

ИВАХНЕНКО М. Ф.



**ТЕТРАПОДЫ
ВОСТОЧНО - ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА –
ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКОГО
ТЕРРИТОРИЛЬНО - ПРИРОДНОГО КОМПЛЕКСА**

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ
Труды, том 283

ИВАХНЕНКО М.Ф.

**ТЕТРАПОДЫ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА -
ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКОГО
ТЕРРИТОРИАЛЬНО-ПРИРОДНОГО КОМПЛЕКСА**

Пермь 2001

УДК 56
ББК 28.161
И 23

Печатается по решению Палеонтологического института РАН и Ученого Совета Государственного учреждения культуры «Пермский областной краеведческий музей».

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса.

Анализ систематического состава тетрапод поздней перми Восточной Европы, изучение их морфологии и распространения в ориктоценозах позволило реконструировать зооценозы и структуру сообществ ряда сменявших друг друга во времени фаунистических комплексов. Выделен единый позднепермский территориально-природный комплекс – Восточно-Европейский плаккат. За время существования плакката его фауна в своем развитии прошла ряд этапов, маркируемых фаунистическими комплексами, и связанных с многокомпонентными инвазиями новых групп тетрапод и изменениями физико-географической обстановки на территории региона.

Для геологов-стратиграфов и палеонтологов.

200 стр., 275 библиографических наименований, 49 рис.

Ивахненко Михаил Феодосьевич, доктор биологических наук, главный научный сотрудник ПИН РАН.
Специалист в области палеонтологии и биостратиграфии континентальных отложений палеозоя и начала мезозоя, морфологии и филогении древнейших наземных четвероногих, автор 50 научных работ, в том числе трех монографий.

Издано Государственным учреждением культуры «Пермский областной краеведческий музей».

Эту историю мы не станем писать, как новейшую историю человечества, по газетным известиям, но для ее начертания будем справляться в самом архиве сведений. Разумеется, этот архив несколько обширен и может случиться, что мы многого не заметим в огромной сокровищнице известий, сохраняемых в каменных породах гор и в крутых возвышенностях... Во всяком случае мы соединим здесь самые важные в сколь возможно понятную картину.

Циммерманн Ф.А. Мир до сотворения человека.

Спб: Изд. М.О. Вольфа. 1863. С. 80.

ВВЕДЕНИЕ

Пермские отложения территории Восточной Европы являются своего рода "стратотипом" для этого времени – именно они впервые были описаны английским геологом, академиком Петербургской АН, Родериком Импеом Мурчисоном (R. Murchison) в начале пятидесятих годов XIX века и названы так по исторической области Пермь (название восходит к Биармии скандинавских саг). Эти отложения широкой непрерывной полосой проходят между Уральскими горами и меридианом Москвы, на севере уходя под воды Северного Ледовитого океана, на юге – под пески Прикаспия, их общая площадь – более 1 000 000 кв. км.

Время образования отложений охватывает период почти в 20 млн. лет. За это время изменялись физико-географическая обстановка региона, изменялись обитатели. Реконструкция обстановки вызывает серьезные разногласия среди исследователей, диапазон мнений – практически от пустыни до морского бассейна. И видимо, в определенном смысле есть истина в самых диаметральных мнениях. Обстановка явно была необычной, это были специфические "вымершие" ландшафты палеозоя, не находящие прямых аналогов позже. Для обозначения этого специфического территориально-природного комплекса поздней перми на территории Восточной Европы принимается название "Восточно-Европейский плакат" (гл. 1).

Серединой XIX века датируются и первые описания остатков древних животных из этих отложений. Вопреки часто встречающемуся в литературе

мнению, здесь практически нет немых в отношении ископаемых толщ, чуть не в каждом обрыве речного берега или борта оврага, при внимательном изучении, можно найти кости тетрапод. Более чем полуторавековая история их изучения, естественно, изобиловала открытиями и ошибками, и, конечно, требует специальных комментариев (гл. 2). К настоящему времени описаны десятки форм, представители 62 семейств – конечно, это в действительности очень небольшая часть некогда существовавшего разнообразия, но все же, видимо, достаточно репрезентативная выборка. Большинство основных групп монографически изучены (Ефремов, 1954; Орлов, 1958; Шишкин, 1973; Татаринцов, 1974а, 1976; Чудинов, 1983; Ивахненко, 1987; Губин, 1991; Сенников, 1995; Буланов, 1999; Голубев, 2000). Накопленные к настоящему времени разнообразные сведения и гипотезы позволяют смотреть на палеонтологический материал не только как на сухой объект для классифицирования по морфологическим признакам, но и как на остатки действительно когда-то существовавших животных, учитывать и родственные связи, и распространение во времени и пространстве, и в определенной мере экологию или даже какие-то элементы поведения. Просто надо при этом сознавать, что к таким реконструкциям нельзя относиться как к жестким данностям, а пользоваться каждым новым фактом для уточнения и коррекции полученной картины.

Сведение в единую систему этих результатов (гл. 3) может иметь два основных следствия. Прежде всего, группируя вокруг более или менее хорошо изученных (реперных) местонахождений близкие к ним по составу тетрапод точки, можно выявить определенные ориктокомплексы (гл. 4). Ориктокомплексы относительно друг друга могут быть как латеральными (одновременно существующими, но характерными для разных территорий – ориктогруппировками), так и вертикальными, сменяющимися во времени. Выявление последних дает возможность восстановить последовательно сменявшиеся друг друга во времени на территории плакката фаунистические комплексы.

Кроме того, изучение морфологии различных групп тетрапод позволяет высказывать соображения по образу жизни (реконструировать биоморфы) и их связи с определенными экотопами (экобиоморфы). Сознвая всю условность и гипотетичность результатов, надо все же принять, что даже на нынешнем, крайне грубом уровне таких реконструкций, можно создать схему классификации экобиоморф для основных групп тетрапод региона и восстановить их роль в экосистемах. Объединив сведения по составу фаунистических комплексов со схемой классификации экобиоморф, можно предпринять восстановление структур зооценозов (разумеется, речь идет только о тетраподах) для каждого комплекса (гл. 5). Полученные результаты дают возможность сопоставить между собой обобщающие списки экобиоморф для представителей групп, характеризующих исследуемый временной интервал, и тем самым выявить на

одном и том же уровне приближенности суть и степень различий в сменявших друг друга сообществах.

Таким образом, мы приходим к возможности выявления этапов в развитии фаун региона (гл. 6), маркируемых конкретными фаунистическими комплексами, и, видимо, связанных с изменениями физико-географической обстановки в регионе. В этом отношении именно Восточно-Европейский плаккат является почти идеальной моделью. Его территория достаточно велика, чтобы быть ареной формирования аборигенных групп, и в то же время практически замкнута в пространстве, допуская лишь периодические многокомпонентные инвазии, отчетливо выделяющиеся по резкому изменению фаунистического состава.

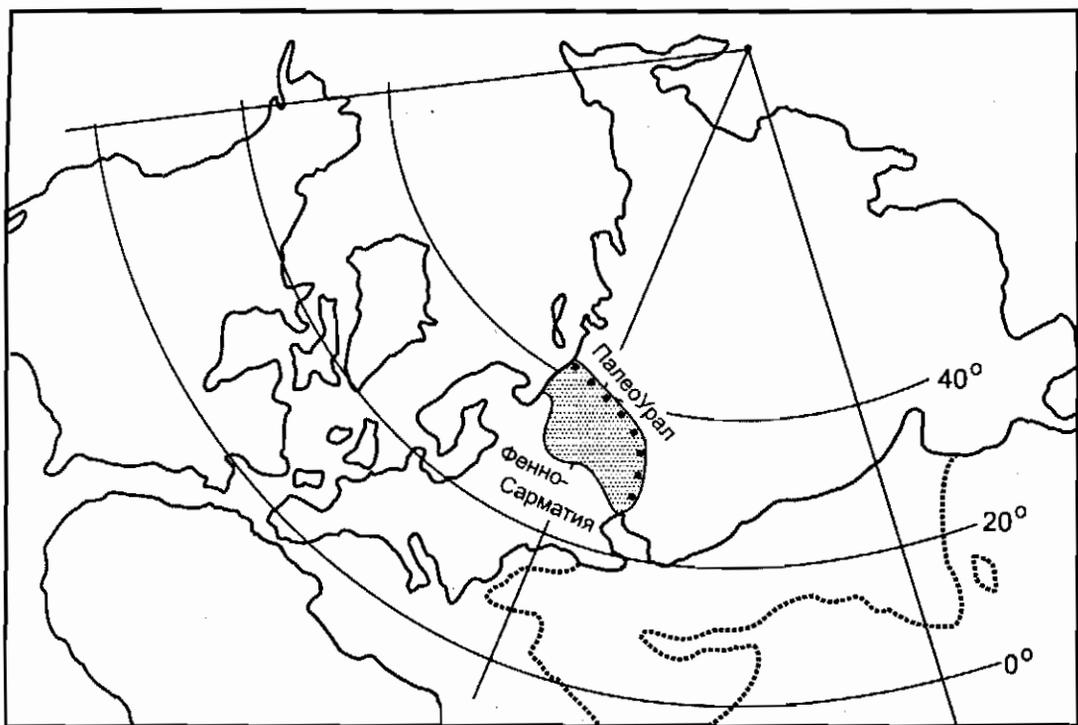
Результаты позволяют, хотя бы в первом приближении, построить общую картину эволюции фаун тетрапод региона на протяжении поздней перми. При этом максимально использованы результаты изучения остатков тетрапод, и намеренно почти не привлекались материалы по иным группам, а стратиграфические данные использовались только в необходимых случаях, чтобы по возможности избежать какой-либо, пусть неосознанной, подгонки результатов. Нам представляется, что именно при таком методе работы могут выявиться более или менее значительные противоречия между нашими выводами и данными исследователей в других областях, что позволит заострить внимание на спорных вопросах, вызовет необходимость поиска в выявленных направлениях и откорректировать результаты.

Автор глубоко благодарен своим коллегам — Н.Н. Каландадзе, А.С. Раутиану, Ю.М. Губину, В.К. Голубеву, А.Г. Сенникову, В.В. Буланову, А.А. Куркину за плодотворные дискуссии и неоценимую помощь.

Глава 1

ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ РЕГИОНА В ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТЕТРАПОД

В ранней перми почти половину территории Восточной Европы (основные данные по: Миклухо-Маклай, 1966) занимал узкий залив Евро-Сибирского океана – Восточноевропейское море, доходившее на юг до узкой полосы суши, Кавказо-Тяншаньского перешейка. Западный берег полого поднимался к невысокой Фенно-Сарматской суши (примерно по долготе Москвы, с резким выступом южнее – Воронежским полуостровом). Восточный берег ограничивал западный склон Палеоурала, вдоль которого проходил относительно глубокий Предуральский желоб. Процессы поднятия в заключительный этап регрессивной стадии развития региона (Форш, Кириков, 1985) и заполнение желоба терригенным материалом к концу ранней перми привели к отступанию берега моря на запад, и вдоль Палеоурала появилась обширная полоса лагун, в которой происходило накопление эвапоритов галогенной формации. Лишь в северо-восточной части, за положительными структурами Тимана, в районе Печорской депрессии, существовала болотистая равнина, где накапливались толщи торфяников (паралическая угленосная формация) и издавна существовала обстановка, пригодная для жизни наземных тетрапод – наиболее ранняя датировка находки определимых остатков тетрапод в этом районе – сакмарский ярус. К началу второй половины перми сформировалась узкая полоса суши вдоль Палеоуральских гор; область образования эвапоритов смещается к югу, на территорию Прикаспийской синеклизы, и на востоке платформы начинается накопление терригенных красноцветов. Восточный берег Казанского моря, сформировавшегося в результате широкой ингрессии Бореального бассейна, вероятно, был очень изрезан заливами, лагунами, широкими дельтами и эстуариями стекавших с Палеоурала рек, и, видимо, представлял собой территорию, удобную для расселения примитивных тетрапод. Терригенный материал поступал почти исключительно с Палеоурала,



Карта 1. Территория Восточно-Европейского плакката. Положение материков и геодезическая сеть сильно схематизированы.

