

УДК 567.6

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *DAVLETKULIA GIGANTEA* *IVACHNENKO*

© 2024 г. В. В. Буланов*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

**e-mail: bulanov@paleo.ru*

Поступила в редакцию 01.07.2023 г.

После доработки 25.10.2023 г.

Принята к публикации 25.10.2023 г.

Подтверждена принадлежность голотипа *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, исходно описанного по изолированному зубу из среднепермского местонахождения Яман-Юшатырь (Оренбургская обл.) как крупный представитель *Bolosauridae* (*Parareptilia*), к растительноядным диноцефалам надсемейства *Tarinoscephaloidea*. На это указывает строение коронки зуба, характер его прижизненного стирания, форма резорбции основания, а также отсутствие репаративных образований пульпы (третичного дентина). Морфология голотипа *D. gigantea* свидетельствует о валидности этого таксона, который является третьим после *Ulemosaurus svjagensis* и *U. gigas* представителем группы, установленным с территории Восточной Европы, а также, исходя из очерского возраста типового местонахождения, наиболее древним тапиноцефалом региональных тетраподных ассоциаций.

Ключевые слова: *Bolosauridae*, *Tarinoscephaloidea*, средняя пермь, Восточная Европа

DOI: 10.31857/S0031031X24050119, EDN: QUOYRY

ВВЕДЕНИЕ

Болозавриды (*Bolosauridae*) – широко распространенное территориально семейство растительноядных амниот, известное из нижне- и среднепермских отложений различных регионов Лавразии (Cope, 1878; Ивахненко, 1973; Li, Cheng, 1995; Verman et al., 2021). Сравнительно редкая встречаемость болозаврид в ориктоценозах, по всей вероятности, обусловлена причинами тафономического характера, а именно – относительной удаленностью мест их приоритетного обитания от бассейнов седиментации. В пользу этой интерпретации указывают находки представителей группы в местонахождениях карстового генезиса (Reisz et al., 2002), а также выработанный группой широкий спектр адаптаций к питанию именно жесткой, богатой клетчаткой растительностью, среди которых наиболее очевидными являются контактная окклюзия зубов буккальной серии, последовательный характер их замещения, сложное строение рабочей поверхности коронок, увеличенная толщина эмалевого покрытия, а также компенсаторный механизм репарации зубов, заключающийся во внутрипульпарной секреции третичного дентина, существенно продлевавшего

время функционирования зубных генераций (Watson, 1954; Ивахненко, Твердохлебова, 1987; Reisz et al., 2002, 2007; Reisz, 2006; Snyder et al., 2020; Bulanov et al., 2022).

Являясь элементом субдоминантного сообщества тетрапод, восточно-европейские болозавриды долгое время рассматривались как фитофаги мелкого размерного класса (длина черепа не более 6 см), однако в 1990 г. из местонахождения Яман-Юшатырь (Оренбургская обл.) по изолированному зубу (экз. ПИН, № 4311/1; рис. 1, *a–г*) были описаны новый род и вид семейства – *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990. Крупный размер зуба позволил в первоописании (Ивахненко, 1990) оценить длину черепа *D. gigantea* примерно в 30 см, что в несколько раз превышало размер всех известных к тому времени видов семейства. По сути, размер *D. gigantea* позволял позиционировать этот вид как представителя доминантного блока тетрапод, состав которого формируют крупноразмерные фитофаги и трофически связанные с ними хищники (Сенников, 1995, 2006).

При общем сходстве экз. ПИН, № 4311/1 со стертными зубами других среднепермских болозаврид, таксономическая принадлежность

