствие контакта скуловой и квадратно-скуловой костей, образование окна вырезки (*incisura subapsida*) в районе стыка швов скуловой, чешуйчатой и квадратно-скуловой костей);
- синапсидам (наличие синапсидного височного окна в области рудиментарной спиракулярной щели между крышей и щекой);
- периангуляриям (наличие желоба на наружной поверхности угловой кости, который прикрыт снаружи тонким костным выростом (*ala angularis*), топографически продолжающим внешний гребень).

Дальнейшая характеристика связана с разделением Theromorpha на два подкласса – Eotherapsida и Eutherapsida, – различающиеся оформлением темпорального окна.

Тероцефалы относятся к Eutherapsida и характеризуются сохранением эпиптериковой полости между латеральной стенкой мозговой коробки и медиальной стенкой аддукторной ямы, а также сквамозобазальной конструкцией черепа. При сквамозобазальной конструкции чешуйчатая кость располагается топографически выше надслухового гребня (*crista parotica*) переднеушной кости и дорсально перекрывает теменную кость, а контакт заглазничной и чешуйчатой костей отсутствует. Оптимизация аддукторной мускулатуры при такой

конструкции связана с латеральным отгибом скуловой дуги. В состав Eutherapsida входят Theroccephalia и Synodontia.

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

Примитивные тероцефалы не всегда выделяются в общий таксон надсемейственного ранга. Если такой для них указывается, то состав принимается различно у разных авторов. Ниже приведены признаки, характеризующие примитивных тероцефалов.

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

2) Характерное строение нижнечелюстного симфиза: он обычно вытянутый, контактные гребни слабо выражены; пластинчатая кость либо не участвует в его образовании, либо участвует, но не образует латерального разрастания в симфизной области, оставаясь плоской.

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

4) Наличие трех резцов в нижней челюсти. У прогрессивных тероцефалов обычно четыре и более.

5) Сохранение заднелобной кости. Возможное исключение – *Gorynychus*.

6) Четко выраженный угловой изгиб задне-нижнего края зубной кости; кость в этом месте как правильно довольно массивна.

7) Парные, несрастающиеся сошники.

Примитивные тероцефалы – среднеразмерные и крупные хищники с длиной черепа от 13 до 47 см, хорошо развитыми клыками и достаточно массивной нижней челюстью. Подробное описание дано для тех костей, которые находятся в коллекциях ПИН и ВПМ. Строение других структур, не представленных на российском материале, дается по литературным данным.

Череп (рис.4,5,6) рассматривается по следующему плану: *nasale*, *frontale*, *prae frontale*, *post frontale*, *post orbitale*, *lacrimale*, *parietalia*, *post parietale*, *tabulare*, *praemaxillare*, *septomaxillare*, *maxillare*, *jugale*, *squamosum*, *vomer*, *palatinum*, *ectopterygoideum*, *pterygoideum*, *epipterygoideum* и *complex quadrato-quadratojugalia*, *prootica*, *opisthotica*, *supraoccipitale*, *basioccipitale*, *parabasisphenoideum*, *exoccipitale*, *dentale*, *spleniale*, *coronoideum*, *praearticulare*, *supraangulare*, *angulare*, *articulare*, *dentes*.

Носовая кость (*nasale*) (рис. 5, 6, N; Табл. IV, фиг. 2; табл. X, фиг.4), вытянутая, образует плоский шов с одноименной костью противоположной стороны, контактирует с септомаксиллярной костью и с восходящим отростком предчелюстной кости (в некоторых случаях соединение могло быть хрящевым), налегает на дорзальный край челюстной кости, подстилает предлобную и лобную кости.

На поверхности кости может быть развита та же скульптура, что и на сопредельных костях предглазничной части черепа (из отдельных ямок и желобков у *Julognathus* или из многочисленных ямок с общими краями у *Gorynychus*). Ее распространение по поверхности кости также неодинаково: она может покрывать большую часть ее площади (*G. masyutinae*) либо концентрироваться в передней половине (*G. sundyrensis*).

Вентральная поверхность носовых костей *Gorynychus sundyrensis* (экз. ПИН № 5388/340) несет гребни и желобки, которые у примитивного тероцефала

Glanosuchus macrops интерпретировались как следы наличия назотурбиналий (Hillenius, 1994). У *Julognathus* на вентральной поверхности носовых костей заметны только отпечатки сосудов.

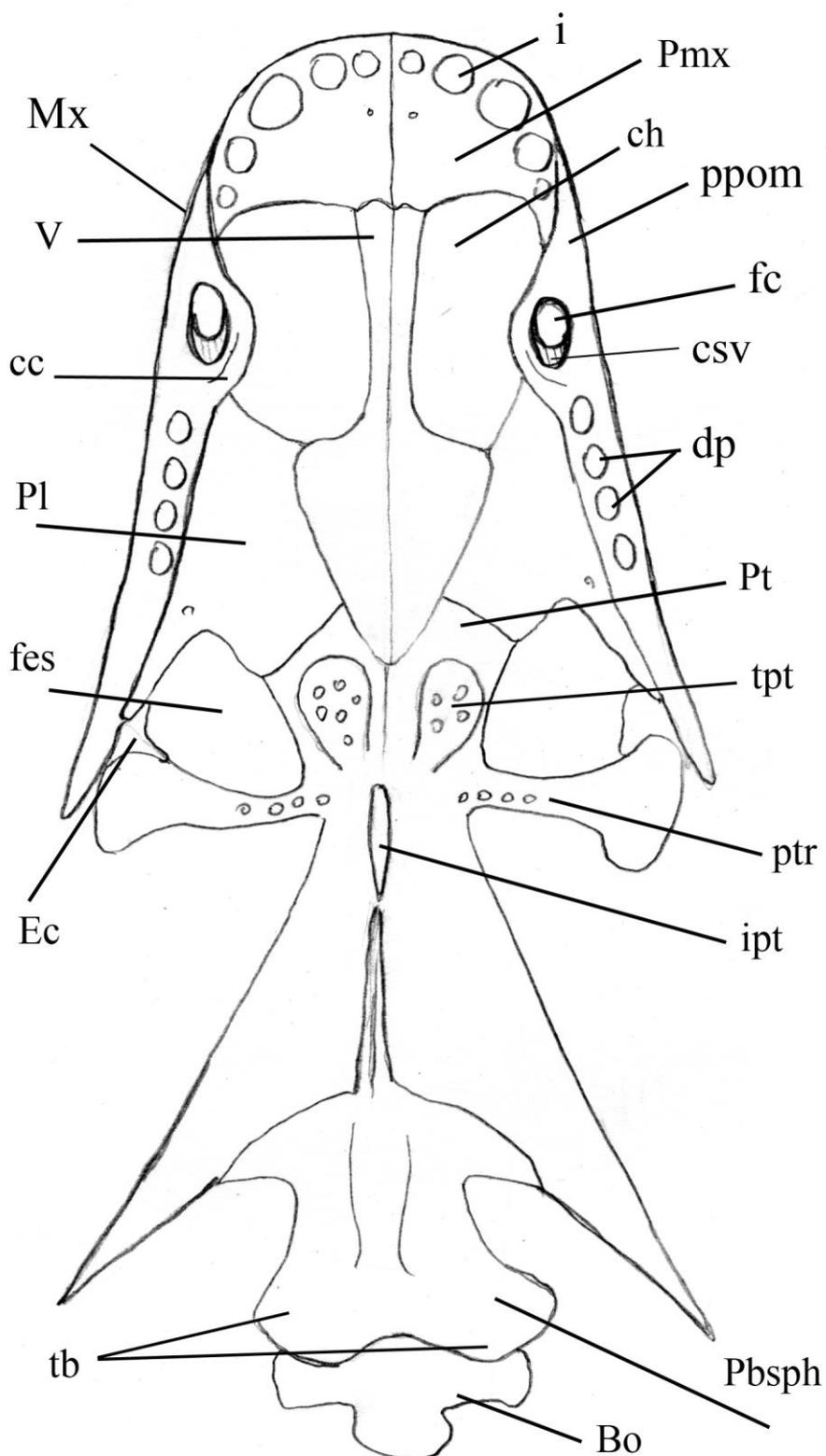


Рис.4. Схема черепа примитивного терицефала, вид с небной стороны.

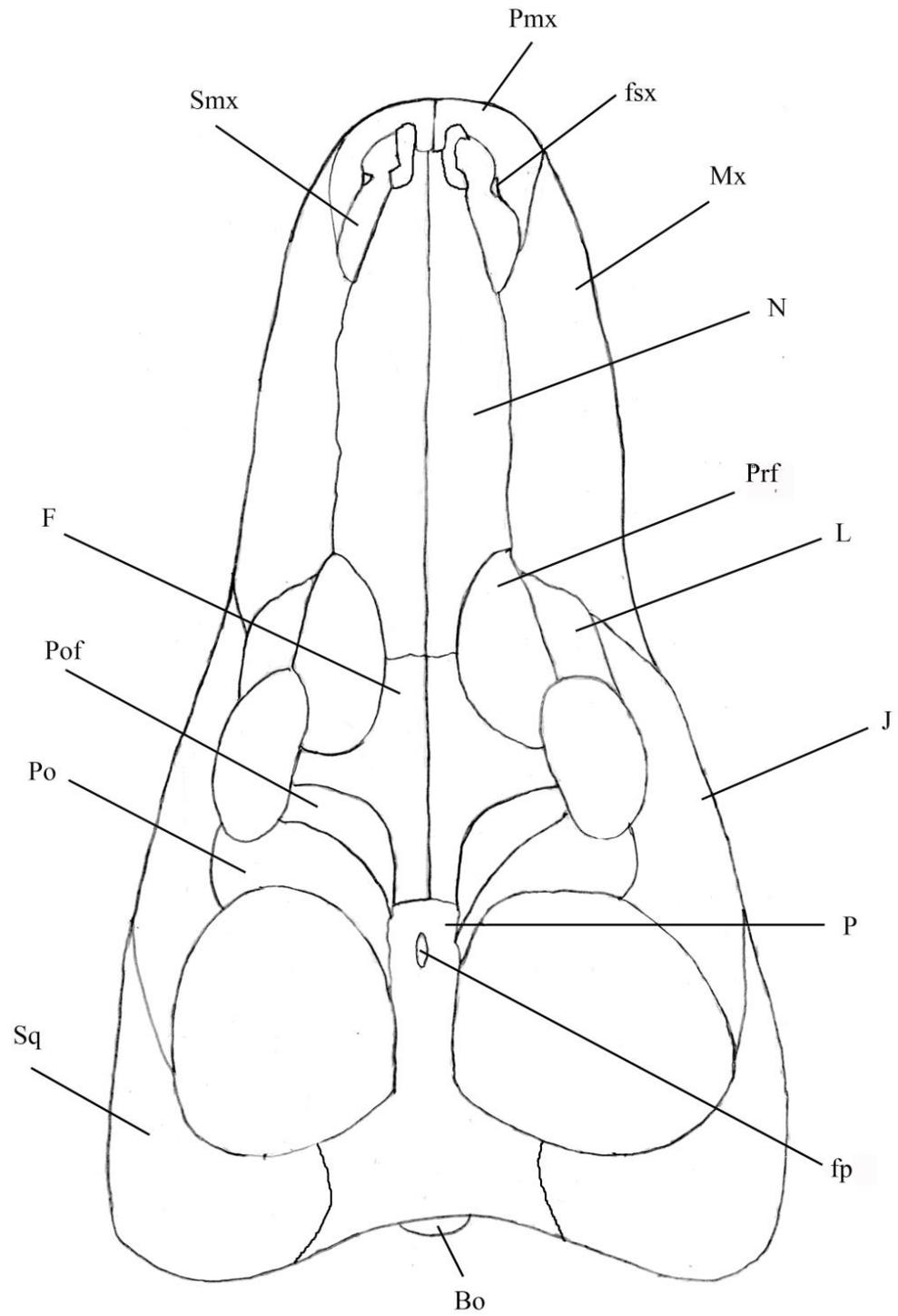


Рис.5. Схема черепа примитивного тероцефала, вид сверху.

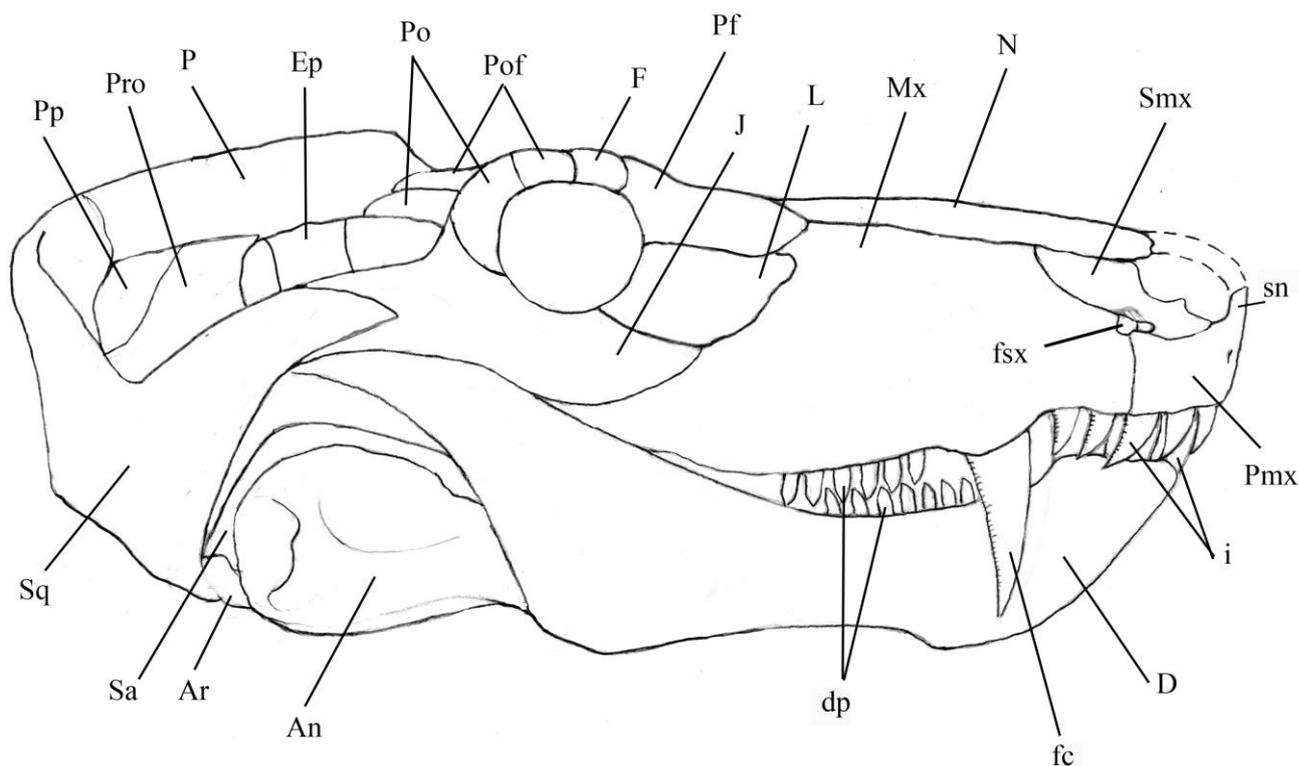


Рис.6. Схема черепа и нижней челюсти примитивного тероцефала, вид сбоку.

Лобная кость (*frontale*) (рис.5,6, F; табл. XII, фиг.1) формирует большую часть крыши черепа в межглазничной области, соединяясь с одноименной костью противоположной стороны плоским швом. Имеет трехлучевую форму, впереди контактирует с носовой и предлобной костями, сзади – с заднелобной и теменной, срединная часть выходит на край орбиты на небольшом его протяжении. Сообщения об отсутствии выхода лобной кости на край орбиты у крупных ликозухид (Boonstra, 1954) были впоследствии опровергнуты (van den Heever, 1987). Дорзальная поверхность обычно гладкая, но на краю орбиты может наблюдаться небольшая ругозистость. Вентральная поверхность несет углубление, продолжающееся на предлобную кость. Оно интерпретируется как вместилище ольфакторных долей мозга (van den Heever, 1994).

Предлобная кость (*praefrontale*) (рис.5,6, Prf; табл. IV, фиг.4; табл. VII, фиг.2; табл. XI, фиг.1) формирует передне-верхний край орбиты дорзальной

плоскостью, а латеральной участвует в образовании боковой стенки предглазничной части черепа. Контактует с носовой, лобной, челюстной и слезной костями. Вентральная поверхность вогнутая. На латеральной поверхности развита та же ямчатая скульптура, что и на окружающих костях. У *G. masyutinae* она охватывает всю латеральную плоскость кости, у *G. sundyrensis* и *J. crudelis* сконцентрирована в нижней ее части у контактов с челюстной и слезной костями. Относительные длина латеральной поверхности и высота края орбиты могут варьировать. По мнению ван ден Хивера (van den Heever, 1987, 1994), расположение предлобной кости и, следовательно, переднего края орбиты – диагностический признак, позволяющий различать ликозухид и сцилякозаврид: передний край орбиты во фронтальной поверхности черепа характерен для ликозухид, на латеральной – для сцилякозаврид. Таким образом, орбиты у ликозухид должны были быть ориентированы несколько более вертикально, чем у сцилякозаврид. Однако это может быть связано с деформацией образцов. На черепе ликозухида *Gorynychus masyutinae* КПМ 346 эта закономерность не прослеживается.

Заднелобная кость (postfrontale) (рис.5,6, Pof) в типичном случае выходит на задне-верхний край орбиты, контактирует с лобной, заглазничной и, на очень небольшом протяжении, с теменными костями. У разных таксонов примитивных тероцефалов относительные размеры заднелобной кости варьируют от довольно крупной до очень маленькой (Boonstra, 1954).

Наличие заднелобной кости часто используется как диагностический признак примитивных тероцефалов, хотя она известна и у представителей *Eutherocephalia* (например, *Hofmeyria* (Huttenlocker, 2009), *Annatherapsidus* (Вьюшков, 1955а; Ivakhnenko, 2011)). Почти все исследователи отмечают наличие этой кости у примитивных тероцефалов, единственное исключение составляет описание *Gorynychus masyutinae*, выполненное Каммерером и Масютиным (Kammerer, Masyutin 2018). К сожалению, эта область на голотипе *G. masyutinae* повреждена, поэтому сложно с уверенностью говорить о наличии либо отсутствии у него заднелобной кости.

Заглазничная кость (*postorbitale*) (рис.5,6, Po; табл.VII, фиг.2) формирует передне-верхний край височного окна и задне-верхний край орбиты; контактируют с заднелобными, скуловыми и теменными костями. Вместе со скуловой костью образует заглазничную дугу. Степень развития у разных форм варьирует, но общий план строения сохраняется.

Слезная кость (*lacrimale*) (рис. 5,6, L; табл.VII, фиг.2) уплощенная, имеет приблизительно прямоугольную форму, задний край формирует передний край орбиты. Контактует с предлобной костью сверху, со скуловой, небной и эктоптеригоидом – снизу, с челюстной – спереди. У длинномордых форм (*Julongathus*) вытянутая, у короткомордых (*Gorynychus*) – относительно короче и выше. Орбитальный край у тероцефалов рода *Gorynychus* имеет выраженный подъем. У *G. masyutinae* он ругозистый. С внутренней стороны на нем открывается одно (*Julongathus*) или два (*Gorynychus sundyrensis*) отверстия, которые ведут в канал слезного протока.

У южноафриканских форм на этой кости располагается предглазничная впадина (*impressio antorbitalis*), от которой к основанию клыка по поверхности челюстной кости проходит широкая неглубокая борозда. Впадина у разных форм может быть более или менее выраженной. Бунстра считал этот признак диагностическим (Boonstra, 1954), тогда как ван ден Хивер полагал, что размеры впадины обусловлены деформацией и препарированием образцов (van den Heever, 1987). Физиологическое значение точно неизвестно. Татаринев интерпретировал эту структуру, широко распространенную среди териодонтов, как вместилище железы, гомологичной щечным или околоушным слюнным железам млекопитающих (Татаринев, 1976). Ван ден Хивер усомнился в возможном расположении внутри впадины железистой ткани (van den Heever, 1994). Для российских примитивных тероцефалов наличие предглазничной впадины точно установить не удалось: она отсутствует на черепе *Gorynychus masyutinae* КПМ 346 и на изолированных костях *Julongathus crudelis* экз. ПИН № 5388/422 и *Gorynychus sundyrensis* экз. ПИН № 5388/542.

Теменные кости (parietalia) (рис.5,6, P; табл. XIII, фиг.2) срастаются по сагиттальному шву. Впереди они соединяются зубчатым швом с лобными костями и подстилают заднелобные кости и задние отростки заглазничных костей; сзади контактируют с заднетеменной и чешуйчатыми костями; с вентральной стороны, вероятно, с эпиптеригоидами. В передней части расположено теменное отверстие, за ним кости образуют в той или иной мере развитый теменной (сагиттальный) гребень.

У *Porosteognathus* заметно более полное сращение теменных костей на крупных экземплярах, тогда как на самом маленьком экз. ПИН № 157/20 гребень отчетливо парный. Ивахненко отмечал сужение теменных костей поростеогната за пинеальным отверстием, которое не выражено в *Lycosuchus* (Ivakhnenko, 2011). У *Priesterosauria* fam. indet. экз. ПИН № 5388/421 (табл. XIII, фиг.2) из местонахождения Сундырь-1 это сужение выражено очень слабо. Татаринев считал (1974), что в этой области был расположен узкий промежуточный мозг. С вентральной стороны кости вогнуты в области пинеального отверстия для вмещения больших полушарий мозга. Позади расположены желобки, которые интерпретируются некоторыми авторами как места контакта с эпиптеригоидами (Вьюшков, 1955а; van den Heever, 1994), но Л.П. Татаринев с этим не согласился (1974).

Заднетеменная кость (postparietale) (рис.6, Pp) представляет собой единый элемент (van den Heever, 1994), который подстилает теменные кости, а снизу и сбоку контактирует с верхнезатылочной и таблитчатыми костями. На поверхности развит невысокий гребень, проходящий вертикально и разделяющий две затылочные впадины (nuchal fossae). Эти структуры связывают с прикреплением шейной (суправертебральной) мускулатуры. Кость плохо известна у южноафриканских форм и не найдена либо не сохранилась у российских.

Таблитчатые кости (tabularia, рис) образуют верхнебоковые края затылочной поверхности. Контактуют с заднетеменными и верхнезатылочной костью, а также с чешуйчатыми костями, образуя медиальную часть сквамозного желоба (squamosal sulcus). Мастоидные пластины таблитчатых костей

прикрывает сверху и сзади мастоидный гребень (*crista mastoideus*) периотики. На наружной поверхности развиты ямки для прикрепления дорзальных шейных мышц. У российских форм эта кость неизвестна.

Предчелюстная кость (*praemaxillare*) (рис. 4,5,6, Pmx; табл. III; фиг.2, табл. IV, фиг. 3; табл. VII, фиг. 2; табл. IX, фиг. 3) состоит из тела, небной пластины и вертикального отростка (*processus ascendens*, или *spina nasalis*). Контактует с септомаксиллярной, челюстной костями и сошником, через вертикальный отросток может связываться с носовыми костями, несет верхнечелюстные резцы (от четырех до шести у российских форм, до семи у южноафриканских).

На вентральной поверхности у южноафриканских сцилякозаврид развит сошниковый отросток, отсутствующий у ликозухид (van den Heever, 1994). У российских сцилякозаврид *Julognathus crudelis* и *Porosteognathus efremovi* сошниковый отросток не развит (табл. III, фиг.2; табл. IX, фиг. 3). У ликозухида *Gorynychus sundyrensis* он также отсутствует (табл. IV, фиг. 3), для *Gorynychus masjutinae* сохранность голотипа не позволяет проследить эту деталь строения. В этом отношении европейские сцилякозавриды отличаются от южноафриканских. Ван ден Хивер считал (van den Heever, 1987, 1994) развитие сошникового отростка диагностическим признаком для *Scylacosauridae*, но впоследствии он был обнаружен у ликозухида *Simorhinella baini* (Abdala et al., 2014, p. 1145), поэтому на данный момент его систематический вес неясен.

Альвеолы резцов у тероцефалов *Julognathus* и *Gorynychus sundyrensis* неодинаковы по величине: наименьшие размеры имеет первая, наибольшие – третья (формула по уменьшению размеров альвеол: *G. sundyrensis* 3-2,4-1, *Julognathus* – 3-2,4-5-1), у шестирезцового *Porosteognathus* наименьшие размеры имеет последняя альвеола, пятая немного больше, а первые четыре отражают вышеуказанную закономерность (3-2,4-1-5-6). Наличие пятой альвеолы у *G. masjutinae* установить не представляется возможным, но сохранившиеся четыре выглядят так же, как у *G. sundyrensis*. Для южноафриканских форм часто отмечается уменьшение последнего (обычно шестого) резца. Заднебоковая часть

кости в этой области образует передний край хоаны и составляет со своей стороны вместилище для нижнечелюстного клыка.

Латеральная поверхность перекрывается премаксиллярным отростком челюстной кости обычно до уровня третьего-четвертого резца, свободная внешняя часть может нести скульптуру. В области контакта между предчелюстной и челюстной костями развито сосудистое отверстие для челюстной ветви V нерва (maxillo-premaxillary foramen, по van den Heever (1994)).

Отверстия развиты и в основании вертикального отростка на дорзальной, вентральной и латеральной сторонах кости (табл. IV, фиг. 3; табл. IX, фиг. 3). Татаринев (1974) интерпретирует их как отверстия канала медиального носового нерва (на латеральной поверхности и переднее отверстие на дорзальной) и назо-базального канала (заднее отверстие дорзальной поверхности и отверстие на вентральной стороне у первого резца). На дорзальной поверхности у *Gorynychus sundyrensis* отверстие медиального нерва (впереди) и назо-базального канала (сзади) располагаются в общей ямке, у *Julognathus* и *Porosteognathus* отверстие в основании вертикального отростка на дорзальной поверхности единично. Есть также предположение о связи некоторых отверстий в предчелюстной кости, найденных у прогрессивных тероцефалов, цинодонтов и горгонопий, с функционированием Якобсонова органа (Kemp, 1979).

Площадка налегания септомаксиллярной кости располагается на дорзальной поверхности. У *Porosteognathus* и *Julognathus* она ориентирована косо наружу и отделена с медиальной стороны высоким гребнем, за которым дорзальная поверхность в медиальном направлении вогнута; у *G. sundyrensis* площадка располагается горизонтально и не отделяется гребнем.

На заднем крае дорзальной стороны кости располагается контакт между ней и гребнем на премаксиллярном отростке челюстной кости, который ложится на предчелюстную кость сверху. Форма контакта различна у *Julognathus* и *Gorynychus* и морфологически соответствует челюстной кости каждого вида: у *Gorynychus sundyrensis* там развиты желобки и гребни, которые соответствуют при наложении тем же структурам на контактной стороне гребня

премаксиллярного отростка, у *Julognathus crudelis* обе контактирующие поверхности гладкие.

Тело септомаксиллярной кости (*septomaxillare*, рис. 5, 6, Smx; табл. VII, фиг. 1, 2; cs, табл. IX, фиг. 2)) располагается на дорзальной поверхности предчелюстной и формирует задне-нижний край наружной ноздри с каждой стороны. Его передне-верхняя часть образует небольшой выступ медиально внутрь ноздри (интермедиальный отросток). Насколько можно судить, у *Julognathus* и *Gorgynuchus* он менее развит, чем у южноафриканских форм (van den Heever, 1994). Этот выступ ограничивает отверстие септомаксиллярного канала, прободающего тело кости насквозь. Лицевая пластина имеет субтреугольную форму (расширена в начале и сужается к концу), образует слабый шов с носовой костью и накладывается на передне-верхний край челюстной. Наружная поверхность у сундырского *Pristerosauria* fam. indet. (экз. ПИН № 5388/63; табл. IX, фиг. 2) покрыта скульптурой из неглубоких ветвящихся борозд, у *Gorgynuchus masutiniae* на нее переходит скульптура поверхности челюстной кости.

Вентральная часть перемычки между телом и лицевой пластины образует на границе с челюстной костью септомаксиллярное отверстие. Это отверстие развито у пеликозавров и терапсид, его функциональное значение интерпретируется по-разному. Его связывают со слезным протоком, выводящим жидкость для увлажнения области ноздри: возможного образования, подобного ринариуму млекопитающих (Ivakhnenko, 2011), или для улавливания запаха для обработки вомероназальным органом (Hillenius, 2000). Другие интерпретации – дополнительный проход для воздуха вне ноздри (*extranarial*) или канал нервов, сосудов либо желез (van den Heever, 1994; Hillenius, 2000).

Челюстные кости (*maxillaria*) (рис. 4,5,6, Mx; табл. II, фиг. 2; табл. III, фиг. 1,3; табл. IV, фиг. 1, 5; табл. VII, фиг. 1, 2; табл. IX, фиг. 1, 4; табл. X, фиг. 1) образуют большую часть латеральной поверхности предглазничной части черепа. Контактуют с предчелюстными, септомаксиллярными, носовыми, предлобными, слезными, скуловыми, а также с небными костями. Эти кости состоят из тела и двух отростков – предчелюстного (*processus praemaxillaris*) и

скулового (*processus jugalis*) (табл. IX, фиг. 4; табл. VII, фиг. 2). Последний у *Julognathus* длинный, у *Gorynychus sundyrensis* – короткий. У *Gorynychus sundyrensis* по его латеральной поверхности проходит желоб, но доходит только до последнего заклыкового зуба, не образуя характерного для *Lycosuchus* (van den Heever, 1987) выступа (*maxillary flange*).

Вентральный край несет зубы – клыки, заклыковые и в некоторых случаях предклыковые зубы. Наличие предклыковых зубов (один-два) характерно для семейства *Scylacosauridae*, среди примитивных тероцефалов Европейской России они обнаружены у *Porosteognathus* (один зуб, экз. ПИН № 157/270) и *Koksharovia* (один зуб, экз. ВПМ № КПМ 456-2а). У *Julognathus* предклыковые зубы отсутствуют, как и у *Lycosuchidae*. Клыки хорошо развиты у всех примитивных тероцефалов. Число заклыковых зубов варьирует от трех-четырех (*Gorynychus*) до восьми-девяти (*Porosteognathus*, *Julognathus*).

Латеральная поверхность челюстных костей *Julognathus* скульптурирована маленькими углублениями с отходящими от них желобками и хаотично расположенными округлыми ямками с гладким дном (табл. IX, фиг. 1а, 4). У других примитивных тероцефалов (*Gorynychus*, *Porosteognathus*) этих ямок гораздо больше, они тесно расположены и покрывают почти всю поверхность кости (табл. III, фиг. 1б, 3б; табл. IV, фиг. 1а, 5; табл. VII, фиг. 1, 2), а извилистые отпечатки сосудов проходят между ними.

Ямки интерпретируются как отпечатки луковиц вибрисс (Ivakhnenko, 2011). Скульптура обоих типов наиболее развита в центре лицевой пластины. Для *Julognathus* характерна дополнительная скульптура задне-верхнего края кости от швов со слезной и предлобной костями – многочисленные продольные, иногда пересекающиеся узкие желобки (табл. IX, фиг. 4). У южноафриканских форм на поверхность челюстной кости распространяется борозда от предглазничной впадины со слезной кости (van den Heever, 1987, 1994), но у российских форм ее обнаружить не удалось.

Медиальная поверхность гладкая и несет крупную альвеолу клыка. Для *Scylacosauridae* характерно наличие расширения в нижней части альвеолы, с

вентральной стороны ограниченное продольным желобком, – *crista choanalis* (рис. 4; Табл. II, фиг. 2б; табл. III, фиг. 1а, 3а; табл. IX, фиг. 1б; табл. X, фиг. 1а, 1б). Сзади на него заходит шов с небной костью. *Crista choanalis* интерпретируется как признак начала развития вторичного костного неба (Mendrez, 1972; van den Heever, 1980, 1994). У эутероцефала *Moschowhaitsia* костная перемычка между челюстной костью и сошником формируется со стороны челюстной именно в этой области (Татаринов, 1968; Ivakhnenko, 2011). *Crista choanalis* развита у *Julognathus*, *Porosteognathus* и *Koksharovia* и не развита у *Gorynychus sundygensis*. Для южноафриканских сцилякозаврид наличие *crista choanalis* считалось диагностическим признаком (van den Heever, 1994; Abdala et al., 2008), но есть пример ликозухида с *crista choanalis* – *Simorhinella baini* (Abdala et al., 2014).