по пологому западному берегу отлагались карбонатные осадки. Частые колебательные движения бортов определяли неустойчивость береговых линий, при этом ось бассейна постепенно сдвигалась к западу; иногда прерывалась связь с Бореальным бассейном, и Казанское море превращалось в замкнутый водоем. Новая стадия развития региона (эмерсивная: Форш, Кириков, Мораховская, 1985), связана с общим поднятием Русской платформы и смещением области осадконакопления сначала к востоку; затем область аккумуляции красноцветов континентальных терригенных отложений распространяется на запад, и полоса между Палеоуралом и поднятием Фенно-Сарматии превращается в обширную низменность, видимо, с очень неустойчивым гидрорежимом, супераквальным и субаквальным ландшафтом, сложным микрорельефом, то есть, с определенными оговорками, для такого типа экотопа может быть использован предложенный Г. Н. Высоцким (1927) термин "плаккат" (placket), если при этом не забывать о возможных особенностях палеозойских экотопов по отношению к современным. В дальнейшем термин мы будем использовать как название для этого позднепермского территори-

ально-природного комплекса (Восточно-Европейский плаккат, карта 1; во избежание путаницы, стороны света будут обозначаться по современной геодезической сети).

Очень серьезным фактором, определяющим отличия экотопов перми от рецентных, могло быть своеобразие растительности палеозоя. С. В. Мейен (в: Вахрамеев и др., 1970, с. 104–105), считает, что отсутствие сплошного растительного покрова в девоне, видимо, препятствовало регулировке стока воды и нормальным процессам почвообразования. Разумеется, это положение с очевидными небольшими поправками справедливо вплоть до времени появления и широкого распространения настоящей коннекторной, дернообразующей растительности, то есть, и для конца палеозоя.

Состав растительности палеозоя (см. Мейен, *op. cit.*; 1981), конечно же, мог влиять не только непосредственно на физические условия, но и на химизм мелководных застойных водоемов, столь часто реконструируемых в качестве обычных мест обитания многих групп тетрапод палеозоя, и даже на специфику адаптаций консументов первого порядка, и привести к появлению очень необычных и трудно расшифровываемых "ископаемых" адаптаций, не имеющих современных аналогий.

Климат во время накопления красноцветов пермотриаса Восточной Европы, как правило, уверенно реконструируют как аридный или по крайней мере семиаридный (например, Сеницын, 1966; 1967; Рачитский, 1960 и др.), при этом постоянно отмечая наличие "многочисленных рек и озер". Очень образно описывает эту картину А.Н. Мазарович (1934): "бесконечно ветвящиеся потоки... Они постепенно затухали, теряясь на пустынной жаркой равнине, образуя на ней широкие плоские разливы, осаждавшие глинистый материал. Глинистые толщи пересекались реками, имевшими иное направление, и так дело продолжалось до коренного изменения физико-географических условий всей Восточной Европы" (с. 91: изменения условий автор связывал с обстановкой начала триаса).

Аридизацию климата в конце перми – начале триаса признают и палеоботаники, предлагая даже (Шенников, 1964) выделение связанного с ней особого эомезофитного комплекса флоры, с максимумом осушения к раннему триасу.

Серьезными представляются аргументы, базирующиеся на изучении литогенезиса пород и процессов осадконакопления, что прекрасно показано в работе В.П. Твердохлебова (1989). Не повторяя аргументацию автора, можно резюмировать, что полученные результаты анализа типов отложений континентальной перми региона однозначно соответствуют генетическим типам аридных или семиаридных зон современности. И в то же время красную окраску преобладающих здесь пород определяют не карбонаты железа, а гидроокислы

и образующиеся в процессе диагенеза из них окислы. Анализ аналогичных отложений Северной Америки привел американских исследователей (Ван Хутен, 1968) к выводу о накоплении пород, содержащих аморфные окислы железа, в гумидных областях и о характерности таких отложений как группы для полосы от умеренно-теплого до тропического климата (для Восточной Европы принимают 30–40 °С: Брайден, Ирвинг, 1968).

Я.Д. Зеккель одним из первых выступил против реконструирования аридного климата второй половины перми на территории Восточной Европы: "Мне представляется, что в татарский и ветлужский век у нас на Севере господствовал не пустынный, а влажный и жаркий климат" (Зеккель, 1937, с. 60). К такому выводу необходимо приводит анализ состава экоморф тетрапод конца перми региона – наличие не только разнообразия гидрофилов, но и амфибиот-лиссамфибий, что никак не соответствует представлению о жарких пустынных берегах "многочисленных водоемов"; нет даже резко выраженных мезофилов, не говоря о ксерофильных группах. То есть, мы сталкиваемся практически с двумя, казалось бы, альтернативными реконструкциями. Но далеко не исключено, что в действительности мы имеем дело с двумя хорошо изученными сторонами одного явления, и кажущаяся противоречивость данных, получаемых седиментологом и фаунистом, объясняется очень своеобразной, не имеющей современных аналогов обстановкой в поздней перми на территории Восточной Европы, связанной с, так сказать, "вымершим типом ландшафта" (исчезнувшие типы ландшафтов: Очев, 1984). Возможна следующая картина: при отсутствии выраженных коннекторов водные потоки, прорезавшие русла на склонах возвышенных участков, спускаясь к обширной равнине, покрытой преимущественно глинистыми отложениями, могли, не встречая препятствий, широко разливаться по плоским низменностям, образуя подчас очень обширные, но крайне мелководные мореподобные структуры ("виэсы": *very shallow sea, v.s.s.*), иногда открывавшиеся в настоящие морские бассейны, иногда распресненные стоками. Обширные болотистые периодически заливавшиеся маршеподобные структуры по берегам, покрытые полужидкой грязью с зарослями не образывавших корневых сплетений гелофитов, видимо, преимущественно членистостебельных, и мелководные обширные площади "виэс" легко прорезались узкими глубокими руслами временных потоков, возникавших при усилении стока с возвышенностей, например, с западного склона Палеоурала. Встречая очень слабое сопротивление и грунта, и растительности, такие потоки, постепенно ослабевая, могли проникать очень далеко. При слабом влиянии растений на регуляцию процесса эвакотранспирации, при обсыханиях маршей возникали такыроподобные структуры. При относительно длительном обсыхании и сильной инсоляции по микротрещинам почвы и корням растений шло обызвествление, образуя породы типа совре-

менных калькретов. Безусловно, даже при гумидном климате процессы седиментации и литогенезиса в таких обстановках могли проходить по тому же типу, что и сейчас в семиаридных и даже аридных областях, а уж тем более в действительно, вероятно, относительно засушливых условиях конца перми (Очев, 2000).

Реконструируя обстановки казанского века в целом, надо учитывать сложное влияние обширного Казанского морского бассейна. Берег моря мог быть сильно изрезан мелководными заливами, иметь остаточные или новообразовавшиеся более или менее крупные по площади, мелководные и относительно засоленные водоемы на низменных приморских равнинах. Определенной ширины полоса гидрофильной растительности по берегам и являлась, видимо, наиболее наземной частью экотопа известных нам групп животных; четвероногое население более удаленных от воды территорий, связанное, видимо, с растительностью более ксерофильного облика, практически пока не известно. Ко второй половине татарского века, в связи с исчезновением крупных морских бассейнов, на территории плакката начинают преобладать распресненные стоками относительно пресные "визсы", что весьма усложняет картину водных и приводных экотопов. Очень широко распространяются несколько необычные геологические образования, так называемые "линзы", известные и в казанских отложениях. На этих своеобразных образованиях, видимо, следует остановиться подробнее, поскольку именно с ними связаны наиболее крупные из изученных местонахождений тетрапод.

Эти геологические тела имеют несколько необычную архитектуру – заполненные песком удлинённые русла, врезанные в горизонтально залегающие толщи красноцветов, преимущественно глин и мергелей. В сечении большинство линз асимметричны: один борт крутой, лежащий с резким несогласием, второй – полого, через переслаивание, переходящий во вмещающие отложения. В основании обычно имеются прослой конгломератов, преимущественно из галек вмещающих пород, реже – изверженных, иногда встречаются отдельные окатанные кости. Размеры линз самые разнообразные – от первых метров ширины и мощности, до многих десятков. Верхние части линз обычно срезаны последующей эрозией и на них, отделенные тонким слоем голубого алевrolита, лежат те же красноцветы. У одной из линз (местонахождение Савватий) сохранились верхние структуры – здесь в песок линзы сверху врезана пологая линза бурой глины с многочисленными остатками раковин двустворок, и, в свою очередь, в нее врезана линза разноцветной тонкослоистой глины. Этот этап развития структуры явно связан со стадией обмеления и ослабления потока, разбивки его на многочисленные озера и лужи. Безусловно, линзы не могут рассматриваться как остатки нормальных, долго существовавших русел, поскольку в таком случае

сохранились бы только преобладающие фации поймы, представляющие собой результат длительного врезания в размываемый борт. В то же время несимметричная форма долины, определенные следы переслаивания по пологому борту, хорошая сортировка песка, наличие базальных галечников говорят не в пользу предположения об очень кратковременном, селеподобном характере сформировавшего линзу потока. В принципе, существует гипотеза (Твердохлебов, 1989), неплохо согласующаяся со структурой линз – возникновение их при прорывах прирусловых валов крупных рек. Имеется лишь одно, существенное на наш взгляд, возражение: столь широкое распространение прорывных структур должно быть коррелировано с еще более широким распространением заполненных песчаным аллювием нормальных речных долин, откуда мог бы транспортироваться песок для заполнения русел прорывов. В действительности геологические тела, которые могли бы интерпретироваться как длительно существовавшие крупные аллювиальные структуры, крайне редки – например, в районе Котельнича известен протяженный и относительно мощный прослой песка, но по масштабу он явно "слабоват" для многочисленных линз в непосредственной близости и в тех же отложениях, тем более, что даже по цвету песок долины отличается от песка линз. Преобладающими фациями для второй половины перми Восточной Европы являются красноцветные слабо известковистые глины и мергеля, локально окрашенные раскисленным железом в голубые и зеленоватые тона, иногда с прослоями калькретов и линзами хемогенных известняков. Возможно, именно эти породы и являются отложениями крайне своеобразных "рек" палеозойского плакката, представлявших собой скорее цепь связанных друг с другом слабопроточных более или менее крупных засоленных разливов и озер ("виэсс"); при изоляции таких водоемов преобладала хемогенная садка, в норме отлагались тонкие породы маршей, при длительном субаэральном существовании которых при сильной инсоляции шли процессы каличезации. Линзы же, возможно, представляют собой русла астатичных потоков, возникавших в связи с усилением поступления воды сезонного (или непериодического) характера. Такие потоки сформировали бы в современных условиях обычные, может быть, с непостоянным водотоком русла стандартного строения. В своеобразной же обстановке палеозойского плакката, практически не встречая на пути сопротивления в полужидких глинистых отложениях, не закрепленных растительным ковром, и на мелководьях "виэсс", потоки могли иметь очень значительное протяжение. По мере ослабления притока воды они иссякали, русла заполнялись терригенным материалом из предгорных областей Палеоурала, и в следующий сезон могло использоваться то же русло (в районе Котельнича известна линза явно неоднократного генезиса), либо с той же легкостью возникало новое. Видимо, в первом приближении линзы можно рассматривать как отложения своеобразных очень протяженных непостоянных дельтовых рукавов рек с

короткими, только в области ближайших предгорий, собственно руслами. По типу седиментогнеза такие образования, действительно, могут рассматриваться, в зависимости от времени существования, либо как русла дельтовых рукавов, либо прорывные русла. При прохождении такого потока через территорию "виэссы" возникает картина, которую И.А. Ефремов вполне справедливо называл "подводной дельтой" (Ефремов, 1950).