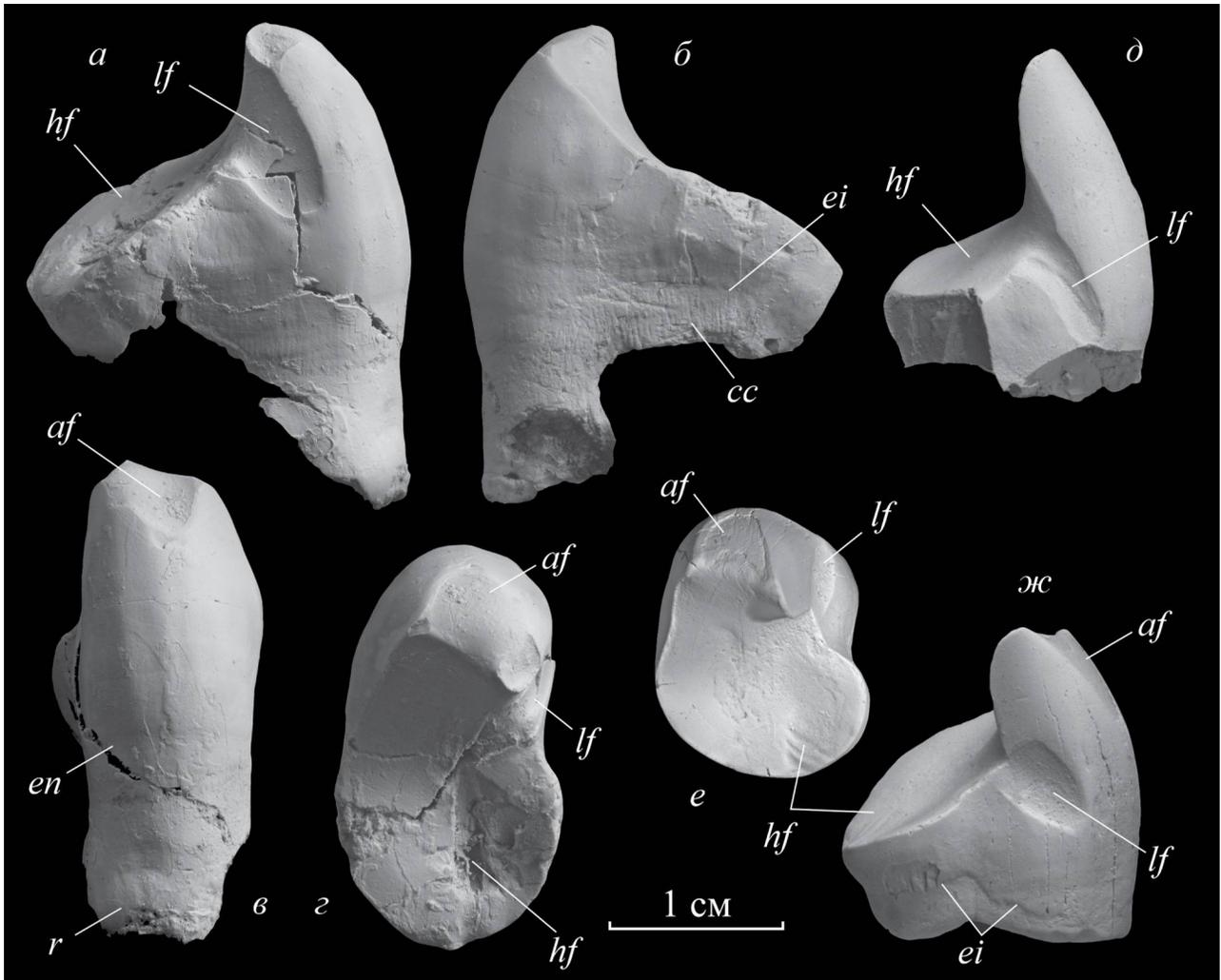


Рис. 1. Изолированные зубы восточно-европейских Tapinocephaloidea: *a–г* – *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип ПИН, № 4311/1 (Оренбургская обл., местонахождение Яман-Юшатырь; верхнеказанский подъярус – нижняя часть уржумского яруса): *a, б* – с боковых сторон, *в* – лабиально, *г* – с ракурса окклюзии; *д–ж* – челюстные зубы *Ulemosaurus svjagensis* Riabinin, 1938 (Республика Татарстан, местонахождение Ишеево; уржумский ярус): *д* – экз. ПИН, № 157/235, сбоку; *е, ж* – экз. ПИН, № 157/234, вид с ракурса окклюзии и сбоку, соответственно. Обозначения: *af* – апикальная фасетка стирания, *cc* – клеточный цемент, *ei* – нижняя граница эмали, *en* – эмаль, *hf* – поверхность стирания пятки, *lf* – боковая фасетка стирания, *r* – проксимальный отдел лабиальной стенки корня.

находки обосновывалась аналогичным расположением и формой площадок прижизненного износа (рис. 2). Тем не менее, позднее правомерность отнесения *D. gigantea* к *Bolosauridae* была поставлена под сомнение (Reisz et al., 2002), поскольку типичные для болозаврид структуры рабочей поверхности зубов, а также характерная орнаментация эмали в периферической части коронки на голотипе *Davletkulia* не наблюдаются, а форма самого зуба, как было отмечено, имеет сходство с таковой растительноядных диноцефалов. В связи с этим, рассматриваемый таксон трактовался не более чем *nomen dubium* (Reisz et al., 2002), что определяет актуальность уточнения его таксономического

положения. В настоящей работе приводится сравнение голотипа *D. gigantea* с зубами среднепермских *Bolosauridae* и растительноядных Tapinocephaloidea, позволяющее обосновать принадлежность вида к последней из указанных групп.

Все материалы, использованные в работе, хранятся в Палеонтологическом ин-те им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). Для прояснения особенностей внутренней структуры голотипа *D. gigantea* была проведена его компьютерная томография. Сканирование выполнено на микротомографе NeoScan80 (ПИН РАН) с разрешением 16 мкм, при угле сканирования 180° (с шагом 0.1°), использовании медного фильтра