Альвеола клыка крупная. У сцилякозаврид она двураздельная, действующий клык обычно находится в передней части, а задняя заполнена губкообразной пористой костной тканью, замещающей корень выпавшего старого клыка. Альвеола в области выпавшего клыка несколько уплощена. Смена клыков шла в течение всей жизни животного. У ликозухид часто отмечается наличие двух клыков в челюсти. По-видимому, смена шла с задержкой выпадения старого зуба. У *Gorynychus sundygensis* кость наилучшей сохранности (экз. ПИН № 5388/327) содержит два одинаково развитых корня клыков, что может служить свидетельством того же. У *Gorynychus masjutinae* кость с каждой стороны содержит по одному клыку, но на правой стороне впереди от действующего клыка виден кончик растущего. На южноафриканском материале закономерность положения сменного клыка относительно старого не прослеживается, даже на разных сторонах одного черепа смена может происходить по-разному, но статистически передняя смена преобладает (Abdala et al., 2014, p. 1150).

Альвеола клыка разделяет максиллярный синус на две части – переднюю и заднюю. Передняя обозначается как *antrum Highmori* (Ivakhnenko, 2011), *anterior maxillary fossa* (van den Heever, 1994) или *anterior maxillary sinus* (Sigurdson, 2006), задняя – как собственно *sinus Highmori* (Ivakhnenko, 2011), *posterior maxillary fossa*

(van den Heever, 1994; Sigurdson, 2006) или заклыковая часть максиллярного синуса (Татаринов, 1999б). Связь этих структур с обонянием неясна: Ивахненко сомневался в ней (Ivakhnenko, 2011), ван ден Хивер допускал (van den Heever, 1994), ссылаясь на Кемпа (Kemp, 1969).

Скуловая кость (*jugale*) (рис. 5, 6, J; табл. VII, фиг. 2) представляет собой крупную, уплощенную кость трехлучевой формы, лучи сформированы отростками – передним лицевым (*pars facialis*), вертикальным (*pars infraorbitalis*) и задним скуловым (*pars zygomaticus*). Лицевой и вертикальный отростки формируют нижнюю и заднюю часть глазницы соответственно, скуловой вместе с отростком чешуйчатой кости – нижнюю часть обрамления височного окна. Вертикальный отросток соединяется с латеральным отростком заглазничной кости; скуловой – со скуловым отростком чешуйчатой кости, который ложится на него сверху. Лицевой отросток контактирует на поверхности черепа с челюстной и слезной костями, медиально – с эктоптеригоидом.

У *Gorynychus masjutinae* вертикальный отросток короткий и низкий, лицевой и скуловой – длинные и низкие (табл. VII, фиг. 2). У сундырских *Priestersauria* fam. indet. (экз. ПИН №№ 5388/81 и 329) сходно строение вертикального отростка, а на скуловой дальше, чем у *G. masjutinae*, заходила чешуйчатая кость. Фрагменты лицевых отростков (экз. ПИН №№ 5388/482 и 483) демонстрируют швы с челюстной и слезной костями, а также с вертикальным отростком эктоптеригоида, но точно отнести их и некоторые другие образцы к *Julognathus* либо *Gorynychus* затруднительно.

Чешуйчатая кость (*squamosum*) (рис. 5, 6, Sq) состоит из тела кости, медиального крыла (*ala perioticalis*) и скулового отростка (*processus zygomaticus*). Кость крупная, образует заднюю и задне-нижнюю часть обрамления височного окна, скуловой отросток может доходить почти до заглазничной дуги.

Единственным признаком начальной стадии формирования вторичного костного неба для примитивных тероцефалов является *crista choanalis*, расположенная в терминальной части клыковой альвеолы и вдающаяся в область хоаны.

Как и у всех остальных представителей отряда (кроме спорных по своему систематическому положению вайтсиид), на небе примитивных тероцефалов есть подглазничные окна.

Сошник (*vomer*) (рис. 4, V) у примитивных тероцефалов парный, не срастающийся по срединному шву. Впереди он соединяется с сошниковыми отростками предчелюстных костей, сзади – с крыловидными и небными костями. Задняя часть сошника расширена и имеет субтреугольную форму, передняя довольно узкая. У сцилякозаврид развит вентромедиальный гребень, но он был обнаружен и у ликозухида *Simorhinella* (Abdala et al., 2014). Другой гребень развит на дорзальной стороне сошника в области носовой капсулы. У российских форм эти структуры обнаружить не удалось из-за плохой сохранности образцов.

Небная кость (*palatinum*) (рис. 4, Pl) располагается между хоаной и подглазничным окном. Медиально она контактирует с сошником, латерально – с челюстной костью, постеролатерально – с эктоптеригоидом, постеромедиально – с птеригоидом. Контакт с челюстной костью утолщен, ругозистый. У тероцефалов небные кости не несут зубов, в отличие от горгонопий.

Крыловидная кость (*pterygoideum*) (рис. 4, Pt; табл. XIII, фиг. 3) крупная, контактирует впереди с сошником и небной костью, латеральнее образуют задний край подглазничного окна, затем соединяются с вентральной частью эктоптеригоида. Назад крыловидная кость отдает квадратную ветвь, которая контактирует с квадратной костью. Между передними частями квадратных ветвей правого и левого птеригоидов присутствует межптеригоидная яма. Ее конфигурация была признана диагностическим признаком: у сцилякозаврид она длинная и узкая, у ликозухид – короткая и широкая (van den Heever, 1994). За межптеригоидной ямой крыловидные кости контактируют с базисфеноидом, образуя парабазисфеноидный киль. С дорзальной стороны квадратной ветви крыловидная кость контактирует с вентральной частью эпиптеригоида.

Крыловидная кость несет зубы. У южноафриканских примитивных тероцефалов они располагаются либо на птеригоидном бугре и отсутствуют на поперечном отростке (*Scylacosauridae*), либо на поперечном отростке и

отсутствуют на бугре (*Lycosuchidae*). В каждой группе ван ден Хивер нашел по одному исключению (van den Heever, 1994). У всех российских примитивных тероцефалов, для которых можно проследить эту деталь строения, зубы развиты как на буграх, так и на поперечных флангах птеригоидов.

Наружная крыловидная кость (*ectopterygoideum*) (рис. 4, Ec) имеет специфическое строение у тероцефалов в связи с развитием подглазничных окон. Она имеет три отростка: передний соединяется с небной и челюстной костями с образованием задне-бокового края подглазничного окна; вертикальный контактирует со скуловой и слезной костями в области их контакта; вентральный – с крыловидными костями.

Эпиптеригоид (*epipterygoideum*) (рис. 6, Ep) представляет собой окостенение восходящего отростка палато-квадратного хряща (*processus ascendens palatoquadrati*), это тонкая кость, которая простирается от небной области (крыловидной кости) до крыши черепа (теменной кости). Контакт с теменной костью располагается либо с вентральной стороны последний за теменным отверстием и латерально по отношению к нему (Вьюшков, 1955а; van den Heever, 1994), либо снаружи на нисходящего фланга теменной кости (Татаринов, 1974). По мнению Татаринова (1974), восходящий отросток эпиптеригоида имеет важное диагностическое значение: у примитивных тероцефалов он узкий, у прогрессивных – расширен. Опираясь на данные Бунстры (Boonstra, 1934), он относил ликозухид к прогрессивным тероцефалам, тогда как зарубежные авторы, работавшие с южноафриканским материалом (Mendrez, 1972; van den Heever, 1994), не отмечали расширенности эпиптеригоидов ни у одного примитивного тероцефала.

Квадратная кость (*quadratum*) состоит из тела, заходящего в вырезку чешуйчатой кости и контактирующего с парокципитальным отростком, и вентральной части, которая соединяется с сочленовной костью нижней челюсти. Между телом и мозговой коробкой располагается стремечко. С латеральной стороны к кости причленяется квадратноскуловая кость. Вместе с ней квадратная кость образует комплекс (QQJ-complex), который в некоторых отношениях

(например, в вопросе о стрептостилии) рассматривается как единая структура. Квадратноскуловая кость (*quadratojugale*) соединяется с квадратной с образованием в срединной части контакта отверстия.

Мозговая коробка примитивных тероцефалов образована переднеушной (*prootica*), заднеушной (*opisthotica*) и верхнезатылочной (*supraoccipitale*) костями сбоку, основной затылочной (*basioccipitale*) и парабазисфеноидом (*parabasisphenoideum*) снизу и боковой затылочной (*exoccipitale*) сзади.

Переднеушная кость (*prootica*) образует передне-боковую стенку мозговой коробки. Она контактирует с эпиптеригоидом, верхнезатылочной, чешуйчатой, заднеушной костями и парабазисфеноидом. Периотика (*perioticum*) у примитивных тероцефалов отсутствует, т.к. шов между переднеушной и заднеушной костями проходит вентрально между овальным окном и птеригопарокципитальным отверстием. Контакт с базисфеноидом распространяется от *dorsum sellae* до овального окна (*fenestra ovalis*). Проотика формирует передне-верхний край овального окна.

Заднеушная кость (*opisthotica*) соединяет мозговую коробку с суспензориумом (*suspensorium*). Она контактирует с переднеушной, основной затылочной, боковой затылочной и верхнезатылочной костями. Формирует задне-верхнюю границу овального окна, а также яремное отверстие сбоку. Парокципитальный отросток контактирует с квадратной костью и квадратной ветвью крыловидной кости двумя головками, а также с чешуйчатой в области *squamosum sulcus*. На парокципитальном отростке у примитивных тероцефалов отсутствует впадина (*paroccipital fossa*), характерная для прогрессивных тероцефалов (van den Heever, 1994).

Парабазисфеноид (*parabasisphenoideum*) (рис. 4, *Pbsph*) состоит из двух элементов, отчетливый шов между которыми не прослеживается, – парасфеноида (парасфеноидной кости) и базисфеноида (основной клиновидной кости). Это образование контактирует с квадратными ветвями крыловидных костей, проотикой и основной затылочной костью. Длинный тонкий отросток (киль) проходит вперед до межптеригоидной ямы. Базиптеригоидные отростки

короткие, контакт с квадратными ветвями крыловидных костей прочный, что исключает подвижность в базиптеригоидном сочленении.

Задняя часть парабазисфеноида образует сфено-окципитальные бугры. Относительные размеры этих бугров использовались как диагностический признак для различения сцилякозаврид и ликозухид. У первых сфено-окципитальные бугры некрупные, у вторых – большие. Бугры формируют переднее-нижнюю границу овального окна. Непосредственно позади бугров парабазисфеноид соединяется с основной затылочной костью.

У *Porosteognathus* парабазисфеноид (экз. ПИН № 157/865) сужен в средней части и несколько расширен по краям со сторон контакта с крыловидными костями и основной затылочной костью. Сфено-окципитальные бугры маленькие, сцилякозавридного типа. На дорзальной стороне расположена гипофизарная ямка (*fossa hypophyseos, sella turcica*), в которой открываются каналы внутренней сонной артерии. У *Gorynychus masyutinae* сфено-окципитальные бугры сравнительно крупные, ликозухидного типа.

Основная затылочная кость (*basioecipitale*) совместно с боковой затылочной формирует затылочный мышцелок, а также участвует в образовании овального окна (заднее-нижний край) и контактирует с парокципитальным отростком заднеушной кости.

Верхнезатылочная кость (*supraoecipitale*) контактирует с заднетеменной, боковой затылочной и таблитчатыми костями, а также с дорзальным отростком заднеушной кости, в передней части она соединяется с теменными, чешуйчатой, переднеушной костями и эпиптеригоидом. Она формирует верхнюю границу большого затылочного отверстия и дорзальную часть задней стенки мозговой коробки.

Боковая затылочная кость (*exoecipitale*) формирует боковые края большого затылочного отверстия и верхнебоковую часть затылочного мышцелка, участвует в образовании яремного отверстия.

Стремечко (*stapes*) располагается между овальным окном и квадратной костью. Наиболее специфичная черта строения этой кости у всех тероцефалов –

отсутствие стапедиального отверстия, характерного для горгонопий и цинодонтов.

Нижняя челюсть примитивных тероцефалов, как у всех тероморф, состоит из дентальной области и постдентальной. Первая включает собственно зубную кость, венечную и пластинчатую кости, вторая – угловую, надугловую, предсочленовную и сочленовную.

Строение зубной кости (рис. 6, D; табл. I, фиг. 1-2; табл. VI, фиг. 1, 3, 4; табл. VII, фиг. 1-2, табл. VIII, фиг. 1, 3; табл. X, фиг. 2; табл. XI, фиг. 4) специфично у примитивных тероцефалов: она крупная, с выраженным подбородочным выступом и массивным заднее-нижним углом, вентральный край практически прямой. Эти особенности морфологии *dentale*, а также её сужение между подбородочным выступом и заднее-нижним углом отличает зубные кости пристерозаврий от зубных костей прогрессивных тероцефалов. Также для примитивных тероцефалов характерен хорошо развитый, высокий венечный отросток (ас, табл. VII, фиг. 2; табл. VIII, фиг. 3).

Зубная кость несет резцы, клык и заклыковые зубы. Резцово-клыковая область приподнята над рядом заклыковых зубов у крупных особей *Julognathus* (*adi*, табл. VIII, фиг. 1, 3), у ювенильных (табл. X, фиг. 2) и мелких форм (табл. I, фиг. 1-2) они находятся приблизительно на одном уровне.

Резцово-клыковая область как правило вытянутая, передний край кости покатый в соответствии с развитием вытянутого, отнесенного далеко назад подбородочного выступа. Такая конфигурация подбородочного выступа характерна для подавляющего большинства примитивных тероцефалов, исключения среди многочисленного южноафриканского материала очень редки: это ликозухид SAM 9005 и сцилякозаврид SAM 11560a (van den Heever, 1987). Исключением также являются оба российских ликозухида – *Gorynychus masyutinae* и *Gorynychus sundyrensis*, – у которых подбородочный выступ по расположению и линии переднего края зубной кости напоминает горгонопиевый (табл. VI, фиг. 1, 3, 4; табл. VII, фиг. 1, 2).

На латеральной стороне в передней части кости выражено вдавление для вмещения верхнечелюстного клыка. Поверхностная скульптура располагается перед этим вдавлением в области резцов и нижнечелюстного клыка. Вентральный край кости в этом месте образует подбородочный выступ, на котором расположена несколько расширенная площадка с поверхностью, покрытой мелкими отверстиями или желобками. У *Julognathus* такая же площадка развита на заднее-нижнем углу кости, а у обоих видов рода *Gorgynychus* эти площадки располагаются не на вентральном крае, а на латеральной стороне кости. Подбородочный выступ у российских сцилякозаврид доходит до уровня 7-8-го заклыкового зуба.

В задней части зубной кости в области венечного отростка развито неглубокое субтреугольное вдавление. Сам венечный отросток высокий и широкий, с широким терминальным краем, который заострен у *Gorgynychus masyutinae* сверху, а у *Julognathus* – снизу. Медиальная сторона несет вытянутый и очень слабый симфиз. На симфизную поверхность заходит передняя часть меккелева канала (рис. 10; табл. VIII, фиг. 1а). При взгляде снизу видно, что линия симфиза и вентрального края кости после него находятся практически на одном уровне.

Пластинчатая кость (*spleniale*) (табл. X, фиг. 3) ложится на медиальную сторону зубной кости, сзади контактирует с угловой и предсочленовой костями. По некоторым данным, она не участвует в межчелюстном симфизе (van den Heever, 1994), но у *Julognathus* передняя часть кости несет контактные гребешки, и, по-видимому, кость все же участвовала в образовании симфиза. Тем не менее, она плоская на всем протяжении и не образует медиального утолщения в передней (симфизной) области, как у горгонопий.

Венечная кость (*coronoideum*) располагается в основании венечного отростка зубной кости. Она заходит между пластинчатой и предсочленовой впереди, покрывает предсочленовную кость снизу и область контакта между венечным отростком зубной кости и надугловой костью сверху. Там же она

прикрывает с медиальной стороны меккелев желоб, спереди закрытый пластинчатой костью.

Предсочленовная кость (*praearticulare*) состоит из тела и переднего отростка (*processus intramandibularis*), контактирует с зубной, пластинчатой костями впереди и угловой и сочленовной костями сзади. По предположению ван ден Хивера (*van den Heever, 1994*), на дорзальной поверхности предсочленовной кости впереди от ее контакта с сочленовной могли крепиться мышцы, связанные с птеригоидом.

Надугловая кость (*supraangulare*) (рис. 6, Sa; табл. VII, фиг. 2) уплощенная, спереди контактирует с зубной, венечной, предсочленовной и угловой костями, сзади – с сочленовной костью. Зубная кость не перекрывает надугловую, как у прогрессивных тероцефалов в Южной Африке (*van den Heever, 1994*), но у *Gorynychus masyutinae* зубная кость на небольшом протяжении перекрывает надугловую (*Kammerer, Masyutin, 2018*). Между надугловой и угловой костями в основании венечного отростка зубной кости находится отверстие *foramen angularis*. У примитивных тероцефалов оно небольшое, в последующей эволюции группы увеличивается и формирует мандибулярное окно.

Угловая кость (*angulare*) (рис. 6, An; табл. VII, фиг. 1, 2; табл. XII, фиг. 2, 3) покрывает большую часть латеральной поверхности надугловой кости и входит вперед вытянутым отростком (*processus intramandibularis*) между зубной, пластинчатой и предсочленовной костями. Открытая латеральная часть кости образует крупный ангулярный лепесток (*reflected lamina*). По его поверхности назад идет широкий горизонтальный гребень, разделяющийся на дополнительные ветви (назад, вниз и вверх). У *Julognathus* и *Gorynychus* верхняя ветвь более отчетливая, но расположена иначе, чем ангулярный гребень у горгонопид: она изогнута и прослеживается в задне-верхней части лепестка, тогда как у горгонопид гребень прямой и расположен в центральной части лепестка. Ван ден Хивер выделял на угловой кости *Glanosuchus* пять гребней и четыре впадины, расположенные впереди от ангулярной щели, которая находится на заднем крае кости (*van den Heever, 1987, 1994*).

Сочленовная кость (articulare) (рис. 6, Ar; табл. VII, фиг. 2) соединяется с квадратной и формирует, таким образом, рептилийный сустав примитивных тероморф. Она располагается между предсочленовной и надугловой костями. Ретроартикулярный отросток, по-видимому, крупный, но ни на одном экземпляре полностью не сохранился.

Зубная система примитивных тероцефалов включает резцы, клыки и заклыковые зубы (рис. 4, 6, i, fc, dp); некоторые таксоны в семействе Scylacosauridae имеют также предклыковые зубы на челюстной кости (табл. II, фиг. 2б; табл. III, фиг. 1а, рс). Специфической чертой зубной системы пристерозаврий является зазубренность, развитая на переднем и заднем режущих кантах клыков и заклыковых зубов (латеральном и медиальном кантах резцов соответственно) (табл. II, фиг. 1; табл. V, фиг. 1–6; табл. VI, фиг. 2). Для российских тероцефалов характер зазубренности является диагностическим признаком: у сцилякозаврид она мелкая, зазубрины образуют общий режущий ряд, а у ликозухид – крупная, зазубрины сидят в ряду отдельно друг от друга. Наиболее выражено это различие между *Julognathus crudelis* и *Gorynychus sundygensis* (табл. XIII, фиг. 1а, 1б).

Другим значимым отличием зазубренности тероцефалов рода *Gorynychus* от зазубренности сцилякозаврид является ее размер. Размер зазубренности определяется количеством зазубрин на 1 мм длины зазубренного канта. Оно зависит от размеров зуба и от места расположения на зубе (в начале канта зазубрины мельче), но в среднем у *Gorynychus sundygensis* равняется 1,5-2,5 зазубринам на клыках, две-три на резцах и две на единственном известном заклыковом зубе. Для *Gorynychus masyutinae* этот показатель может быть несколько выше – до 3,5 зазубрин (голотип КПМ 346). Размер зазубренности *Julognathus* изменяется в зависимости от размеров зубов. Зазубренность на крупных клыках (длиной 5-7 см) – три-пять зазубрин на 1 мм, а один клык длиной 6,2 см (№ 5388/293) – две зазубрины, как у *Gorynychus*. Зазубренность некрупных зубов (менее 4 см длиной) – 5-7 зазубрин на 1 мм.

У всех примитивных тероцефалов в зубной кости содержится три резца. Этот признак часто считается характерным только для данной группы (Hopson, Barghusen, 1986; van den Heever, 1994; Huttenlocker, 2009), но среди эутероцефалов Европейской России он встречается довольно часто и известен у *Perplexisaurus*, *Viatkosuchus*, *Karenites*, *Annatherapsidus*, *Purlovia*.

Количество верхнечелюстных резцов у южноафриканских тероцефалов признано диагностическим признаком и служит различием между *Scylacosauridae* (шесть-семь) и *Lycosuchidae* (четыре-пять). Для российских форм эта закономерность не прослеживается: хотя *Gorynychus sundyrensis* имеет четыре резца, сцилякозаврид *Julognathus crudelis* – только пять. Единственный достоверно известный шестирезцовый сцилякозаврид в Европейской России – *Porosteognathus efremovi*. Размер резцов у всех трех форм, позволяющих это проследить, изменяется по одному и тому же плану: наименьшие размеры имеют первый и шестой (если присутствует) резцы, наибольший – третий. Второй, четвертый и пятый приблизительно равны. Для южноафриканских тероцефалов ван ден Хивером указан (van den Heever, 1994) другой тренд в изменении размеров верхнечелюстных резцов: они увеличиваются от первого к четвертому, а затем уменьшаются к шестому или седьмому (последнему) резцу. Сменные резцы вырастали лингвально от действующих.

Клыки примитивных тероцефалов хорошо развиты, они имеют типично хищный облик, уплощенные, как у горгонопий (табл. V, фиг. 1–2; табл. VIII, фиг. 2). У *Gorynychus sundyrensis* они более уплощенные и сильнее отгибаются назад в нижней трети длины, чем у *Julognathus*.

Для примитивных тероцефалов была характерна быстрая смена клыков, при которой старый зуб при вырастании нового мог задерживаться в альвеоле. Наиболее часто это встречается у ликозухид. У сцилякозаврид, как правило, часть альвеолы замещенного клыка заполнялась губчатой костной тканью. В нижней челюсти клык всегда один.

Заклыковые зубы простые, конические, в той или иной степени уплощенные. Высота коронки и шейки, степень уплощенности, а также

относительные размеры зубов варьируют у различных тероцефалов. Наиболее узкие и высокие зубы принадлежат *Viarmosuchoides* (табл. I, фиг. 2), наиболее низкие и субтреугольные коронки с расширенным основанием – *Gorynychus* (табл. V, фиг. 3). Зубы *Porosteognathus*, *Julognathus* и *Koksharovia* по строению коронки сходны между собой. Заклыковые зубы верхней и нижней челюсти не образуют окклюзии. Смена зубов происходила также в течение всей жизни животного, для *Viarmosuchoides* известно, что сменный зуб вырастал впереди и латерально, оттесняя старый зуб назад и медиально. Для *Pristerognathus* указан другой механизм – сменный зуб рос лингвально от замещаемого (Kermack, 1956). Максимальное количество нижних заклыковых зубов у российских форм – 15, верхних – 8. В Южной Африке тероцефалы с большим количеством заклыковых зубов (более 9) неизвестны. Число нижних заклыковых зубов может на два-три зуба превышать число верхних, что связано с развитием крупной альвеолы клыка в челюстной кости.

Предклыковые зубы встречаются у сцилякозаврид и прогрессивных тероцефалов. Для российских форм один предклыковый зуб обнаружен в верхней челюсти *Koksharovia* и *Porosteognathus*.

Глава 3. Систематическая часть

Объединение всех примитивных тероцефалов в таксон ранга выше семейственного (*Pristerosauria*) не поддерживалось в работах, опубликованных после системы Хопсона и Баргхьюзена (Hopson, Barghusen, 1986). Принято было считать, что это полифилетическая группа, несущая ряд признаков, отделяющих ее от прогрессивных тероцефалов (*Eutherocerphalia*). Однако заявление о полифилии нельзя считать строго обоснованным, так как предки примитивных тероцефалов неизвестны. В данной работе примитивные тероцефалы объединяются в подотряд *Pristerosauria*, который противопоставляется подотряду *Eutherocerphalia*. Характерными признаками пристерозаврий являются: сохранение заднелобной кости, наличие трех нижнечелюстных резцов, рыхлого нижнечелюстного симфиза с плоской пластинчатой костью, несрастающихся сошников, массивного задне-нижнего угла зубной кости, зазубренности на резцах, клыках и заклыковых зубах и развитого подбородочного выступа, обычно отнесенного далеко назад. Последние три признака известны только для этой группы среди тероцефалов.

К настоящему моменту наиболее разработанной классификацией примитивных тероцефалов является система ван ден Хивера (van den Heever, 1987, 1994), изучившего обширный южноафриканский материал по этой группе и на основании более чем двадцати признаков в строении черепа разделивший ее на два семейства – *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*. Последующие работы, в которых использовалась традиционная систематика, строились с использованием его наработок (Abdala et al, 2008; 2014), но и в кладистических исследованиях нашло свое отражение деление примитивных тероцефалов на сцилякозаврид и ликозухид (Huttenlocker, 2009; Kammerer, Masyutin, 2018; Pusch et al., 2020). В данной работе мы придерживаемся взглядов на валидность указанных семейств и подразделяем подотряд *Pristerosauria* на семейства *Scylacosauridae* и *Lycosuchidae*.

Российские примитивные тероцефалы демонстрируют ту же тенденцию к формированию двух одновременно существующих форм – длинномордых *Scylacosauridae* и короткомордых *Lycosuchidae*. Помимо длины предглазничной

части черепа и связанного с ней числа заклыковых зубов, российские тероцефалы имеют и другие признаки различия между семействами: наличие либо отсутствие предклыковых зубов и развитие либо отсутствие *crista choanalis* на челюстной кости. Это говорит об общем происхождении российских и южноафриканских примитивных тероцефалов. В то же время существует и ряд отличий между ними.

Ван ден Хивер и его последователи посчитали (van Heever, 1987, 1994; Abdala et al, 2008, 2014) характер озубления птеригоидов диагностическим признаком: у *Scylacosauridae* зубы расположены на птеригоидном бугре, но отсутствуют на поперечных флангах птеригоидов, у *Lycosuchidae* – озублены поперечные фланги и нет зубов на бугре. В качестве исключений в каждом семействе ван ден Хивер приводил (van den Heever, 1987, 1994) экз. MM 4499 (голотип *Lycedops scholtzi*, в его работе – *Scylacosauridae i.s.*) и SAM 1076 (*Trochosuchus acutus*, впоследствии (Abdala et al., 2014) – *Lycosuchidae i.s.*). У всех российских примитивных тероцефалов, для которых можно проследить эту деталь строения (*Porosteognathus*, *Gorynychus*, ?*Julognathus*), озублены как поперечные фланги, так и бугры птеригоидов.

Другим диагностическим признаком ван ден Хивер назвал количество верхнечелюстных резцов: у представителей *Scylacosauridae* их шесть-семь, у *Lycosuchidae* – пять (van den Heever, 1987, 1994). В некоторых случаях у ликозухид может быть четыре верхнечелюстных резца (Abdala et al., 2014). В этом отношении *Gorynychus sundyrensis* соответствует диагнозу южноафриканских ликозухид, но *Julognathus crudelis*, принадлежавший семейству *Scylacosauridae* по ряду других признаков, имеет только пять верхнечелюстных резцов.

Еще один важный, по мнению ван ден Хивера, признак касается развития сошниковой отростка на предчелюстной кости. Этот отросток развит у южноафриканских сцилякозаврид, но отсутствует у ликозухид (van den Heever, 1987, 1994). Сцилякозавриды из Южной Африки после работы ван ден Хивера не переизучались, но для ликозухид впоследствии было показано наличие короткого сошниковой отростка (Abdala et al., 2014; Pusch et al., 2020). У российских форм короткий сошниковый отросток характерен как для ликозухида *Gorynychus*

sundyrensis, так и для сцилякозаврид *Julognathus crudelis* и *Porosteognathus efremovi*.

Также у некрупных *Biarmosuchoides* и *Koksharovia* наблюдается необычно большое количество заклыковых зубов (15 и 13 соответственно), не отмеченное у южноафриканских сцилякозаврид. Не удалось обнаружить у *Julognathus* и *Gorynychus masyutinae* следов предглазничной впадины на слезной кости, широко распространенной у южноафриканских примитивных тероцефалов (van den Heever, 1987, 1994).

Характер озубления птеригоидов и отсутствие сошникового отростка у ликозухид ван ден Хивер назвал примитивными признаками (van den Heever, 1994). Представляется пока недостаточно обоснованным выделять новые крупные таксоны на основании этих признаков. Различия в количестве резцов и заклыковых зубов могут иметь диагностическое значение, но данных для выделения российских примитивных тероцефалов в отдельные семейства пока недостаточно. Поэтому в данной работе они рассматриваются как представители *Scylacosauridae* (*Porosteognathus*, *Biarmosuchoides*, *Koksharovia*) и *Lycosuchidae* (*G. masyutinae*, *G. sundyrensis*).

КЛАСС THEROMORPHA

ПОДКЛАСС EUTHERAPSIDA

ОТРЯД THEROCEPHALIA

ПОДОТРЯД PRISTEROSAURIA

СЕМЕЙСТВО SCYLACOSAURIDAE Broom, 1903

Scylacosauridae: Broom, 1903b (partim), p.292; von Nopcsa, 1923, p.122; Williston, 1925, p.243; van den Heever, 1994, p.47; Abdala et al, 2008, p.1012.

Pristerognathidae: Haughton, 1924, p.75; Boonstra, 1934, p.215; Boonstra, 1954 (partim), p.65; Haughton, Brink, 1954, p.132; Watson, Romer, 1956, p.68; von Huene, 1956 (partim), p.316; Boonstra, 1969 (partim), p.50.

Akidnognathidae: Haughton, Brink, 1954 (partim), p.138.

Alopecodontidae: Haughton, Brink, 1954 (partim), p.139; Boonstra, 1969 (partim), p.53.

Типовой род – *Scylacosaurus* Broom, 1903.

Диагноз. Предглазничная часть черепа длинная и узкая, развита *crista choanalis* на медиальной стороне альвеолы клыка, межптеригоидная яма узкая, сфено-окципитальные бугры маленькие, зубная формула I 5-7/3 prC 0-2/0 C 1-2/1 Pс 5-10/6-15.

Состав. *Alopecodon* Broom, 1908, *Glanosuchus* Broom, 1904, *Ictidosaurus* Broom, 1903, *Pardosuchus* Broom, 1908, *Priesterognathus* Seeley, 1894, *Scylacosaurus* Broom, 1903, *Porosteognathus* Vjushkov, 1952, *Biarmosuchoides* Tverdochlebova et Ivakhnenko, 1994, *Julognathus* Sutschkova et Golubev, 2019, *Koksharovia* Sutschkova, gen. nov.

Сравнение. Отличается от *Lycosuchidae* удлиненной предглазничной частью черепа, низкой подглазничной дугой, большим количеством заклыковых зубов (больше пяти), наличием у некоторых представителей предклыковых зубов, количеством верхнечелюстных резцов (может быть больше пяти), развитием *crista choanalis*, узкой межптеригоидной ямой и маленькими сфено-окципитальными буграми.

Замечание. Из оригинального диагноза ван ден Хивера (van den Heever, 1994) были исключены некоторые признаки, в частности, расположение орбит, сужение морды позади клыков, характеристика вентральной поверхности лобных костей и др. (как сомнительные), вентромедиальный гребень на сошнике (известен у эутероцефалов и ликозухида *Simorhinella*), характер озубления преригоидов и развитие сошникового отростка предчелюстной кости. Изменения внесены в признаки зубной системы: число верхнечелюстных резцов указано от пяти, а заклыковых зубов – до 15.

Распространение. Средняя пермь, Европейская Россия и Южная Африка.

Род *Porosteognathus* Vjushkov, 1952

Therocephalia: Ефремов, 1940, с. 38;

Porosteognathus: Вьюшков, 1952, с. 899; Вьюшков, 1955, с. 157; Olson, 1962, p. 70; Каландадзе и др., 1968, с. 86; Татаринов, 1974, с. 119; Van den Heever, 1987, p. 22, 118; Van den

Heever, 1994, p.3, 10; Ивахненко и др., 1997, с. 33; Ивахненко, 2001, с. 124; Татаринов, 2008, с. 188; Abdala et al., 2008, p.1016; Ivakhnenko, 2011, p. 75; Сучкова, 2020а, с.26.

Название рода от греч. πόρος – пористый, продырявленный и gnathos греч. – челюсть.

Типовой вид – *Porosteognathus efremovi* Vjushkov, 1952.