В такой сложной обстановке взаимодействия моря, мелководных "виэсс" и различного типа астатичных водоемов и водотоков и образовались основные местонахождения тетрапод в позднепалеозойских отложениях Восточной Европы. Исчезновение "виэсс" в конце перми имело следствием отсутствие в триасе связанных с ними местонахождений и широко распро-страненных ранее по площади красных мергелей и линз "подводных дельт".

Местонахождения тетрапод детально анализированы в специальной статье (Твердохлебова, Твердохлебов, Чудинов, 1989) и выделены по обстановкам осадконакопления следующие основные типы:

1. Дельтовый. Разделен по типу осадконакопления на:
 - а) дельтовой поймы;
 - б) русел дельтовых рукавов и, возможно, аллювия;
 - в) русловых прорывов дельтовых рукавов.
2. Пересыхающих водоемов.
3. Озерных равнин морских побережий.

Последние два типа представлены относительно немногочисленными местонахождениями, в определенной мере имеют современные аналоги и сравнительно легки для интерпретации. Все же следует отметить, что местонахождения этого типа значительно различаются между собой. Так, если в Шихово-Чирковском местонахождении костеносный горизонт представлен светлым хомогенным известняком и остатки тетрапод сильно мацерированы, и многочисленны остатки рыб, то в местонахождении Котельнич, отнесенном авторами к тому же типу, в красной слабо известковистой породе встречены преимущественно целые скелеты тетрапод, и остатки рыб неизвестны. Это показывает возможность, и даже необходимость дальнейшей детализации при изучении генезиса местонахождений данных типов. Наиболее сложен по всем параметрам распространенный "дельтовый тип" – здесь объединены самые различные по генезису местонахождения, связанные со сложной обстановкой осадконакопления на палеозойском плаккате, о чем говорилось выше, и, конечно же, требуется значительная работа по конкретизации обстановок и выяснению деталей генезиса конкретных групп местонахождений.

Второй существенный аспект в изучении местонахождений – анализ остатков тетрапод, обнаруженных в них. В интересующем нас плане прежде

всего важен не только списочный состав групп в основных местонахождениях, что обычно приводится в каталогах (Ефремов, Вьюшков, 1955; Твердохлебова, 1976), но и соотношения остатков различных групп в ориктоценозах. Именно эта необходимость и привела к созданию специального каталога (Ивахненко и др., 1997).

При сопоставлении конкретных местонахождений необходимо учитывать, или хотя бы приблизительно оценивать, степень перемещенности остатков форм, входящих в ориктоценоз. Разумеется, для тетрапод практически нельзя говорить о строго автохтонных составляющих ориктоценоза; под автохтонными следует понимать элементы, для которых с той или иной степенью уверенности можно говорить об отсутствии значительной транспортировки и захоронении в области, территориально примерно соответствующей экотопу. Под субавтохтонными – ориктоценозы с явным преобладанием автохтонной составляющей, субаллохтонными – с преобладанием аллохтонной, и аллохтонными – с захоронением всего ориктоценоза в области, явно не соответствующей территории экотопа составляющих элементов. При этом для автохтонной группы следует сделать оговорку: вмещающие ориктоценоз породы не обязательно должны быть осадками, образовавшимися в области распространения экотопа – например, для пойменных озер, захоронения в которых происходят при участии паводкового аллювия; еще более яркий пример – захоронение на низменностях (или маршах) озмерно-морских прибрежий (например, Мезенские местонахождения), когда вмещающие породы являются отложениями, образовавшимися во время быстрых кратковременных трансгрессий и содержат комплекс, в определенной мере, видимо, соответствующий территории, но не обстановке осадконакопления. Автохтонные местонахождения в перми региона чрезвычайно редки, и, как правило, детальное изучение и раскопки всегда выявляют примесь аллохтонного элемента, позволяя говорить лишь об субавтохтонном типе (или автохтонном по доминирующему элементу ориктоценоза). По приведенной выше классификации (Твердохлебова и др., 1989) по месту образования такие местонахождения относятся преимущественно к типам пересыхающих водосмов и озерных равнин морских побережий.

Местонахождения, образовавшиеся, видимо, комбинированным способом – привнос потоками (чаще временными) в более или менее длительное время существовавшие водосмы разных размеров встречаются наиболее часто, и соотношения масштабов потоков и водоемов определяют и соотношения алло- и автохтонных составляющих ориктоценоза. По месту образования преимущественно относятся к подтипу местонахождений дельтовой поймы, дельтового типа.

Крайним случаем является захоронение в отложениях крупных непостоянных водотоков (крупные линзовые структуры), где в аллохтонном захоронении находятся, видимо, практически все элементы ориктоценоза. В силу самой своей природы такие водотоки должны быть значительно опреснены по сравнению с типичными водоемами палеозойского плакката и иметь значительную скорость течения (песок достаточно крупнозернистый и имеет косую слоистость), а, следовательно, эвригалинные или галофобные группы могли использовать эти астатичные водотоки в качестве факультативного экотопа, составляя, таким образом, в определенной мере "автохтонный" элемент в целом аллохтонного ориктоценоза. По месту образования, видимо, соответствуют дельтовому типу, подтипам русел дельт и временных русловых прорывов (по нашему мнению, эти подтипы можно различить лишь в крайних выражениях по времени существования потока). К аллохтонному типу могут относиться и местонахождения других генезисов, например, находки отдельных костей тетрапод совместно с полными скелетами рыб – в водоемах определенных типов тетраподы вообще могли отсутствовать; а так же местонахождения, генезис которых практически исключает наличие автохтонов-позвоночных – например, выбросы береговых валов.

При анализе реальных ориктоценозов следует учитывать ряд особенностей. Прежде всего, в местонахождениях будут встречаться преимущественно остатки гидробионтов, причем различные экоморфы теоретически должны встречаться раздельно (например, рео- и стагнофилы, галофилы и галофобы) однако в аллохтонных местонахождениях могут смешиваться остатки животных из различных экотопов, но, видимо, по степени близости места формирования ориктоценоза к территории распространения конкретного экотопа – в различных соотношениях. Активные эвригалинные хищники могли быть распространены в различных типах экотопов, и на их распределение могут влиять иные факторы, связанные с различными типами местообитаний – например, оптимальные соотношения между количеством потенциальной добычи и конкурентов. Наиболее редко должны встречаться самые наземные формы, однако только редкость встречаемости остатков не может быть критерием наземности, так как столь же редки могут быть в ориктоценозе и жители локально распространенных типов местообитаний – например, мелководных астатичных водоемов. Очень существенной проблемой является и бедность аллохтонных ориктоценозов мелкими формами, даже водными, которые в принципе должны быть фоновыми для большинства местообитаний. Однако вмещающие породы многих наиболее богатых местонахождений – пески, отлагавшиеся в водотоках с достаточно быстрым течением; следовательно, мацерированный мелкий материал мог быть легко вынесен в таких условиях, а оставшийся – механически разрушен песком. Впрочем, нельзя не

учитывать и недостаток внимания, уделявшегося мелким отдельным костям при сборах материала, что и создавало в коллекциях впечатление преобладания в ориктоценозах крупных форм.

В заключение следует отметить тот факт, что изучение генезисов различных типов местонахождений может очень много дать даже для понимания структур сообществ. Так, описанные ниже ориктоценотические группировки тетрапод, отмечаемые для большинства комплексов, в определенной мере явно коррелируются с седиментационным типом местонахождений. Например, Интинское местонахождение связано с угольным месторождением, в Печерском преобладают терригенные песчаники; костеносные слои местонахождений Голюшерминской группировки представлены преимущественно песчаниками или алевролитами, а Шиховочирковской – хемогенными известняками с очень небольшим количеством терригенного материала. Местонахождения Очерской, Ишеевской, Ильинской, Соколовской группировок связаны преимущественно с относительно крупными песчаными линзами, а альтернативных им – как правило, с небольшими линзовидными переслаиваниями песчаников, глин, алевролитов. Можно предположить, что на всем протяжении поздней перми региона местонахождения тетрапод по генезису связаны преимущественно с двумя определенными типами ландшафтов, коррелирующих с основными типами местообитаний, что и определило различия в генезисах местонахождений.

Глава 2

ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

С остатками древних животных перми Восточной Европы люди познакомились, видимо, много столетий назад. Выходящие на поверхность вдоль западных отрогов Уральских гор меденосные осадочные породы разрабатывались населявшими регион племенами по крайней мере с бронзового века. Именно к пропитанным минералами меди песчаным линзам и приурочены здесь отпечатки древних растений и животных. На длительный срок эти и до сих пор богатые месторождения были забыты, но к началу восемнадцатого столетия новой России Петра I понадобилась не привозная, а собственная медь – стратегический металл того времени, металл колоколов, пушек и монет. Именно тогда вспомнили о старых "чудских" шахтах. В первой половине восемнадцатого века разрабатывались буквально тысячи копей в широкой полосе по бывшим Вятской, Казанской, Оренбургской, Пермской губерниям. История этих разработок связана со становлением отечественного горнозаводческого дела, с известными именами династий заводчиков Строгановых и Демидовых, ученых Де Геннина, В.Н. Татищева. При добыче руды из отложений "формации медистых песчаников", или "западноуральской формации", как назывались эти толщи в горной литературе тех лет, часто попадались и кости наземных позвоночных, и во многих записях горных инженеров отмечаются "кости рогатой скотины" или "чудских рудокопов", "пропизанные медной зеленью".