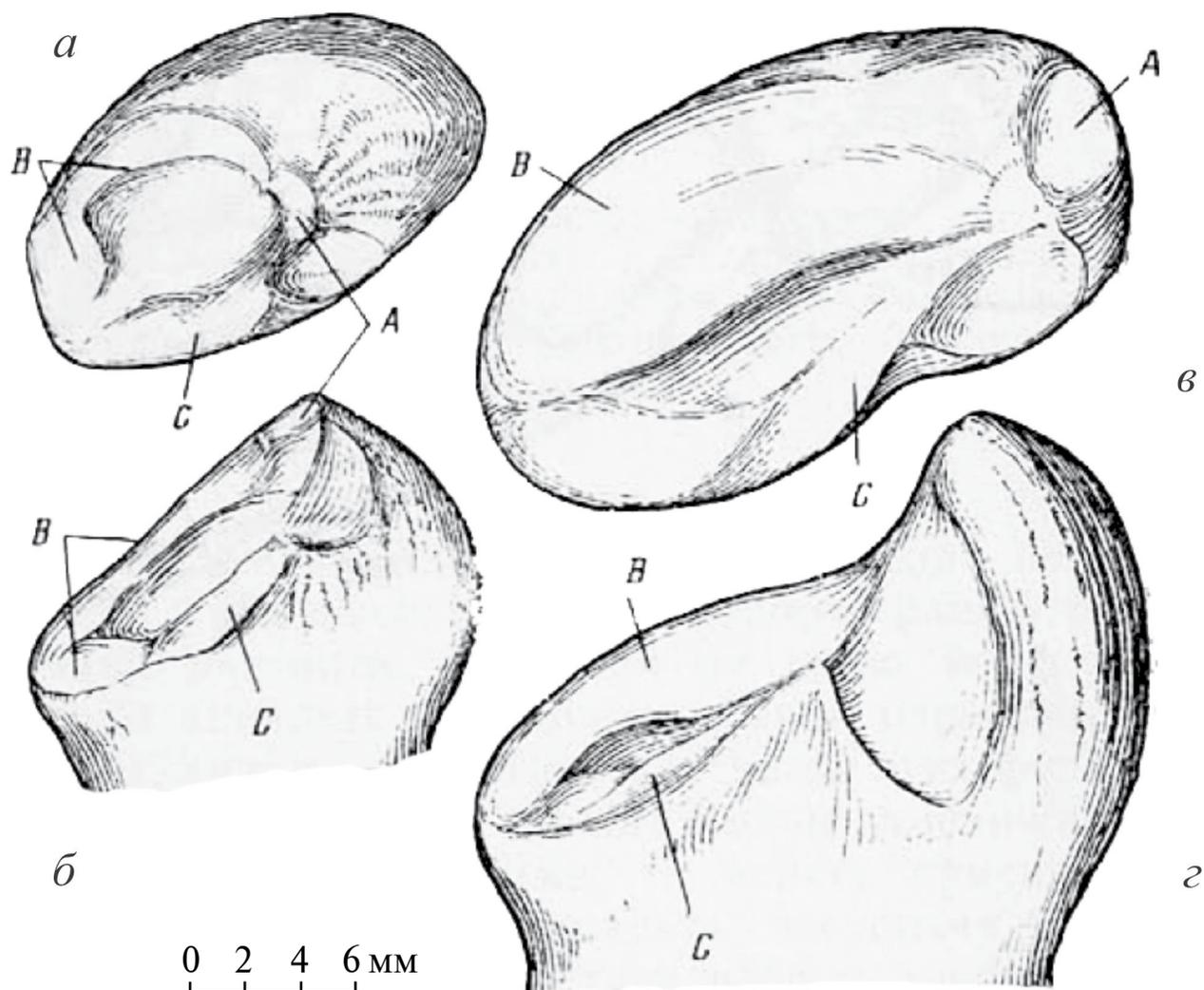


Рис. 2. Схемы расположения фасеток стирания (из: Ивахненко, 1990, рис. 2): *а, б* – у *Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973, экз. СГУ, № 104В/2022, сверху и сбоку, соответственно (Оренбургская обл., местонахождение Крымский; средняя пермь); *в, г* – у *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип ПИН, № 4311/1, сверху и сбоку, соответственно. Обозначения: А, В и С – аналогичные площадки стирания.

толщиной 0.25 мм и значении усреднения яркости пиксела 10. Используемые в работе виртуальные сечения смоделированы в программе CTVox V1.5. Фотографии, приведенные на рис. 1, сделаны после нанесения на поверхность объектов хлористого аммония.

Описание голотипа Davletkulia gigantea
Ivachnenko, 1990

Голотип (экз. ПИН, № 4311/1; рис. 1, *а–г*; 3) представляет собой коронку челюстного зуба с прилежащим фрагментом лабиальной стенки корня. При высоте не менее 30 мм (с учетом реконструкции поврежденной вершинки), ширина коронки составляет 22 мм. Ее рабочая

поверхность неправильно-бобовидной формы, с несколько более расширенной округлой пяткой, одна из боковых сторон которой слегка выпуклая, а противоположная – слегка вогнутая в области начала апикального подъема. Вершина высокая и несет небольшой скол на конце. При виде с ракурса окклюзии она расположена посередине расстояния между центром коронки и ее лабиальной стороной и, дополнительно, отклоняется в направлении той боковой стороны, которая имеет вогнутый профиль (рис. 1, *г*). Пятка зуба наклонена под углом около 45° к его лабиальной стороне, которая значительно выше лингвальной и в своей базальной части образована остатком не до конца резорбированного

корня; со стороны пятки высота зуба ограничена зоной распространения эмали (рис. 1, *a*, *б*). В основании боковых сторон поверхность зуба ниже границы эмали покрыта вертикальными валиковидными гребнями (рис. 1, *б*; *сс*). Исходя из их направления и локализации, а также принимая во внимание гомфозный характер фиксации корневой части зубов у тапиноцефалоидов (LeBlanc et al., 2018), указанные гребни могут быть интерпретированы как структуры внешней поверхности покрывавшего корень клеточного цемента, который, судя по их рельефности, имел у зубов *Davletkulia* значительную толщину.