Диагноз. Зубная формула верхней челюсти I 6 prC 0-1 C 1 Pc 8, зубы на поперечном фланге птеригоида присутствуют, скульптура поверхности лицевой пластины челюстной кости в виде многочисленных округлых ямок с общими краями.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Alopecodon*, *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Pardosuchus*, *Pristernognathus* и *Scylacosaurus* отличается наличием зубов на поперечном фланге птеригоида; от *Julognathus* – наличием предклыкового зуба большим количеством верхнечелюстных резцов, большим количеством заклыковых зубов на верхней челюсти и скульптурой поверхности лицевой пластины челюстной кости; от *Koksharovia* – меньшим количеством заклыковых зубов на верхней челюсти.

Распространение. Уржумский ярус, уржумский горизонт, комплексная зона *Ulemosaurus svijagensis*; Республика Татарстан.

Porosteognathus efremovi Vjushkov, 1952

Табл. III

Therocephalia: Ефремов, 1940, с. 38.

Porosteognathus efremovi: Вьюшков, 1952, с. 899; Вьюшков, 1955, с. 157; Olson, 1962, p. 70; Каландадзе и др., 1968, с. 86; Татаринов, 1974, с. 119; van den Heever, 1987, p. 22, 118; van den Heever, 1994, p.3, 10; Ивахненко и др., 1997, с. 33; Ивахненко, 2001, с. 124; Татаринов, 2008, с. 188; Abdala et al., 2008, p.1016; Ivakhnenko, 2011, p. 75; Сучкова, 2020а, с.26.

Название вида в честь палеонтолога И.А. Ефремова.

Лектотип – ПИН, №157/19, теменные кости; Республика Татарстан, Апастовский р-н, местонахождение Ишеево; уржумский ярус, уржумский горизонт, комплексная зона *Ulemosaurus svijagensis*.

Диагноз. См. диагноз рода.

Описание (рис. 7). Средних размеров животное с длиной черепа 20-30 см и удлинённой предглазничной частью черепа. Описание костей было очень подробно дано Л.П. Татариновым (1974) и М.Ф. Ивахненко (2011), ниже приведены только некоторые замечания и описание нового материала из местонахождения Гремячка.

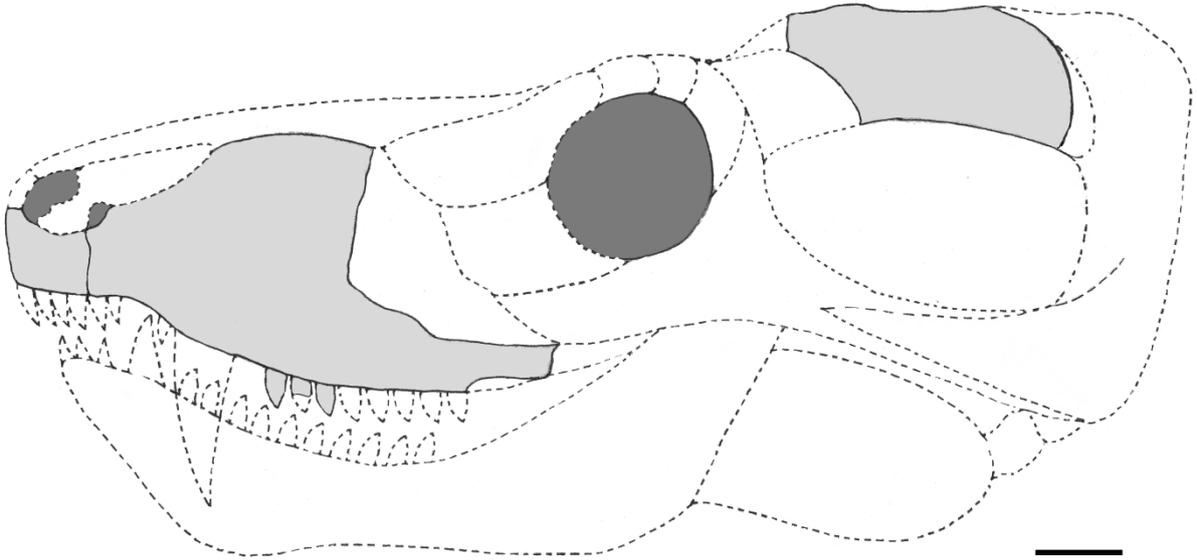


Рис. 7. Реконструкция черепа *Porosteognathus efremovi*, вид сбоку. Реконструкция по голотипу ПИН № 157/19 и экз. ПИН №№ 157/22, 24, 5813/1 . Длина масштабной линейки 2 см.

В свете сравнения с южноафриканскими формами важно отметить развитие у *Porosteognathus crista choanalis* (сс, табл. III, фиг. 1а, 3а). Эта структура у поростеогната не так сильно выражена (экз. ПИН №№ 157/22 и 270), как у *Julognathus*, но имеет принципиально схожее строение с медиальным расширением нижней части интракраниальной стенки альвеолы клыка и отделением структуры желобом с вентральной стороны. На крупной кости, экз. ПИН № 5813/1, *crista choanalis* выглядит так же, как у *Julognathus*.

Несколько слабее, чем у *Julognathus*, у поростеогната развит шов с небной костью (from, табл. III, фиг. 3а), не заходящий на *crista choanalis* сверху. Это едва ли можно объяснить разницей в размерах, поскольку маленький *Julognathus* экз. ПИН № 5388/427 имеет близкие размеры, но типичный для этой формы контакт и

более выраженный перегиб стенки альвеолы к *crista choanalis*. На более крупной, чем ишеевские образцы, челюстной кости, экз. ПИН № 5813/1, контактная поверхность с небной костью тоже покрыта менее выраженными гребешками и не распространяется на *crista choanalis* сверху. Видимо, скрепление этих костей у *Porosteognathus* было слабее, чем у *Julognathus*.

Ревизия коллекции ПИН № 157 (Ишеево) и находка остатков *Porosteognathus* в одновозрастном местонахождении Гремячка (коллекция ПИН № 5813) позволили уточнить некоторые детали строения челюстных костей этого тероцефала.

В коллекции № 157 была обнаружена неполная правая челюстная кость № 157/270, очень похожая на экз. ПИН № 157/22. На ней сохранились клыковая альвеола полностью и начало премаксиллярного отростка. В этой области, непосредственно перед клыком, находился маленький предклыковый зуб (табл. III, фиг. 1а). Наличие предклыковых зубов характерно для семейства *Scylacosauridae* (van den Heever, 1987, 1994; Abdala et al., 2008), но ранее проследить эту особенность у поростеогната не удавалось из-за плохой сохранности материала.

Челюстная кость из Гремячки не имеет предклыкового зуба. Ван ден Хивер (van den Heever, 1987, 1994) использовал наличие и количество предклыковых зубов вместе с количеством резцов в верхней челюсти для выделения таксонов внутри семейства *Scylacosauridae*: I 6 prC 0 – *Glanosuchus*, I 6 prC 1 – *Ictidosaurus*, I 6 prC 2 – *Pardosuchus*, I 7 prC 0 – *Pristerognathus*, I 7 prC 1 – *Scylacosaurus*, I 7 prC 2 – *Alopecodon*. Однако данные по *Eutherocerphalia* из коллекций ПИН показывают, что число предклыковых зубов у тероцефалов может варьировать: у *Scylacosuchus orenburgensis* их может быть 1 или 2, у *Karenites ornamentatus* – 2 или 3, у *Moschowhaitsia* – предклыковый зуб выражен не всегда (0-1). Поскольку никаких других отличий в строении челюстной кости № 157/270 не обнаружено, а образцы № 157/22 и № 157/498 не несут информации о наличии предклыкового зуба, предлагается зубная формула верхней челюсти *Porosteognathus* в следующем виде: I 6 prC 0-1 C 1 Pc 8.

Челюстная кость № 5813/1 почти полная, за исключением проксимальной части скулового отростка (рjom, табл. III, фиг. 3), нескольких выпавших зубов и контактов с предлобной, слезной и скуловой костями. Ее длина составляет 10,5 см, высота в области альвеолы клыка – 5,7 см. Длина черепа животного, таким образом, была около 30 см. Это подтверждает предположение Ивахненко (Ivakhnenko, 2011) о возможном размере черепа *Porosteognathus* в 1,5 раза больше рассчитанного по голотипу.

Передняя часть кости формирует уплощенный премаксиллярный отросток (ppom, табл. III, фиг. 3) который контактирует с предчелюстной костью. Контактная поверхность с медиальной стороны несет продольные желобки и ограничена сверху гребнем (asm, табл. III, фиг. 3a) накладывающимся на дорзальную сторону предчелюстной кости сзади. Контактные поверхности на челюстной кости (fрrom, табл. III, фиг. 3a) хорошо соответствуют тем же поверхностям на предчелюстной, что дополнительно подтверждает правильность определения № 5813/1.

Вентральный край премаксиллярного отростка вогнутый, образует отчетливый изгиб вверх между передним концом отростка и передней стенкой альвеолы клыка, которые находятся на одном уровне. Альвеола клыка очень крупная, вмещала как действующий клык (fc, табл. III, фиг. 3a), так и растущий сменный (css, табл. III, фиг. 3a). За ней расположено семь или восемь альвеол заклыковых зубов (dp, табл. III, фиг. 3a), из них первые четыре содержат зубы (второй и четвертый обломаны), а остальные пусты. Сохранившиеся зубы простые конические, уплощенные, со слабо загнутыми назад вершинками. Зазубренность развита на передних и задних режущих кантах. Ее размер (количество зазубрин на 1 мм длины канта) соответствует размеру зубов поростеогната из коллекции № 157 (Ишеево).

По верхнему краю кости на наружной поверхности различимы мелкие гребешки контакта с септомаксиллярной костью (fsom, табл. III, фиг. 3б), на внутренней – с носовой (fnom, табл. III, фиг. 3a). Большая часть наружной поверхности покрыта скульптурой (табл. III, фиг. 1б, 3б) из многочисленных

округлых ямок диаметром около 2 мм, между которыми ветвятся отпечатки кровеносных сосудов. В центральной части лицевой пластины в области альвеолы клыка и за ней ямки имеют меньшие размеры (0,5-1 мм) и теснее расположены. Ту же тенденцию можно увидеть на экз. ПИН № 157/270. Такая скульптура поверхности характерна для *Porosteognathus* и отличает его от *Julognathus*, у которого ямки редко расположены, а область за клыковой альвеолой покрыта косыми желобками. Как и в случае *Julognathus*, продолжение предглазничной впадины со слезной кости на челюстной кости не просматривается.

Поверх *crista choanalis* вперед проходит желоб *sulcus transversalis* (stm, табл. III, фиг. 3а). По сравнению с тем же желобком на костях *Julognathus*, он выглядит довольно узким. Дно максиллярного синуса прободает канал, который ведет в тело кости латеральнее альвеолы клыка (fi, табл. III, фиг. 3а). При томографическом исследовании другого примитивного тероцефала (*Lycosuchus*), этот канал интерпретировался как место прохождения второй ветви тройничного нерва (*CNV₂, ramus maxillaris nervi trigemini*) (Pusch et al, 2020).

На предчелюстной кости экз. ПИН № 157/268 сохранилась область контакта с *vomere*, утраченная на описаном выше экз. ПИН № 157/24. На ней видно, что вытянутый сошниковый отросток не был развит у *Porosteognathus*. Также обращает на себя внимание хорошо укрепленный гребнями контакт между предчелюстной и челюстной костями.

Что касается материала, ранее относимого к данной форме, то предположительно лобные кости экз. ПИН №№ 157/866, 957-959 (Ивахненко, 2001; Ivakhnenko, 2011) не являются в действительности лобными костями. Они переопределены как сошники *Syodon* (Голубев, личное сообщение). Также не принадлежит поростеогнату челюстная кость экз. ПИН № 157/497. Этот фрагмент правой челюстной кости не имеет характерной для *Porosteognathus* скульптуры поверхности лицевой пластины, утолщения клыковой альвеолы, признаков развития на ней *crista choanalis* и зазубренного канта на сохранившейся задней части клыка. Кроме того, между клыком и первым заклыковым зубом есть диастема, нехарактерная для *Porosteognathus* и других примитивных тероцефалов.

Замечание. Из всех российских примитивных тероцефалов поростеогнат наиболее схож с южноафриканскими формами.

Распространение. См. распространение рода.

Род *Julognathus* Sutschkova et Golubev, 2019

Burnetioidea fam. indet.: Голубев и др., 2015, с. 50; Сучкова, 2017в, с. 211; 2018а, с. 54; 2018б, с. 231.

Gorgonopia fam. nov.: Сучкова, 2017а, с. 32; 2017б, с. 67; 2017г, с. 66; Suchkova, 2017, с. 193.

Therocephalia gen. et sp. nov.: Сучкова, 2018в, с. 33.

Scylacosauridae gen. et sp. nov.: Сучкова, Голубев, 2019в, с. 273.

Julognathus: Сучкова, Голубев, 2019а, с. 90.

Название рода от Юл – марийское название р. Волга и gnathos греч. – челюсть.

Типовой вид – *Julognathus crudelis* Sutschkova et Golubev, 2019.

Диагноз. Крупный тероцефал с зубной формулой I 5/3 C 1/1 Pс 6/7-9. Сошниковый отросток предчелюстной кости короткий. Скульптура внешней поверхности лицевой пластины челюстной кости состоит из отдельных ямок и многочисленных желобков в задней части кости. Зубы на поперечном фланге птеригоида присутствуют. Подбородочный выступ расположен на уровне 6-7 заклыкового зуба.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Alopecodon*, *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Pardosuchus*, *Priosteognathus*, *Scylacosaurus* и *Porosteognathus* отличается меньшим количеством верхнечелюстных резцов (пять), коротким сошниковым отростком предчелюстной кости, наличием зубов на поперечном фланге птеригоида. От *Alopecodon*, *Pardosuchus*, *Ictidosaurus*, *Scylacosaurus*, *Porosteognathus* и *Koksharovia* – отсутствием предклыковых зубов в челюстной кости. От *Porosteognathus* – меньшим количеством зубов на челюстной (шесть) кости и скульптурой

поверхности лицевой пластины челюстной кости. От *Viarmosuchooides* и *Koksharovia* – меньшим количеством заклыковых зубов.

Распространение. Верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Suchonica vladimiri*; Республика Марий Эл.

Julognathus crudelis Sutschkova et Golubev, 2019

Табл. VIII, IX, X, XI, фиг.1, XII, фиг.2, XIII, фиг.1б

Burnetioidea fam. indet.: Голубев и др., 2015, с. 50; Сучкова, 2017в, с. 211; 2018а, с. 54; 2018б, с. 231.

Gorgonopia fam. nov.: Сучкова, 2017а, с. 32; 2017б, с. 67; 2017г, с. 66; Suchkova, 2017, с. 193.

Therocephalia gen. et sp. nov.: Сучкова, 2018в, с. 33.

Scylacosauridae gen. et sp. nov.: Сучкова, Голубев, 2019в, с. 273.

Julognathus: Сучкова, Голубев, 2019а, с. 90.

Название вида *crudelis* лат. – жестокий, безжалостный.

Голотип – ПИН, № 5388/51, левое *dentale*; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхней подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Suchonica vladimiri*.

Диагноз. См. диагноз рода.

Описание (рис. 8-10). Крупный тероцефал с длиной черепа до 43 см (рис. 8, 9).

Зубная кость (рис. 10) достаточно массивная, наименьшую высоту имеет сразу позади зубного ряда перед началом подъема к венечному отростку. Вентральный край кости после симфиза формирует площадку подбородочного выступа, слабо расширенную и покрытую мелко-пористой скульптурой. Подбородочный выступ (*pmd*, табл. VIII, фиг. 1а, 1б) по длине кости достигает уровня пятого-шестого заклыковых зубов. Он хорошо выражен на всех экземпля-

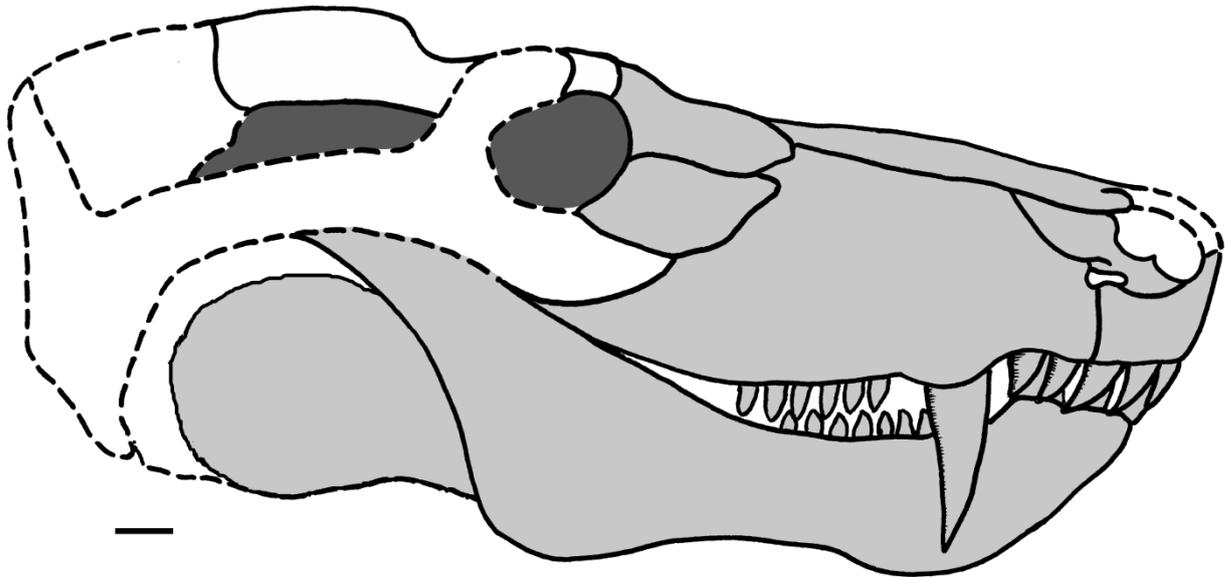


Рис. 8. Реконструкция черепа *Julognathus crudelis*, вид сбоку. Реконструкция по голотипу ПИН № 5388/51 и экз. ПИН №№ 5388/58, 63, 90, 122, 126, 316, 339, 422. Длина масштабной линейки 2 см.

рах, кроме самого маленького (экз. ПИН № 5388/124, табл. X, фиг. 2а, 2б). За подбородочным выступом вентральный край кости несколько вогнут.

Заднее-нижний край *dentale* углообразно изогнут. В вершине угла этого изгиба развита латерально расширенная площадка, покрытая четкими продольными желобками. Площадка ориентирована под углом около 20° к продольной оси кости, по форме очень похожа на площадку подбородочного выступа. Резцово-клыковая область зубной кости приподнята над рядом заклыковых зубов. За ней наискосок к подбородочному выступу по лабиальной поверхности кости следует заметное вдавление – место прилегания верхнечелюстного клыка (*impressio dentis canini superioris*, *idcs*, табл. VIII, фиг. 1б). Симфиз (*fsd*, табл. VIII, фиг. 1а; табл. X, фиг. 2а) вытянутый, имеет субтреугольную форму, образован слабо выраженными контактными гребешками. Заклыковый зубной ряд отделен от лингвальной стороны кости продольной бороздой.

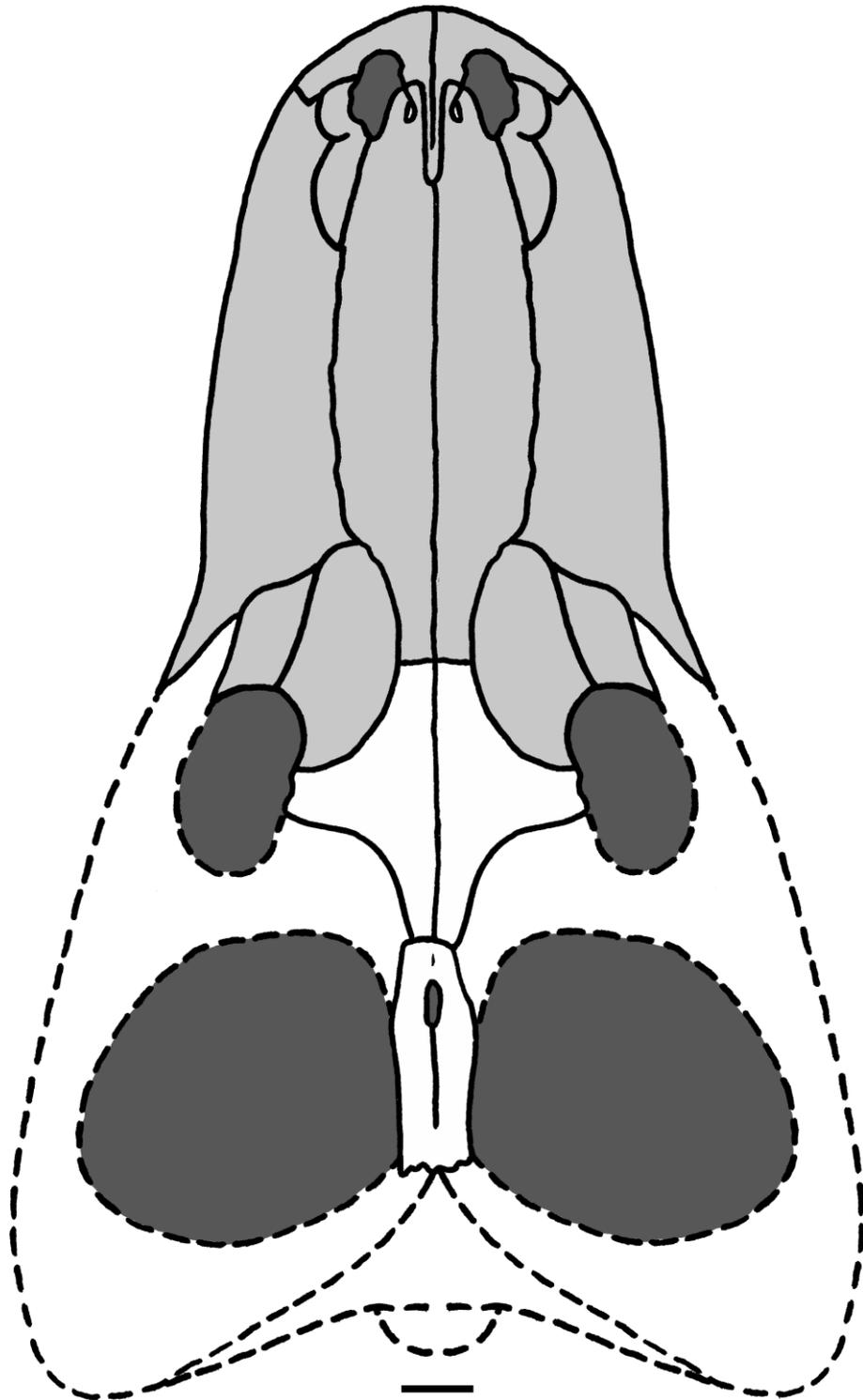


Рис. 9. Реконструкция черепа *Julognathus crudelis*, вид сверху. Реконструкция по экз. ПИН №№ 5388/58, 63, 90, 316, 339, 422. Длина масштабной линейки 2 см.

По лингвальной стороне вплоть до симфизной поверхности проходит желоб *sulcus mylohyoideus* (табл. VIII, фиг. 1а; табл. X, фиг. 2а). Под началом подъема к

венечному отростку (ас, табл. VIII, фиг. 3), он отдает ответвление в толщу кости. Венечный отросток крупный, поднимается под углом 30° в нижней части и 35° в верхней (№№ 5388/126, 328). Венечный отросток на конце широкий, что типично для тероцефалов, его верхний край скруглен, а нижний вытянут и образует небольшой угол. Латеральная поверхность кости несет скульптуру в районе резцово-клыковой области. Она представлена мелкими отверстиями с отходящими от них короткими желобками. Далее кость практически гладкая, с редкими отверстиями для сосудов. Сзади под венечным отростком поверхность слабо прогибается, образуя небольшие валики по вентральному и дорзальному краям.

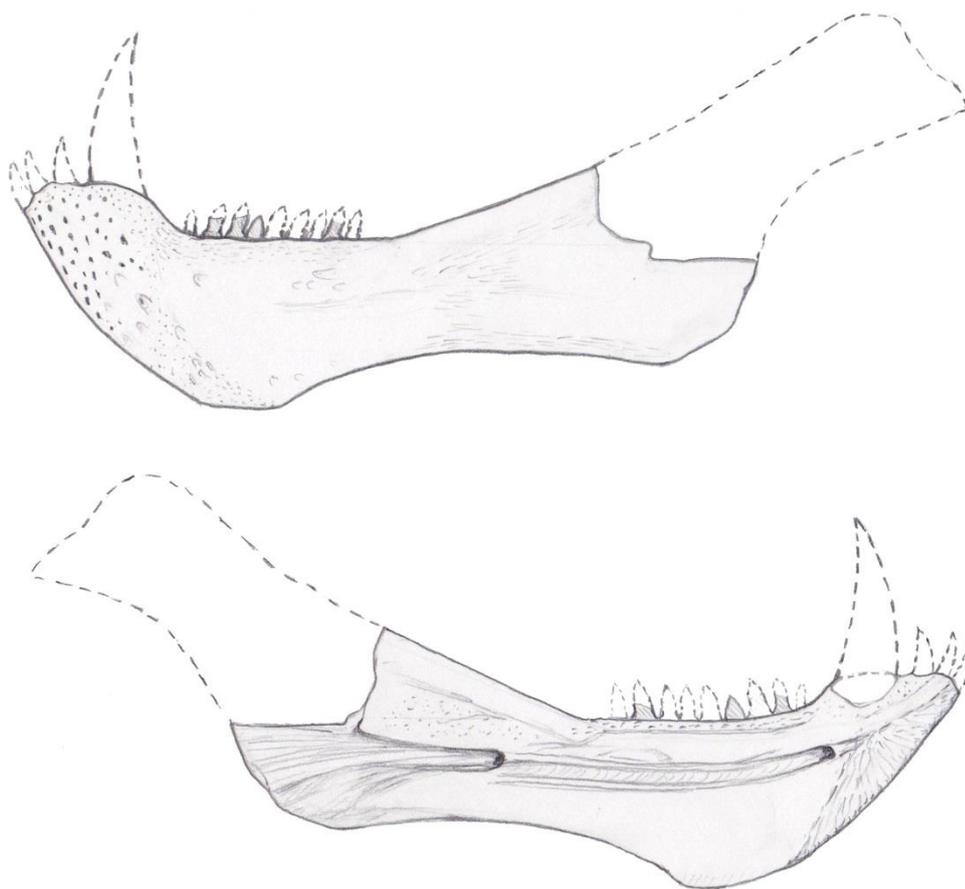


Рис.10. Зубная кость *Julognathus crudelis*, вид с латеральной и медиальной стороны. Реконструкция по голотипу № 5388/51 и экз. ПИН № 5388/328.

Зубной ряд включает три резца, клык и 7-9 заклыковых зубов. Почти на всех экземплярах зубы отсутствуют: выпали в результате посмертной мацерации или обломаны. Первые две резцовые альвеолы (табл. VIII, фиг. 1а) ориентированы несколько наклонно вперед и расположены очень тесно, на экземплярах с повреждением этой области стенка между ними часто разрушена. Длина резцовой области приблизительно равна большому диаметру клыковой альвеолы. Клыковая альвеола (adci, табл. VIII, фиг. 1а) крупная, овальная. На экз. ПИН № 5388/125 впереди от обломанного корня действующего клыка видны остатки маленького сменного зуба. На экз. ПИН № 5388/310 клык отсутствует, альвеола неравномерно заросла костной тканью.

Заклыковые зубы (табл. VIII, фиг. 1а, 1б, 3; табл. X, фиг. 2а) тесно расположены. У самых маленьких экземпляров (экз. ПИН №№ 5388/124, 51, 310) заклыковый зубной ряд отделяется от клыка диастемой. У всех остальных, более крупных экземпляров диастема отсутствует, и начало ряда заходит на подъем к резцово-клыковой области. Размеры заклыковых зубов часто неодинаковы: на экземплярах ПИН № 5388/51 и № 5388/125 альвеола первого зуба ряда заметно меньше остальных в диаметре, на экз. ПИН № 5388/124 и № 5388/126 уменьшены первый и последний зубы в ряду (Сучкова, 2017б). Судя по сохранившимся заклыковым зубам на голотипе, они имели овальную шейку и несколько уплощенную с боков, зауженную к вершине коронку с мелко зазубренными передним и задним режущими кантами.

Пластинчатая кость высокая, плоская с небольшим утолщением между симфизной частью с контактными гребешками (pss, табл. X, фиг. 3) и гладкой пластиной *pars posterior splenialis* (pps, табл. X, фиг. 3).

Предчелюстная кость массивная, вытянутая. Вертикальный отросток (sn, табл. IX, фиг. 3а) тонкий и имеет узко-треугольную форму в сечении. Симфиз покрыт неглубокими гребешками в передней части и более выраженными – в задней. Проксимальный край кости утолщен в области *fossa dentis canini inferioris* (табл. IX, фиг. 3б). Область причленения премаксиллярного отростка челюстной кости (frrpt, табл. IX, фиг. 3а) неровная, покрыта желобами и гребнями; с

малозаметными перегибом переходит в дорзальную часть контакта с *maxillare*. На дорзальной поверхности кости в основании *spina nasalis* присутствует сосудистое отверстие (*fca*, табл. IX, фиг. 3а). Оно, очевидно, связано каналом (*canalis apicalis*) с передним премаксиллярным отверстием под основанием *spina nasalis* на латеральной стороне. Далее назад резко выделяется площадка налегания *septomaxillare* (*fsmx*, табл. IX, фиг. 3а) расположенная несколько наклонно наружу и отделенная с внутренней стороны от вогнутой окоლოსимфизной области высоким гребнем. Площадка очень крупная, скульптурированная хорошо выраженными контактными гребешками. Зона контакта с сошником хорошо видна на вентральной стороне кости, поверхность небной пластины кнаружи от неё вогнута, образуя подобие очень небольшого сошникового отростка (*vor*, табл. IX, фиг. 3б). Вхождение *vomex* продолжается длинной контактной площадкой вперед вдоль симфиза почти до середины длины кости. Небная пластина короткая и широкая, слабо вырезанная хоаной.

Вентральная поверхность предчелюстной кости несет пять очень крупных альвеол резцов (табл. IX, фиг. 3б). Первая альвеола самая маленькая в диаметре, самая большая – третья. В глубине некоторых альвеол наблюдается двураздельность, отражающая, по-видимому, смену зубов (третья на экз. ПИН № 5388/58 и четвертая и пятая на экз. ПИН № 5388/355). Отчетливых сосудистых отверстий там не просматривается. У экз. ПИН № 5388/57 рядом со стенкой третьей видной на образце альвеолы из толщи кости выдается кончик не полностью выросшего резца. Он несет мелкую зазубренность на медиальном, доступным для изучения канте.

Верхнечелюстная кость (рис. 11) достигает максимальной высоты в области альвеолы клыка, которая несколько отклоняется назад. Образует два отростка – *processus praemaxillaris* (*ppom*, табл. IX, фиг. 1а, 1б, 4; табл. X, фиг. 1б) и *processus jugalis* (*processus zygomaticus*, *pjom*, табл. IX, фиг. 4). Тело кости уплощенное, за исключением альвеолярного заклыкового ряда и очень крупной, вздутой альвеолы клыка (табл. IX, фиг. 1б; табл. X, фиг. 1а, 1б). На лицевой пластине развита скульптура, состоящая из мелких ямок (с отходящими от них

желобками) и бороздок (табл. IX, фиг. 1а, 4). Ямки концентрируются в передней части лицевой пластины над клыком, становясь более редкими по краям. В задней и задне-верхней части кости скульптура состоит в основном из узких частых бороздок, направленных преимущественно назад над *processus jugalis* и назад и вверх к контакту с *praefrontale* и *lacrimale*. Бороздки начинаются на уровне второго заклыкового зуба.

Вентральный край кости неровный: на уровне внешней стенки альвеолы клыка он несколько выдается вниз относительно заклыкового зубного ряда, а на уровне *processus praemaxillaris* – вогнут в проксимальной части и поднят над линией заклыкового зубного ряда. Особенно это заметно на экз. ПИН №№ 5388/346 и 434. Начальная его часть с внутренней стороны гладкая, образует часть ямы для нижнечелюстного клыка, далее дистально расположены контактные гребешки для соединения с *praemaxillare* (*fprom*, табл. IX, фиг. 1б). Контактная поверхность ограничена сверху отгибающимся медиально-вверх гребнем, который ложится на дорзальную часть *praemaxillare* (*asm*, табл. IX, фиг. 1б). У *Julognathus* этот контакт слабый, контактные гребешки на гребне и соответствующей области *praemaxillare* почти не заметны. Между этим гребнем, внутренней поверхностью кости и высокой передней стенкой альвеолы клыка образуется полость для вмещения нижнечелюстного клыка – *fossa dentis canini inferioris*.