Конечно, эти находки не прошли мимо внимания просвещенных "испытателей природы" того времени, хотя и не могли еще трактоваться надлежащим образом. Наиболее известны, видимо, описания Петра Ивановича Рычкова – географа, историка Оренбургского края; его заметки о восстании Пугачева вошли во второй том "Истории Пугачевского бунта" (Осада Оренбурга. Летопись Рычкова) А.С. Пушкина. В своем "Журнале или дневных записках путешествия капитана Рычкова по разным провинциям Российского государства в 1769 и 1770 году" ученый пишет: "В рудниках... находятся

множество в камень превратившихся костей, дерева, и других вещей, показывающих премудрость природы" (с. 76); "...нашел я две окаменелые человеческие кости... Они не только что окаменели, но, находясь между рудой, насосали в себя исходящих из нее паров, так много, что вместо бывшего в них мозгу в одной находится самая лучшая медная руда, а во внутренности другой видим был зарождающийся хрусталь" (с.101).

Кости ископаемых животных, как "премудрость природы", хранились во многих частных собраниях; например, примечательна коллекция Петра Михайловича Языкова, историка и географа Поволжья, старшего брата известного поэта, друга Пушкина. В его богатой минералогической коллекции было много редкостей, среди них череп пермского животного, описанный Фишером фон Вальдгеймом (Fischer, 1847b) как *Rhinosaurus jasykovii*. Коллекция П.М. Языкова была передана после его смерти в Петербургский Горный Институт, но этот загадочный и уникальный образец где-то затерялся. Кстати, его мог видеть Пушкин, когда гостил в имении Языкова в 1833 году (именно тогда Петр Михайлович передал Пушкину рукопись капитана Рычкова).

Первые научные описания остатков тетрапод из медных песчаников были опубликованы Стефаном Куторгой (Kutorga, 1838) – *Brithopus priscus*, *Orthopus primaeus* и *Syodon biarmicum*, как остатков древних "толстокожих" (*Edentata*). Казалось бы, такие определения должны вызывать сейчас только улыбку, но – это были первые в истории палеонтологии описания терапсид, которые в настоящее время морфологически и филогенетически признаются более близкими к млекопитающим, чем к рептилиям, где они помещены в ряде современных справочников. Учитывая, что к тому времени уже были известны лабиринтодонты (их относили тогда к рептилиям), плезиозавры, ихтиозавры, фтиозавры и динозавры, столь точное определение весьма фрагментарного материала заслуживает почтительного уважения. *Syodon* (экз. ЛГУ, № 140/1), верхнечелюстной клык характерной формы, позже был идентифицирован с более полными находками. *Бритопус* хранился в частной коллекции графа Демидова Сан-Донато, был передан в Санкт-Петербургское императорское минералогическое общество для изучения, и в нашей коллекции имеется только слепок. *Ортопус* находился в коллекции некоего Розенберга, и сохранился до наших дней (ПИН, № 1954/53). Оба образца найдены в рудниках Пермской губернии, точное место находки не известно.

Несколько позже Фишер фон Вальдгейм (Fischer, 1841) опубликовал описание небольшой челюсти, к сожалению, так же не сохранившейся до наших дней – *Rhopalodon wangenheimi*; к этому времени появились заметки В. фон Квалена, директора медсплавильных заводов Уфимской губернии, с упоминанием "головы ящера" – *Saurier Kopf* из Ключевского рудника (Qualen, 1840; 1845; Квален, 1841). Г. Фишер (Fischer, 1845, S. 540–543) по рисунку в

работе Квалена (Qualen, 1845, S. 389–416, taf. 7) описал этот образец как особый вид рода *Rhopalodon* – *Rh. murchisoni*. Затем был описан еще один фрагмент черепа из того же местонахождения, по мнению Фишера, принадлежащий тому же виду, но позволивший обосновать его особую родовую принадлежность: животное представляется "диким и прожорливым, для которого подходит имя *Dinosaurus*" (Fischer, 1847a, S. 264). Эйхвальд (Eichwald, 1848a) показывает принадлежность обоих фрагментов одному черепу, но описывает его под названием *Rhopalodon murchisoni*, поскольку, по его мнению, название *Dinosaurus* преокупировано Р. Оуэном для группы мезозойских ящеров – *Dinosauria*, хотя в действительности это не является основанием для признания невалидным родового названия. Оригинал *Dinosaurus murchisoni* был доставлен в Московское Императорское Общество испытателей природы для изучения, а затем оказался в коллекции герцога Максимилиана Лейхтенбергского в Санкт-Петербурге. До наших дней сохранился лишь слепок (ПИН, № 296/ 1,2). В то же время Фишер фон Вальдгейм опубликовал описание (Fischer, 1842) не изображенного им и не идентифицированного до сих пор фрагмента плечевой кости под названием *Eurosaurus*, а майор фон Квален отметил находку в Ключевском руднике части позвоночного столба с 11 ребрами (Qualen, 1844) и описал очередные две "головы ящеров" (Qualen, 1847). Одна из них была переписана позже (Eichwald, 1848b) как *Zygosaurus lucius* – первый лабиринтодонт Восточной Европы, а вторая – (Meyer, 1857) как *Melosaurus uralensis*. В *Lethaea Rossica* Эйхвальд (Eichwald, 1860; Эйхвальд, 1861 – русский перевод) под названием *Eurosaurus uralensis* объединил бритопуса и ортопуса Куторги, добавив к ним череп *Melosaurus uralensis*. Критически разбирая работу Эйхвальда, Мейер (Meyer, 1866), решил, что *Eurosaurus* Фишера – это описанные Куторгой *Brithopus* и *Orthopus*, хотя в статье Фишера (Fischer, 1842) сказано, что основой описания послужил образец, найденный майором Вангенгеймом фон Кваленом в Дурасовском руднике. Мейер, критикуя Эйхвальда за смешение костей различных животных в одном описании, исключает из "*Eurosaurus*" череп мелозавра, но, соединив *Orthopus* и *Brithopus* и присоединив к ним еще некоторое количество малодиагностичных обломков костей из разных местонахождений, описывает все это под названием *Eurosaurus verus*. Разумеется, этот вид не валиден, так как основан на ранее описанных формах.

Упомянутый позвоночный столб (Qualen, 1844 – экз. ПИН, № 1954/10,15) был переизучен Э. Эйхвальдом (Eichwald, 1846; 1848a), и описан под названием *Deuterosaurus biarmicus*; позже (Eichwald, 1860; Эйхвальд, 1861) автор присоединил к описанию часть черепа (ПИН, № 1954/1), также из Ключевского рудника, и по сохранности, и по размерам полностью соответствующего позвоночнику, упомянув возможность принадлежности обоих образцов одному разрушенному скелету.

Следует отметить так же описание английским палеонтологом Уильямом Твелвтризом (Twelvetrees, 1880) очень своеобразного длинномор-дого лабиринтодонта *Platyops rickardi*. Образец, по данным Твелвтриза, хранился в кабинете Т. Рикарда, суперинтенданта Русской Медной Компании, в настоящее время место хранения неизвестно. Название *Platyops* преокупировано (это название, как неправильное написание, было опубликовано в 1840 г. Л. Агассицем для рода *Platops*), и позже было заменено на *Platyoposaurus Lydekker*, 1890.

В конце XIX века известный палеонтолог Генри Сили специально посетил Россию для изучения коллекций пермских тетрапод. В монографии (Seeley, 1894) он переописывает *Deuterosaurus biarmicus*, рассматривая под этим названием и экземпляр Эйхвальда (ПИН, № 1954/1), и новый череп (ПИН, № 1954/20), судя по приведенной этикетке, доставленный В.Г. Ямбиковым, управляющим Каргалинского рудника. Этот образец много позже Ф. Нопча (Nopcsa, 1928) выделил в особую форму *Mpemejosaurus jubilai*, а еще один фрагмент черепа из той же коллекции описал под названием *Uraniscosaurus watsoni*. Кроме того, при изучении материала по *Diposaurus murhisoni* Г. Сили (Seeley, 1894) отождествляет его с *Rh. wangenheimi*, и как принадлежащий этой же форме описывает новый череп (ПИН, № 1954/3).

Однако, несмотря на значительное количество описанного к концу XIX века материала, он весь представлял собой случайные находки, планомерных поисков пока не проводилось. Этот важнейший этап начинается со знаменитых экспедиций профессора Варшавского Университета Владимира Прохоровича Амалицкого в бассейне реки Северной Двины. Подробное описание этих удивительных экспедиций можно найти в популярной книге Ю.А. Орлова "В мире древних животных" (1989, М.: Наука). Трудные многолетние поиски увенчались успехом, одна из первых находок – челюсть парейазавра – была продемонстрирована летом 1897 г. участникам Международного Геологического конгресса (Санкт-Петербург) и определение Амалицкого было подтверждено Генри Сили, обрабатывавшего в это время материалы по парейазаврам из перми плато Карру в Южной Африке, и вызвало сенсацию. С 1899 г. Амалицкий проводил планомерные раскопки местонахождения у урочища Соколки на Малой Северной Двине, была собрана всемирно известная коллекция Северодвинской галереи (только парейазавров было найдено 13 скелетов, более 40 черепов и многочисленные отдельные кости). Раскопочные работы в Соколках по масштабам и объему уникальны для палеонтологии России, не превзойдены до сих пор и явились поворотным моментом в истории изучения фаун Российской перми. По найденным материалам Амалицкий к 1916 году подготовил к печати и передал для опубликования в Российскую Академию Наук ряд рукописей, но вследствие трагических событий 1914–1917 гг.

публикация их началась только после смерти автора (1918 г.) специальной Северо-Двинской Комиссией под руководством академика А.П. Карпинского.

В первой рукописи (Амалицкий, 1921а) описано три вида лабиринтодонтов рода *Dvinosaurus* – *D. primus*, *D. secundus*, *D. tertius*. и выделено для них семейство. В позднейшей литературе (например, Huene, 1956) автором семейства указан Д. Уотсон. Но Уотсон (Watson, 1919) выделил семейство *Dwinosauridae*, с приведением краткого диагноза и ссылкой на род *Dwinosaurus* Amalitzky. Однако род с таким названием Амалицким к 1919 году опубликован не был. Отнесение диагноза Уотсона к роду *Dvinosaurus* и соответственная замена рода на *Dwinosaurus* Watson не может быть принята, так как в статье Уотсон (с. 48) ссылается на имевшиеся в его распоряжении фотографии и слепки, но не приводит каких-либо изображений, которые могли бы позволить соотнести его описание точно с родом *Dvinosaurus*, тем более, что в диагнозе наряду с признаками, общими для многих лабиринтодонтов (широкий череп, межптеригоидная вырезка, отсутствие базиптеригоидных отростков, форма ключиц), приводит и признаки, не соответствующие диагнозу *Dvinosaurus* – маленькие орбиты и наличие ушных вырезок.

Во второй публикации (Амалицкий, 1921б) описаны как особый подрод *Kotlassia* рода *Seymouria* два скелета и череп, *K. prima* и *K. secunda*.