Результаты компьютерной томографии указывают на отсутствие эмали на всей поверхности пятки (рис. 3), что, вероятно, обусловлено прижизненным стиранием, однако наблюдаемые на ней разнонаправленные грубые царапины, с большой вероятностью, связаны с процессом механического препарирования образца.

В апикальной части зуба имеются две хорошо выраженные площадки стирания, появившиеся в результате окклюзивного взаимодействия с одним или двумя зубами-антагонистами. Первая, меньшая по размеру, расположена на лабиальной стороне коронки, примыкает к поврежденной вершине и имеет слегка вогнутую поверхность (рис. 1, *в*, *г*; *аф*). Вторая фасетка, прорезающая край коронки сбоку, имеет ту же ширину, что и апикальная, но при этом более

глубокая, и в два раза превышает последнюю по высоте (рис. 1, *а*, *г*; *лф*).

Полость пульпы при продольном сечении зуба вертикальной плоскостью образует выраженный карман в области пятки, а в основании апикальной части коронки сужается до щелевидного канала, протягивающегося в направлении вершины (рис. 3, *б*, *в*). Виртуальные сечения демонстрируют очевидное затемнение дентина вблизи поверхности упомянутых фасеток стирания, а также поверхности пятки, в связи с чем эти зоны, по-видимому, могут трактоваться как область прижизненных склеротических преобразований дентиновых тубул (Beust, 1935) и/или развития отмерших трактов ("dead tracts") (Fish, 1928). Тем не менее, выраженное, хотя и в меньшей степени, затемнение дентина в циркумпальпарной зоне заставляет предполагать, что локальное изменение его окраски отчасти обусловлено и тафономическими факторами, не получившими развития в тех частях коронки, где дентиновые тубулы приурочены к участкам неповрежденного эмалевого покрытия (рис. 3). Не затронутый указанными процессами объем коронарного дентина имеет структуру радиальных кластеров (рис. 3, *а*, *б*), что, вероятно, обусловлено наличием микротрещин соответствующей ориентации. Уместно отметить, что на зубах болозаврид вне зависимости от сохранности аналогичная структура дентина никогда не наблюдается.

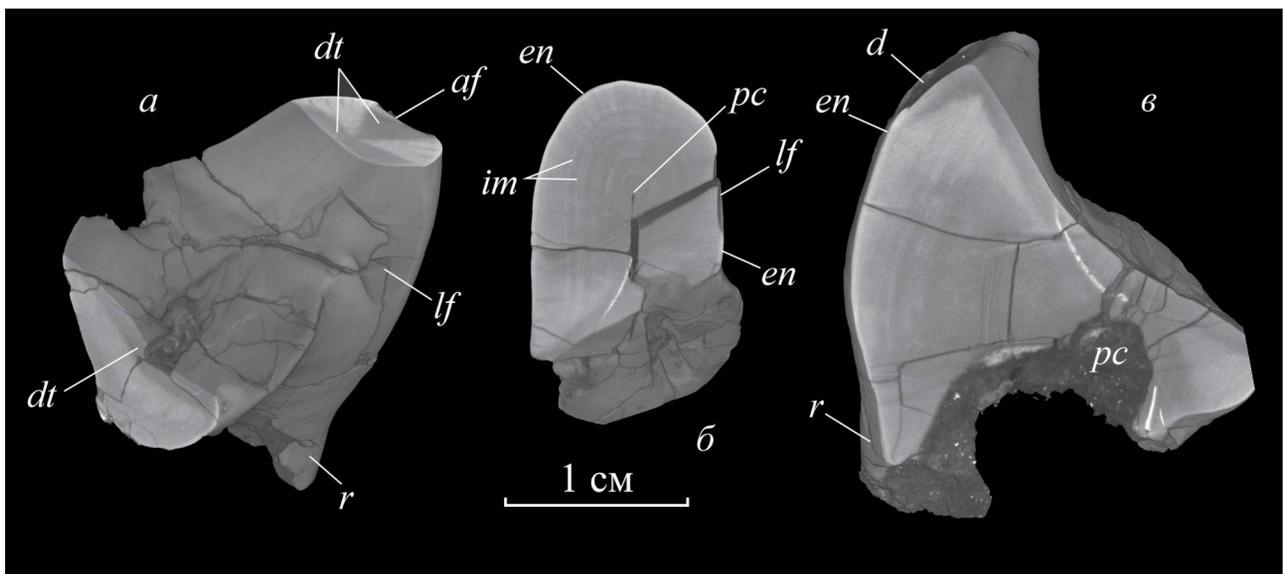


Рис. 3. *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, голотип ПИН, № 4311/1, сечения КТ-реконструкции: *a* – поперечные сечения пятки и апикальной части коронки; *б* – горизонтальное сечение основания апикальной части коронки; *в* – вертикальное сечение вдоль длинной оси коронки. Обозначения: *af* – апикальная фасетка стирания, *d* – дентин, *dt* – поврежденные тракты ("dead tracts"), *en* – эмаль, *im* – ростовые метки, *lf* – боковая фасетка стирания, *pc* – пульпарная полость, *r* – проксимальная часть лабиальной стенки корня.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на определенное сходство с буккальными зубами болозаврид, голотип *D. gigantea* отличается от них краевым (а не субцентральной) положением вершины, заметным расширением пятки по сравнению с центральной частью коронки и ее значительно более выраженным наклоном, а также различной степенью резорбции корневой части зуба с лингвальной и лабиальной сторон. Помимо этого, пятка зуба *Davletkulia* ровная, слегка вогнута и не несет внутри и по периферии режущих гребней,