Передний край *maxillare* непосредственно выше уровня контактной поверхности с предчелюстной костью образует вырезку, хорошо заметную даже на сильно поврежденных фрагментах (экз. ПИН №№ 5388/346, 138, 434, 137). Вырезка формирует со стороны *maxillare* септомаксиллярное отверстие (*fsx*, табл. IX, фиг. 1а, 1б). Над ней по латеральной поверхности кости при хорошей сохранности видна площадка налегания лицевого отростка *septomaxillare* (*fsom*, табл. IX, фиг. 1а).

Альвеола клыка крупная, вздутая и широкая даже на самом маленьком образце ПИН № 5388/427, при хорошей сохранности в передне-заднем направлении всегда двураздельная и вмещающая остатки сменного клыка.

Основной клык всегда расположен впереди от выпавшего (fc, csv, табл. IX, фиг. 1б; табл. X, фиг. 1а, 1б). Альвеола клыка особенно массивна в нижней половине (экз. ПИН №№ 5388/316 и 434) или трети (экз. ПИН №№ 5388/346 и 354), где разрастается и формирует широкий гребень *crista choanalis* (cc, табл. IX, фиг. 1б; табл. X, фиг. 1а, 1б), вдающийся в хоану. На вентральной стороне он отделен от собственно альвеолы глубокой бороздой, доходящей до контакта с *palatinum*. Контакт этот также заходит на *crista choanalis*. Таким образом, по длине *crista choanalis* перекрывает не только клык, но и один-два заклыковых зуба. На самом маленьком образце ПИН № 5388/427 *crista choanalis* небольшая, занимает приблизительно четверть высоты альвеолы, но все же хорошо заметен. Медиальная поверхность альвеолы клыка часто неравномерно выпуклая, с более выпуклой передней половиной, за которой располагался корень функционирующего клыка, и несколько уплощенной задней, за которой располагался выпавший старый клык.

Позади клыка на вентральной поверхности *maxillare* располагается ряд из шести-семи заклыковых зубов или пустых альвеол. На экз. ПИН № 5388/316 первая, третья и последняя (шестая?) альвеолы пусты, во второй и предпоследней располагаются корни обломанных зубов. Закономерность в чередовании пустых и несущих зубы альвеол может объясняться примитивной альтернативной сменой зубов. На экз. ПИН № 5388/140 все зубы остались в альвеолах, обломаны, четвертая с конца (третья с начала?) альвеола, от которой сохранилась только медиальная стенка, выглядит пустой. На экз. ПИН № 5388/346 сохранились первые три альвеолы – в первой и второй зубы обломаны, третья пуста. На экз. ПИН № 5388/272 сохранилась только средняя часть зубной пластины, на которой пустые альвеолы чередуются с сохранившимися зубами (две альвеолы и два зуба). Эти зубы конические, немного уплощенные с боков к вершинкам, которые слегка загнуты назад, оба канта – передний и задний – несут мелкую зазубренность. По строению заклыковые зубы верхней челюсти сходны с заклыковыми зубами нижней челюсти (например, экз. ПИН №№ 5388/51 и 5388/126).

На заднем и задне-нижнем крае альвеолы клыка и частично под *crista choanalis* на альвеолярном крае кости виден контакт с *palatinum* (from, табл. IX, фиг. 1б; табл. X, фиг. 1а) в виде гребней и желобков. Дорзальная поверхность альвеолярного края образует дно максиллярного синуса (sH, табл. IX, фиг. 1б). Он узкий на всем своем протяжении, особенно в задней части. Медиальная стенка, насколько можно судить, у него не развита. Дно максиллярного синуса на границе с альвеолой клыка прободает отверстие *canalis infraorbitalis* (fi, табл. X, фиг. 1а).

Альвеолярный край кости понижается в заднем направлении, переходя в длинный *processus jugalis*. Он занимает около трети длины кости. С дорзальной стороны *processus jugalis* имеет вид открытого желоба. Медиально он ограничен на высоту 3-5 мм продолжением альвеолярного края. Приблизительно на середине его вентральная поверхность изгибается вверх гребнем, резко сужая желоб *processus jugalis*. С внешней стороны кости вентральная часть отростка отделена от латеральной глубоким желобом, который проходит назад и переходит на вентральную, а затем на медиальную стороны кости. Хорошо заметен он на экз. ПИН № 5388/316, меньше – на экз. ПИН № 5388/140.

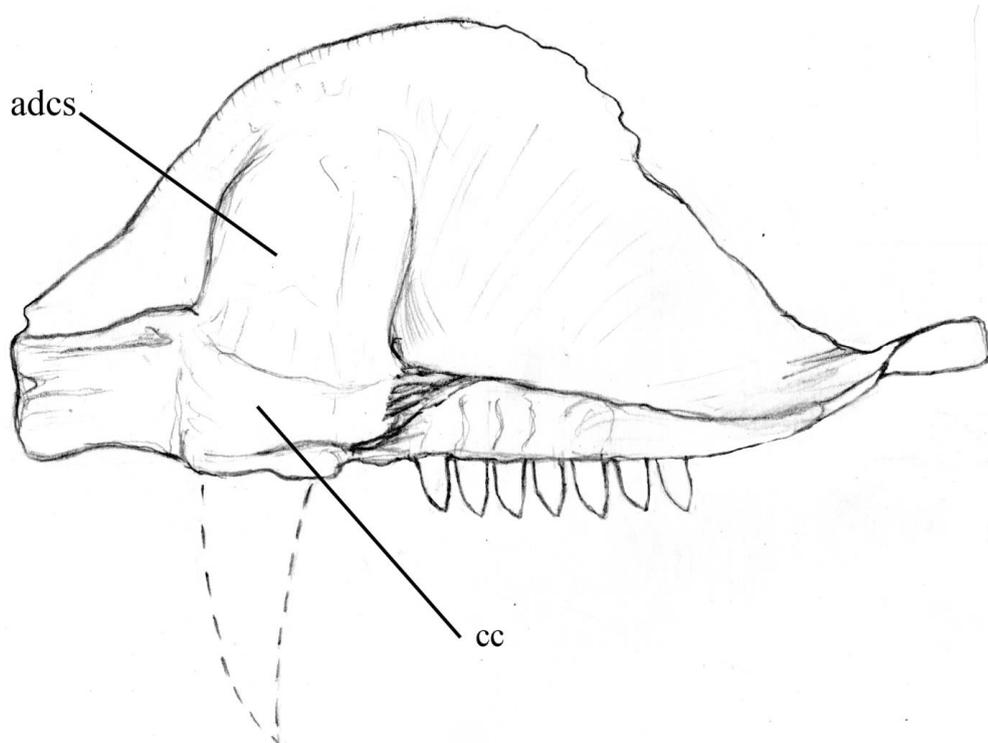


Рис.11. Челюстная кость *Julognathus crudelis*, экз. ПИН, № 5388/316. Вид с медиальной стороны.

Внешняя поверхность maxillare более мелкого и лучше сохранившегося экз. ПИН № 5388/140 несет в передней части более заметные, чем в той же области экз. ПИН № 5388/316, бугорки и ямки. С увеличением размеров верхнечелюстной кости скульптура поверхности становится менее выраженной за счет более редкого расположения ямок с желобками и бугорков. При этом скульптура заметнее выражена на средней части лицевой пластины, постепенно исчезая к краям кости.

Самая крупная верхнечелюстная кость (экз. ПИН № 5388/354) имеет в высоту 8 см, в сравнении с № 5388/316 ее реконструируемая длина могла быть 20,9 см, что по пропорциям, приведенным, например, на изображении *Glanosuchus macrops* (van den Heever, 1994, p.9) дает приблизительную длину черепа в 43 см.

Помимо сохранившихся в зубных и челюстных костях заклыковых зубов, в коллекции присутствует много изолированных резцов, клыков и заклыковых зубов.

Клыки варьируют по длине коронки от 0,9 до 7,2 см, они слабо изогнуты на всем протяжении, каплевидные в сечении основания, несут передний и задний канты с мелкой зазубренностью на них. Передний режущий кант немного короче заднего, а в некоторых случаях сильно сокращен (№ 5388/141) или отсутствует (№№ 5388/112, 374). Резцы также обнаруживают закономерность в длине ряда зазубрин на режущих кантах: с мезиальной стороны зазубренный кант более короткий или (редко) отсутствует (экз. ПИН № 5388/367). Изолированные заклыковые зубы достаточно легко определить благодаря возможности сравнения с сохранившимися зубами в зубных костях ПИН № 5388/51 и № 5388/126 и челюстной кости ПИН № 5388/272. Они отличаются мелкой зазубренностью и высокими шейками (3-4 мм при высоте коронки около 1 см).

Орбитальный край предлобной кости (ms0, табл. XI, фиг.1) почти гладкий, несколько приподнят над плоскостью кости. Дорзальная поверхность кости несет скульптуру из желобков с редкими сосудистыми отверстиями (табл. XI, фиг. 1).

Вентральная – плоская на основном протяжении и вогнутая у подъема к орбитальному краю. Кость накладывалась на *lacrimale* и *nasale* сверху, поскольку контактные гребешки расположены на ее вентральной поверхности.

Носовая кость крупная, соединялась с одноименной костью противоположной стороны плоским швом. На дорзальной поверхности в задней части кости расположены хорошо выраженные швы с предлобной и лобной костями – *sutura frontalis* и *sutura praefrontalis* (*sfr*, *sprf*, табл. X, фиг. 4). На остальном протяжении поверхность бугристая с несколькими сосудистыми отверстиями в передней части. Челюстная кость входила верхним краем в вырезку на латеральной стороне носовой, область контакта с септомаксиллярной костью (*fson*, табл. X, фиг. 4) гладкая и при виде с латеральной стороны приподнятая.

Септомаксиллярная кость довольно крупная, имеет тело (*cs*, табл. IX, фиг. 2) в виде пластины, налегающей на предчелюстную кость, и лицевую пластину субтреугольной формы (*pfs*, табл. IX, фиг. 2). Тело вентральной стороной накладывалось на контактную поверхность предчелюстной кости, лицевая поверхность слабым боковым швом соединяется с носовой костью и большей частью вентральной поверхности перекрывает челюстную над премаксиллярным отростком. Скульптура поверхности почти не выражена, кость почти гладкая, за исключением нескольких очень неглубоких желобков.

Между перегибом от тела к лицевой поверхности и вырезкой *fsx* на челюстной кости формируется септомаксиллярное отверстие. В него вдается интермедиальный отросток тела кости (*pis*, табл. IX, фиг. 2). Под ним тело кости насквозь прободает крупный канал, открывающийся в ноздрю с одной стороны и септомаксиллярное отверстие с другой (*cas*, табл. IX, фиг. 2).

Слезная кость крупная, вытянутая, ее орбитальный край очень слабо приподнят. Латеральная поверхность почти гладкая, но единственный в коллекции экз. ПИН № 5388/422 может быть сильно потертым. Сверху остался глубокий контакт с предлобной костью. Контакт со скуловой костью расположен

на медиальной стороне. Контакт с челюстной костью не сохранился. Отверстие слезного канала (*ductus lacrimalis*) со стороны края орбиты одно.

Угловые кости сцилякозавридного типа представлены в коллекции тремя экземплярами. Один из них очень крупный и массивный (экз. ПИН № 5388/121), а два других значительно меньше (экз. ПИН №№ 5388/122 и 333). Наилучшую сохранность имеет самый маленький экземпляр ПИН № 5388/122.

Угловая кость состоит из тела кости (*corpus angulare*, са, табл. XII, фиг.2), ангулярного лепестка и интрамандибулярного отростка (*processus intramandibularis*). По латеральной поверхности тела кости проходит гребень *spina angularis* (табл. XII, фиг. 2). Он трехлучевой, верхнее и нижнее плечо проходят вперед, образуя совместно изгиб гребня в заднем направлении. Средняя часть гребня дает овальное (экз. ПИН № 5388/121) или каплевидное (экз. ПИН № 5388/122) расширение. От него назад отходит еще один гребень (заднее плечо), он почти сразу же обломан.

Граница *corpus angulare* и *processus intramandibularis ossis angularis* отчетливая, идет под углом 50-55° к продольной оси кости. Площадка контакта с *praearticulare* и *dentale* гладкая, переходит в дорзальную поверхность кости, которая у крупного экз. ПИН № 5388/121 имеет в толщину от 9 до 14 мм.

В ней немного впереди от начала *spina angularis* утоплена вырезка. Дорзальные края вырезки сближены, но она остается незамкнутой. На внутренней поверхности кости образованный таким образом канал выполаживается над *sulcus mylohyoideus*. *Sulcus mylohyoideus* на протяжении спереди-назад отгибается вниз.

Замечание. *Julognathus* не имеет характерного для южноафриканских сцилякозаврид длинного сошникового отростка предчелюстной кости; этот признак Ликозухид ван ден Хивер обозначил как примитивный (van den Heever, 1994). Меньшее количество резцов не было обозначено как примитивный признак в работе ван ден Хивера, но оно также свойственно семейству *Lycosuchidae*, более примитивному, чем *Scylacosauridae* (van den Heever, 1987, 1994; Huttenlocker, 2009). Вероятное отсутствие предглазничной впадины имеет неясный таксономический вес. Поэтому представляется более рациональным

рассматривать *Julognathus* как примитивного сцилякозаврида, а не представителя самостоятельного семейства.

Распространение. См. распространение рода.

Род *Biarmosuchoides* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994

Biarmosuchoides: Твердохлебова, Ивахненко, 1994, с. 125; Ивахненко и др., 1997, с. 29; Ivakhnenko, 2003, p. 393; Ивахненко, 2008а, с. 143; Сучкова, Голубев, 2019в, с. 274.

Название рода – по типовому роду семейства *Biarmosuchidae*.

Типовой вид – *Biarmosuchoides romanovi* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994

Диагноз. Зубная формула нижней челюсти $I \ ?3 \ C \ 1 \ P_c \ 15$. Подбородочный выступ невысокий, далеко отнесенный назад, с заметным углом на вентральной поверхности, расположен на уровне 8-9 заклыкового зуба. Нижние заклыковые зубы тонкие, цилиндрические, со слабо расширенными коронками и тонкими длинными шейками. Вентральный край зубной кости не сужается.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Alopecodon*, *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Pardosuchus*, *Pristerognathus*, *Scylacosaurus* и *Julognathus* отличается большим количеством заклыковых зубов. От *Julognathus* отличается узором поверхностной скульптуры и формой и расположением подбородочного выступа (у *Biarmosuchoides* он имеет более выраженную, угловатую форму и отнесен дальше по зубному ряду, располагаясь на уровне 8-9-го заклыкового зуба; у *Julognathus* он расположен на уровне 6-7 у самого маленького экз. ПИН № 5388/124 с почти не выраженным подбородочным выступом и на уровне 6-го на более крупных экземплярах (экз. ПИН №№ 5388/51, 381). От *Koksharovia* отличается более развитым подбородочным выступом, относительно менее массивными заклыковыми зубами, строением вентрального края кости.

Замечание. Для *Porosteognathus efremovi* неизвестна нижняя челюсть, но число верхнечелюстных заклыковых зубов равняется восьми. У примитивных тероцефалов количество заклыковых зубов на нижней челюсти обычно на два-три зуба больше, чем на верхней. Но у *Biarmosuchoides* число заклыковых зубов

достигает 15, что делает маловероятным отнесение его зубной кости непосредственно к *Porosteognathus*.

Biarmosuchoides был описан как представитель семейства *Biarmosuchidae* с указанием на необычное положение подбородочного выступа, смещенного далеко назад (Твердохлебова, Ивахненко, 1994). Позднее Ивахненко отметил, что строение нижнечелюстного симфиза похоже в разных группах примитивных тероморф, и отнес *Biarmosuchoides* к *Ictidorhinidae* (*Gorgonopia*) на основании сходства его зубной кости и голотипа *Ustia atra* в строении заклыковых зубов и зубной кости в целом с широкой скульптурированной ямками передней частью и утонченной приподнятой областью венечного отростка иктидоринид (Ivakhnenko, 2003; Ивахненко, 2008a).

Но у биармозухид иначе выглядит вентральный край зубной кости, уплощенный и не имеющий расширенной площадки подбородочного выступа, характерной для примитивных тероцефалов. Кроме того, сам подбородочный выступ у этих животных не смещен назад. Пластинчатая кость накладывается на зубную по «горгонопиевому» типу.

При действительном сходстве в строении заклыковых зубов и скульптуре поверхности зубной кости *Biarmosuchoides* отличается и от иктидоринид. Подбородочный выступ у них, как и у биармозухид, не смещен назад. Резцовая область зубной кости у большинства иктидоринид длиннее, а число нижнечелюстных резцов равняется четырем (см. изображения у Sigogneau, 1970a, b; Sigogneau-Russell, 1989), что типично для горгонопий и служит одним из их отличий от примитивных тероцефалов (van den Heever, 1987, 1994). Хотя точное количество нижних резцов у *Biarmosuchoides* установить не представляется возможным, оно едва ли превышает трех, т.к. резцовая область зубной кости короткая.

В то же время строение зубной кости *Biarmosuchoides* удовлетворяет всем доступным для сравнения признакам примитивных тероцефалов. Смещенный назад подбородочный выступ типичен именно для них. Медиальная поверхность кости за симфизом не несет характерного для горгонопий вдавления *impressio*

mentalis ossis dentalis для вмещения передней части пластинчатой кости. Симфизная площадка вытянутая, со слабо выраженными контактными гребешками. Заклыковые зубы несут зазубренность по переднему и заднему режущим кантам.

Вентральный край зубной кости *Biarmosuchoides* очень похож по строению на вентральный край зубной кости *Julognathus*. Особенно хорошо выражено это сходство на примере самого маленького в размерном ряду экземпляра *Julognathus* ПИН № 5388/124 с наименее развитым подбородочным выступом. Поскольку для *Julognathus* известно количество нижнечелюстных резцов (три), строение задне-нижнего края зубной кости, венечного отростка и пластинчатой кости, его принадлежность к примитивным тероцефалам несомненна. Это дает дополнительное основание считать и *Biarmosuchoides* примитивным тероцефалом, а не биармозухидом или иктидоринидом.

Biarmosuchoides заметно отличается от всех южноафриканских форм большим количеством заклыковых зубов – 15, тогда как у тех оно не превышает 9. Данных для выделения в самостоятельный таксон надродового ранга пока недостаточно, поэтому на данный момент *Biarmosuchoides* определен как представитель *Scylacosauridae*.

Распространение. Уржумский ярус, уржумский горизонт; Оренбургская обл.

Biarmosuchoides romanovi Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994

Табл. I, фиг. 2а, 2б

Biarmosuchoides romanovi: Твердохлебова, Ивахненко, 1994, с. 125; Ивахненко и др., 1997, с. 29; Ivakhnenko, 2003, p. 393; Ивахненко, 2008а, с. 143; Сучкова, Голубев, 2019в, с. 274.

Название вида в честь геолога В.В. Романова, автора находки.

Голотип – 5468/104В-2051, неполная левая зубная кость; Оренбургская обл., Новосергиевский р-н., местонахождение Дубовка-1; уржумский ярус, уржумский горизонт.

Диагноз. См. диагноз рода.

Описание. Небольшой тероцефал с длиной черепа менее 15 см. Зубная кость низкая, вытянутая с развитым подбородочным выступом субтреугольной формы (pmd, табл. I, фиг. 2а, 2б). Подбородочный выступ покатый, отнесен далеко назад и располагается на уровне 7-го заклыкового зуба. Развитие подбородочного выступа свидетельствует в пользу предположения о том, что кость происходит от взрослого животного, по аналогии с *Julognathus*, у мелких (? ювенильных) форм которого (экз. ПИН № 5388/124) подбородочный выступ почти не выражен.

Латеральная поверхность кости в предклыковой области несет скульптуру из округлых ямок с гладким дном (табл. I, фиг. 2а), похожую на скульптуру челюстной кости *Porosteognathus*. Сзади между дорзальным краем подъема к вечноному отростку и вентральным краем кости развито неглубокое вдавление субтреугольной формы.

На медиальной стороне от резцово-клыковой области до подбородочного выступа располагается очень слабый симфиз (fsd, табл. I, фиг. 2б), также типичный для примитивных тероцефалов. Глубоко в поверхность симфиза заходит передняя часть меккелева канала (smd, табл. I, фиг. 2б).

Строение вентральной поверхности в передней части кости очень похоже на строение этой области у *Julognathus*: край кости перед подбородочным выступом несколько отгибается латерально, образуя «вентральную площадку» в области самого выступа. По сравнению с *Julognathus* вентральный край кости за подбородочным выступом тоньше (что объясняется меньшими размерами животного) и заметно отгибается медиально параллельно меккелеву желобу, тем самым ограничивая его снизу.

Точное число резцов неизвестно, но резцовая область короткая, несколько меньше диаметра альвеолы клыка. Число заклыковых зубов (табл. I, фиг. 2а, 2б) пятнадцать. Сохранившиеся зубы тонкие и уплощенные, имеют высокие шейки и слабо загнутые назад вершинки. Их передний и задний режущие канты несут очень мелкую простую зазубренность.

Распространение. См. распространение рода.

Род *Koksharovia* gen. nov.

Scylacosauridae gen. et sp. nov.: Сучкова, Голубев, 2019в, с.273.

Название рода от Кокшаров – старого названия г. Котельнич.

Типовой вид – *Koksharovia grechovi* gen. et sp. nov.

Диагноз. Зубная формула – $I \frac{?}{3} prC \frac{1}{0} C \frac{2}{1} P_c \frac{10}{13}$. Заклыковые зубы относительно крупные. Подбородочный выступ на зубной кости слабо развит. Вентральный край *dentale* в районе подбородочного выступа дает небольшой отгиб в латеральном направлении за симфизной площадкой, но на самом подбородочном выступе сужается с образованием двух продольных желобков.

Видовой состав. Типовой вид.

Сравнение. От *Alopescodon*, *Glanosuchus*, *Ictidosaurus*, *Pardosuchus*, *Priesterognathus*, *Scylacosaurus*, *Porosteognathus* и *Julognathus* отличается большим количеством заклыковых зубов, от *Julognathus* – наличием предклыкового зуба в челюстной кости, от *Viarmosuchoides* – менее развитым подбородочным выступом, более массивными заклыковыми зубами, от *Viarmosuchoides* и *Julognathus* строением вентрального края кости в районе подбородочного выступа.

Замечание. Не исключено, что строение вентрального края зубной кости в районе подбородочного выступа, отличающее кокшаровию от *Viarmosuchoides* и наименьшего экземпляра *Julognathus*, отражает возрастные особенности и не является диагностическим. Отнесение к семейству *Scylacosauridae* основано на большом количестве заклыковых зубов, наличии предклыкового зуба и *crista choanalis* на челюстной кости

Распространение. Верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Deltavjatia vjatensis*; Кировская обл.

Koksharovia grechovi gen. et sp. nov.

Табл. I, фиг.1; табл. II

Scylacosauridae gen. et sp. nov.: Сучкова, Голубев, 2019в, с.273.

Название вида в честь К.Л. Грехова, автора находки.

Голотип – ВПМ, № КПМ 456, неполный скелет, в том числе КПМ 456-1 – фрагмент левой зубной кости, КПМ 456-2а – фрагмент правой челюстной кости, КПМ 456-2б – отпечаток правой челюстной кости КПМ 456-2а на породе; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Deltavjatia vjatkensis*.

Диагноз. См. диагноз рода.

Описание (рис. 12-14). Небольшой тероцефал с длиной черепа до 15 см (рис. 12).

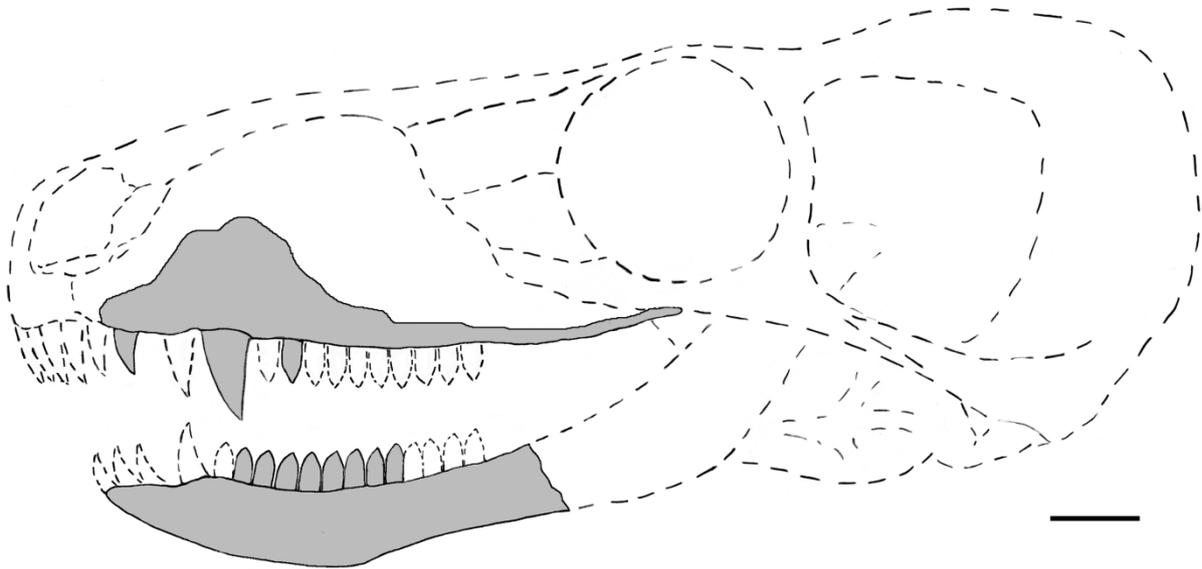


Рис. 12. Реконструкция черепа *Koksharovia grechovi*, вид сбоку. Реконструкция по голотипу ВПМ, № КПМ 456. Длина масштабной линейки – 1 см.

Зубная кость (рис.13) очень низкая, с вытянутым симфизом и слабо выраженным, отнесенным далеко назад подбородочным выступом (табл. I, фиг. 1). Выступ не имеет субтреугольной формы, как у *Viarmosuchoides*, располагается на уровне 7-8 заклыкового зуба.

Резцово-клыковая область покрыта скульптурой из питающих отверстий с отходящими от них желобками, ямочная скульптура не выражена. От подбородочного выступа назад проходит неглубокое вдавление субтреугольной

формы. Вентральный край кости узкий, перед подбородочным выступом располагаются два параллельных желобка.

Симфиз, насколько можно судить по вентральному краю, слабый, типичный для примитивных тероцефалов.

Зубы довольно высокие, широкие и уплощенные, массивные относительно общих размеров кости; несут мелкую зазубренность по переднему и заднему режущим кантам, вершинки слабо отгибаются назад.

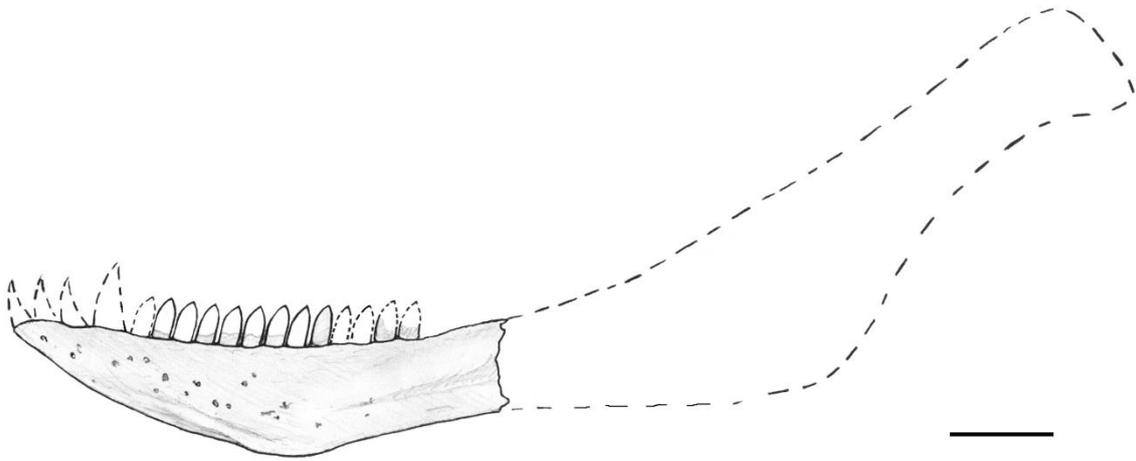


Рис.13. Реконструкция зубной кости *Koksharovia grechovi* по голотипу ВПМ, № КПМ 456-1. Вид с латеральной стороны. Длина масштабной линейки – 1 см.

Челюстная кость (рис.14) сохранилась плохо. Она довольно высокая, длинная, вытянутая, вместе с *dentale* свидетельствует об удлинённом предглазничном отделе черепа животного. *Maxillare* несет широкую, двураздельную альвеолу (*adcs*, табл. II, фиг. 2б) с остатками клыков разного возраста, и небольшим *crista choanalis*, развитым приблизительно как у некрупных экземпляров *Porosteognathus* (экз. ПИН №№ 157/22 и 270). Перед клыковой альвеолой располагается предклыковый зуб (табл. II, фиг. 2б). За ней просматривается только один сильно поврежденный заклыковый зуб (табл. II, фиг. 2а, 2б). И предклыковый, и заклыковый зубы относительно размеров несущей их кости крупные.

В клыковой альвеоле находится два обломанных зубных корня. Передняя часть альвеолы вдвое уже задней, что объясняется, по-видимому, характером смены клыков: новый зуб выросал впереди от действующего.

Действующий клык (табл. II, фиг. 2б) на момент захоронения присутствовал в челюсти, поскольку его остатки сохранились на образце и ему соответствует отпечаток клыка на экз. ВПМ № КПМ 456-2б (табл. II, фиг. 2а) при наложении этого образца на челюстную кость ВПМ № КПМ 456-2а. Правильность наложения подтверждается совмещением вентрального края кости, сохранившегося на полном протяжении на обоих экземплярах (на кости и на ее отпечатке).

Клык на челюстной кости относительно короткий, имеет 7 мм в высоту при высоте заклыковых зубов в 3-4 мм. На отпечатке заднего режущего канта просматривается зазубренность. Передний клык на отпечатке отсутствует; не ясно, был ли он обломан при жизни или являлся непрорезавшимся сменным.

Зубная формула – I $\frac{?}{3}$ prC 1/0 C 2/1 Pc 10/13.

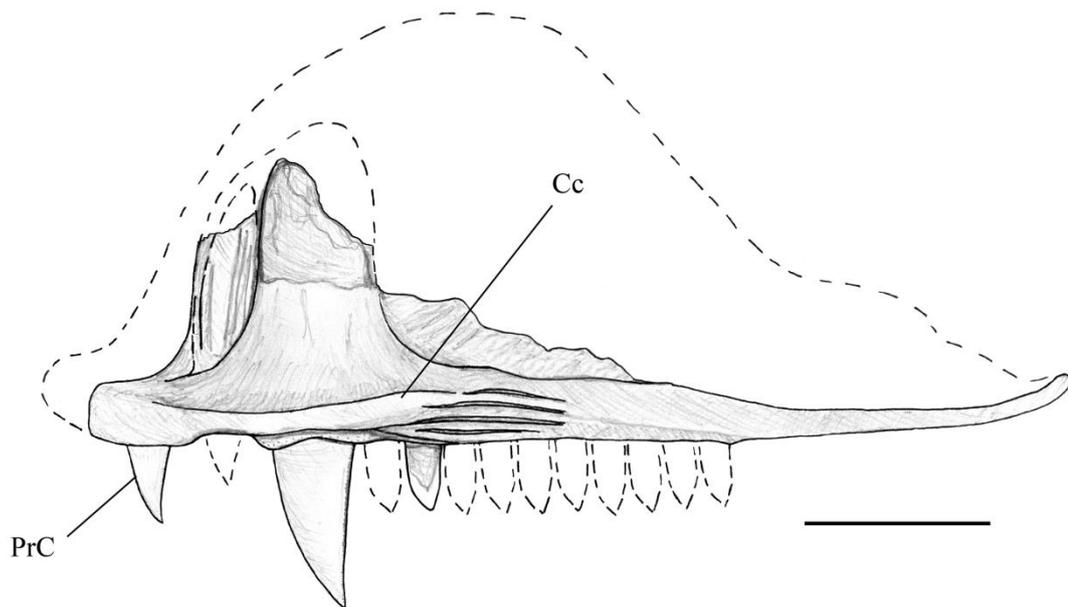


Рис. 14. Реконструкция челюстной кости *Koksharovia grechovi* по голотипу ВПМ, №№ КПМ 456-2а и КПМ 456-2б. Вид с медиальной стороны.