В третьей работе (Amalitzky, 1922) опубликованы материалы по парейазаврам, горгонопиям и дицинодонтам. Приведены краткие диагнозы четырех видов рода *Pareiosaurus*. При этом Амалицкий отмечает, что описанный им "*Pareiosaurus*" (кавычки Амалицкого, с. 6) рядом признаков отличается от типичного *Pareiasaurus* из Южной Африки, и, возможно, ближе к *Pareiasuchus*. Следовательно, Амалицкий имел в виду особый род *Pareiosaurus*, однако это название было преокупировано (Seeley, 1888). Здесь же описаны два скелета гигантской горгонопии, иностранцевии (*Inostrancevia alexandri*); позже П.А. Православлев (1927а) публикует еще одну рукопись Амалицкого (1913 года) с выделением по этим скелетам двух форм – *f. prima* (экз. ПИН, № 2005/ 1587) и *f. secunda* (экз. ПИН, № 2005/ 1588). Наконец, в той же работе описаны новый тероцефал *Appa petri* (более полное описание в опубликованной позже рукописи 1913 года – Амалицкий, 1927), несколько форм дицинодонтов (*Dicynodon trautscholdi*; *Gordonia rossica*; *G. annae* и *Oudenodon vepuykovi*; без комментариев, приведены только диагнозы и изображения типовых экземпляров), и, как примитивное млекопитающее из отряда триконодонтов, челюсть из Каргалинских рудников под названием *Vepuykovia prima*.

Новых раскопок в начале XX века не проводилось, находки имели случайный характер. Так, в 1908 г. проф. А.В. Нечаев передал для изучения А.Н. Рябинину два отпечатка скелетиков лабиринтодонтов из Кузьминовского рудника. "Один экземпляр был выбит г. управляющим рудниками И.В. Аббе,

другой-же был приобретен у рудокопов г-жей М.П. Потоцкой" (Рябинин, 1911, с. 25). Образцы были описаны как *Discosaurus netschajevi*.

Таким образом, в результате работ В.П. Амалицкого, изучение пермских тетрапод России приобрело систематический характер. На богатейших материалах коллекции проводили исследования такие крупные ученые, как Павел Александрович Православлев, Петр Петрович Сушкин. П.П. Сушкин (Sushkin, 1925) установил родовую самостоятельность *Kotlassia* и выделил род *Karpinskiosaurus*, установив для него особое семейство. Позже (Sushkin, 1926) он уточнил, что в качестве типа *Karpinskiosaurus* рассматривал *Kotlassia secunda*. В этой же работе, в разделе, посвященном морфологии слуховой области, Сушкин наряду с *K. secunda* употребляет название *K. neglectus*, однако без ссылки на конкретный образец, и поэтому название является в настоящее время *nomen nudum*.

П.А. Православлев (1927а) переописывает род *Inostrancevia*, выражает сомнения в необходимости выделения двух форм (*f. prima* и *f. secunda*) *In. alexandri* и по другим экземплярам той же коллекции описывает ряд новых видов – *In. proclivis*, *In. parva*, *In. latifrons* и новый род и вид *Amalitzkia wladimiri*, а так же еще один вид этого рода *Am. annae* (Православлев, 1927б).

Парейазавры из коллекции Амалицкого были переизучены профессором Московского университета Александрой Паулиновной Гартман-Вейнберг (Hartmann-Weinberg, 1930) и обосновано выделение для восточноевропейских форм нового рода *Scutosaurus*.

Новые серьезные раскопки были проведены А.П. Гартман-Вейнберг на берегу Волги, на местонахождении Семин Овраг в 1935–1937 гг. Эта коллекция демонстрировалась ученым на XVII сессии Международного Геологического конгресса 26 июля 1937 г. в Палеонтологической лаборатории МГУ. По новым материалам был описан типичный горгонопс, по мнению А.П. Гартман-Вейнберг (1938), новый вид южноафриканского рода *Arctognathus* (*A. progressus*); позже был переописан А.П. Быстровым (1955) как представитель особого рода *Sauroctonus*. В том же местонахождении было найдено несколько черепов новой формы парейазавра (*Proelginia permiana*: Hartmann-Weinberg, 1937). Два новых вида южноафриканских родов, *Pareiasuchus vjatkensis* и *Anthodon rossicus* (Hartmann-Weinberg, 1937) были описаны из местонахождения Котельнич.

В коллекции Амалицкого А.П. Гартман-Вейнберг (1935) обнаружила часть спинного панциря, по сохранившимся с ним ребрами определенного как принадлежащего *Kotlassia*, и на основании гистологии щитков панциря выделила особый тип строения кости, якобы свойственный сеймуриаморфам ("группа *Progeptilia*"). Переизучая этот материал, Быстров (1940) показал неверность полученных Гартман-Вейнберг данных по гистологии кости, но принадлежность панциря *Kotlassia* не поставил под сомнение, и даже описал

его в специально посвященной котлассии работе (Bystrow, 1944), где свел в синонимику *Kotlassia* и *Karpinskiosaurus* и дал их совместное описание, так что описанная им в работе "*Kotlassia*" объединяет черты обеих форм. А. Ромер (Romer, 1947) выделил даже особое семейство панцирных сеймуриаморфов – *Kotlassiidae*; в настоящее время установлена принадлежность панцирных щитков антракозаврам-хрониозухам.

Поистине новой ступенью в изучении тетрапод перми России стали работы Ивана Антоновича Ефремова. В первых публикациях были проведены ревизии ряда материалов (преимущественно лабиринтодонтов: Efremov, 1932; Ефремов, 1937a; 1937b) и впервые составлены полные списки тетрапод перми Восточной Европы (Efremov, 1940c; Ефремов, 1941). Большое значение для формирования взглядов Ефремова на эволюцию тетрапод сыграло изучение уникальной коллекции из Мезенских местонахождений в Архангельской области. Эти местонахождения были обнаружены в 1933–1934 годах при геологических съемках Я.Д. Зеккелем (1937) и раскапывались Н.И. Новожиловым в 1935 году и Р.Л. Мерклиным в 1937. Ефремовым были описаны отнесенные к примитивным проколофонам *Nyctiphruetus acudens*, *Nycteroleter ineptus* и пеликозавр *Mesenosaurus gomegi* (Ефремов, 1938; Efremov, 1940a). На эти же годы приходится и масштабные раскопки Ишеевского местонахождения в Татарии. Богатые коллекции этого местонахождения дали обширный материал многим ученым – *Ulemosaurus svijagensis*: Рябинин, 1938; *Syodon* (= *Cliorhizodon*) *efremovi*, *Doliosaurus yanschinovi*: Орлов, 1940; 1958; *Tryphosuchus paucidens*, *Enosuchus breviceps*: Конжукова, 1955a.

Но, пожалуй, одну из наиболее любопытных форм – *Lanthanosuchus* – Ефремов описал сам и в результате ее изучения пришел к выводу о необходимости выделения особой группы *Batrachosauria* (Ефремов, 1946), промежуточной между *Amphibia* и *Reptilia*. При раскопках 1934–1935 гг. в Ишеево были найдены обломки черепных костей со своеобразной скульптурой, названные Ефремовым без описания *Lanthanosuchus qualeni* (Efremov, 1940c; Ефремов, 1941). При раскопках 1939 г. был взят монолит с неполным скелетом (позже ставшим типом *Doliosauriscus*), в котором препаратор М.Ф. Лукьянова и обнаружила целый череп, по своеобразной скульптуре отождествленный с ранее найденными фрагментами и описанный как *Lanthanosuchus watsoni*. При этом (Ефремов, 1946, с. 625) пишет, что в коллекции есть образец (ПИН, № 157/209), по форме кости не соответствующий ни одной детали черепа, и за ним сохраняется название *L. qualeni*. Однако последующие находки показали, что этот образец – часть угловой кости нижней челюсти, почему и не соответствовал костям кальвариума, бывшего в распоряжении Ефремова. Эта небольшая по объему статья Ефремова ("О подклассе *Batrachosauria*...", 1946) сыграла огромную роль в преодолении шаблонного отношения к жестким

рамкам амфибий и рептилий. Пусть сейчас мы иначе смотрим и на положение описанных Ефремовым форм в системе, и на суть процесса формирования рептильного синдрома, но не надо забывать, что впервые было аргументировано наличие групп, морфофизиологически не входящих в общепринятые классы Amphibia и Reptilia. Ведь и по современным представлениям лантанозух, базовая форма для выделения батрахозавров Ефремова, входит в состав хелониаморфов, далеко не по всем параметрам соответствующим рептилиям — например, они имели не-фолидированную кожу.

Любопытным следствием изучения коллекций из Ишеева была "расшифровка" загадочного "пермского млекопитающего" Амалицкого, *Venjukovia prima*. По предварительным данным, Ефремов (1937в, с. 126) пишет: "... обнаружена форма, промежуточная между дейноцефалами, аномодонтами и дромазаврами, названная мной *Muctosuchus*". Далее (Ефремов, 1938), описывая находки из Ишеевского местонахождения, отмечает, что найден неполный череп, который "... удалось абсолютно точно отождествить с загадочной формой из медистых песчаников Каргалинских рудников, описанной В.П. Амалицким как *Venjukovia prima*" (с. 772: название рода написано невсрно, через j, а не у). И далее: "Род *Venjukovia* выделяется мной в особое новое семейство, для которого предлагается название *Muctosuchidae*...". И лишь в последующей работе он (Ефремов, 1940) пишет: "... название *Muctosuchus*, данное мной при предварительном определении... по правилу приоритета должно быть заменено названием В.П. Амалицкого — *Venjukovia*" (с. 65) и приводит диагноз семейства "*Venjukoviidae* fam. nov.", с примечанием, что в работе 1938 г. это семейство было названо *Muctosuchidae*, но так как "... род *Muctosuchus* является синонимом рода *Venjukovia*, то и само семейство должно называться сем. *Venjukoviidae*" (с. 68, примечание). Таким образом, родовое название *Muctosuchus* не валидно, так как его описание и указание на типовой вид появляется только как синоним "*Venjukovia*" *invisa* из Ишеевского местонахождения.

Очень большое значение имеет капитальная монография Ефремова (1954), которая практически подвела итог всем разрозненным данным по остаткам тетрапод из пермских медистых песчаников Западного Приуралья. Здесь преимущественно рассмотрены коллекции по диноцефалам и горгонопиям. Изучая материалы по роду *Deuterosaurus*, Ефремов отметил, что "отождествление позвонков и ребер с черепом... произведено Эйхвальдом без всяких доказательств и оснований" (Ефремов, 1954, с. 38), однако включил позвоночник в материал, а в качестве голотипа принял череп ПИН, № 1954/1. В действительности голотипом является позвоночник (экз. ПИН, № 1954/10), а череп, хорошо соответствующий ему по размерам и сохранности, происходящий из того же местонахождения и так же принадлежащий примитивному

диноцефалу, до получения иных данных, может считаться принадлежащим *D. biarmicus*, как это предлагал позже в ревизирующей работе Чудинов (1983, с. 105–106). Ефремов показал принадлежность обеих фрагментов, описанных Ф. Нопчей (Nopcsa, 1928: *Mnemejosaurus jubilaei* и *Uraniosaurus watsoni*) одному экземпляру, и включил их в состав *D. biarmicus*, хотя дал для них подробное описание, отметив значительные отличия от "типового", по мнению Ефремова, черепа в строении скуловых дуг и пропорциях височных окон.