которые в совокупности образуют сложную по форме окклюзионную поверхность буккальных зубов болозаврид (рис. 4, *a, б*). Последнее не может рассматриваться как результат стирания, поскольку у болозаврид на стадии полной нивелировки рабочих структур коронки почти полностью стирается и вершина зуба (Bulanov et al., 2022), что не соответствует наблюдаемому у экз. ПИН, № 4311/1.

При отнесении *Davletkulia* к болозавридам М.Ф. Ивахненко (1990) опирался на сходное положение площадок стирания, обозначенных им

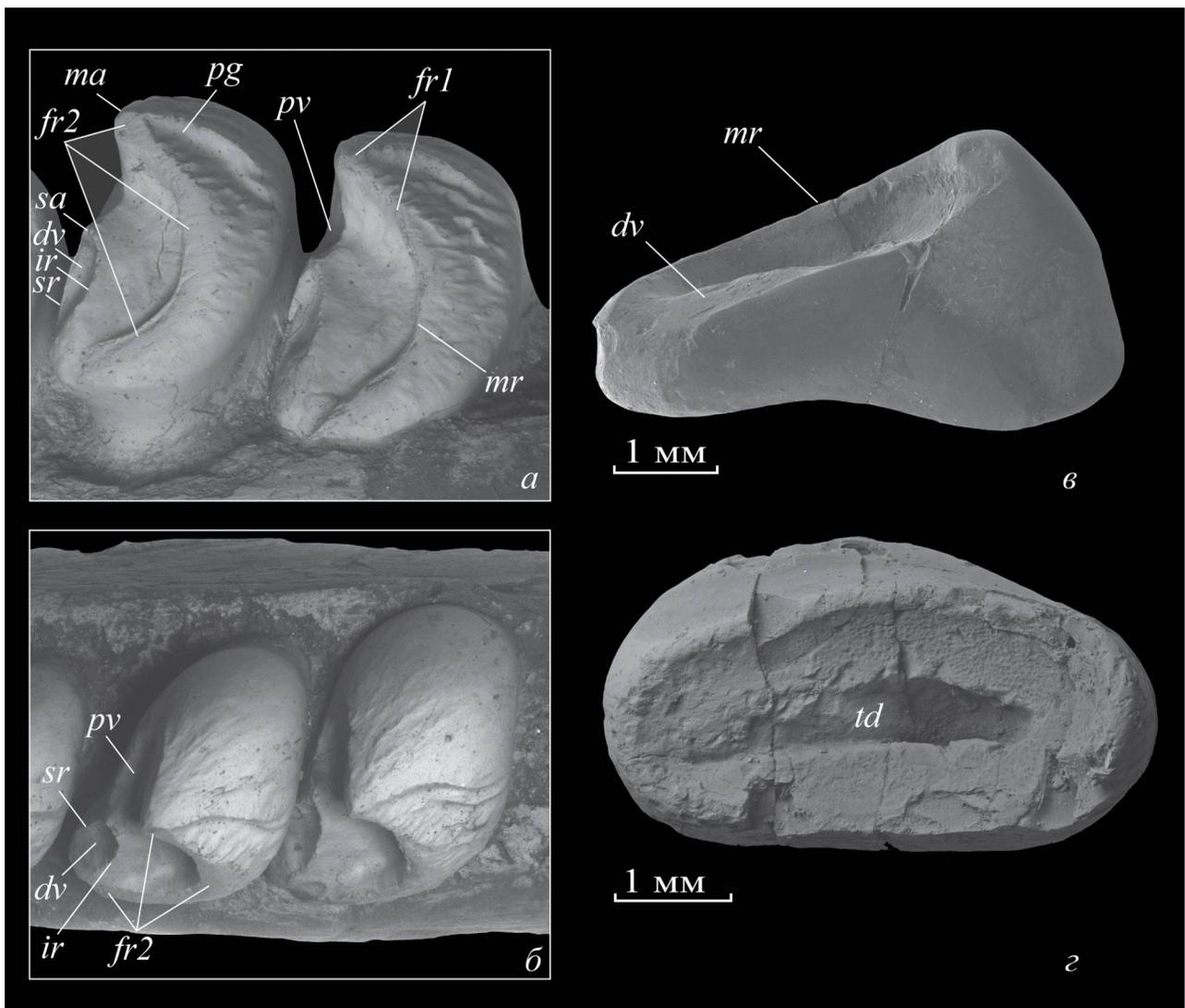


Рис. 4. Морфология буккальных зубов Bolosauridae: *a, б* – *Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973, экз. СГУ, № 104В/2020 (Оренбургская обл., местонахождение Крымский; средняя перль), рабочие структуры коронки и положение фасеток стирания зубов левого dentale, вид с лабиальной стороны и ракурса окклюзии, соответственно; *в, г* – *Belebey sp.* (Самарская обл., местонахождение Аксаково; средняя перль): *в* – экз. ПИН, № 5598/37, степень стирания коронки сменившегося буккального зуба, вид сбоку; *г* – экз. ПИН, № 5598/86, сменившийся буккальный зуб со стороны пульпарной полости. Обозначения: *dv* – дистальная впадина, *fr1* (площадка “А” по Ивахненко, 1990) и *fr2* – фасетки стирания основного гребня буккальных зубов на разных стадиях износа, *ir* – внутренний гребень, *ma* – основная вершина, *mr* – основной гребень, *pg* – параапикальная борозда, *pv* – параапикальная впадина, *sa* – дополнительная (вторая) вершина, *sr* – добавочный гребень, *td* – третичный дентин.

как “А”, “В” и “С” (рис. 2), однако новые данные позволяют скорректировать приведенные схемы размещения фасеток как в отношении болозаврид, так и *D. gigantea*, что обусловлено существенными отличиями, связанными с различным характером взаимодействия зубов при окклюзии.

Так, выделение апикальной площадки стирания “А” у болозаврид (Ивахненко, 1990; рис. 2) не представляется оправданным, поскольку она является терминальным продолжением поверхности стирания основного режущего гребня и как обособленная область деструкции проявляется только на самой ранней стадии функционирования буккальных зубов, быстро объединяясь с другими площадками износа, формирующимися на краю того же гребня (площадка “В” по: Ивахненко, 1990) (рис. 2; 4, а, б). Кроме того, в отличие от апикальной фасетки у *Davletkulia*, она располагается не со стороны лабиального края коронки, а со стороны ее рабочей поверхности и при этом ориентирована не субвертикально, а наклонена в соответствии с наклоном режущего гребня, что свидетельствует о различной природе формирования этой области стирания у указанных таксонов.