Распространение. См. распространение рода.

Семейство *Lycosuchidae* Nopcsa, 1923

Lycosuchinae: von Nopcsa, 1923, p. 205;

Lycosuchidae: Williston, 1925, p. 243; Haughton, Brink, 1954, p. 180 (partim); Boonstra, 1969, (partim), p. 53; van den Heever, 1994, p. 47; Abdala et al., 2014, p. 1139.

Pristerognathidae: Haughton, 1924 (partim), p. 75.

Trochosuchidae: Watson, Romer, 1956, p. 69.

Pristerognathidae: van den Heever, 1980 (partim), p. 111.

Типовой род – *Lycosuchus* Broom, 1903

Диагноз. Предглазничная часть черепа укороченная, *crista choanalis* обычно не развита, межптеригоидная яма широкая, сфено-окципитальные бугры большие, зубная формула I 4-5/3 C 1-2/1 Pс 3-5/3-5.

Состав. *Lycosuchus* Broom, 1903, *Simorhinella* Broom, 1915, *Gorynychus* Kammerer et Masyutin, 2018.

Сравнение. Отличается от *Scylacosauridae* укороченной предглазничной частью черепа, меньшим количеством заклыковых зубов (не более пяти), отсутствием предклыковых зубов, количеством верхнечелюстных резцов (может быть четыре), обычным отсутствием *crista choanalis*, широкой межптеригоидной ямой, более крупными сфено-окципитальными буграми.

Распространение. Средняя пермь, Восточная Европа и Южная Африка.

Род *Gorynychus* Kammerer et Masuytin, 2018

Gorynychus: Kammerer, Masyutin, 2018, p. 4; Сучкова, 2018б с. 33; Сучкова, Голубев, 2019б, с. 87; Сучкова, Голубев, 2019в, с. 272.

Название рода от Змея Горыныча, а также от англ. «gory» – окровавленный и греч. *onychus* (греч.) – коготь.

Типовой вид – *Gorynychus masyutinae* Kammerer et Masuytin, 2018.

Диагноз. Зубы на птеригоидных буграх присутствуют, нижняя челюсть массивная, зубная кость с высоким передним краем и невытянутым подбородочным выступом, челюстные зубы грубозазубренные.

Видовой состав. *Gorynychus masyutinae* Kammerer et Masuytin, 2018, *Gorynychus sundyrensis* Sutschkova et Golubev, 2019.

Сравнение. Отличаются от *Lycosuchus* и *Simorhinella* крупной зазубренностью на челюстных зубах, озублением птеригоидных бугров и массивной зубной костью с высоким передним краем и невытянутым подбородочным выступом.

Распространение. Верхний подъярус северодвинского яруса, путятинский горизонт, комплексные зоны *Suchonica vladimiri* и *Deltavjatia vjatkensis*.

Gorynychus masyutinae Kammerer et Masuytin, 2018

Табл. VI, фиг. 2, 3; табл. VII

Gorynychus masyutinae: Kammerer, Masyutin, 2018, p. 4.

Название вида – в честь препаратора Ольги Масютиной.

Голотип – ВПМ, №№ КРМ 346, КПМ 347, КПМ 348, КРМ 349, череп с фрагментами посткраниального скелета; Кировская обл., Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Deltavjatia vjatkensis*.

Диагноз. Верхнечелюстных заклыковых зубов три, зазубренность на зубах средней грубости (2,5-3,5 зазубрины на 1 мм длины канта).

Описание. Некрупный тероцефал с длиной черепа 20 см, короткой и высокой предглазничной частью черепа и массивной зубной костью (табл. VII). Зубная формула I ?4-?5/3 C 1/1 pC 3/?. Это единственный примитивный тероцефал Европейской России, известный по целому черепу, а не изолированным костям. Череп имеет хорошую сохранность только в предглазничной области, височная и затылочная части разрушены.

В целом подробное описание было дано Каммерером и Масютиным (Kammerer, Masyutin, 2018), некоторых дополнений требуют только отдельные структуры черепа.

Зубная кость высокая, массивная, особенно в области заднее-нижнего угла. Подбородочный выступ (pmd, табл. VII, фиг. 2) необычен для примитивных тероцефалов: он расположен близко к переднему краю кости, а не отнесен назад, не покатый, а довольно резкий, напоминает подбородочные выступы горгонопий. На латеральной стороне кости в этой области развит округлый бугор, вентральнее и впереди от которого она уплощается. Насколько можно судить по челюстям на № КПМ 346 с вентральной стороны, симфиз является типично тероцефаловым – слабо укрепленным и почти плоским. Площадка заднее-нижнего угла развита на латеральной стороне, как у сцилякозаврид. Терминальный конец венечного отростка (ac, табл. VII, фиг. 2) имеет несколько удлинненный и суженный верхний край, а не нижний, как у *Julognathus crudelis*.

Угловая кость имеет типичную для примитивных тероцефалов скульптуру из пологих гребней и впадин.

Челюстная кость высокая, покрыта скульптурой из тесно расположенных округлых ямок с гладким дном (sc, табл. VII, фиг. 1,2). Эта же скульптура развита в передней части носовых костей и на предлобных и слезных костях. Нутриарные отверстия расположены в ряд в нижней части кости над рядом заклыковых зубов. Интересной особенностью челюстной кости является ее длинный скуловой отросток (rjom, табл. VII, фиг. 2) дающий под орбитой ругозистый латеральный отгиб. В этом отношении *G. masyutinae*, вероятно, отличается от *G. sundyrensis*.

Предчелюстная кость на большом протяжении перекрыта предчелюстным отростком челюстной кости, свободная от него поверхность имеет несколько небольших отверстий. Под основанием вертикального отростка в изогнутом желобе развито переднее премаксиллярное отверстие (fca, табл. VII, фиг. 2).

Септомаксиллярная кость с большим лицевым отростком, септомаксиллярное отверстие крупное.

Предлобная и слезная кости относительно короткие, каждая формирует приподнятый край орбиты (mso, табл. VII, фиг. 2).

Скуловая кость имеет короткий вертикальный отросток (rij, табл. VII, фиг. 2) широко перекрытый заглазничной костью спереди, низкий и длинный лицевой отросток (rfj, табл. VII, фиг. 2), проходящий под орбитой, и длинный скуловой отросток (rjj, табл. VII, фиг. 2), отгибающийся назад и вниз приблизительно под 45°. На него накладывается скуловой отросток (pzs, табл. VII, фиг. 2) чешуйчатой кости, но далеко не доходит до орбиты. Задняя часть чешуйчатой кости глубоко вогнута и образует squamosum sulcus (ss, табл. VII, фиг. 2).

Сложным является вопрос о наличии заднелобной кости, поскольку крыша черепа в межглазничной области сильно повреждена. Можно предположить, что заднелобная кость все же была развита у этой формы, и швы между ней и лобной и заглазничной костями просматриваются с внутренней стороны орбиты. Если это наблюдение верно, выход заднелобной кости на край глазницы несколько превышает по протяженности ту же область лобной кости.

Небная область плохо видна из-за нижней челюсти, но можно заключить, что парный сошник в передней части очень узкий, а птеригоиды несут зубы как на буграх (7-8, расположены беспорядочно), так и на поперечных отростках (2-3 в ряд). Межптеригоидная яма не видна. Рострум парабазисфеноида узкий, проходит от уровня поперечных флангов птеригоида до сфено-окципитальных бугров. Сфено-окципитальные бугры разделены впадиной, крупные. На правой стороне от парабазисфеноида отходит стремечко. Кость выглядит довольно массивной, отверстий в ней нет (типично для тероцефалов). Основная затылочная кость образует различимый затылочный мышцелок позади от парабазисфеноида.

Верхнечелюстные клыки хорошо развиты, длинные, уплощенные и несут зазубренные канты с передней и задней стороны. В каждой челюсти расположен один клык, но на правой стороне виден обломанный кончик растущего сменного зуба. Число верхних заклыковых зубов – три, они имеют короткие шейки и слабо уплощенные субтреугольные коронки. Число верхнечелюстных резцов установить затруднительно. Точно можно сказать, что их было не менее четырех

и не более пяти. На изолированном зубе обнаружена стертость передней и латеральной поверхностей. Нижечелюстных резцов – три, они скрыты предчелюстной костью, но видны в области корней благодаря повреждению зубной кости с правой стороны. Все сохранившиеся зубы, включая изолированные резцы (табл. VI, фиг. 2) и нижечелюстной клык на изолированной неполной зубной кости (табл. VI, фиг. 3), несут крупную, характерную только для рода *Gorynychus* зазубренность (табл. XIII, фиг. 1а).

Сравнение. Отличается от *G. sundyrensis* меньшим количеством заклыковых зубов (три) и менее грубой зазубренностью (2,5-3,5 зазубрины на 1 мм длины канта). Также отличием может послужить длинный и массивный скуловой отросток челюстной кости (рjom, табл. VII, фиг. 2), который не выражен на образцах *G. sundyrensis* (экз. ПИН №№ 5388/59 и 327), но пока нет уверенности, что это не артефакт из-за плохой сохранности.

Замечание. Авторами первоописания подчеркивалось отсутствие у *Gorynychus masyutinae* заднелобной кости (Kammerer, Masyutin, 2018), что исключает его из состава примитивных тероцефалов, у которых эта кость отмечается всеми исследователями. Однако на черепе № КПМ 346 данная область сильно повреждена, поэтому невозможно с уверенностью говорить о наличии либо отсутствии заднелобной кости. Можно предположить, что границы между ней и *frontale* с одной стороны и *postorbitale* с другой просматриваются на правой стороне черепа со стороны орбиты, хотя сверху они отсутствуют. В остальном по своему строению *Gorynychus masyutinae* соответствует примитивным тероцефалам, поэтому представляется целесообразным рассматривать его в данной группе.

Распространение. Верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Deltavjatia vjatkensis*; Кировская обл.

Gorynychus sundyrensis Sutschkova et Golubev, 2019

Табл. IV, V, VI, фиг. 1,4, XI, фиг.4, XII, фиг.3, XIII, фиг.1а

Gorynychus sundyrensis: Сучкова, Голубев, 2019б, с. 88.

Название вида по типовому местонахождению Сундырь-1.

Голотип – ПИН, № 5388/327, правое maxillare; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхней подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Suchonica vladimiri*.

Диагноз. Верхнечелюстных заклыковых зубов четыре, зазубренность на зубах очень грубая (1-2,5 зазубрины на 1 мм длины канта).

Описание (рис. 15). Средние и крупные тероцефалы с короткой и высокой предглазничной частью черепа, массивной нижней челюстью и грубозазубренными челюстными зубами. Реконструируемая длина черепа у взрослых особей составляла до 35–40 см (рис. 13). Зубная формула: I 4/3; C 1-2/1; Pс 4/?.

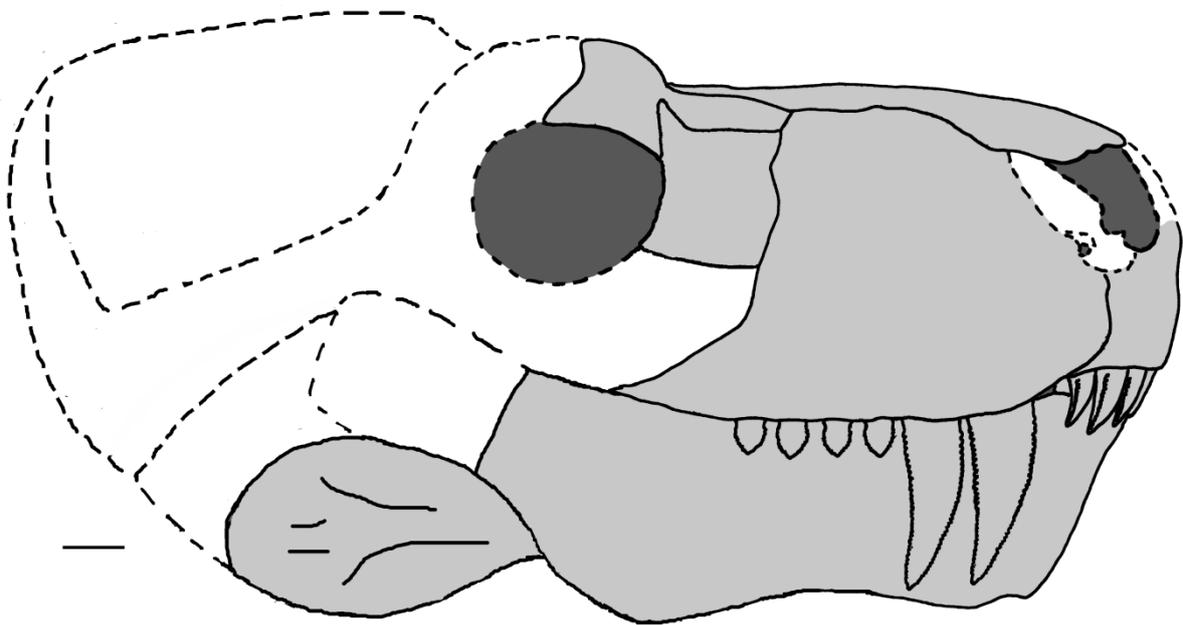


Рис. 15. Реконструкция черепа *Gorynychus sundyrensis*, вид сбоку, реконструкция по голотипу ПИН № 5388/327 и экз. ПИН №№ 5388/55, 109, 213, 338, 340, 364, 436, 542. Длина масштабной линейки 2 см.

Челюстная кость сравнительно короткая и высокая, с коротким скуловым отростком (табл. IV, фиг. 1а, б). Большая часть латеральной поверхности кости покрыта скульптурой из многочисленных тесно расположенных округлых ямок с приподнятыми, часто общими краями (табл. IV, фиг. 1а, 5). Местами между ямками располагаются небольшие отверстия, от которых по лицевой поверхности кости следуют длинные и разветвленные желобки. Над альвеолярным краем поверхность кости гладкая, с мелкими отверстия с отходящими от них желобками. В задней части скулового отростка развит неглубокий желоб, выходящий на вентральную сторону и дающий небольшое латеральное расширение альвеолярного края кости с уровня четвертого заклыкового зуба. Это расширение несколько напоминает максиллярный выступ (*maxillary flange*), встречающийся у южноафриканских ликозухид (*van den Heever, 1994*), но очень слабо выраженный. На более крупном экз. ПИН № 5388/59 этот выступ развит еще слабее.

Максиллярный синус (sH, табл. IV, фиг. 1б) практически сразу от начала выполаживается к перегибу на медиальную сторону альвеолярного края кости, по которой далеко назад распространены «лесенкой» параллельные контактные гребни в дополнение к «древовидному» контакту на альвеоле клыка (*from*, табл. IV, фиг. 1б). В целом контакт с *palatinum* имеет субтреугольную форму: он высокий в начале у альвеолы клыка и резко опускается к *processus jugalis*. *Crista choanalis* на медиальной стенке альвеолы клыка отсутствует у всех экземпляров. Весь зубной ряд вместе с альвеолой клыка слабо выгнут наружу, клык по вентрально-латеральному краю почти не выделяется.

Альвеола клыка, экз. ПИН № 5388/327, содержит два корня обломанных зубов. Судя по размеру корней, оба клыка были примерно одной величины. От альвеолы клыка, экз. ПИН № 5388/59, сохранилась только латеральная стенка, обломанная спереди, но по пропорциям относительно длины зубного ряда она также могла вмещать два соразмерных зуба. Очевидно, у *Gorynychus sundyrensis* смена клыков проходила следующим образом: сначала вырастал новый клык, затем, спустя некоторое время выпадал старый. Таким образом, время от времени

в верхней челюсти с каждой стороны располагалось по два клыка. Подобное явление широко распространено среди южноафриканских примитивных тероцефалов (van den Heever, 1980). Например, среди обнаруженных челюстных костей ликозухид почти 40% с двумя клыками (Abdala et al., 2014).

Предчелюстная кость низкая и сравнительно короткая. Задний конец кости за альвеолой последнего резца, в области захождения нижнечелюстного клыка (fdci, табл. IV, фиг. 3а) сужается и латерально уплощается. Вертикальный отросток (sn, табл. IV, фиг. 3б) тонкий, имеет узко-треугольную форму в сечении. Симфиз покрыт неглубокими гребешками в передней части и более выраженными сзади. Латеральная поверхность покрыта хорошо выраженной скульптурой в виде ямок с отходящими от них желобками, но без ямочной скульптуры челюстной кости. Область налегания премаксиллярного отростка maxillare (fppm, табл. IV, фиг.3б) имеет мелкопористую структуру поверхности, гладкая, за исключением прохождения в верхней части двух небольших извилистых желобков и одного крупного под ними, входящего в толщу кости над третьим резцом на границе контактной и внешней поверхностей. Под основанием spina nasalis приблизительно посередине высоты кости развито крупное сосудистое отверстие (fca, табл. IV, фиг.3б).

На дорзальной поверхности кости также в основании spina nasalis присутствует вытянутая ямка с сосудистыми отверстиями по переднему и заднему краям. Одно из них, переднее, связано каналом с вышеописанным отверстием на латеральной поверхности под основанием spina nasalis, а второе – с foramen incisivum ossis praemaxillaris (fir, табл. IV, фиг. 3а) на вентральной стороне. Большая часть дорзальной поверхности кости занята площадкой налегания septomaxillare. Площадка округло-ромбической формы, покрыта мелкими контактными гребешками, с гладким бугорком посередине (fsmx, табл. IV, фиг. 3б). Сразу за ней на сужении кости в задней части расположен контакт с angulus septomaxillaris челюстной кости (не сохранился), отделенный от латерального резким перегибом.

Небная пластина предчелюстной кости короткая и широкая. Приблизительно в середине пластины она неглубоко вырезана. Со стороны интерпремаксиллярного симфиза от вырезки и большей частью на дорзальной стороне *praemaxillare* виден след вхождения *vomer*. Противоположный край вырезки имеет вид овальной площадки, отгибающейся внутрь от небной пластины *praemaxillaria*. Сошниковый отросток (*vor*, табл. IV, фиг. 3а) очень короткий, что типично для *Lycosuchidae*.

Предчелюстная кость вмещала четыре резца. Ни на одном из обнаруженных экземпляров зубы не сохранились. Судя по размеру и глубине альвеол, первый зуб был самый мелкий, второй и четвертый – несколько крупнее, третий – самый крупный.

Носовая кость (табл. IV, фиг. 2) сравнительно короткая и широкая. В передней половине носовые кости несколько расширены. Здесь на дорсальной поверхности кости развита ямчатая скульптура, аналогичная скульптуре на внешней поверхности *maxillare*. Подобная скульптура присутствует на носовых и челюстных костях *Goronychus masyutinae*. Дорзальная поверхность в задней части кости бугристая. На вентральной стороне за *impressio olphactoris* хорошо заметен нервно-сосудистый желоб (*sulcus ethmoidalis*), в котором прослеживаются два сосудистых канала с близко расположенными отверстиями. Скрепление с *maxillare* выглядит довольно слабым: дорзальный край лицевой пластины *maxillare* входит в *nasale* только в передней части контакта, а проксимальнее налегает на нее свободно.

Предлобная кость (табл. IV, фиг. 4а, 4б) сравнительно короткая и широкая, с широкой лицевой частью и довольно высоким орбитальным краем (*msc*, табл. IV, фиг. 4а, 4б). Перегиб от массивного края орбиты к уплощенной предглазничной поверхности довольно резкий. Зона контакта со слезной костью глубоко заходит на орбитальный край кости.

Передний край зубной кости резко опускается к подбородочному выступу (*prmd*, табл. VI, фиг. 1, 4). Покатый, отнесенный назад подбородочный выступ и вытянутая симфизная поверхность, характерные для примитивных тероцефалов,

не развиты. Эта особенность отличает *Gorynychus* от всех других примитивных тероцефалов, как российских, так и южноафриканских. Книзу передний край *dentale* уплощается, что особенно заметно на контрасте с округлым бугром на латеральной стороне. Этот бугор у *Gorynychus sundyrensis* соответствует по положению на передне-задней оси кости вентральной площадке зубных костей *Julognathus* (Сучкова, Голубев, 2019). Сама же эта площадка не выражена, вентральный край кости в этом месте гладкий.

Резцовая область относительно длинная, количество резцов – три. Наклон двух первых резцов вперед отсутствует, альвеолы направлены вертикально. Скульптура внешней поверхности представлена мелкими отверстиями с отходящими от них короткими желобками, похожа на скульптуру зубных костей *Julognathus*.

В задней части (табл. XI, фиг. 4) кость имеет характерный для всех примитивных тероцефалов задне-нижний угол, площадка находится на его латеральной стороне, а не на вентральной, как у *Julognathus*.

Все зубы челюстей отличаются грубой зазубренностью: 1-2,5 зазубрины на 1 мм длины режущего канта (табл. XIII, фиг. 1a). Клыки уплощенные, в дистальной трети заметно отгибаются, зазубрины на кантах крупные, расположены отдельно в ряду. Заклыкковый зуб имеет короткую шейку (*cod*, табл. V, фиг. 3) и субтреугольную, слабо уплощенную коронку (*crd*, табл. V, фиг. 3). Зазубрины в начале и конце ряда на каждом канте мельче, чем в срединной части.

Угловые кости представлены в коллекции четырьмя экземплярами различной сохранности, из которых наиболее полон экз. ПИН № 5388/338. Кость вытянутая, довольно низкая, в задней части расположен пологий гребень (*spina angularis, sa*, табл. XII, фиг. 3). Нижняя часть гребня не сохранилась, в верхней части он отгибается назад. Впереди и сзади от гребня поверхность кости вдавлена. Граница *corpus angulare (ca)*, табл. XII, фиг. 3) и *processus intramandibularis (pim)*, табл. XII, фиг. 3) видна только по характеру скульптуры поверхности кости: площадка контакта покрыта мелкими гребешками. Подъем слабо выражен на отростке, но площадка налегания поднимается над горизонтальной осью на 65-

70°. По дорзальному краю угловой кости на границе с зубной костью отмечается пологая вырезка. Ее края не сближены, она скорее имеет вид вдавления по верхнему краю кости.

Sulcus mylohyoideus идет на всем протяжении внутренней поверхности кости строго горизонтально, только в дистальной части сохранившегося фрагмента, уже на *processus intramandibularis ossis angularis* ограничивающий его гребень меняет угол с почти прямого на острый, образуя вырезку *incisura mylohyoidea ossis angularis*.

Слезная кость (экз. ПИН № 5388/542) короткая, высокая, покрыта характерной для *Gorynychus* ямчатой скульптурой и имеет высокий, с резким перегибом от предглазничной поверхности орбитальный край. Со стороны глазницы в нем открываются два отверстия, ведущие в *ductus lacrimalis*.

Сравнение. От *G. masyutinae* отличается наличием четырех верхних заклыковых зубов и более грубой зазубренностью всех челюстных зубов (1-2,5 зазубрины на 1 мм длины режущего канта зуба).

Распространение. Верхней подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта, комплексная зона *Suchonica vladimiri*; Республика Марий Эл.

Priesterosauria fam. indet.

(Табл. XIII, фиг. 2а, 2б, 3)

Некоторые кости из местонахождения Сундырь-1 принадлежат тероцефалам, но неопределимы до рода и могут происходить как из черепов *Julognathus crudelis*, так и *Gorynychus masyutinae*.

Теменные кости (табл. XIII, фиг. 2) представлены единственным экземпляром ПИН № 5388/421, сильно поврежденным. Теменные кости очень крупные (длина сохранившегося фрагмента – 7,8 см, ширина до 2,4 см, высота – 3 см), не полностью страстаются по сагиттальному шву (табл. XIII, фиг. 2б), немного сужаются в задней трети перед контактом с заднетеменной костью. Пинеальное отверстие (фр, табл. XIII, фиг. 2а, 2б) небольшое, вытянутое и узкое,

расположено в передней части *parietalia*. Контактная поверхность для *postorbitale* на латеральной поверхности доходит до середины отверстия. С вентральной стороны пинеальное отверстие окружено неглубоким вдавлением, в задней части которого находятся парные желоба (предположительно, для вхождения эпиптеригоидов).

Лобные кости (табл. XII, фиг. 1) представлены в коллекции девятью экземплярами. Это крупные кости с выходом на орбиту и высокой задней частью в области контакта с *parietalia*. Наилучшую сохранность имеют экз. ПИН №№ 5388/72 и 426; остальные представляют собой отдельные фрагменты передней (экз. ПИН №№ 5388/73, 358 и 538) или задней (экз. ПИН № 5388/348) части кости.

Лобные кости соединяются между собой плоским швом (*spf*, табл. XII, фиг. 1а). Зона контакта с *parietalia* (*sutura coronalis*) высоко поднята, представлена параллельными костными пластинками с глубокими желобками между ними. Шов с *nasale* узкий и вытянутый, с перекрытием со стороны последней. Задняя часть латерального края кости повреждена на всех экземплярах, поэтому установить наличие контакта с *postfrontale* не представляется возможным. На передней части видна поверхность контакта с *praefrontale*.

Дорзальная поверхность лобной кости практически гладкая, слабо вогнутая с образованием некоторого подъема в районе сагиттального шва и выраженных подъемов к выходам на орбиту (*msc*, табл. XIII, фиг. 1а, 1б) и к границе с теменными костями.

На вентральной стороне в передней части лобной кости развито глубокое вдавление ольфакторной области мозга (*impressio olfactoris*). От нее в отросток контакта с *nasale* отходит длинный, ограниченный параллельными гребнями желобок. В задней части экз. ПИН № 5388/72 между выходом на орбиту и *sutura coronalis* с латеральной стороны видны какие-то следы контакта в виде гребешков, но эта область слишком сильно разрушена для более точной оценки. Остальная часть вентральной поверхности кости плоская и гладкая.

Крыловидная кость, экз. ПИН № 5388/270 (табл. III, фиг. 3), сохранилась наиболее полно. Повреждены поверхность контакта с парной костью и озубленная площадка поперечного фланга, базикраниальный отросток (*rbp*, табл. XIII, фиг. 3) на конце обломан, в остальном кость целая. В передней части видны поверхности контакта с *palatinum* и *vomer*, приконтактный с сошником край кости отделен от межптеригоидного шва глубоким желобом. Латеральный край кости, образующий подглазничное окно, имеет вид гладкой, плоской пластинки.

Гребень поперечного фланга птеригоида (*ptr*, табл. XIII, фиг. 3) в центре немного выше озубленного бугра и понижается в латеральном направлении. Озубленная площадка несет зубы, их количество установить не представляется возможным – виден один обломанный зуб, – но на несколько более крупном экз. ПИН 5388/214 их не менее трех, расположены в ряд. Верхне-передний край поперечного фланга несет глубокую и узкую вырезку контакта с *ectopterygoideum*. Небный бугор (*tpt*, табл. XIII, фиг. 3) впереди от гребня поперечного фланга также несет зубы: 11-12 штук, расположены приблизительно в два ряда. На экз. ПИН № 5388/214 зубы крупнее и их меньше (десять), и они расположены неупорядоченно.

Дорзальная поверхности птеригоида гладкая, вогнутая вдоль медиального шва. В задней части за поперечным флангом по базикраниальному отростку проходит параллельный медиальному шву невысокий гребень (*crista basicranialis*), медиальнее него начинается желоб *sulcus epipterygoideus lateralis*. На вентральной поверхности базикраниального отростка от медиального шва постеро-латерально также отходит гребень.

В коллекции имеются еще два сильно поврежденных птеригоида. Экз. ПИН № 5388/235 принадлежит более молодой особи, судя по размерам, на нем сохранились контактные поверхности с костью противоположной стороны и *palatinum*, граница подглазничного окна, небный бугор с мелкими зубами (12-13 шт) и обломанный с вентральной стороны птеригоидный фланг. Экз. ПИН № 5388/64 представляет собой только часть медиального шва и небный бугор с зубами (не менее 10); соразмерен экз. № 5388/235.

Сошник (экз. ПИН № 5388/520) и заглазничная кость (экз. ПИН № 5388/530) сохранились очень плохо, в виде небольших фрагментов. Заглазничная кость маленькая и узкая. Сошник отчетливо парный, не срастался; задняя часть расширена.

Глава 4. Филогенетические взаимоотношения пристерозаврий Европейской России

Пристерозаврии известны из нескольких пермских фаунистических комплексов Европейской России, поэтому интересно проследить их филогенетические отношения (рис. 16).

По мнению ван ден Хивера (van den Heever, 1987, 1994) некоторые признаки семейства Scylacosauridae сближают его с прогрессивными Eutherocephalia: 1) наличие птериго-парокципитального отверстия, образованного отростками проотики и чешуйчатой кости; 2) развитие *crista choanalis* на медиальной поверхности челюстной кости; 3) наличие вентромедиального гребня на крыловидных костях. Семейство Lycosuchidae же было названо им более примитивным, чем Scylacosauridae, по следующим признакам: 1) отсутствие предклыковых зубов; 2) сокращенное количество заклыковых зубов; 3) озубление поперечного отростка птеригоидов; 4) отсутствие зубов на птеригоидном бугре; 5) отсутствие сошниково-отростка на предчелюстной кости; 6) изогнутый в передней части сошник; 7) отсутствие *crista choanalis*; 8) наличие вентромедиального бугра, а не гребня на птеригоиде; 9) широкая межптеригоидная яма; 10) отсутствие птериго-парокципитального отверстия. Внутри семейства Scylacosauridae он считал более примитивными таксоны с меньшим числом верхнечелюстных резцов и предклыковых зубов.

Другой подход к филогении тероцефалов предложил Ивахненко (2011). Наиболее значимым аспектом он полагал оптимизацию разделения ротовой полости и воздухопроводящих путей. Она связывается, в частности, с поднятием вверх птеригоидных флангов и редукции зубов на них. Последующая эволюция связана с образованием костного мостика между челюстной костью и сошником, чего нет ни у одного представителя Pristerosauria, но развитие *crista choanalis* можно рассматривать как шаг в этом направлении (Mendrez, 1972). В этом отношении Lycosuchidae (с *Porosteognathus* в составе) также были представлены более примитивными, чем Scylacosauridae, известные на тот момент только из Южной Африки.

Наиболее ранние пристерозаврии Южной Африки отмечены в зоне Eodicynodon: Glanosuchus и Ictidosaurus из семейства Scylacosauridae (Abdala, 2008). Отличий от других южноафриканских сцилякозаврид для них не выявлено. Фауна Eodicynodon сопоставляется с очерским комплексом Европейской России (Abdala, 2008), либо с ранними этапами развития ишеевского комплекса (Ивахненко, 2015; Сенников, Голубев, 2017). В очерском комплексе тероцефалы не найдены, а Porosteognathus и Biarmosuchoides из следующего за ним ишеевского комплекса (зона *Ulemosaurus svijagensis*) имеют либо более молодой возраст, чем Glanosuchus и Ictidosaurus из фауны Eodicynodon, либо тот же. Однако Porosteognathus морфологически примитивнее южноафриканских тероцефалов: он имеет короткий сошниковый отросток предчелюстной кости и полное озубление птеригоидов. Эти же признаки отличают пристерозаврий Европейской России от южноафриканских. Сближает его с южноафриканскими пристерозавриями только наличие шести верхнечелюстных резцов. Поэтому представляется маловероятным происхождение пристерозаврий Европейской России непосредственно от известных южноафриканских. На схеме (рис. 16) пристерозаврии Европейской России и Южной Африки, в частности, даны независимыми ветвями.

В дальнейшем провинциализм тероцефалов Европейской России сохраняется: Julognathus из следующего фаунистического комплекса – сундырского (зона *Suchonica vladimiri*) – не только сохраняет короткий сошниковый отросток и, по-видимому, полное озубление птеригоидов, но и имеет только пять верхнечелюстных резцов, что не было отмечено ни у одного примитивного тероцефала из Южной Африки.

В этой же фауне на территории Европейской России впервые фиксируются тероцефалы семейства Lycosuchidae. К сожалению, их остатки слишком фрагментарны для детального сравнения с южноафриканскими формами, но строение зубов и зубной кости нижней челюсти явно отличает сундырскую форму от них.

В следующем котельничском сообществе (зона *Deltavjatia vjatensis*) ликозухид *Gorynychus masyutinae* известен по более полному материалу. Он очень близок к *Gorynychus sundyrensis* и также отличается от всех южноафриканских ликозухид зазубренностью на зубах и формой подбородочного выступа. Хотя для котельничской фауны характерно появление на территории Европейской России групп гондванского происхождения (*Gorgonopidae*, *Oudenodontidae*, *Ictidorhinidae*, *Burnetiidae*, *Galeopidae*) (Ивахненко, 2015), *Gorynychus masyutinae* явно имеет предшественника из более раннего комплекса и является нативным. Доступная для изучения эволюция ликозухид в Европейской России шла по пути сокращения числа заклыковых зубов.