Разбирая упомянутые выше работы Эйхвальда и Мейера, Ефремов под названием *Brithopus griscus* объединяет не только оба вида Куторги, но присоединяет к ним череп, описанный Фишером (Fischer, 1845) как *Dinosaurus murchisoni* и ряд других фрагментов костей из различных местонахождений. Далее Ефремов (с. 222), объединив данные по полученному таким образом "*Brithopus*" и описанному ранее *Titanophoneus* (Ефремов, 1938) создает для них новое семейство *Brithopodidae* с весьма расплывчатым диагнозом. Надо отметить, что, сравнивая типовой экземпляр бритопуса, плечевую кость, с плечом титанофонеуса (Ефремов, 1954, с. 226–227), автор приводит столь существенные отличия, что мотивы выделения общего семейства становятся совершенно не ясны. Ефремов основывал диагноз нового семейства на крайне схематичном описании черепа *Dinosaurus murchisoni*, который рассматривал как "тип" *Brithopus*. При этом Ефремов указал (op. cit., примечание к стр. 222) что новое семейство "ранее описано под названием *Rhopalodontidae* (Seeley, 1894, p. 715)... Вследствие того, что *Rhopalodon* не является титанозухом..., семейство переименовано". Естественно, семейство не переименовывается, так как типом *Rhopalodon* является *Rh. wagenheimi*. В действительности семейство "*Brithopodidae*" (*Brithopidae*) может включать только *Br. griscus* Kutorga, 1838 (типовой и единственный образец – дистальная часть плечевой кости примитивного терапсида) и является пока субъективным *nomen dubium*. Еще менее понятно описание Ефремовым здесь же ряда новых видов рода *Brithopus* – *Br. bashkyricus* (голотип – слепок части лопатки) и *Br. ponderus* (голотип – часть плечевой кости – по поводу этого образца Ефремов на с. 233 отмечает только, что кость "... настолько отличается от всех других, что, по-видимому, принадлежала особой форме"). Безусловно, до детального изучения посткраниального скелета примитивных терапсид эти названия останутся в качестве *nomen dubia*. Несмотря на эти и ряд других недочетов, монография, содержащая колоссальный фактический материал, является до сих пор настольным справочником. Среди ряда важных обобщений в работе следует отметить описание "прогоргонопсий, или архаических горгонопсий" (с. 273), основанное на изучении черепа (экз. ПИН, № 1954/3), отнесенного Г. Сили (Seeley, 1894) к роду *Rhopalodon*, и описанному Ефремовым под названием *Phthinosuchus discors* (с. 274–286), как представителя особого семейства

"Phthinosuchidae nov.". Анализ имеющегося материала (Ивахненко, 2000) заставил принять синонимичность *Phth. discors* и *D. murhisoni*, материал по которым происходит из одного местонахождения, и принять приоритетное название *Dinosaurus murhisoni*, но не изменил статуса этой формы, как одной из наиболее примитивных форм среди известных пока горгонопий.

Уже в ранних работах И.А. Ефремова (1937в; 1939) впервые были выделены определенные фауны и сопоставлены со стратиграфическими схемами. Предпринятая под его руководством каталогизация всех известных к тому времени многих десятков местонахождений тетрапод Восточной Европы (опубликовано: Ефремов, Вьюшков, 1955) дала возможность разработать последовательности фаун тетрапод для поздней перми и предпринять глобальные корреляции континентальных отложений нашей перми и иных регионов (Ефремов, 1952). Ефремовым была предложена следующая схема комплексов тетрапод:

0, раннепермский;

I, нижний и II, верхний дейноцефаловые комплексы;

III, по мнению Ефремова, неизвестный переходный комплекс;

IV, северодвинский парейазавровый комплекс.

Дальнейшие исследования (Чудинов, 1969, 1983, 1987; Чудинов, Очев, 1975; Очев, 1976) в принципиальном плане подтвердили верность схемы Ефремова. В результате сформировалось представление о наличии трех основных комплексов – очерского, ишеевского и северодвинского, с приблизительным соответствием низов первого самым верхам пеликозавровых фаун Северной Америки, второго – зоне *Tarinoserphalus* Южной Африки, и третьего – верхним зонам перми Карру.

Значительную роль в изучении пермских тетрапод региона сыграли работы соратников Ефремова Алексея Петровича Быстрова, Елены Дометьевны Конжуковой, учеников Бориса Павловича Вьюшкова, Петра Константиновича Чудинова. Следует особо упомянуть написанную в значительной степени по материалам отечественной коллекции тетрапод перми и триаса, к сожалению, почти забытую книгу профессора Военно-Медицинской Академии А.П. Быстрова "Прошлое, настоящее и будущее человека" (1957, Л.: МедГиз) – своеобразный взгляд блестящего анатома, палеонтолога, врача на эволюцию тетрапод и становление морфотипа человека.

Одним из важнейших открытий этого времени были раскопки крупнейшего местонахождения Очер, предпринятые в 1957–1960 годах П.К. Чудиновым. Раскопки доставили совершенно уникальную коллекцию остатков древнейшего слоя терапсид поздней перми, неизвестного до того времени и

находящегося в интервале между известными раннепермскими фаунами и хорошо изученными гондванскими Южной Африки.

За последние десятилетия были детально переизучены многие старые материалы из богатейших собраний Палеонтологического института и Саратовского Государственного университета, проведен ряд весьма результативных полевых раскопок, доставивших новые коллекции, детально исследованы многочисленные разнообразные по генотипам местонахождения тетрапод, монографически обработаны почти все важнейшие группы тетрапод поздней перми Восточной Европы – брахиопойдные (Шишкин, 1973) и эриопойдные (Губин, 1991) лабиринтодонты, парарептилии (Ивахненко, 1987), низшие терапсиды (Чудинов, 1983) и териодонты (Татаринов, 1974а; 1976). Была выявлена и изучена одна из ключевых групп для биостратиграфии и детализации поздних комплексов – хронизухи; впервые *Jugosuchus licharevi* Riabinin был упомянут в списках фауны парейазавровой зоны как *nomen nudum* (Efremov, 1940c; Ефремов, 1941). Это название далее употреблялось в списках форм (Ефремов, Вьюшков, 1955; Olson, 1957) но рукопись А.Н. Рябинина 1938 года с описанием этой формы была обнаружена в фондах всесоюзного НИГеологического института, подготовлена к печати и опубликована М.А. Шишкиным только в 1962 г (Рябинин, Шишкин, 1962). Необычные панцирные щитки были описаны Б.П. Вьюшковым в кандидатской диссертации, в рукописи "Фауна Пронькинского местонахождения и некоторые вопросы тафономии и стратиграфии верхнепермских отложений Европейской части СССР", отпечатанной на ротапинтере (1950 г., тираж 120 экз.). Отсюда семейство *Chroniosuchidae* вошло в сводку (Ефремов, Вьюшков, 1955), но оно было опубликовано только в 1957 году. Лишь после работ Г.И. Твердохлебовой (1967, 1968) стало ясно что все это одна очень необычная группа поздних аптракозавров (Ивахненко, Твердохлебова, 1980) и монографически они были обработаны В.К. Голубевым (2000).

Существенно пополнились списки форм, изучены диссорофиды, лантанозухи, никтеролетеры, аномодонты-галеопиды, болозавры, примитивные текодонты, скалопозавры и многие другие.

Глава 3

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ КАТАЛОГ ТЕТРАПОД ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА

Построение систематической схемы для ископаемых тетрапод обычно проводится при помощи сравнительноморфологического метода, по выявляемым признакам или структурам, позволяющим сравнивать между собой конкретные формы и группы. Однако морфологическое изучение, как нам кажется, дает возможность не только выявить "апоморфные" и "плезиоморфные" признаки (что делается обычно достаточно интуитивно и предположительно), но и высказать определенные соображения по образу жизни (часто не на меньшем уровне предположительности). Последнее позволяет подходить к ископаемым формам не как к чистым объектам для классификации, но, скорее, как к реконструированию реальных животных, некогда обитавших на Земле. Естественно, такой подход требует учета и времени существования, и места распространения животных, что далеко не обязательно при построении кладистических схем. Не вдаваясь в подробности достоинств и недостатков различных подходов к построению системы, скажем, что именно такой метод нам представляется единственно приемлемым для решения поставленных в данном исследовании задач.

Ниже рассмотрены только те таксоны, для которых известны представители в поздней перми Восточной Европы. Диагностические данные в характеристиках таксонов приведены в тех случаях, когда это оправдано изменениями в системе; при наличии ссылок на автора принимаемой системы используются только сведения, необходимые для дальнейшего анализа эволюции. Данные по местонахождениям см.: Ивахненко и др., 1997. Распространение видов, как правило, соответствует местонахождению типового экземпляра, в случаях более широкого распространения это оговорено особо.

Надкласс Tetrapoda

Обоснование выделения надкласса не является задачей нашего исследования; необходимо лишь привести соображения, положенные в основу принимаемой систематической схемы. Широко принято деление на классы Amphibia, Reptilia, Aves и Mammalia. Не затрагивая соотношений двух последних классов (что так же не входит в тему исследования), остановимся лишь на двух примитивных группах. Очевидно, что деление на амфибий и рептилий соответствует резкому физиологическому отличию у современных групп; при этом один из основных критериев – различия в строении эмбриональных приспособлений. Однако для ископаемых групп этот критерий не годится, так как лишь в немногих случаях и по косвенным соображениям можно предполагать принадлежность группы к анамниям или амниотам. Необходимо выработать какис-то иные морфологические критерии, которые позволили бы построить схему, пусть пока условную, но позволяющую более уверенно определять положение в ней конкретных групп.

Для решения этой ситуации в одной из последних ревизий общей системы примитивных групп тетрапод (Laurin, Reisz, 1995) введен уровень "amniota", разделяющий "амфибий" и "рептилий". Амниоты характеризуются рядом признаков: 1) выход лобной кости к орбите; 2) вогнутый затылочный фланг чешуйчатой кости; 3) наличие развитого трансверсального фланга птеригоида с рядом зубов; 4) округлый затылочный мышцелок; 5) отсутствие лабиринтовой складчатости зубов; 6) передне-верхний наклон центра эпистрофея; 7) перекрывание клейтрумом переднего края скапулокораконида; 8) наличие трех скапулокораконидных оссификаций; 9) наличие астрагала. Как видно из этого набора признаков, он явно не образует расшифровываемого синдрома, а главное, он построен на сопоставлении морфологии групп, априори принятых как "анамнии" и "амниоты". Все многочисленные отступления от этого набора у конкретных форм объясняются как возврат к примитивному состоянию, хотя с тем же успехом могут быть сохранением примитивных кондиций в независимых стволах.

Кроме того, если уж использовать термины, связанные преимущественно с физиологией ("анамнии" и "амниоты", "амфибии" и "рептилии"), следовало бы в первую очередь учесть признаки, которые обычно используются при реконструировании физиологии той или иной группы – но именно эти признаки в данном случае и не работают. Даже наличие водной, имевшей наружные жабры, личинки не является надежным критерием, а для подавляющего большинства примитивных групп личинки не известны вообще. Кроме того, может быть, эмбриональные приспособления ископаемых групп значительно отличались от таковых современных амфибий, по которым они

реконструируются, и столь резкой границы между "анамниями" и "амниотами" для них не было. Одна из черт синдрома современных рептилий – фолдированный кожный покров, а амфибий – мягкая железистая кожа. Но, например, для дискозаврисцид, включенных в состав амфибий, известны отпечатки роговых чешуй, а для никтеролестеров и парейзавров, находящихся выше границы "амниот", предполагается железистая, "лиссамфибийная" кожа (см. Ивахненко, 1979, с. 104).