Выделение на пятке зуба *D. gigantea* отдельной области стирания, обозначенной как площадка “С” (рис. 2), спровоцировано имеющими место механическими повреждениями (рис. 1, г; 3). По нашему мнению, вся пятка зуба *D. gigantea* представляет собой единую, униморфно стертую поверхность, обрамленную по периферии оторочкой эмали, покрывающей боковые стороны коронки. У болозаврид же область, соответствующая по положению площадке “С”, исходно является естественным углублением рабочей поверхности, ограниченным добавочным и внутренним режущими гребнями (рис. 4, а, б: *dv*). Как устанавливается на экземплярах *Belebeu vegrandis* из местонахождения Крымский (экз. СГУ, №№ 104В/2020 и 2022), а также на отдельных зубах *Belebeu* sp. из местонахождения Аксаково (рис. 4, в), эта часть коронки начинала подвергаться стиранию уже после нивелировки указанных гребней (если не считать самого края пятки, начало деструкции которой приходится на самую раннюю стадию функционирования коронки).

Еще более очевидным несоответствием является наличие на голотипе *Davletkulia gigantea* боковой фасетки (рис. 1, а, г: *lf*). Данная поверхность стирания образовалась в результате контакта с зубом-антагонистом; при этом контур

самой фасетки совпадает с перевернутым контуром вершины зуба в латеральной проекции, что свидетельствует о крестообразном смыкании зубов при окклюзии (рис. 1, а; 3, а: *lf*). Сходная по положению выемка присутствует и на боковой стороне буккальных зубов болозаврид (рис. 4; а–в: *pv*), однако она не является следствием контакта с вершиной противоположного зуба, поскольку все структуры буккальных зубов-антагонистов у болозаврид, в т.ч. вершина, имеют инвертированное положение, что исключает возможность их крестообразной окклюзии (Ивахненко, Твердохлебова, 1987). Как следствие, в области развития боковой выемки у зубов болозаврид, в отличие от голотипа *D. gigantea*, стирание эмали отсутствует, хотя на поздних стадиях функционирования эта часть коронки частично нивелируется за счет расширения поверхности деструкции ее апикального отдела (рис. 4, в; Bulanov et al., 2022, рис. 2а).

Таким образом, расположение фасеток стирания, наблюдаемых на голотипе *D. gigantea*, не соответствует таковому зубов буккальной серии у болозаврид, но при этом обнаруживает очевидное сходство с зубами растительноядных диноцефалов семейства *Ulemosauridae* (*Tapinoscephaloidea*). Из двух представителей этой группы, описанных из уржумского яруса средней перми Восточной Европы – *Ulemosaurus svijagensis* Riabinin, 1938 и *U. gigas* Efremov, 1954 – первый известен по значительно более репрезентативному материалу из реперного местонахождения ишеевского фаунистического комплекса Ишеево (Республика Татарстан). Среди остатков, принадлежащих *U. svijagensis*, в колл. ПИН РАН имеются изолированные зубы, демонстрирующие как сходную морфологию, так и характер прижизненного износа (рис. 1, д–ж). У этих экземпляров, как и у голотипа *Davletkulia gigantea*, вершина зуба при виде с ракурса окклюзии занимает не субцентральное положение, а смещена к его лабиальной стороне. Пятка зуба при этом резко наклонена, расширена по сравнению с основанием апикальной части коронки, слегка вогнута и не бронируется эмалью, которая покрывает боковые стороны коронки; при этом в приапикальном положении с лабиальной стороны фиксируется площадка стирания, аналогичная наблюдаемой у экз. ПИН, № 4311/1 (рис. 1, а, д–ж: *af*).