Интересно вероятное отсутствие заднелобной кости у *Gorynychus sundyrensis*. Если она действительно исчезла у этой формы, то это может быть признаком приобретения признаков прогрессивных тероцефалов, у которых заднелобная кость обычно отсутствует. Авторы описания (Kammerer, Masyutin, 2018) сочли *Gorynychus* наиболее близким к *Eutherocephalia* базальным тероцефалом. Они использовали кладистический подход в систематике и посчитали *Gorynychus* сестринским таксоном по отношению к *Eutherocephalia*.

Koksharovia grechovi из того же котельничского комплекса, как и *Viarmosuchoides romanovi* из ишеевского комплекса, известна только по неполной зубной кости, что затрудняет определение ее филогенетических связей с другими пристерозавриями Европейской России. Маленькие размеры и очень большое для этой группы количество заклыковых зубов дают основание предположить в этих двух таксонах особую, неизвестную для территории Гондваны биоморфу примитивного тероцефала, но нет уверенности в том, что *Koksharovia* происходит непосредственно от *Viarmosuchoides*. Строением заклыковых зубов и скульптурой поверхности *Koksharovia* ближе к *Julognathus crudelis* и может быть дериватом неизвестной сундырской пристерозаврии, родственной ему.

Эволюция примитивных тероцефалов Европейской России протекала независимо от южноафриканских форм, с которыми они, тем не менее, всю свою историю имели принципиальное сходство на уровне семейств. Это заставляет

предположить, что примитивные тероцефалы сформировались, как было предложено Ивахненко (Ivakhnenko, 2011), независимо из общего центра.

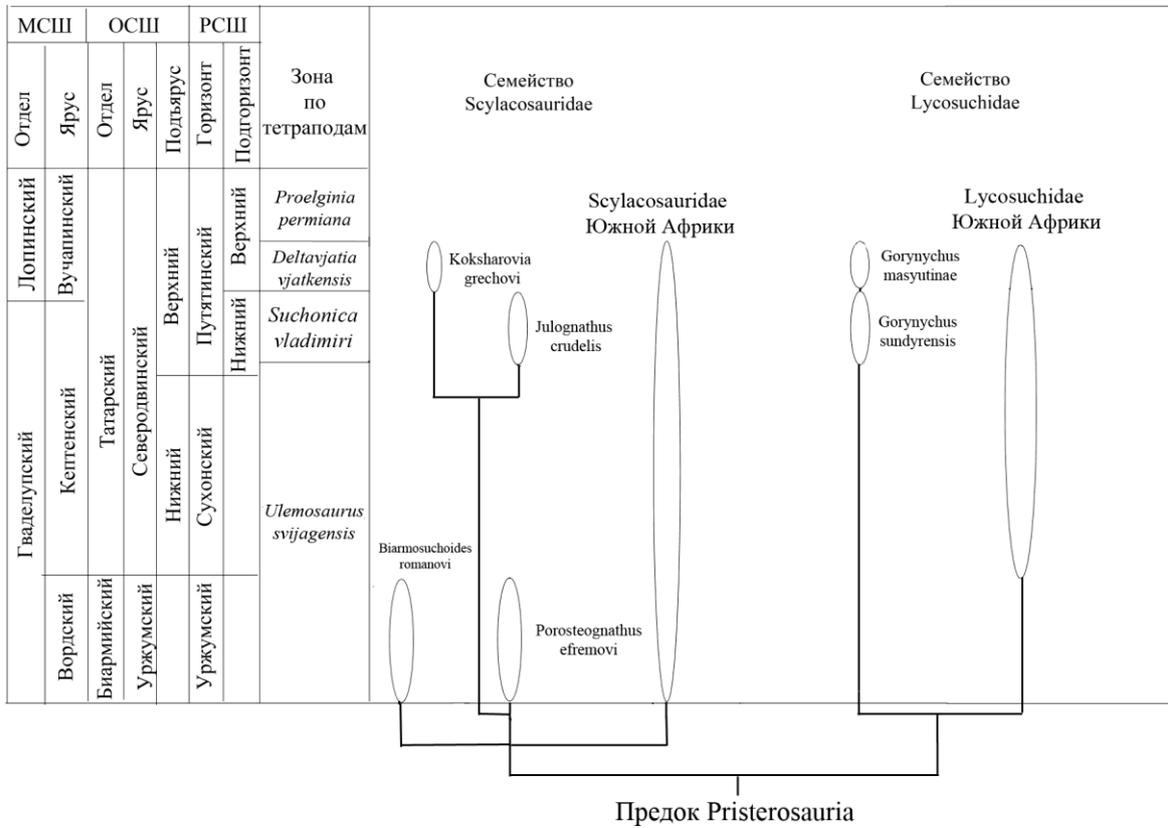


Рис.16. Схема филогенетических отношений Pristerosauria

Глава 5. Пристеровозаврии в животном мире тетрапод пермского периода

5.1. Пристеровозаврии в фаунистических комплексах Европейской России

Эволюция пермских тетрапод рассматривается через сменяющие друг друга фаунистические комплексы (приложение 2). Для перми Европейской России выделяют три суперкомплекса: эрипоидный, диноцефаловый и териодонтовый, которые в свою очередь подразделяются на комплексы: мезенский, очерский, ишеевский и сундырский (диноцефаловый суперкомплекс), котельничский, ильинский, соколковский и вязниковский (териодонтовый суперкомплекс) (Ивахненко, 2015; Сенников, Голубев, 2017).

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

Остатки *Porosteognathus* слабо представлены в сборах из местонахождения Ишеево, диноцефалы из которого известны по целым черепам и скелетам, а также многочисленным изолированным костям: к *Porosteognathus* на данный момент отнесены только 20 изолированных костей и их фрагментов.

В менее богатом местонахождении Малая Кинель, характеризующем тот же комплекс, остатки тероморф представлены в ином соотношении: из него известно шесть образцов растительноядных диноцефалов (*Ulemosaurus* sp. или *Ulemosaurus minutus*), пять образцов хищных диноцефалов и пять образцов плохо определимых териодонтов. Б.П. Вьюшков полагал, что посткраниальные остатки там принадлежат тероцефалам и горгонопидам (Вьюшков, 1955б). Но, поскольку достоверно горгонопиды неизвестны до котельничского субкомплекса, можно предположить, что в Малой Кинели найдены кости конечностей и клык от

примитивного тероцефала. По размерам этот тероцефал также уступал хищным диноцефалам.

В местонахождении Гремячка, пока слабо изученном, обнаружена крупная челюстная кость *Porosteognathus* и два соразмерных ей зуба примитивных тероцефалов, а также предчелюстная кость аномодонта cf. *Ulemica*, но пока не найдены остатки диноцефалов доминантного блока.

В местонахождении Малый Уран вместе с остатками хищных диноцефалов *Titanophoneus adamanteus* и *Syodon* sp. найден небольшой клык пристерозаврии и фрагмент челюстной кости тероцефала, описанного впоследствии Ивахненко (Ivakhnenko, 2011) как новый вид прогрессивного *Perplexisaurus* – *P. lepusculus*.

Biarmosuchoides известен по одной кости из местонахождения Дубовка-1.

В остальных шестнадцати местонахождениях ишеевской фауны остатки тероцефалов не найдены.

В сундырском комплексе нишу крупнейшего фитофага по-прежнему занимали диноцефалы aff. *Ulemosauridae*, в субдоминантном блоке известны аномодонты *Parasuminia ivachnenkoi*, а доминирующие хищники представлены двумя семействами примитивных тероцефалов – сцилякозавридами *Julognathus crudelis* и ликозухидами *Gorynychus sundyrensis*.

Появление в фауне представителя *Lycosuchidae* напоминает историю примитивных тероцефалов в Южной Африке, где раньше известны *Scylacosauridae* (*Eodicynodon* AZ), а впоследствии к ним добавляются *Lycosuchidae* (*Tarinoscephalus* AZ) (Abdala et al., 2008).

Из двух местонахождений сундырской фауны – Сундырь-1 (Республика Марий Эл) и Полдарса (Вологодская обл.) – тероморфы известны из первого и очень хорошо представлены в сборах из него. К тероцефалам в коллекции ПИН № 5388 (Сундырь-1) отнесено 159 образцов. Остатки *Gorynychus sundyrensis* встречаются в местонахождении Сундырь-1 реже, чем остатки *Julognathus crudelis* (34 экземпляра против 95).

Образование следующего за сундырским котельничского субкомплекса связывается с развалом диноцефалового сообщества и инвазией фауны с

территории Гондваны. Последняя определяет появление на территории Европейской России парейазавров (*Deltavjatia*), дицинодонтов (*Australobarbarus*) и типичных горгонопий (*Viatkogorgon*, *Nochnitsa*). В большом количестве также найдены разнообразные прогрессивные тероцефалы – *Ictidosuchidae* (*Scalopodontes*), *Karenitidae* (*Karenites*), *Kotelcephalonidae* (*Kotelcephalon*), *Moschorhinidae* (*Viatkosuchus*), *Scaloposauridae* (*Muchia*).

В то же время прослеживаются связи с предшествующими сообществами (ишеевским и сундырским): аномодонты *Galeopidae* (*Suminia*) близки к *Parasuminia* из сундырского комплекса (Куркин, 2017), прогрессивные тероцефалы *Perplexisauridae* (*Perplexisaurus*) известны из ишеевского комплекса и отнесены к одному роду (Ivakhnenko, 2011), примитивные тероцефалы *Scylacosauridae* (*Koksharovia grechovi*) и *Lycosuchidae* (*Goronychus masjutinae*) близки к сундырским формам, особенно *Goronychus* (Сучкова, Голубев, 2019б).

Примитивные тероцефалы встречаются в богатом и активно изучаемом котельничском комплексе местонахождений редко: *Goronychus masjutinae* известен по одному неполному скелету и нескольким изолированным костям от другой особи, а *Koksharovia* – по единственному образцу (неполному скелету).

Находки пристерозаврий в котельничском сообществе позволяют несколько иначе взглянуть не только на характер среднепермского кризиса, но и на процесс фаунистического обмена с Гондваной в это время, поскольку котельничские таксоны (*Goronychus*, *Scylacosauridae*) известны из предшествующей сундырской фауны и являются нативными, а не инвазиантами из Гондваны.

Списки по каждому комплексу приведены в приложении.

5.2. Экология и синэкология пристерозаврий

Как и в средней перми Южной Африки (Boonstra, 1954, 1969), примитивные тероцефалы ишеевской фауны сосуществовали с крупными хищными диноцефалами и небольшими прогрессивными тероморфами. Они представляли собой среднеразмерных хищников с длиной черепа до 30 см (*Porosteognathus*) и некрупных хищников с длиной черепа до 15 см (*Viarmosuchooides*).

Julognathus же – доминирующий хищник в сундырской фауне, и имеет гораздо большие размеры (длина черепа до 43 см), чем *Porosteognathus*. Для него также нехарактерна скульптура поверхности челюстных и зубных костей, состоящая из многочисленных округлых ямок. Эти ямки интерпретируются как отпечатки луковиц вибрисс на лишенной достаточно толстого слоя мускулатуры предглазничной части черепа примитивного тероморфа. Нет оснований считать, что челюсти *Julognathus* покрывала более развитая мускулатура, поскольку на костях хорошо заметны отпечатки сосудов и отдельных ямок. Поэтому в его случае вероятно сокращение роли вибрисс в восприятии и снижение их количества в связи с переходом к биоморфе крупного хищника.

Ранее было высказано мнение, что тероцефалы никогда не играли ведущих ролей в сообществах (Ivakhnenko, 2011). Крупных размеров хищные тероцефалы (*Megawhatsia*) достигали в вязниковском сообществе Европейской России, но делили эту нишу с архозаврами-протерозухидами (Ивахненко, 2008б). В других пермских сообществах мира тероцефалы иногда занимали ниши крупных хищников (*Theriongnathus*, *Moschorhinus*), но делили их крупными представителями *Gorgonopia* (*Clelandina*, *Dinogorgon*, *Rubidgea*) (Viglietti, 2020).

Открытие нового фаунистического комплекса – сундырского – показало, что такой уникальный в эволюции тероцефалов и сообществ пермских тетрапод эпизод все же был: в этой фауне ниша доминирующего хищника полностью занята примитивными тероцефалами. Они не делили ее с какими-либо хищниками из других групп.

Статистически по большей части найденных остатков *Gorynychus sundyrensis* уступает *Julognathus crudelis* по линейным размерам. Тем не менее, среди обнаруженных костей *Gorynychus sundyrensis* есть и очень крупные (например, фрагменты зубных костей, особенно экз. ПИН № 5388/213), принадлежавшие особям с длиной черепа до 40 см.

В котельничском субкомплексе примитивные тероцефалы *Gorynychus* при длине черепа в 20 см все еще доминируют по размеру, но лишь немного превосходят в этом отношении прогрессивных тероцефалов *Viatkosuchus* (длина

черепа до 17 см) и горгонопий *Viatkogorgon* (длина черепа до 14-16 см). *Koksharovia*, как и *Biarmosuchoides* в ишеевской фауне, была некрупным хищником с длиной черепа не более 15 см. Они же имели очень большое для пристерзаврий количество заклыковых зубов и могли принадлежать к особой, неизвестной на территории Гондваны, биоморфе примитивного тероцефала.

Можно предположить, что слуховой аппарат *Priesterosauria* был оформлен, по всей видимости, довольно примитивно (Ivakhnenko, 2011). Для зрительного аппарата неизвестно развитие каких-либо дополнительных приспособлений (колец склеротики). Поэтому наиболее важную роль в адаптации этих тероцефалов скорее всего играло обоняние. Было высказано предположение, что дополнительной структурой в этом отношении являлись полости, открывающиеся в подглазничные окна (Ivakhnenko, 2011). Они образованы небными, слезными, челюстными и скуловыми костями и обозначаются как *sinus palatalis* (Ivakhnenko, 2011), *posterior maxillary sinus* (Sigurdson, 2006) или небная часть максиллярного синуса (Татаринов, 1999б). Предполагалось, что эти полости были выстланы обонятельным эпителием (Ivakhnenko, 2011).

Интересной особенностью примитивных тероцефалов как группы является зубная система с уплощенными клыками, несущими зазубренные режущие канты (табл. V; VIII, фиг. 2; XIII, фиг. 1а, 1б), как у горгонопий и биармозухий, тогда как у всех прогрессивных хищных тероцефалов клыки округлые и не имеют зазубренных кантов. Зубная система прогрессивных тероцефалов без зазубренных кантов была названа Ивахненко «разрывающей конструкцией» и противопоставлялась «разрезающей конструкции» хищных *Dinomorpha* (*Gorgonoria*, *Dinoscephalia*). Разрезающая конструкция зубной системы должна была, по его мнению, накладывать ограничения на размер потребляемой добычи: такие хищники могли охотиться только на животных, сходных с ними в размерах, тогда как хищники с разрывающей конструкцией зубной системы могли охотиться также на животных меньших размеров и быть более универсальными (Ivakhnenko, 2011).

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

Выраженное визуальное сходство в строении предглазничной части черепа между примитивными тероцефалами и горгонопиями, слабое скрепление между предчелюстной и челюстной костями у крупных хищников *Julognathus* и *Gorynychus*, а также отмеченный Татариновым (1974) низкий, как у горгонопий, челюстной сустав могут быть не просто унаследованными от предковых форм чертами, но и признаками иной специализации и образа жизни примитивных тероцефалов, близких к специализации хищных *Gorgonopia*, но не *Eutherocephalia*.

Julognathus crudelis с черепом длиной до 43 см, по-видимому, составлял трофическую пару с растительноядным диноцефалом aff. *Ulemosauridae*, также хорошо представленным в сборах. Формирование таких трофических пар типично для олигобиоморфных сообществ средней перми (Ивахненко, 2015). Для *Gorynychus sundyrensis* предполагается также ниша падалеяда, поскольку его особенностью является заметная прижизненная стертость поверхностей коронок зубов на внешней и внутренней стороне (табл. V, фиг. 1, 2, 5, 6). Она отмечается на всех зубах, кроме заклыкового зуба экз. ПИН № 5388/430 и резца экз. ПИН № 5388/180. На голотипе котельничского *Gorynychus masyutinae* (экз. ВПМ, № КПМ 346) зубов со следами стирания нет, но они присутствуют на изолированном резце ВПМ, № КПМ 349, происходящем из того же черепа (табл. VI, фиг. 2; Kammerer, Masyutin, 2018, fig. 10).

У *Gorynychus sundyrensis* стертость клыков всегда затрагивает вершинки коронок, но может охватывать и значительную длину режущего канта, а также часть боковой поверхности (экз. ПИН № 5388/429). Резцы почти всегда повреждены в апикальной части, а также на лабиальных или лингвальных поверхностях с сохранением режущих кантов. У современных хищников такое стирание клыков происходит при их контакте с твердыми объектами, например, преимущественно лингвальной поверхности зубов у собак, которые активно грызут металлическую клетку (так называемый "cage chewer syndrome"), или преимущественно на лабиальной поверхности клыков у гепардов при питании мягкой пищей из стальной миски (Steenkamp et al, 2018). На палеонтологическом материале описано более частое повреждение зубов у животных, питающихся твердой пищей, что для хищников связывается с более полной утилизацией тел жертв (van Valkenburgh, 2009). Поскольку уплощенные, с режущими кантами клыки *Gorynychus sundyrensis* указывают на хищника, можно предположить, что стирание зубов происходило во время питания падалью при обгрызании остатков мяса с костей.

5.3. Погрызы на костях тетрапод сундырской фауны

Местонахождение Сундырь-1 отличается от других пермских местонахождений не только уникальным составом фауны тетрапод с доминированием хищных тероцефалов, но и наличием в сборах из него костей со следами воздействия зубов. Такие свидетельства трофических отношений в сообществах пермского возраста очень редки. Они отмечены в ранней перми США на скелете *Varanops brevirostris* (Reisz, Tsuji, 2006) и в поздней перми на бедре и большеберцовой кости дицинодонта из Южной Африки (Fordyce et al., 2012). Таким образом, сундырские кости с погрызами – первые найденные в пермских отложениях Европейской России (Сучкова, 2020). Изучение погрызов и сопоставление с данными о строении зубной системы хищников данного сообщества позволяет сделать дополнительные выводы об экологических отношениях в нем.

Погрызы обнаружены на пяти костях: ПИН № 5388/81 (*jugale Pristerosauria* gen. indet.), ПИН № 5388/142 (*jugale Gorynychus*), ПИН № 5388/484 (*costa*), ПИН № 5388/519 (*dentale Gorynychus*), ПИН № 5388/531 (*costa*).

Из них наиболее интересны те образцы, которые несут на себе следы латерального смещения режущего канта зуба по поверхности. Поскольку такое повреждение оставляло отпечаток канта, по нему можно оценить размер и число зазубрин на единицу его длины и определить до вида животное, оставившее эти отметины на костях, т.к. тероцефалы сундырской фауны отличаются по этому параметру (Сучкова, Голубев, 2019б; Сучкова, 2021). Поскольку все диагностические порезы на костях разнонаправленные, они, вероятно, оставлены клыками, а не резцами. Следовательно, размер зазубренности оставившего их хищника определяется для этих зубов (см. таблицу ниже). Такие повреждения найдены на трех костях: № 5388/142, № 5388/484 и № 5388/519 (табл. XI, фиг. 2, 3, 4).

Фрагмент *jugale* № 5388/142 наиболее вероятно принадлежит *Gorynychus sundyrensis*, поскольку расположение скулового отростка напоминает строение этой области на черепе близкого вида *Gorynychus masyutinae* (рjj, табл. VII, фиг. 2). Повреждения от зубов на этом экземпляре располагаются двумя группами на поверхности кости и имеют вид неглубоких борозд длиной от 4 до 13 мм. Первая группа включает четыре пореза, вторая – около десяти, порезы сосредоточены в одном месте и перекрывают друг друга. Размер зазубренности можно проследить во второй группе погрызов. Она составляет 1-1,5 отпечатка в 1 мм, что соответствует зазубренности тероцефала *Gorynychus sundyrensis*.

Повреждение на ребре № 5388/484 единично: оно имеет вид борозды шириной 1-1,5 мм с отходящими от нее под углом поверхностными следами четырех краевых зазубрин. Борозда локализована на внутренней поверхности ребра в проксимальной части. Размер зазубренности оставившего ее хищника – 3 зазубрины на 1 мм, что соответствует наиболее крупным клыкам *Julognathus crudelis*.

Погрызы на зубной кости № 5388/519 расположены преимущественно на медиальной стороне, кроме одного, а сама кость обломана спереди и сзади так, что сохранился только участок задне-нижнего угла кости за зубным рядом и до начала венечного отростка. Тем не менее, эту кость можно определить до вида – она принадлежит *Gorynychus sundyrensis*, который отличается от *Julognathus crudelis* строением вентрального и латерального края кости в этой области. Здесь отпечаток снова оставлен грубозазубренными зубами *Gorynychus* – 1 зазубрина на 1 мм длины канта.

Данные по размеру зазубренности на клыках сундырских хищников представлены ниже:

Julognathus crudelis

Номер образца	Длина коронки, см	Размер зазубренности в 1 мм
5388/141	7	3-4
5388/293	6,2	3
5388/108	~ 5-6	4-5
5388/294	4,5	3
5388/111	3,5	6
5388/365	4,2	5
5388/110	4	4-5
5388/113	-	5
5388/514	3,2	4
5388/114	3,9	6
5388/308	2,7	5-6
5388/112	> 2,7	7
5388/369	2,8	6
5388/115	2,5	6
5388/172	-	3-4
5388/362	-	7-8

Номер образца	Длина коронки, см	Размер зазубренности в 1 мм
5388/373	-	10
5388/374	-	10

Gorynychus sundyrensis

Номер образца	Длина коронки, см	Размер зазубренности в 1 мм
5388/109	5,5	1-2
5388/278	~6	2-2,5
5388/429	4	2,5

Измерения зазубренности показали, что она может быть мельче в начале и конце режущего канта, а у *Julognathus* по мере индивидуального роста особи зазубренность становится более грубой, но в целом пропорции сохраняются: типичная зазубренность *Julognathus* – 3-6 зазубрин на 1 мм, *Gorynychus* – 1-2,5 зазубрины на 1 мм.

Таким образом, погрызы на экз. №№ 5388/142 и 519 оставлены *Gorynychus*, а на экз. № 5388/484 – *Julognathus*. Поврежденные кости №№ 5388/142 и 5388/519 принадлежат особям того же вида, что и хищники, оставившие на них погрызы.

Заключение

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

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

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

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

считаются примитивными, таким образом, можно заключить, что пристерозаврии Европейской России примитивнее известных южноафриканских пристерозаврий.

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

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

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

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

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

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

Список литературы

1. Вьюшков Б.П. Об относительном возрасте Ишеевской и Северодвинской фаун наземных позвоночных перми СССР // Докл. АН СССР. 1952. Т. 83. № 6. С. 897–900.
2. Вьюшков Б.П. Тироцефалы Советского Союза // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. 175 Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49. М.: Наука, 1955а. С. 128–179.
3. Вьюшков Б.П. О фауне верхнепермских наземных позвоночных с реки Малая Кинель // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49. М.: Наука., 1955б. С. 176–189.
4. Вьюшков Б.П. Подотряд Theriodontia. Териодонты // Основы палеонтологии. Справочник для палеонтологов и геологов СССР. Том 12. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука. 1964. С. 258–286.
5. Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии сундырского фаунистического комплекса // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.
6. Голубев В.К., Жарков И.Я. Результаты палеомагнитного анализа отложений татарского яруса разреза Ишеево (Татарстан) // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 2001. Вып. 3. С.105–113.
7. Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., 2011. О возрасте сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сборник материалов Международной научной конференции, посвящённой 170-летию со дня открытия пермской системы (5-9 сент. 2011 г.). Пермь: Пермский государственный университет. С. 299–302.
8. Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., Березин А.Ю. Новая фауна пермских тетрапод Восточной Европы // Палеострат-2011. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического

общества при РАН (Москва, 24–26 января 2011 г.). Программа и тезисы докладов – М.: ПИН РАН, 2011. С. 30–32.

9. Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г. О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Учен. зап. Казанск. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.

10. Голубев В.К., Сенников А.Г. Среднепермское событие в истории фауны тетрапод Восточной Европы // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). Москва: ПИН РАН, 2011. С. 13–16.

11. Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР: III. Дейноцефаловая фауна с. Ишеева, Средняя Волга. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 10. Вып. 2. М.: Изд-во АН СССР, 1940. С. 31–73.

12. Ефремов И.А. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 54. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 416 с.

13. Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с.

14. Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283. Пермь: Гос. учр. культуры “Пермский областной краеведческий музей”, 2001. 200 с.

15. Ивахненко М.Ф. Подкласс Theromorpha // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1. М.: ГЕОС, 2008а. С. 101–183.

16. Ивахненко М.Ф. Первый вайтсиид (*Therocerphalia*, *Theromorpha*) из терминальной перми Восточной Европы // Палеонт. журн. 2008б. № 4. С. 74–78.
17. Ивахненко М.Ф. Закономерности смен таксонов *Theromorpha* в наземных сообществах перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2015. № 1. С. 65–74.
18. Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).
19. Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П. и др. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72–91.
20. Куркин А.А. Новый галеопид (*Anomodontia*, *Galeopidae*) из перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2017. № 3. С. 81–85.
21. Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
22. Стратиграфический кодекс России. Издание третье, исправленное и дополненное. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2019. 93 с.
23. Сучкова Ю.А. Горгонопии в сундырской фауне (средняя пермь, Восточная Европа) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. Матер. всеросс. научн. школа молодых ученых-палеонтологов (2–4 октября 2017 г., Москва, 2017). М.: ПИН РАН, 2017а. С. 32.
24. Сучкова Ю.А. Особенности нижнего заклыкового зубного ряда у сундырских горгонопий // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: онтогенез и формирование биологического разнообразия (22–24 ноября 2017 г., Москва, 2017). М.: ПИН РАН, 2017б. С. 66–67.
25. Сучкова Ю.А. Первая находка погрызов на костях пермских тетрапод Восточной Европы // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Матер. 63 сессии Палеонтол. об-ва при РАН (3–7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург, 2017). СПб.: ВСЕГЕИ, 2017в. С. 210–211.

26. Сучкова Ю.А. Развитие подбородочного выступа на зубных костях в онтогенезе горгонопий сундырского комплекса (поздняя Пермь, Восточная Европа) // Палеострат-2017. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП (Москва, 30 января – 1 февраля 2017 г.). Программа и тезисы докладов. Москва: МОИП, 2017г. С. 66–67.

27. Сучкова Ю.А. Некоторые особенности строения угловых костей у горгонопий (*Therapsida*, *Gorgonopia*) из местонахождений Гороховец и Сундырь-1 // Палеострат-2018. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 29–31 января 2018 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2018а. С. 54–55.

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

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

30. Сучкова Ю.А. Новые данные о среднепермском тероцефале *Porosteognathus efremovi* из Восточной Европы // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Под ред. И.В. Новикова и А.В. Иванова. – Москва – СамараТольятти: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН – Институт географии РАН – СамГТУ, 2020а. С. 26–27.

31. Сучкова Ю.А. Новые данные о погрызах на костях пермских терапсид из местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) // Биogeография и эволюционные

процессы. Материалы LXVI сессии палеонтологического общества при РАН (апрель 2020, Санкт-Петербург) – СПб.: Картфабрика ВСЕГЕИ, 2020б. С. 272–273.

32. Сучкова Ю.А. Зазубренность на режущих кантах зубов примитивных тероцефалов // ПАЛЕОСТРАТ-2021. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 25–26 января 2021 г. Программа и тезисы докладов. Голубев В.К. и Назарова В.М. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2021. С. 72–73.

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

34. Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый пермский тероцефал (*Therocerphalia*, *Theromorpha*) из сундырского комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019б. № 5. С. 87–92.

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

36. Татаринев Л.П. 1968. Новые териодонты из верхней перми СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука. С. 32–46.

37. Татаринев Л.П. Териодонты СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 143. М.: Наука, 1974. 240 с.

38. Татаринев Л.П. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука, 1976. 257 с.

39. Татаринев Л.П. Новые териодонты (*Reptilia*) из позднепермской фауны Котельнича Кировской области // Палеонтол. журн. 1999а. №5. С. 76–82.

40. Татаринов Л.П. Носовая полость, максиллярная сенсорная система и некоторые особенности головного мозга иктидозухойд (Reptilia, Theriodontia) // Палеонтол. журн. 1999б. № 1. С. 101–113.
41. Татаринов Л.П. Инфракласс Therosauria // Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Ч. 1. М.: ГЕОС, 2008. С. 184–223.
42. Татаринов Л.П. Очерки по эволюции рептилий. Архозавры и зверообразные. М.: ГЕОС, 2009. 377 с.
43. Твердохлебова Г.И., Ивахненко М.Ф. Новые тетраподы из татарского яруса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1994. № 2. С. 122–126.
44. Abdala F., Kammerer C.F, Day M.O, Jirah S, Rubidge B.S. Adult morphology of the therocephalian *Simorhinella baini* from the middle Permian of South Africa and the taxonomy, paleobiogeography, and temporal distribution of the Lycosuchidae // Journal of Paleontology. 2014. Vol. 88. P. 1139–1153.
45. Abdala F., Rubidge B.S., van den Heever J. The oldest therocephalians (Therapsida, Eutheriodontia) and the early diversification of Therapsida // Palaeontology. 2008. Vol. 51. P. 1011–1024.
46. Arefiev M.P., Golubev V.K., Balabanov Yu.P., Karasev E.V., Minikh A.V., Minikh M.G., Molostovskaya I.I., Yaroshenko O.P., Zhokina-Naumcheva M.A. Type and reference sections of the Permian–Triassic continental sequences of the East European Platform: main isotope, magnetic, and biotic events. Moscow: PIN RAS, 2015. 104 p.
47. Battail B., Surkov M.V. Mammal-like Reptiles from Russia // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia, Benton M., Shishkin M.A., Unwin, D.M., and Kurochkin, E.N., Eds., Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 86–119.
48. Boonstra L. D. A contribution to the morphology of the mammal-like reptiles of the suborder Therocephalia // Annals of the South African Museum. 1934. Vol. 31. P. 215–267.

49. Boonstra L. D. On some South African reptiles of the suborder Therocephalia preserved in the American Museum of Natural History // *American Museum Novitates*. 1935. Vol.771. P. 1–12.
50. Boonstra L. D. A new scaloposaurian genus // *Annals and Magazine of Natural History*. 1953a. Vol. 6. Series 12. P. 601–605.
51. Boonstra L. D. The lower jaw articulatory region in some pristerognathid therocephalians // *Annals of the South African Museum*. 1953b. Vol.42. P. 54–63.
52. Boonstra L. D. The pristerognathid therocephalians from the Tapinocephalus zone in the South African Museum // *Annals of the South African Museum*. 1954. Vol. 42. P. 65–107.
53. Boonstra L. D. The girdles and limbs of the pristerognathid Therocephalia // *Annals of the South African Museum*. 1964. Vol. 48. P. 121–165.
54. Boonstra L. D. The fauna of the Tapinocephalus zone (Beaufort beds of the Karoo) // *Annals of the South African Museum*. 1969. Vol.56. P. 1–73.
55. Brink A. S., Kitching J. W. Some theriodonts in the collection of the Bernard Price Institute // *Annals and Magazine of Natural History*. 1951. Vol. 4. P. 1218–1236.
56. Broili F., Schroder J. Ein Therocephalier aus den unteren Beaufort-Schichten // *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu Milnchen*. 1936a. Vol. 3. P. 1–20.
57. Broili F., Schroder J. Ein weiterer Therocephalier aus den unteren Beaufort-Schichten // *Sitzungsberichte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zu Milnchen*. 1936b. Vol. 3. P. 283–310.
58. Broom R. On an almost perfect skull of a new primitive theriodont (*Lycosuchus vanderrieti*) // *Transactions of the South African Philosophical Society*. 1903a. Vol.14. P. 197–205.
59. Broom R. On the classification of the theriodonts and their allies // *Report of the South African Association for the Advancement of Science*. 1903b. Vol.1. P. 286–294.