Поэтому мы принимаем, вслед за Г. Севе-Сёдербергом (Save-Soderbergh, 1934) более нейтральное деление на два таксона – *Batrachomorpha* и *Reptiliomorpha*. Основным критерий разделения – лати- или ангуститабулярность черепа, что соответствует различиям в соотношении эндо- и экзоскелетных структур (см. Ивахненко, 1984), и хорошо согласуется с результатами, полученными Г. Бьеррингом (Bjerring, 1995). Безусловно, надо признать, что это далеко не означает попытки построения более "вертикальной" системы, поскольку обе тетраподные конструкции апоморфны относительно исходной (рипидистиевой), и могли формироваться независимо в разных ветвях. Но использование этого критерия удобно по легко различимому признаку – наличию или отсутствию контакта таблитчатой и теменной костей, и в то же время отражает, на наш взгляд, очень существенные и глубокие отличия групп.

Класс *Batrachomorpha*

Череп с латитабулярной конструкцией – исходно ушную капсулу и затылочное кольцо (точнее, *tectum synoticum* и *tectum posterius*) перекрывает дермальная заднетеменная кость. По объему примерно соответствует *Amphibia auct.* (см. Carroll, 1988), но с исключением *Anthracosauromorpha* и *Seymouriamorpha* (подкласс *Batrachosauria*: Конжукова, 1964), как групп с ангуститабулярным черепом.

В поздней перми Восточной Европы известны представители только подкласса *Temnospondyli*.

Подкласс *Temnospondyli*

Объем подкласса и деление на надсемейства для групп, представленных в Восточной Европе, принимается по: Shishkin et al., 2000.

В поздней перми Восточной Европы известны представители четырех надсемейств.

Образ жизни основных групп батрахоморфных лабиринтодонтов дискусионен до сих пор. Наиболее существенная проблема – уровень наземности. Большинство групп *Temnospondyli* в литературе обычно рассматриваются как "полуводные" или даже наземные формы, в том числе

реконструируются, и столь резкой границы между "анамниями" и "амниотами" для них не было. Одна из черт синдрома современных рептилий – фолдированный кожный покров, а амфибий – мягкая железистая кожа. Но, например, для дискозаврисцид, включенных в состав амфибий, известны отпечатки роговых чешуй, а для никтеролетеров и парейзавров, находящихся выше границы "амниот", предполагается железистая, "лиссамфибийная" кожа (см. Ивахненко, 1979, с. 104).

Поэтому мы принимаем, вслед за Г. Севе-Сёдербергом (Save-Soderbergh, 1934) более нейтральное деление на два таксона – *Batrachomorpha* и *Reptiliomorpha*. Основным критерий разделения – лати- или ангустиабулярность черепа, что соответствует различиям в соотношении эндо- и экзоскелетных структур (см. Ивахненко, 1984), и хорошо согласуется с результатами, полученными Г. Бьеррингом (Bjerring, 1995). Безусловно, надо признать, что это далеко не означает попытки построения более "вертикальной" системы, поскольку обе тетраподные конструкции апоморфны относительно исходной (рипидистиевой), и могли формироваться независимо в разных ветвях. Но использование этого критерия удобно по легко различимому признаку – наличию или отсутствию контакта таблитчатой и теменной костей, и в то же время отражает, на наш взгляд, очень существенные и глубокие отличия групп.

Класс *Batrachomorpha*

Череп с латитабулярной конструкцией – исходно ушную капсулу и затылочное кольцо (точнее, *tectum synoticum* и *tectum posterius*) перекрывает дермальная заднетеменная кость. По объему примерно соответствует *Amphibia auct.* (см. Carroll, 1988), но с исключением *Anthracosauromorpha* и *Seymouriamorpha* (подкласс *Batrachosauria*: Конжукова, 1964), как групп с ангустиабулярным черепом.

В поздней перми Восточной Европы известны представители только подкласса *Temnospondyli*.

Подкласс *Temnospondyli*

Объем подкласса и деление на надсемейства для групп, представленных в Восточной Европе, принимается по: Shishkin et al., 2000.

В поздней перми Восточной Европы известны представители четырех надсемейств.

Образ жизни основных групп батрахоморфных лабиринтодонтов дискусионен до сих пор. Наиболее существенная проблема – уровень наземности. Большинство групп *Temnospondyli* в литературе обычно рассматриваются как "полуводные" или даже наземные формы, в том числе

Archegosauroida и Eryopoidea (см. Bystrow, 1947, p.148: "the xerophilous labyrinthodonts"; Конжукова, 1955а, с. 78–79: "полуводные адаптации"; Конжукова, 1956, с. 37; и др.), что базируется преимущественно на гистологическом строении покровных костей черепа (А.П. Быстров) или относительных размерах "ушной вырезки" и слабого развития отпечатков каналов сейсмодатированной системы (Е.Д. Конжукова), а так же на некотором количестве иных черт строения неясного значения (анализ мнений см.: Губин, 1991, с. 114–117).

Изучение строения покровных костей крыши черепа ряда лабиринтодонтов (батрахоморфных и сеймуриаморфных: Ивахненко, 1987, с. 102–105) не выявило каких-либо существенных отличий в их строении, и позволило высказать гипотезу о наличии у ряда групп лабиринтодонтов, имевших характерную ячеисто-гребнистую скульптуру поверхности покровных костей, рогового покрова. В ряде случаев это предположение подтверждается сохранением отпечатков роговых чешуй (Romer, 1947; Boy, 1978; Ивахненко, 1987). Эти данные, казалось бы, должны подтверждать гипотезу "ксерофильности" анализируемых групп, однако могут свидетельствовать как раз об обратном – специфический непроницаемый покров может спасти не только от пересыхания на суше, но и от неблагоприятного химизма среды при жизни в воде с повышенным содержанием солей (практически эвригалинность: см. De Grauw, 1989). Именно с такой гипотезой хорошо согласуется редукция роговых чешуй у взрослых особей некоторых *Discosauriscinae* (Ивахненко, 1981, 1987).

Наземному, даже амфибиотическому образу жизни противоречит реконструкция механизма дыхания для лабиринтодонтов ряда групп (*Eryopoidea*, *Melosauridae* и др.). Наличие рогового покрова явно сильно затрудняло кожное дыхание или делало его невозможным. Двухголовчатые ребра, с головками, расположенными почти друг под другом и сильно развитым *gros. uncinatus* образуют скорее жесткую бочку, нежели подвижную конструкцию реберного дыхания. Однако плечевой пояс имеет очень своеобразное строение – это жесткая рама из ключиц и межключицы, сближенная с затылочным краем черепа. Прескапулярные отростки ключиц высоко подняты вверх, а широкая вентральная пластина, сложенная длинным передним отростком межключицы и подстилающими его плоскими телами ключиц, далеко вдается в подъязычную область (например, у платипозавра занимая почти всю наиболее широкую заднюю треть неба). Возможно, дыхание осуществлялось "нагнетающим насосом" при помощи качательных движений всей рамы плечевого пояса, что вызывало расширение ротовой полости за счет отведения вниз вентральной пластины плечевого пояса. Эти движения могли осуществляться аналогами стерноклейдомастоидных мышц, прикреплявшихся к хорошо развитым гребням на клейтруме и прескапулярном отростке ключицы и гребне на постероventральной поверхности *apex cogni* таблитчатой кости

(часто интерпретируемому как место прикрепления депрессора). Разумеется, такие движения практически исключены при передвижении по суше, но возможны при нахождении во взвешенном состоянии в воде. Может быть, появление в эволюции большинства групп батрахоморфных лабиринтодонтов "открытого" нёба (сильное увеличение межптеригоидных вырезок) связано с расположением здесь, в средней части нёба, мембран, покрытых толстым слоем сильно васкуляризованной ткани, которая играла роль дополнительных "легких", расположенных перед нагнетающим насосом, а не позади него, как обычные легкие. Как известно, роль тканей полости рта в дыхании современной лягушки достаточно велика.

На наш взгляд, вряд ли подтверждает наземность образа жизни и строение так называемой области "среднего уха" лабиринтодонтов. Строение костных структур среднего уха внешне очень схоже с таковым современных Анига (Татаринов, 1962; Шишкин, 1973) и вполне допустимо предположение о сходстве функционирования, но при условии доказанности существования в "ушной" вырезке барабанной перепонки или ее ближайших аналогов, а главное, при отсутствии желобов на покровных костях крыши черепа, всегда интерпретируемых как отпечатки каналов сейсмодатчиковой системы: совместное существование двух столь диаметрально противоположных по отношению к среде органов чувств практически невероятно. Однако для таких групп, как Eryopoidea, Archegosauroida, Brachiopoda известны хотя бы местами заметные, но бесспорные отпечатки каналов. Неполное развитие системы каналов может быть не связано с их неплотным прилеганием, а с неразвитием сплошной системы, столь характерной для триасовых капитозавроидов. Наличие скульптуры на покровных костях крыши черепа и широких отпечатков каналов не согласуются с предположением о толстом кожном покрове, куда могли бы "уходить" каналы сейсмодатчиковой системы при факультативном пребывании на суше, а огромные, широко открытые в ротовую полость евстахиевы трубы плохо согласуются с питанием в воде. Затылочный фланг чешуйчатой кости в месте расположения "тимпанальной" части полости среднего уха не несет каких-либо следов *apulus tympani*, он гладкий, несколько заглублен и с ясными отпечатками ветвящихся сосудов. Возможно, здесь располагался специфический раздув сейсмодатчикового канала, дивертикула комиссуры, соединявшей подглазничную и мандибулярную линии, для образования усиленных стероскопических "датчиков" позади глаз. Видимо, этот тканевый мешок механически поддерживался остатком гиомандибулы – удлиненной косточкой, часто жестко связанной с окружающими костными структурами, и обычно интерпретируемой как "слуховая косточка". При переходе к амфибиотическому образу жизни сейсмодатчиковая система, как функционирующий аппарат исчезала, но сохранялись некоторые обрамляющие

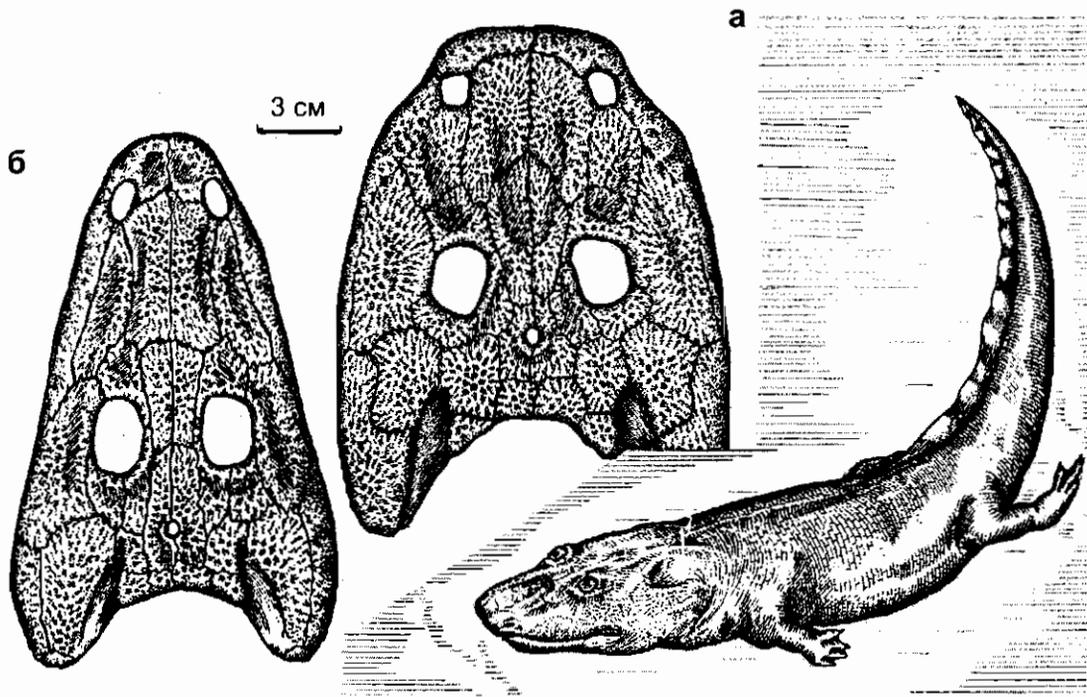


Рис. 1. Eryopidae, Intasuchidae: а - *Clamorosaurus nocturnus* Gubin, 1983, череп, по голотипу ПИН, № 1582/1; б - *Intasuchus silvicola* Konzhukova, 1956, череп, по голотипу ПИН, № 570/1; в - реконструкция кламорозавра [HbEvIphP] (индекс см. гл. 5).