Кроме того, на некоторых зубах из Ишеево имеется и отмеченная у *Davletkulia* боковая фасетка (рис. 1, д–ж: *lf*), появление которой связано с крестовидным прикусом зубов-антагонистов, реконструируемым, в частности, для

зубной системы тапиноцефалоидов из формации Мадумабиса Мадстоун в Замбии (Whitney, Sidor, 2019). Для последних, как и для голотипа *D. gigantea*, отмечается отсутствие эмалевого покрытия на всей пяточной поверхности зубов, что, помимо стирания, предположительно обусловлено тенденцией к его редукции в этой области у тапиноцефалоидов при одновременном увеличении толщины эмали в апикальном отделе коронки и на лингвальном краю пятки (Whitney, Sidor, 2019).

При рассмотрении процесса замещения зубов у *Tarinoscephaloidea* находит объяснение и наблюдаемая у *D. gigantea* более сильная резорбция лингвальной стороны корневой части зуба по сравнению с лабиальной. Данная особенность связана с закладкой и длительным развитием сменного зуба, имеющего относительно высокую вершину, лингвально от сменяемого (Sidor et al., 2014). Таким образом, голотип *D. gigantea* является зубом, утерянным в результате естественного процесса замещения.

У болозаврид, напротив, контур основания коронок сменившихся зубов ровный (рис. 4, в, г), поскольку в одонтогенезе закладка нового зуба погружается через отверстие резорбции внутрь альвеолы сменяемого на ранней стадии ее минерализации, и окончательное формирование сменного зуба протекает внутриальвеолярно (Snyder et al., 2020). В процессе замещения анкилозно зафиксированная корневая часть рабочего зуба полностью резорбируется по линии альвеолярного края, что определяет ровный (горизонтальный) контур базального края сброшенной коронки. Кроме того, следует отметить, что на стадии, предшествующей замещению, пульпарная полость буккальных зубов болозаврид всегда содержит новообразованный репаративный (третичный) дентин, формирующийся под всеми участками рабочей поверхности коронок, на которых в результате стирания элиминировано эмалевое покрытие (Vulanov et al., 2022). Третичный дентиногенез болозаврид является одной из наиболее очевидных адаптаций группы к питанию жесткой растительностью, существенно продлевавшей время функционирования челюстного озубления и протекавшей в полном соответствии с аналогичными процессами у современных амниот (Throckmorton, 1979; Smith et al., 1995; Vulcanov et al., 2022). Благодаря более высокой плотности третичный дентин хорошо различим при визуализации внутренней структуры зуба с помощью компьютерной томографии, однако голотип *D. gigantea*, несмотря на наличие локализованных фасеток стирания

и резорбированное состояние, не несет репаративных внутрипульпарных образований (рис. 3).

Таким образом, все особенности морфологии экз. ПИН, № 4311/1, а также характер стирания и резорбции зуба позволяют уверенно относить *D. gigantea* к диноцефалам надсемейства *Tarinoscephaloidea* и рассматривать эту форму как третьего представителя группы, формально описанного с территории Восточно-Европейской платформы. По причине почти полного отсутствия данных по форме и изменчивости челюстных зубов у тапиноцефалоидов, формально описанных из местонахождений, расположенных за пределами Восточной Европы, сравнение голотипа *D. gigantea* может быть корректно проведено только с региональными видами надсемейства.

От зубов известных видов рода *Ulemosaurus* экз. ПИН, № 4311/1 отличается значительно более удлиненной пяткой, что определяет иные пропорции коронки в целом и окклюзионной поверхности в частности (рис. 1). Примечательно также, что ни один из имеющихся в коллекции изолированных зубов *U. svijagensis*, как резорбированных, так и сохранивших корень, не демонстрирует наблюдаемого у *Davletkulia* отчетливо ребристого характера поверхности клеточного цемента, что может указывать на различия в его структуре и толщине у указанных видов. На основании этих отличий *D. gigantea* рассматривается нами как валидный таксон *Tarinoscephaloidea*.