60. Broom R. On some new primitive theriodonts in the South African Museum // *Annals of the South African Museum*. 1903c. Vol.4. P. 147–158.
61. Broom R. On the structure of the palate in the primitive theriodonts // *Geological magazine*. 1903d. Vol.10. P. 343–345.
62. Broom R. On two new therocephalian reptiles, *Glanosuchus macrops* and *Pristerognathus baini* // *Transactions of the South African Philosophical Society*. 1904. Vol.15. P. 85–88.
63. Broom R. On some new fossil reptiles from the Karroo Beds of Victoria West, South Africa // *Transactions of the South African Philosophical Society*. 1907a. Vol.18. P. 31–42.
64. Broom R. On two new reptiles of the Karroo beds of Natal // *Annals of the Natal Government Museum*. 1907b. Vol.1. P. 167–172.
65. Broom R. On some new therocephalian reptiles // *Annals of the South African Museum*. 1908a. Vol. 4. P. 361–367.
66. Broom R. On the interrelationships of the known therocephalian genera // *Annals of the South African Museum*. 1908b. Vol.4. P. 369–372.
67. Broom R. On some new fossil reptiles from the Permian and Triassic beds of South Africa // *Proceedings of the zoological Societies of London*. 1912. Vol. 82. Issue 4. P. 859–876.
68. Broom R. L. On the Gorgonopsia, a suborder of the mammal-like reptiles // *Proceedings of the zoological Societies of London*. 1913. Part 1–2. P. 225–230.
69. Broom R. On some new carnivorous therapsids in the collection of the British Museum // *Proceedings of the zoological Societies of London*. 1915a. Part 1–2. P. 163–173.
70. 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 // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1915b. Vol. 25. P. 105–164.
71. Broom R. On some carnivorous therapsids // *Record of the Albany Museum*. 1925. Vol. 3. P. 309–326.

72. Broom R. Notices of some new genera and species of Karroo fossil reptiles // Record of the Albany Museum. 1931. Vol. 4. P. 161–166.
73. Broom R. The mammal-like reptiles of South Africa. London: H.F. & G. Witherby, 1932. 376 p.
74. Broom R. A new genus and some new species of mammal-like reptiles // Annals of the Transvaal Museum. 1935. Vol. 18. P. 1–12.
75. Broom R. On some new genera and species of Karroo fossil reptiles, with notes on some others // Annals of the Transvaal Museum. 1936a. Vol. 18. P. 349–386.
76. Broom R. On the structure of the skull in the mammal-like reptiles of the suborder Therocephalia // Philosophical Transactions of the Royal Society (B). 1936b. Vol. 226. P. 1–42.
77. Broom R. On a few more fossil reptiles from the Karroo // Annals of the Transvaal Museum. 1937. Vol. 19. P. 141–146.
78. Camp C. L., Allison H. J. Bibliography of fossil vertebrates. 1949-1953 // Geological Society of America Memoirs. 1961. Vol. 84. P. 1–532.
79. Cohen K.M., Finney S.C., Gibbard P.L., Fan, J.-X. 2013. The ICS International Chronostratigraphic Chart. Episodes. № 36. P. 199–204. (Updated: <https://stratigraphy.org/ICSchart/ChronostratChart2021-07.pdf>)
80. Cys J. M. Osteology of the pristerognathid *Cynariognathus platyrhinus* (Reptilia: Theriodontia) // Journal of Paleontology. 1967. Vol. 41. P. 776–790.
81. Day M.O., Rubidge B.S. Biostratigraphy of the Tapinocephalus Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa // South African Journal of Geology. 2020. Vol. 123 (2). P. 149–164.
82. Fordyce N., Smith R., Chinsamy A. Evidence of a therapsid scavenger in the Late Permian Karoo Basin, South Africa // South African Journal of Science. 2012. Vol. 108. № 11–12, Art. #1158. P. 4.
83. Fourie H., Rubidge B.S. The postcranial skeleton of the basal therocephalian *Glanosuchus macrops* (Scylacosauridae) and comparison of morphological and phylogenetic trends amongst the Theriodontia // Palaeontologia Africana. 2009. Vol.44. P. 27–40.

84. Haughton S. H. On two new therocephalians from the Gouph // *Annals of the South African Museum*. 1915. Vol.12. P. 55–57.
85. Haughton S. H. Some new carnivorous therapsid with notes upon the brain-case in certain species // *Annals of the South African Museum*. 1918. Vol.12. P. 175–216.
86. Haughton S. H. A bibliographical list of preStormberg Karroo Reptilia, with a table of horizons // *Transactions of the Royal Society of South Africa*. 1924. Vol. 12. P. 51–104.
87. Haughton S. H., Brink A. S. A bibliographical list of Reptilia from the Karroo beds of Africa // *Palaeontologica Africana*. 1954. Vol. 2. P. 1–187.
88. Hillenius W.J. Turbinates in Therapsids: Evidence for Late Permian Origins of Mammalian Endothermy // *Evolution*. 1994. Vol. 48. No. 2. P. 207–229.
89. Hillenius W.J. Septomaxilla of nonmammalian synapsids: soft-tissue correlates and a new functional interpretation // *Journal of Morphology*. 2000. Vol. 245. P. 29–50.
90. Hopson J.A., Barghusen H. An analysis of therapsid relationships // Hotton N., MacLean P.D., Roth J.J., Roth E.C., eds. *The Ecology and Biology of the Mammal-Like Reptiles*. Washington, DC: Smithsonian Institute Press., 1986. P. 83–106
91. Huttenlocker A.K. An investigation into the cladistic relationships and monophyly of therocephalian therapsids // *Zoological Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 157. P. 865–891.
92. Ivakhnenko M.F. Eotherapsids from the East European Placket (Late Permian) // *Paleontological Journal*. 2003. Vol. 37. Suppl. 4. P. 339–465.
93. Ivakhnenko M.F. Cranial morphology and evolution of Permian Dinomorpha (Eotherapsida) of Eastern Europe // *Paleontological Journal*. 2008. Vol. 42. Suppl. 9. P. 859–995.
94. Ivakhnenko M.F. Permian and Triassic Therocephals (Eutherapsida) of Eastern Europe // *Paleontological Journal*. 2011. Vol. 45. No. 9. P. 981–1144.

95. Kammerer C.F., Masyutin V. A new therocephalian (*Gorynychus masyutinae* gen. et sp. nov.) from the Permian Kotelnich locality, Kirov Region, Russia // *PeerJ*. 2018. 6:e4933; DOI 10.7717/peerj.4933
96. Kermack K. A. Tooth replacement in mammal-like reptiles of the suborders Gorgonopsia and Therocephalia // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1956. Vol. 240. P. 95–133.
97. Kemp T. S. On the functional morphology of the gorgonopsid skull // *Philosophical Transactions of the Royal Society (b)*. 1969. Vol. 256. P. 1–83.
98. Kemp T. S. The primitive cynodont *Procynosuchus*: functional anatomy of the skull and relationships // *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 1979. Vol. 285. P. 73–122.
99. Kuhn O. Ein neuer Lacertilier aus dem frankischen Lithographieschiefe // *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaeontologie. Monatshefte*. 1958. P. 380–382.
100. Lehman J. P. Therocephalia // *Traite de paleontology*. 1961. T.VI. Vol.1. P. 224–245.
101. Maier W., van den Heever J. Middle ear structures in the Permian *Glanosuchus* sp. (Therocephalia, Therapsida), based on thin sections // *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Geowiss. Reihe*. 2002. Vol. 5. P. 309–318.
102. Mendrez C. PremLires ebauches d'un palais secondaire osseux chez les Reptiles mammaliens // *Compte Rendu Hebtomadaire des Seances de l'Academie des Sciences*. 1972. Vol. 274. P. 2960–2961.
103. Nopcsa F. Die familien der reptilian // *Fortschritte der Geologie und Palaeontologie*. 1923. Heft 2. P. 1–210.
104. Olson E. C. Notes on the brain case of a therocephalian // *Journal of Morphology*. 1938. Vol. 63 (1). P. 75–86.
105. Olson E. C. Late Permian terrestrial vertebrates, USA and USSR // *Transactions of the American Philosophical Society*. 1962. Vol. 52. Pt.2. 224 p.
106. Pusch L.C., Ponstein J., Kammerer C.F., Fröbisch J. Novel Endocranial Data on the Early Therocephalian *Lycosuchus vanderrieti*. Underpin High Character

Variability in Early Theriodont Evolution // *Front. Ecol. Evol.* 2020. Vol.7. Art. 464. P. 1–27.

107. Reisz R.R., Tsuji L.A. An Articulated Skeleton of *Varanops* with Bite Marks: The Oldest Known Evidence of Scavenging among Terrestrial Vertebrates // *Journal of Vertebrate Paleontology*. 2006. Vol. 26. No. 4. P. 1021–1023.

108. Romer A. S. *Osteology of the reptiles*. Chicago, Univ. of Chicago Press, 1956. 707 p.

109. Rubidge B.S., Day M.O. Biostratigraphy of the Eodicynodon Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa // *South African Journal of Geology*. 2020. Vol. 123 (2). P. 141–148.

110. Rubidge B.S., Kitching J. W., van den Heever J. A. First record of a therocephalian (Therapsida: Pristerognathidae) from the Ecca of South Africa // *Navorsing van die Nasionale Museum*. 1983. Vol. 4. P. 229–235.

111. Sigogneau D. *Revision systematique des gorgonopsiens Sud-Africains*. Paris: CNRS, 1970a. 416 p.

112. Sigogneau D. Contribution a la Connaissance des Ictidorhinides (*Gorgonopsia*) // *Palaeontographica africana*. 1970b. Vol. 13. P. 25–38.

113. Sigogneau-Russell D. Theriodontia I // *Encyclopedia of Paleoherpetology*. Pt 17. Bd. 1 / Ed. P.Wellnhofer. Stuttgart - New York: G. Fischer Verlag, 1989. 127 p.

114. Sigurdson T., New Features of the Snout and Orbit of a Therocephalian Therapsid from South Africa // *Acta Palaeontologica Polonica*. 2006. Vol. 51. № 1. P. 63–75.

115. Seeley H. G. Researches on the structure, organization and classification of the fossil reptilia. On the anomodont Reptilia and their allies // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 1889. Vol. 180. P. 215–296.

116. Seeley H.G. Researches on the Structure, Organisation, and Classification of the Fossil Reptilia. Part IX., Section 1. On the Therosuchia // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. B. 1894. Vol. 185. P. 987–1018.

117. Smith R.M.H., Day M.O. Biostratigraphy of the Endothiodon Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa // *South African Journal of Geology*. 2020. Vol. 123 (2). P. 165–180.
118. Smith R.M.H., Rubidge B.S., Day M.O., Botha J. Introduction to the tetrapod biozonation of the Karoo Supergroup // *South African Journal of Geology*. 2020. Vol. 123 (2). P. 131–140.
119. Steenkamp G., Boy S.C., van Staden P.J., Bester M.N. Oral, maxillofacial and dental diseases in captive cheetahs (*Acinonyx jubatus*) // *Journal of Comparative Pathology*. 2018. Vol. 158. P. 77–89.
120. Suchkova Yu. A. Gorgonopians in Permian tetrapod communities of Eastern Europe // *Upper Palaeozoic Earth systems: high-precision biostratigraphy, geochronology and petroleum resources. Kazan Golovkinsky Stratigraphic Meeting – 2017 and Fourth All-Russ. Conf. “Upper Palaeozoic of Russia”*. (19–23 September, 2017, Kazan, 2017). Abstract vol. Kazan: Kazan Univ. Press, 2017. P. 193–194.
121. Suchkova Yu.A. Primitive therocephalians in permian tetrapod assemblages of Eastern Europe // *Kazan Golovkinsky Young Scientists’ Stratigraphic Meeting, 2020. Sedimentary Earth Systems: Stratigraphy, Geochronology, Petroleum Resources (October 26-30, 2020)*. Kazan: Kazan Univ. Press, 2020. P. 73
122. Van den Heever J. A. On the validity of the therocephalian family Lycosuchidae (Reptilia: Therapsida) // *Annals of the South African Museum*. 1980. Vol. 81. P. 111–125.
123. Van den Heever J.A. The comparative and functional cranial morphology of the early Therocephalia (Amniota: Therapsida). Unpublished PhD thesis, University of Stellenbosch, 1987. 576 p.
124. Van den Heever J.A. The cranial anatomy of the early Therocephalia (Amniota: Therapsida) // *Annals of the University of Stellenbosch*. 1994. Vol. 1. P. 1–59.
125. Van Valkenburgh B. Costs of carnivory: tooth fracture in Pleistocene and Recent carnivorans // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2009. Vol. 96. P. 68–81.

126. Viglietti P.A. Biostratigraphy of the Daptocephalus Assemblage Zone (Beaufort Group, Karoo Supergroup), South Africa // South African Journal of Geology. Vol. 123 (2). 2020. P 191–206.
127. Von Huene F. Palaontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena: Gustav Fischer, 1956. 716 p.
128. Watson D.M.S. Notes on some carnivorous therapsids // Proceedings of the Zoological Society of London. 1914. Part 3–4. P. 1021–1038.
129. Watson D.M.S. The bases of classification of the Theriodontia // Proceedings of the Zoological Society of London. 1921. Vol.9. Issue 1. P. 35–98.
130. Watson D.M.S., Romer A.S. A classification of therapsid reptiles // Bulletin of the Museum of Comparative Zoology Harvard. 1956. Vol. 114. P. 37–89.
131. Williston S. W. The osteology of the reptiles // Annals and Magazine of Natural History. 1925. Vol. 17(98). P. 269–270.

Список условных обозначений к таблицам и рисункам

An – angulare

Ar – articulare

Bo – basioccipitale

D – dentale

Ec – ectopterygoideum

Ep – epipterygoideum

F – frontale

J – jugale

L – lacrimale

Mx – maxillare

N – nasale

P – parietalia

Pfr – praefrontale

Pl – palatinum

Pbsph – parabasisphenoideum

Pmx – praemaxillare

Po – postorbitale

Pof – postfrontale

Pp – postparietale

Pt – pterygoideum

Sa – supraangulare

Smx – septomaxillare

So – supraoccipitale

Sq – squamosum

V – vomer

ac – apophysis coronoidea

adci – alveolus dentis canini inferioris

adcs – alveolus dentis canini superioris
adi – alveolus dentis incisivi
asm – angulus septomaxillaris ossis maxillaris
ca – corpus angulare
cas – canalis septomaxillaris
cc – crista choanalis
ch – choana
cod – collum dentis
crd – corona dentis
cs – corpus septomaxillare
css – dens caninus superior successorius
csv – dens caninus superior vetus
dp – dens postcaninus
fc – dens canini functionis
fca – foramen canalis apicalis
fdci – fossa dentis canini inferioris
fes – fenestra suborbitalis
ffm – facies facialis ossis maxillaris
fi – foramen infraorbitale
fip – foramen incisivum ossis praemaxillaris
fipr – facies interparietalis
fnom – facies nasalis ossis maxillaris
fp – foramen pineale
fpom – facies palatini ossis maxillaris
fprom – facies praemaxillaris ossis maxillaris
fppm – facies processus praemaxillaris ossis maxillaris
fsd – facies symphyseos ossis dentalis
fsmx – facies septomaxillaris ossis praemaxillaris
fsom – facies septomaxillaris ossis maxillaris
fson – facies septomaxillaris ossis nasalis

fsx – foramen septomaxillare
i – dens incisivus
idcs – impressio dentis canini superioris
ipt – fossa interpterygoidea
mso – margo supraorbitalis
pbp – processus basicranialis ossis pterygoidei
pfj – processus facialis ossis jugalis
pfs – pars facialis ossis septomaxillaris
pim – processus intramandibularis
pij – processus infraorbitalis ossis jugalis
pis – processus intermedialis ossis septomaxillaris
pjj – processus jugalis ossis jugalis
pjom – processus jugalis ossis maxillaris
pmd – protuberantia mentalis ossis dentalis
ppom – processus praemaxillaris ossis maxillaris
pps – pars posterior ossis splenialis
prc – dens praecaninus
pss – pars symphyseos splenialis
ptr – processus transversus ossis pterygoidei
pzs – processus zygomaticus ossis squamosi
sa – spina angularis
sc – sculptura
sfr – sutura frontalis
sH – sinus maxillaris (sinus Highmori)
smd – sulcus mylohyoideus
sn – spina nasalis
spf – sutura plana ossis frontalis
sprf – sutura praefrontalis
ss – sulcus squamosus
stm – sulcus transversalis

tb – tuberculum basilare

tpt – tuberculum palatinum ossis pterygoidei

vop – processus vomerinus ossis praemaxillaris

Объяснения к фототаблицам

Объяснение к таблице I

Фиг. 1. *Koksharovia grechovi* gen. et sp. nov., *dentale*, голотип ВПМ, № КПМ 456-1; Кировская область, Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Фиг. 2. *Viarmosuchooides romanovi*, *dentale*, голотип ПИН, № 5468/104В-2051; Оренбургская область, Новосергиевский р-н, местонахождение Дубовка-1; уржумский ярус, уржумский горизонт: а – снаружи, б – изнутри.

Длина масштабной линейки 1 см.

Объяснение к таблице II

Koksharovia grechovi gen. et sp. nov.; Кировская область, Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Фиг. 1. Заклыковый зуб, голотип ВПМ, № КПМ № 456-1. Длина масштабной линейки – 1 мм.

Фиг. 2. Maxillare: а – отпечаток внешней стороны на породе, голотип ВПМ, № КПМ 456-2б, б – изнутри, голотип ВПМ, №. КПМ 456-2а. Длина масштабной линейки – 1 см.

Фиг. 3. Общий вид породы с костями, голотип ВПМ, № КПМ 456. Длина масштабной линейки – 1 см.

Объяснение к таблице III

Porosteognathus efremovi; Республика Татарстан; уржумский ярус, уржумский горизонт. Длина масштабной линейки – 1 см.

Фиг. 1. Maxillare, экз. ПИН, № 157/270; Апастовский р-н, местонахождение Ишеево: а – с вентральной стороны; б – с латеральной стороны.

Фиг. 2. Praemaxillare, экз. ПИН, № 157/268; Апастовский р-н, местонахождение Ишеево: а – с дорзальной стороны; б – с вентральной стороны.

Фиг. 3. Maxillare, экз. ПИН, № 5813/1; Верхнеуслонский р-н, местонахождение Гремячка: а – с медиальной стороны; б – с латеральной стороны.

Объяснение к таблице IV

Gorynychus sundyrensis; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Maxillare, голотип ПИН, № 5388/327: а – снаружи, б – изнутри.

Фиг. 2. Nasale сверху, экз. ПИН, №5388/340.

Фиг. 3. Praemaxillare, экз. ПИН, № 5388/55: а – с вентральной стороны, б – спереди.

Фиг. 4. Praefrontale, экз. ПИН, № 5388/436: а – сбоку, б – сверху.

Фиг. 5. Maxillare, экз. ПИН, № 5388/210.

Объяснение к таблице V

Зубы *Gorynychus sundyrensis*; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Клык сбоку, экз. ПИН, № 5388/429.

Фиг. 2. Коронка клыка с прижизненными повреждениями, экз. ПИН, № 5388/109: а – сбоку, б – спереди, в – сзади.

Фиг. 3. Заклыковый зуб сбоку, экз. ПИН, № 5388/430.

Фиг. 4. Резец лингвально, экз. ПИН, № 5388/180.

Фиг. 5. Резец с прижизненными повреждениями снаружи, экз. ПИН, №5388/295.

Фиг. 6. Резец с прижизненными повреждениями лингвально, экз. ПИН, № 5388/366.

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1. *Gorynychus sundyrensis*, передняя часть dentale сбоку, экз. ПИН, № 5388/213; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта.

Фиг. 2. *Gorynychus masyutinae*, изолированный резец ВПМ, № КПМ 349; Кировская область, Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Фиг. 3. *Gorynychus masyutinae*, dentale сбоку, экз. ВПМ, № КПМ 291; Кировская область, Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, котельничская свита, ванюшонковская пачка.

Фиг. 4. *Gorynychus sundyrensis*, передняя часть dentale, экз. ПИН, № 5388/337; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта.

Длина масштабной линейки 1 см.

Объяснение к таблице VII

Фиг. 1-2. *Gorynychus masyutinae*, череп, голотип ВПМ, № КПМ 346; Кировская область, Котельничский р-н, местонахождение Котельнич; верхний подъярус северодвинского яруса, верхний подгоризонт путятинского горизонта, котельничская свита, ванюшонковская пачка: 1 – слева, 2 – справа. Длина масштабной линейки 1 см.

Объяснение к таблице VIII

Julognathus crudelis; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Dentale, голотип ПИН, № 5388/51: а – изнутри, б – снаружи.

Фиг. 2. Клыки, экз. ПИН, № 5388/141, экз. ПИН, № 5388/293, экз. ПИН, № 5388/110.

Фиг. 3. Dentale снаружи, экз. ПИН, № 5388/126.

Объяснение к таблице IX

Julognathus crudelis; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Левое maxillare, фрагмент, экз. ПИН, № 5388/434: а – снаружи, б – изнутри.

Фиг. 2. Правое septomaxillare, экз. ПИН, № 5388/63.

Фиг. 3. Правое praemaxillare, экз. ПИН, № 5388/58: а – снизу, б – сбоку.

Фиг. 4. Правое maxillare снаружи, экз. ПИН, № 5388/316.

Объяснение к таблице X

Julognathus crudelis; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. Правое maxillare, экз. ПИН, № 5388/354: а – изнутри, б – снизу.

Фиг. 2. Левое dentale, экз. ПИН, № 5388/124: а – изнутри, б – снаружи.

Фиг. 3. Правое spleniale, экз. ПИН № 5388/127.

Фиг. 4. Левое nasale, экз. ПИН, № 5388/90.

Объяснение к таблице XI

Кости тетрапод из местонахождения Сундырь-1; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. *Julognathus crudelis*, левое praefrontale, вид снаружи, экз. ПИН, № 5388/70.

Фиг. 2-4. Погрызы на костях тетрапод: 2 – Therapsida ord. indet., jugale, экз. № 5388/142; 3 – Therapsida ord. indet., costa, экз. № 5388/484; 4 – *Gorynychus sundyrensis*, dentale изнутри, экз. № 5388/519.

Объяснение к таблице XII

Кости черепа пристерозаврий; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки 1 см.

Фиг. 1. *Prierosauria* fam. indet., левое frontale, экз. ПИН, № 5388/72: а – справа, б – сверху.

Фиг. 2. *Julognathus crudelis*, правое angulare сбоку, экз. ПИН, № 5388/122.

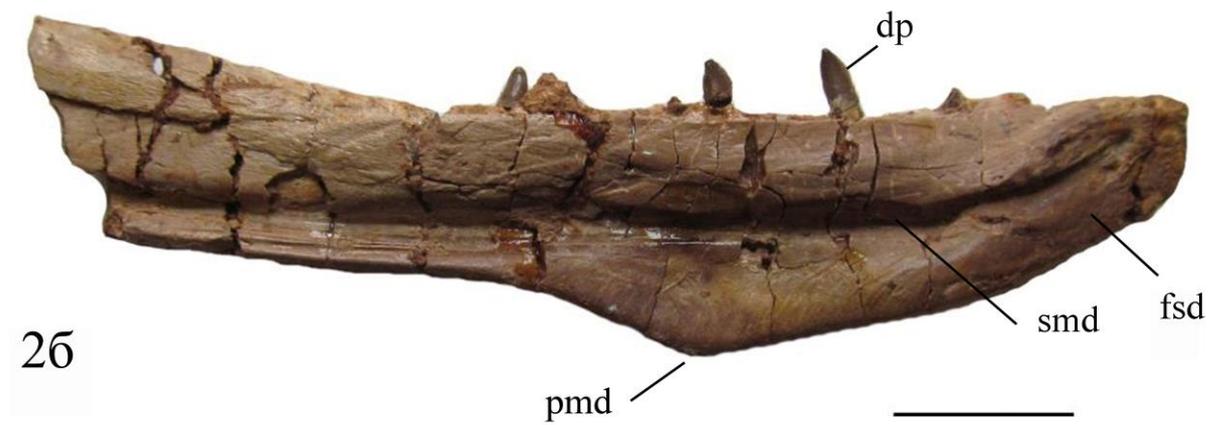
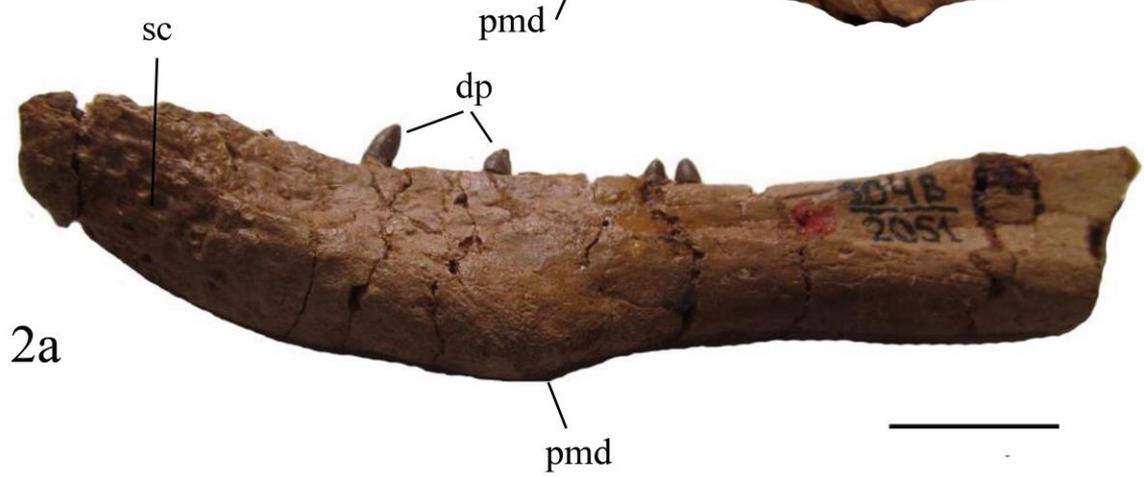
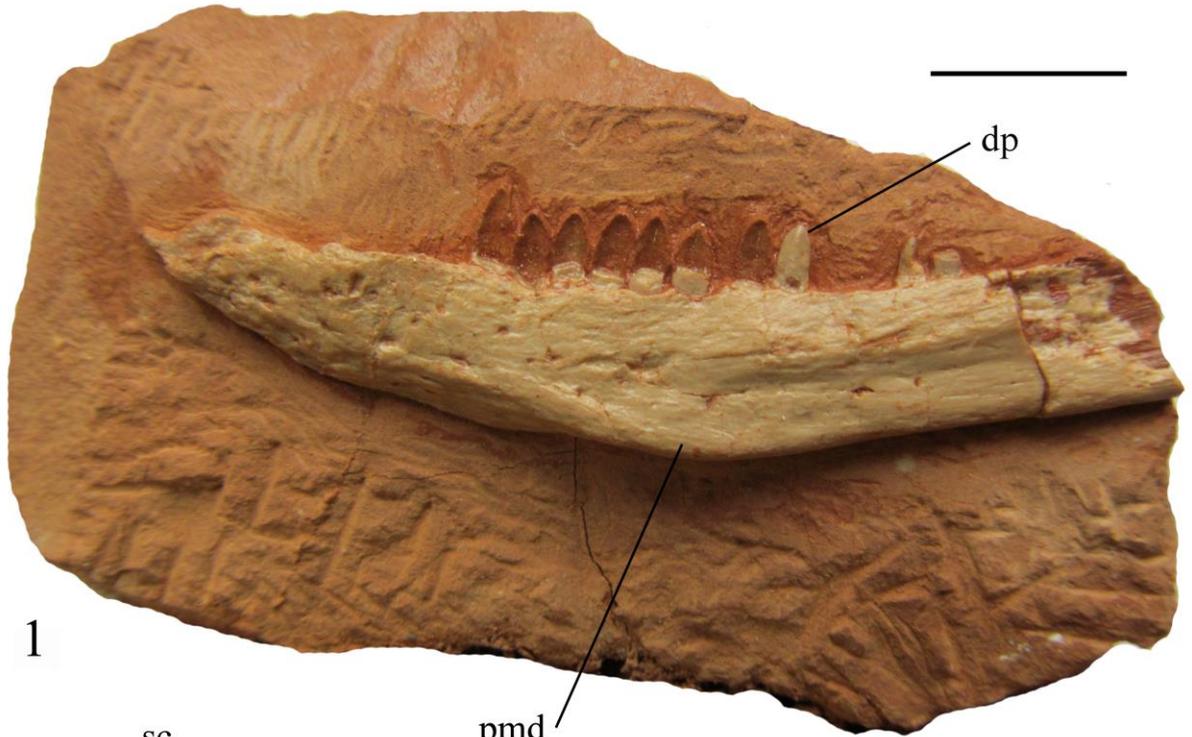
Фиг. 3. *Gorynychus sundyrensis*, левое angulare сбоку, экз. ПИН, № 5388/338.

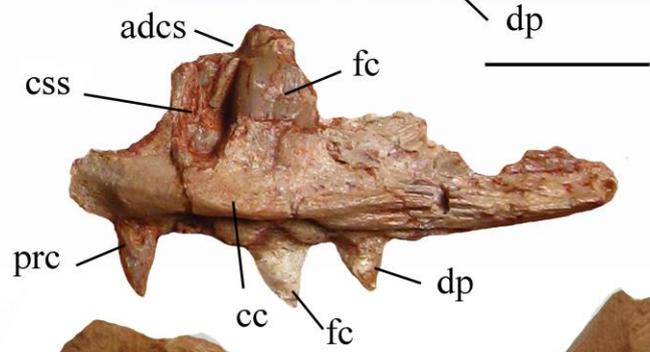
Объяснение к таблице XIII

Кости черепа пристерозаврий; Республика Марий Эл, Горномарийский р-н, местонахождение Сундырь-1; верхний подъярус северодвинского яруса, нижний подгоризонт путятинского горизонта. Длина масштабной линейки – 1 см.

Фиг. 1. Зазубренность на зубах примитивных тероцефалов: а – *Gorynychus sundyrensis*, экз. ПИН, № 5388/296; б – *Julognathus crudelis*, экз. ПИН, № 5388/281.

Фиг. 2-3. *Prierosauria* fam. indet.: 2 – parietalia, экз. ПИН, № 5388/421: а – снизу, б – сверху; 3 – левый pterygoideum экз. ПИН, № 5388/64.