В настоящее время типовое местонахождение *D. gigantea* Яман-Юшатырь включается в список местонахождений очерского субкомплекса очерского фаунистического комплекса тетрапод Восточной Европы (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000). Основанием для этого является обнаружение совместно с *Davletkulia* заклыкового зуба, отнесенного к роду *Estemmenosuchus* (*Estemmenosuchus* sp.: экз. ПИН, № 4311/2; Ивахненко и др., 1997), распространение которого ограничивается указанным субкомплексом (Ивахненко и др., 1997). До появления данных, противоречащих этому определению (и датировке), *D. gigantea* рассматривается как древнейший тапиноцефалоид Восточно-Европейской платформы; присутствие этой формы в очерской фауне соответствующим образом корректирует представления о составе ее доминантного блока.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках международного проекта Российского фонда фундаментальных

исследований (РФФИ) и Немецкого научно-исследовательского общества (DFG), проект № 20-54-12013.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубев В.К.* Пермские и триасовые хронизурии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276).
- Ивахненко М.Ф.* Новые котилозавры Приуралья // Палеонтол. журн. 1973. № 2. С. 131–134.
- Ивахненко М.Ф.* Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 102–111.
- 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).
- Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И.* Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1987. № 2. С. 98–106.
- Сенников А.Г.* Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).
- Сенников А.Г.* Некоторые проблемы типологии сообществ наземных тетрапод // Эволюция биосферы и биоразнообразие. М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. С. 359–372.
- Berman D.S., Sumida S.S., Henrici A.C. et al.* The early Permian bolosaurid *Eudibamus cursoris*: earliest reptile to combine parasagittal stride and digitigrade posture during quadrupedal and bipedal locomotion // *Front. Ecol. Evol.* 2021. 18 p. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.674173>
- Beust T.B.* Development of dentin sclerosis // *J. Amer. Dent. Assoc.* 1935. V. 22. № 7. P. 1186–1189.
- Bulanov V.V., Kovalenko E.S., MacDougall M.J. et al.* Tooth replacement and reparative dentine formation in the middle Permian bolosaurids of European Russia // *Hist. Biol.* 2022. V. 35. № 5. P. 748–761. <https://doi.org/10.1080/08912963.2022.2067752>
- Cope E.D.* Descriptions of the extinct Batrachia and Reptilia from the Permian formation of Texas // *Proc. Amer. Phil. Soc.* 1878. V. 17. № 101. P. 505–530.
- Fish E.W.* Dead tracts in dentine // *Proc. R. Soc. Med.* 1928. V. 22. № 2. P. 227–235.
- LeBlanc A.R.H., Brink K.S., Whitney M.R. et al.* Dental ontogeny in extinct synapsids reveals a complex evolutionary history of the mammalian tooth attachment system // *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B.* 2018. V. 285: 20181792. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2018.1792>
- Li J.L., Cheng Z.W.* The first discovery of bolosaurs from Upper Permian of China // *Vert. Palasiat.* 1995. V. 33. P. 17–23.
- Reisz R.R.* Origin of dental occlusion in tetrapods: signal for terrestrial vertebrate evolution? // *J. Exp. Zool. Ser. B.* 2006. V. 306. P. 26–277.
- Reisz R.R., Barkas V., Scott D.* A new Early Permian bolosaurid reptile from the Richards Spur Dolese Brothers Quarry, near Fort Sill, Oklahoma // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. № 1. P. 23–28.
- Reisz R.R., Müller J., Tsuji L. et al.* The cranial osteology of *Belebey vegrandis* (Parareptilia: Bolosauridae), from the Middle Permian of Russia, and its bearing on reptilian evolution // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007. V. 151. P. 191–214.
- Sidor C.A., Angielczyk K.D., Smith R.H. et al.* Tapinocephalids (Therapsida, Dinocephalia) from the Permian Madumabisa Mudstone Formation (Lower Karoo, Mid-Zambezi Basin) of Southern Zambia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2014. V. 34. № 4. P. 980–986.
- Smith A.J., Cassidy N., Perry H. et al.* Reactionary dentinogenesis // *Int. J. Devel. Biol.* 1995. V. 39. P. 273–280.
- Snyder A.J., LeBlanc A.R.H., Jun C. et al.* Thecodont tooth attachment and replacement in bolosaurid parareptiles // *PeerJ.* 2020. <https://doi.org/10.7717/peerj.9168>
- Throckmorton G.S.* The effect of wear on the cheek teeth and associated dental tissues of the lizard *Uromastix aegyptius* (Agamidae) // *J. Morphol.* 1979. V. 160. P. 195–208.
- Watson D.M.S.* On Bolosaurus, and the origin and classification of reptiles // *Bull. Mus. Comp. Zool.* 1954. V. 111. № 9. P. 297–449.
- Whitney M.R., Sidor C.A.* Histological and developmental insights into the herbivorous dentition of tapinocephalid therapsids // *PlosOne.* 2019. 21 p. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0223860>

On Taxonomic Affinity of *Davletkulia gigantea* Ivachnenko

V. V. Bulanov

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

The holotype (an isolated tooth) of the largest-known member of the family Bolosauridae, *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, of middle Permian Yaman-Yushaty' locality, Orenburg Region, Russia, is reassigned to the herbivorous dinocephalians of the superfamily Tapinocephaloidea. This attribution is supported by the shape of tooth crown, patterns of wear and resorption, as well as the absence of reparative (tertiary) dentine inside the pulp cavity at the late stage of tooth functioning. The morphology of the holotype reveals the validity of *D. gigantea* which thus is the third representative of the group after *Ulemosaurus svijagensis* and *U. gigas* which was described from Eastern Europe, and, judging by the Otcher age of type locality, the oldest-known tapinocephaloid of the regional tetrapod assemblages.

Keywords: Bolosauridae, Tapinocephaloidea, middle Permian, Eastern Europe