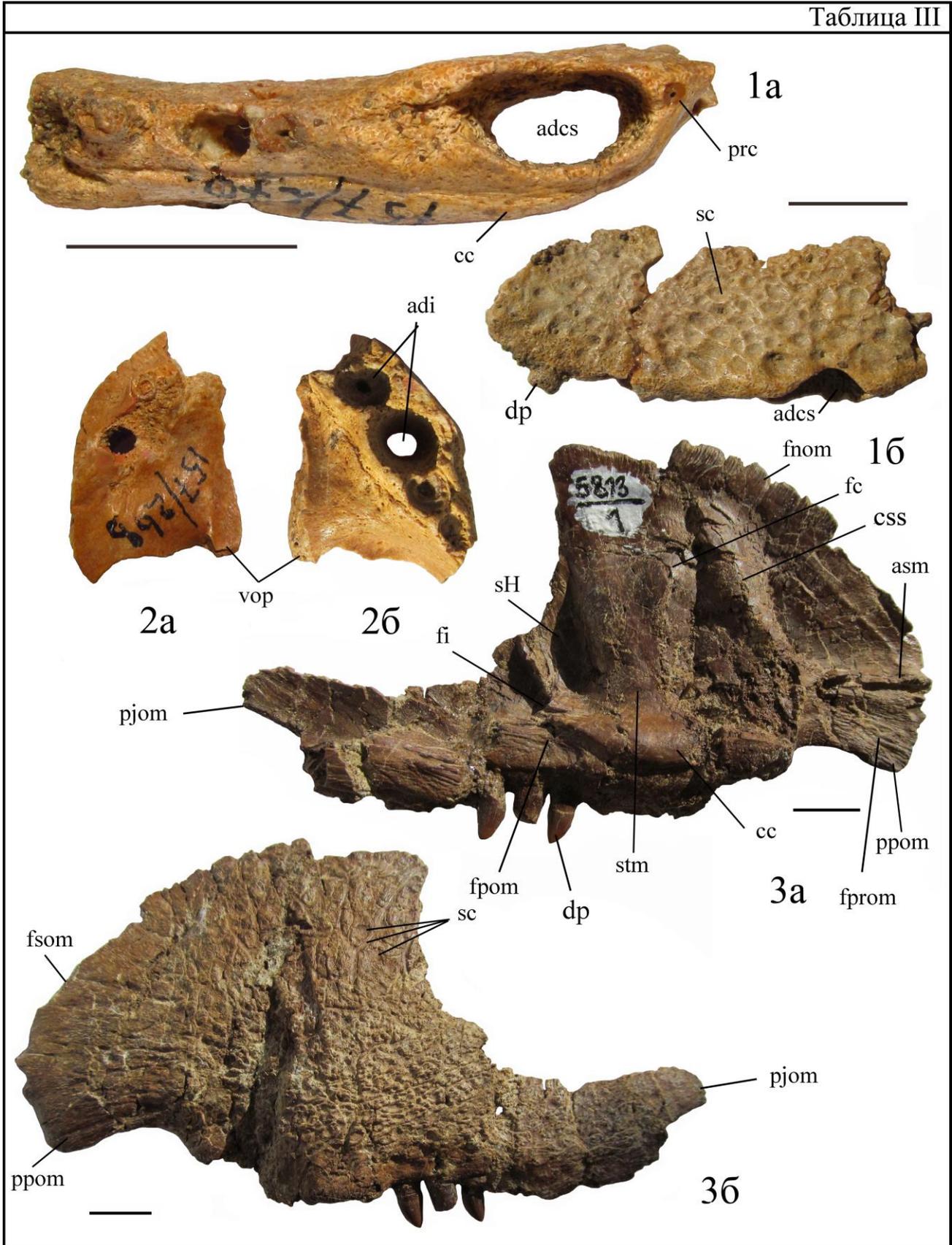


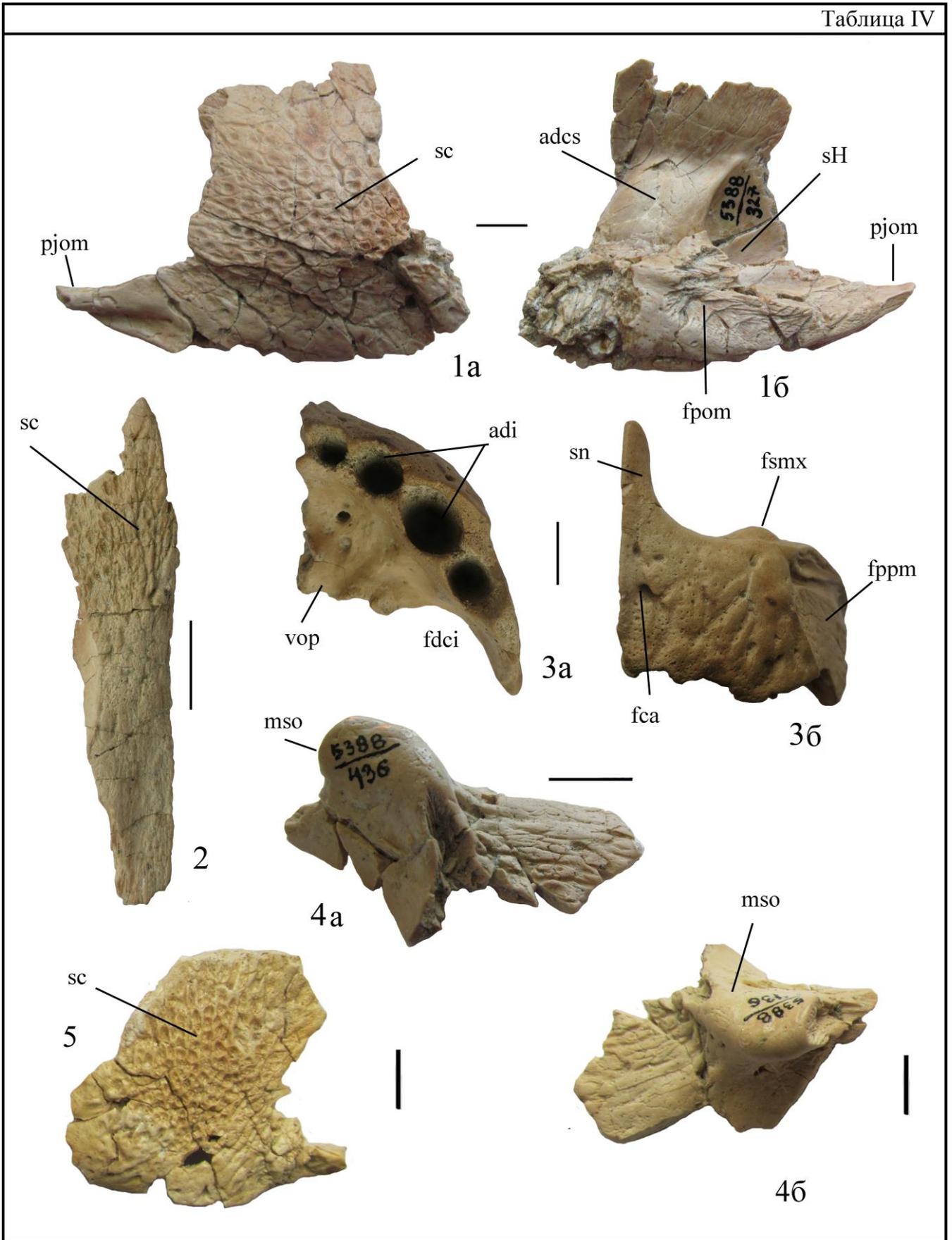


2a

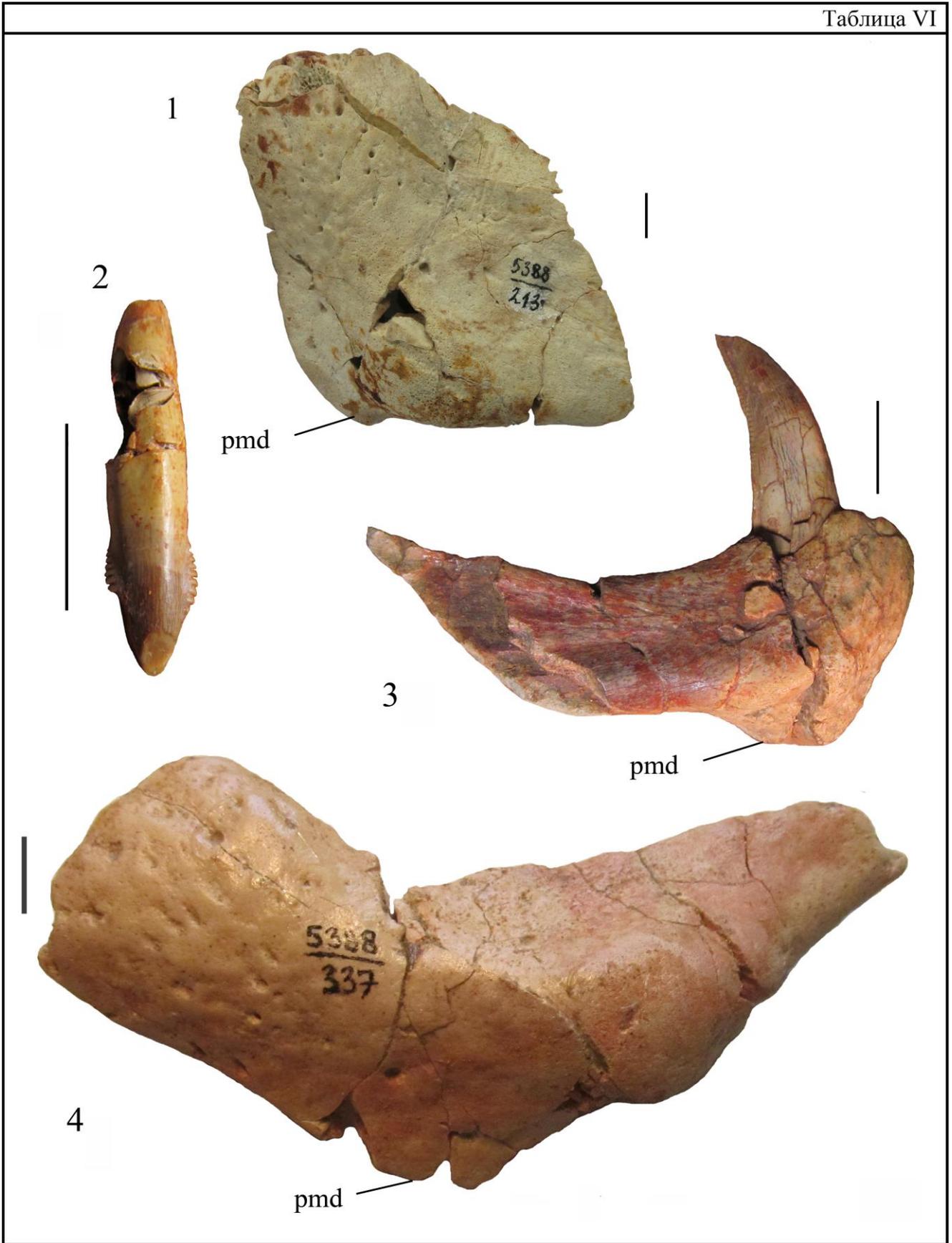
2b

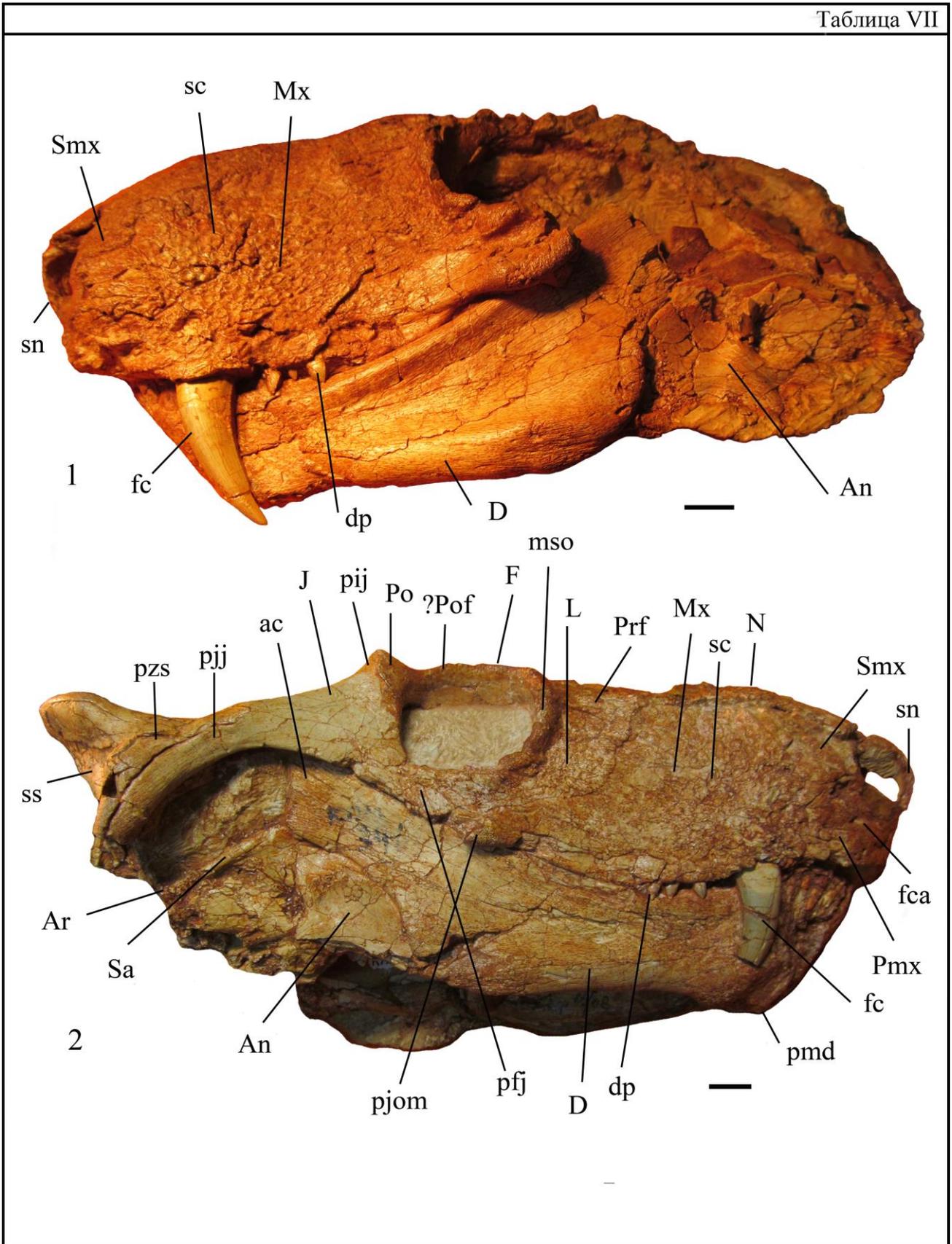


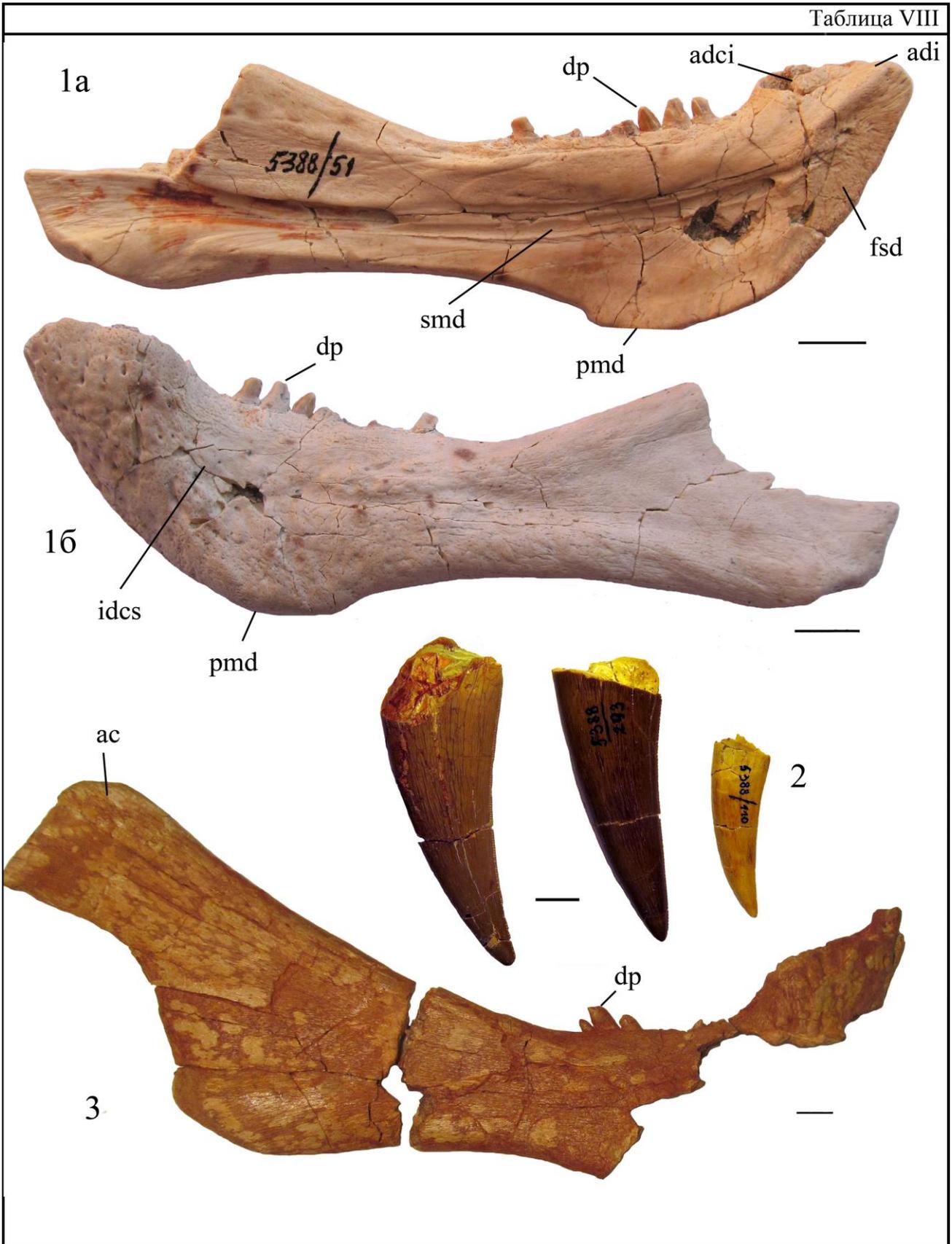


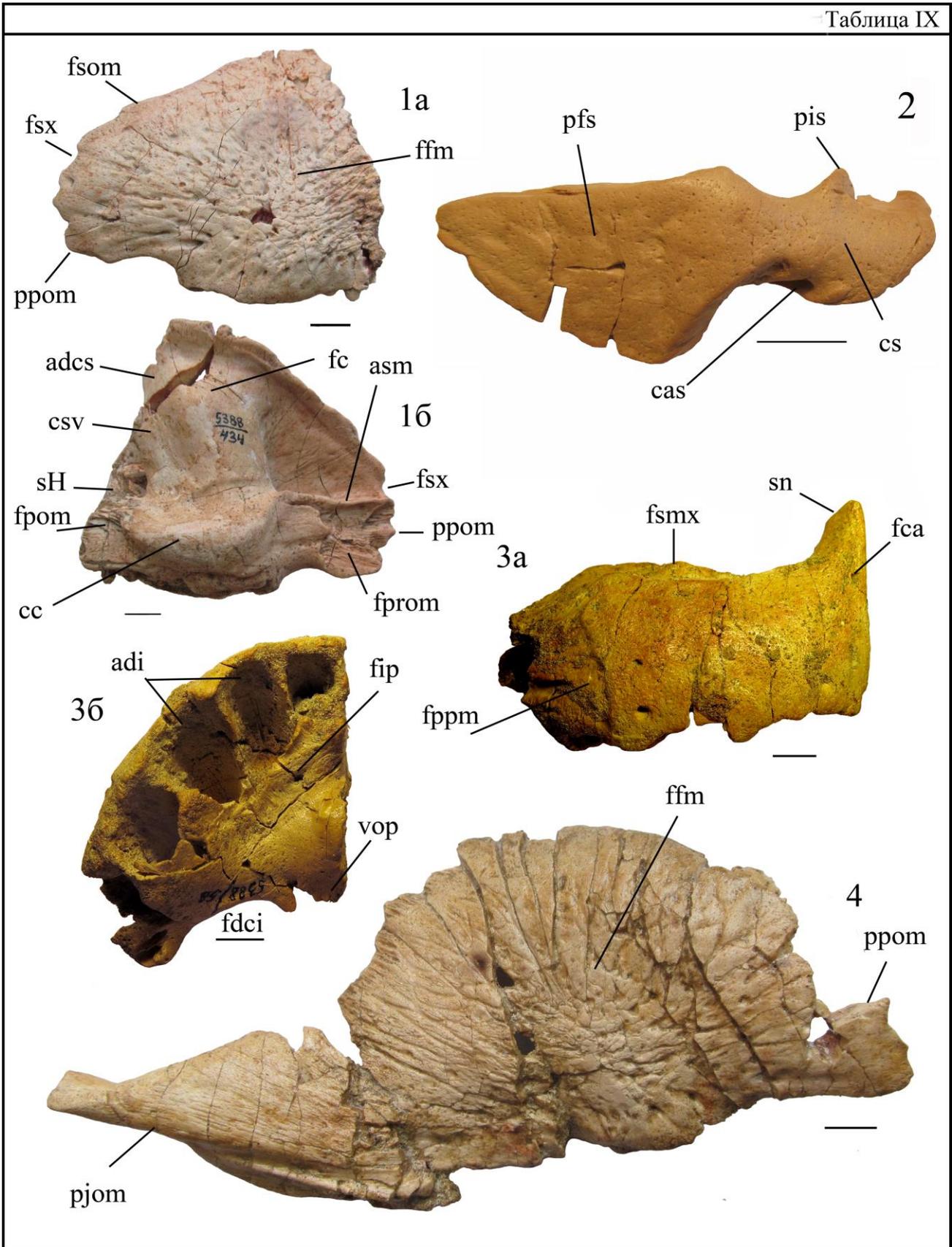


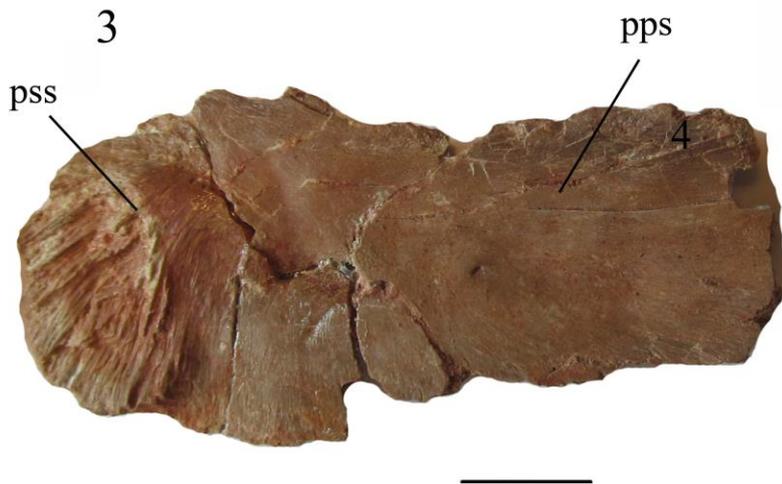
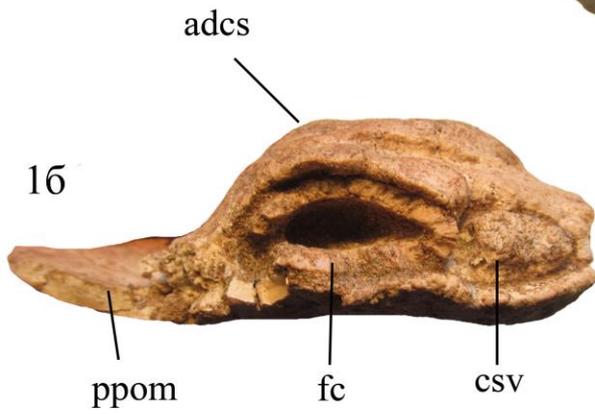
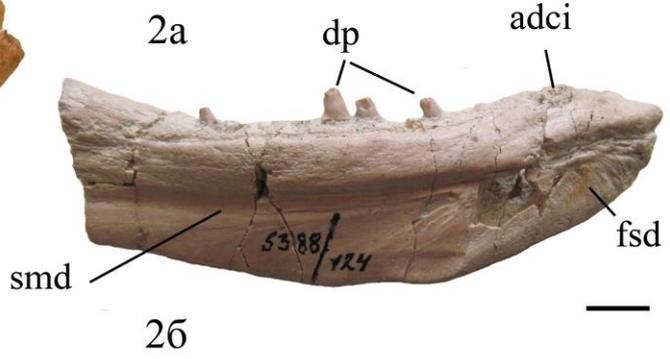
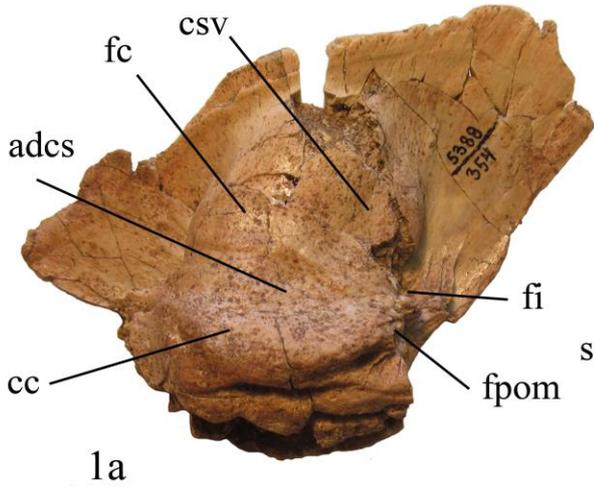




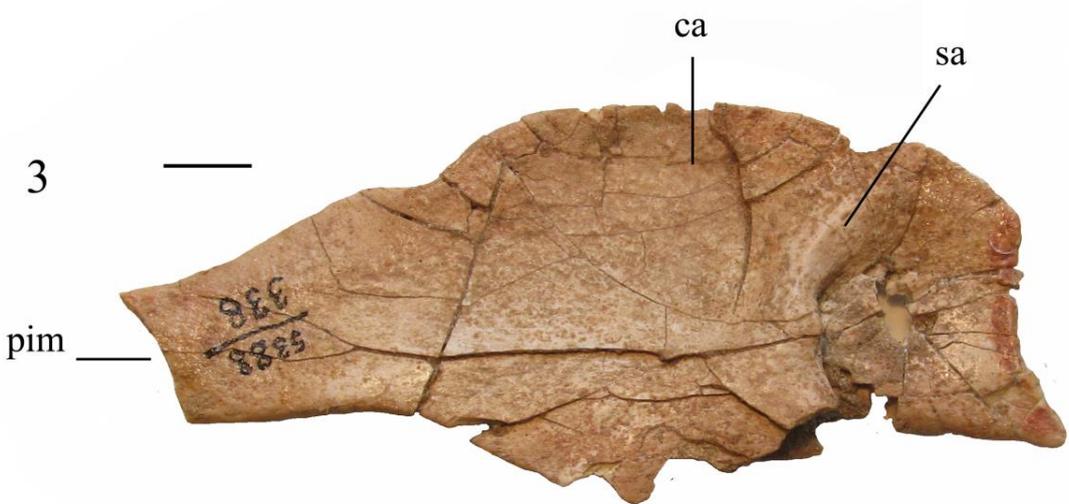
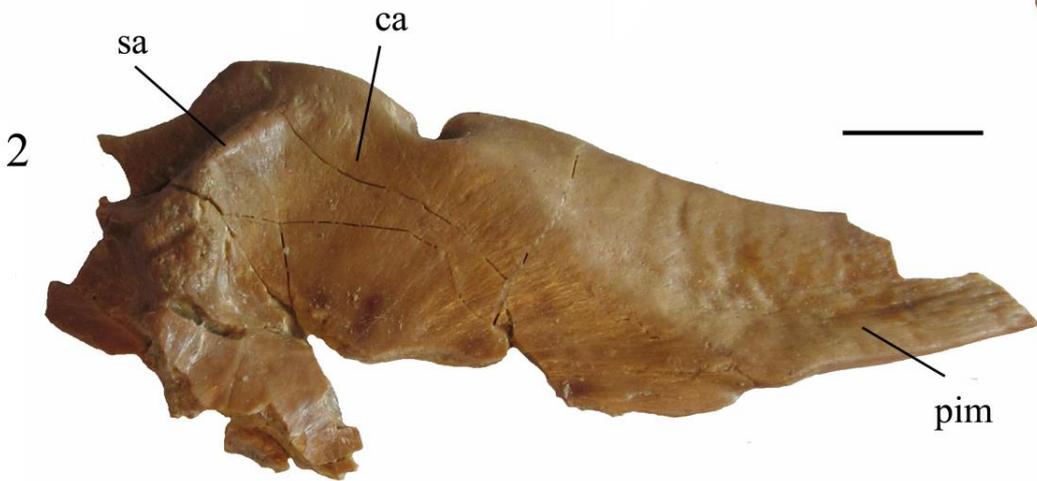
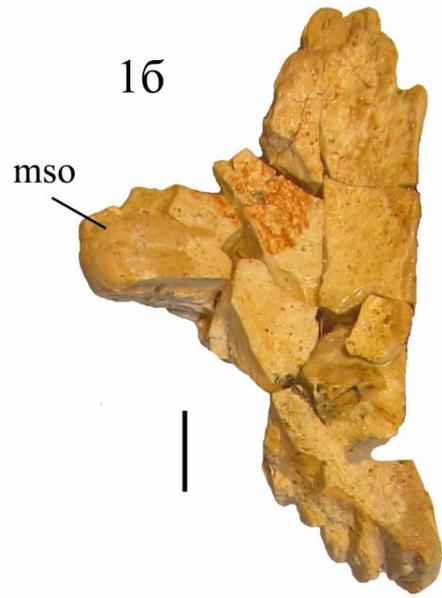
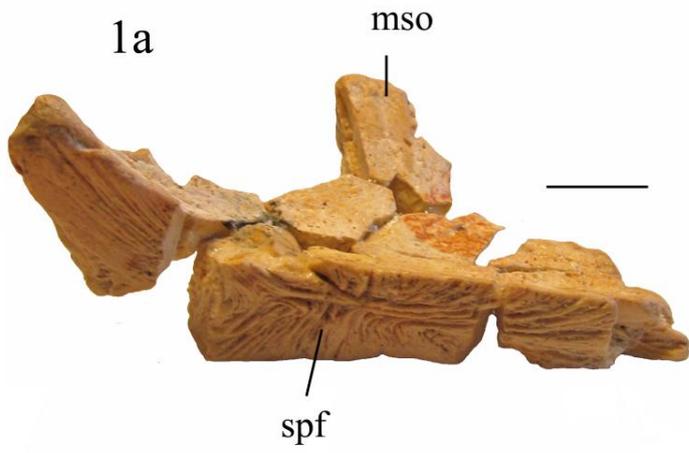






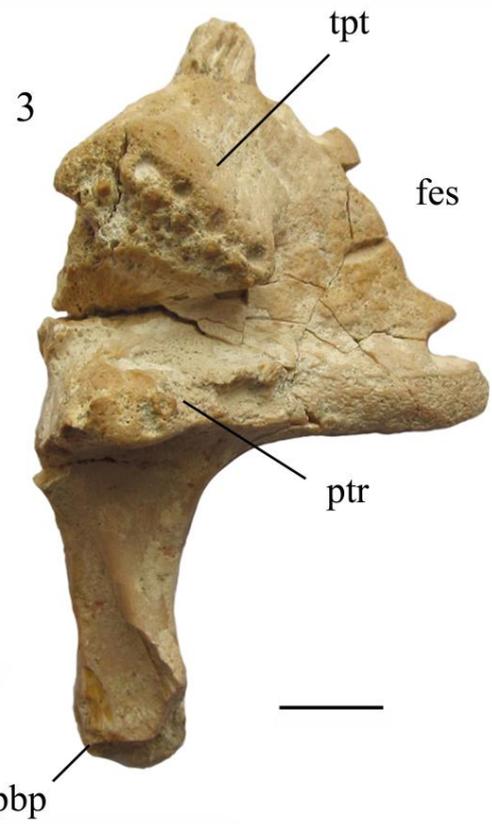
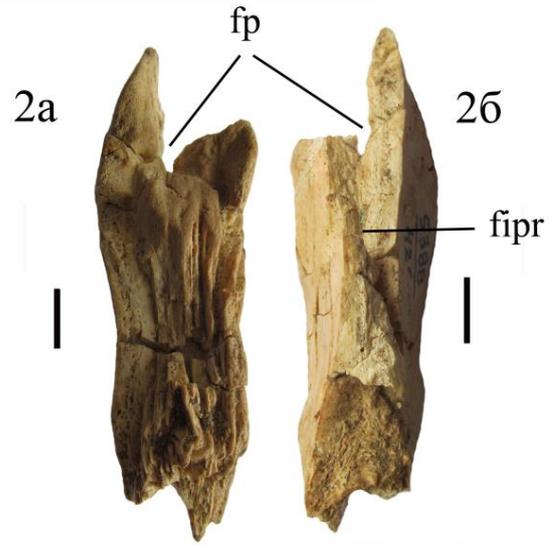






1a

1б



Приложение**Тероцефалы в фаунистических комплексах пермских тетрапод Европейской
России**

(представители подотряда Pristerosauria выделены курсивом)

Интинский комплекс

Неизвестны.

Мезенский комплекс

Неизвестны.

Очерский комплекс, Голюшерминский субкомплекс

Неизвестны.

Очерский комплекс, Очерский субкомплекс

Неизвестны.

Ишеевский комплекс

Scylacosauridae (Porosteognathus efremovi, Biarmosuchoides romanovi)

Perplexisauridae (Perplexisaurus lepusculus)

Сундырский комплекс

Scylacosauridae (Julognathus crudelis)

Lycosuchidae (Gorynychus sundyrensis)

Соколковский комплекс, Котельничский субкомплекс

Lycosuchidae (Gorynychus masyutinae)

Scylacosauridae (Koksharovia grechovi)

Ictidosuchidae (Scalopodontes kotelnichi)

Karenitidae (Karenites ornamentatus)
Kotelcephalonidae (Kotelcephalon viatkensis)
Moschorhinidae (Viatkosuchus sumini)
Perplexisauridae (Perplexisaurus foveatus)
Scaloposauridae (Muchia microdenta)

Соколковский комплекс, Ильинский субкомплекс

Therocephalia fam. indet.

Соколковский комплекс, Соколковский субкомплекс

Scylacosuchidae (Scylacosuchus orenburgensis)
Annatherapsididae (Annatherapsidus petri, Chthonosaurus velocidens)
Scylacosuchidae (Scylacosuchus orenburgensis)
Hofmeyriidae (Gorochovetzia sennikovi)

Вязниковский комплекс

Moschowhaitsiidae (Moschowhaitsia vjuschkovi)
Whaitsiidae (Megawhaitsia patrichiae)
Annatherapsididae (Annatherapsidus postum)
Scaloposauridae (Malasaurus germanus)
Nanictidopidae (Purlovia maxima)