костные структуры, образуя тимпанальную часть полости среднего уха, а слуховая косточка начинала функционировать в качестве проводника звуковых колебаний (Татаринов, 1962). Практически, при заполнении воздухом оставшихся после редукции сейсмодатчиков полостей конструкция оказывалась преадаптированной к работе в качестве органа слуха, морфологически мало изменившись даже у анур (Bolt, 1985).

Наконец, представители Eryopoidea и Archegosauroida имеют увеличенные клыкообразные нёбные и нижнечелюстные (симфизные) зубы, что явно характеризует их как хищников-макрофагов. Плоские, широкие черепа, почти субвертикальные оси орбит, отсутствие возможности боковых движений головы (см. строение первого шейного позвонка: Шишкин, 2000) не согласуется с возможностью питания на суше.

Таким образом, все группы лабиринтодонтов, имевшие скульптуру покровных костей черепа ячеисто-гребнистого типа и сохранявшие хотя бы следы каналов сейсмодатчиков, будут далее рассматриваться как облигатно-водные.

Надсемейство Eguoroidea Cope, 1882

Примитивные Temnospondyli, распространенные преимущественно в ранней и самом начале поздней перми.

Семейство Eguoridae Cope, 1882

Объем и система семейства принимается по: Губин, 1983. По происхождению эриопиды Восточной Европы связаны с эриопидами Северной Америки (Губин, 1983; 1984). Восточноевропейские представители:

Род *Clamorosaurus* Gubin, 1983 [*Cl. nocturnus* Gubin, 1983: голотип – ПИН, № 1582/1, череп; Респ. Коми, Печора, колл. ПИН, № 1582; уфимский ярус; описание вида см. Губин, 1983, с. 112–114. *Cl. borealis* Gubin, 1983: голотип – ПИН, № 3955/1, череп; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 3955; уфимский ярус; описание вида см. Губин, 1983, с. 114].

Водные рыбаодные хищники средних размеров, череп около 20 см длины, длина тела не менее 80 см. В местонахождениях могут составлять основное число находок (Печера), но заметно уступают *Intasuchidae*, когда последние присутствуют (Инта). Ю.М. Губин (1991) рассматривает *Eguoridae*, с их коротким широким черепом (рис. 1, а) как придонных, затаивающихся рыбаодных хищников.

Семейство *Intasuchidae* Konzhukova, 1956

Объем и система семейства принимается по: Губин, 1984. Семейство морфологически очень близко к предыдущему (Boy, 1993). Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Intasuchus* Konzhukova, 1956 [*Int. silvicola* Konzhukova, 1956: голотип – ПИН, № 570/1, череп; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 570; уфимский ярус; описание вида см. Губин, 1984, с. 118–119].

Род *Syndyodosuchus* Konzhukova, 1956 [*S. tetricus* Konzhukova, 1956: голотип – ПИН, № 570/40, череп; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 570; уфимский ярус; описание вида см. Конжукова, 1956, с. 16–24].

Облигатно-водные рыбаодные хищники средних размеров, череп около 20 см длины, длина тела около 70–80 см. Возможно, по образу жизни несколько отличались от *Eguoridae* – их черепа заметно более узкие и длинные (рис. 1, б). Может быть, различия сводились лишь к глубине или относительным размерам предпочитаемых водоемов; скорее, верно обычно принимаемое мнение о более активном образе охоты.

Надсемейство Archegosauroidea Meyer, 1858

Tempospondyli поздней перми, сменившие близких по жизненным формам Euryoidea. Объем и состав надсемейства и подчиненных таксонов принимается по: Губин, 1991.

Семейство Melosauridae Fritsch, 1885

Melosauridae (Губин, 1991) рассматриваются в качестве ближайших родственников архегозаврид, связанные с ними на низком эволюционном уровне и несколько более примитивные по ряду признаков. Эндемики Восточной Европы, описано пять родов:

Род *Melosaurus* Meyer, 1857 [*M. uralensis* Meyer, 1857 (=Eurosaurus uralensis Eichwald, 1860): голотип – МВ. Ам. 1, череп; Башкортостан, район г. Стерлитамак; нижнеказанский подъярус; описание вида см. Губин, 1991, с. 22. *M. kamaensis* Gubin, 1991: голотип – ПИН, № 683/1, череп; Татарстан, Мамадыш-2, колл. ПИН, № 683; средняя часть казанского яруса; описание вида см. Губин, 1991, с. 23. *M. compilatus* Golubev, 1995: голотип – ПИН, № 4276/60, часть черепа; Удмуртия, Голюшерма, колл. ПИН, № 4276; нижнеказанский подъярус; описание вида см. Голубев, 1995, с. 93–95. *M. platyrhinus* Golubev, 1995: голотип – ПИН, № 161/1, череп; Кировская обл., Шихово-Чирки, колл. ПИН, № 161; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Голубев, 1995, с. 90–93].

Род *Koinia* Gubin, 1993 [*K. silantjevi* Gubin, 1993: голотип – ПИН, № 4416/15, часть нижней челюсти; Респ. Коми, Усть-Коин, колл. ПИН, № 4416; нижнеказанский подъярус; описание вида см. Губин, 1993, с. 99–100].

Род *Konzhukovia* Gubin, 1991 [*K. vetusta* (Konzhukova, 1955) (=Melosaurus vetustus Konzhukova, 1955): голотип – ПИН, № 520/1, череп; Оренбургская обл., Малый Уран, колл. ПИН, № 520; Долиновка, колл. ПИН, № 4273; Ново-Никольское-3, колл. ПИН, № 2729; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Губин, 1991, с. 23–26. *K. tarda* Gubin, 1991: голотип – ПИН, № 1758/253, череп; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Губин, 1991, с. 26].

Род *Tryphosuchus* Konzhukova, 1955 [*Tr. paucidens* Konzhukova, 1955: лектотип – ПИН, № 157/107, часть черепа; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Конжукова, 1955а, с. 31–41. *Tr. kinelensis* (Vjuschkov, 1955) (=Melosaurus kinelensis Vjuschkov, 1955): голотип – ПИН, № 272/52, часть таза; Оренбургская обл., Малая Кинель, колл. ПИН, № 272; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Вьюшков, 1955а, с. 177–179; Губин, 1989, с. 118–119].

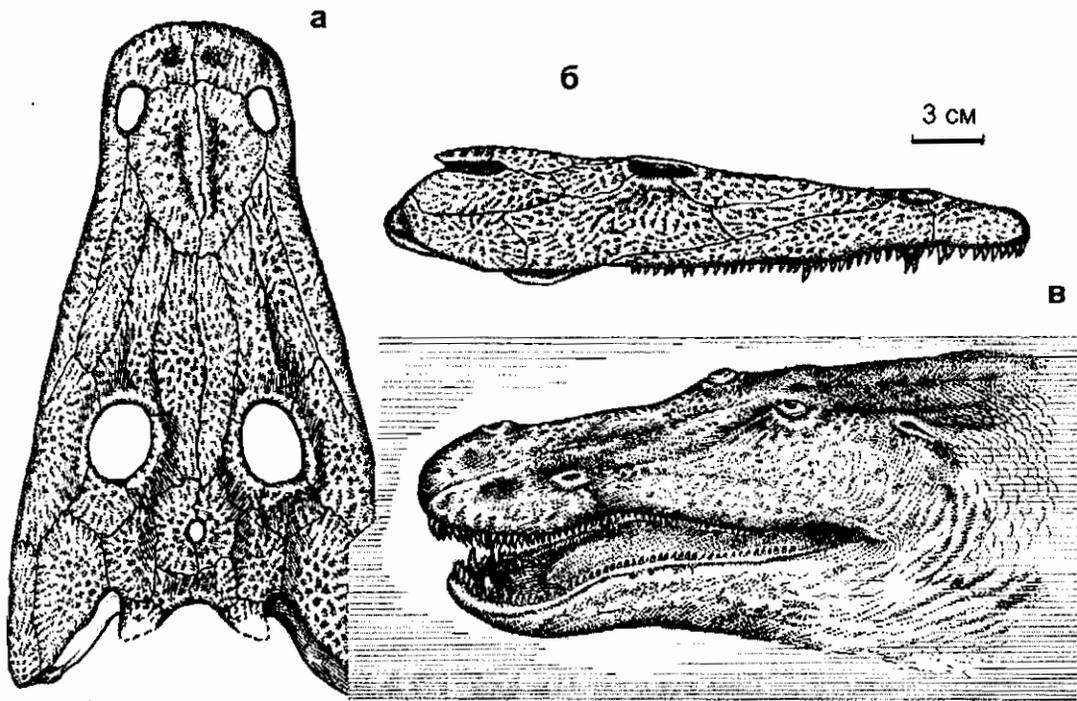


Рис. 2. Melosauridae: а - *Melosaurus kamaensis* Gubin, 1991, череп, по голотипу ПИН, № 683/1; б - *Konzhuukovia vetusta* (Konzhuukova, 1955), череп, по голотипу ПИН, № 520/1; в - реконструкция мелозавра [НбЕвIрhP] (индекс см. гл. 5).

Род *Uralosuchus* Gubin, 1993 [*Ur. tverdochlebovae* Gubin, 1993: голотип – ПИН, № 4405/1, нижняя челюсть; местонахождение: Оренбургская обл., Подгородняя Покровка-2 (колл. ПИН, № 4404); нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Губин, 1993, с. 101–103].

Облигатно-водные рыбообразные хищники от средних до крупных размеров, длина черепа от 15 см (*K. tarda*) до 40 см (*M. kamaensis*), длина тела могла достигать 1,5 м. Остатки этих животных очень часты в местонахождениях, хотя, как правило, это отдельные кости и черепа. Ю.М. Губин (1991) рассматривает *Melosauridae*, с их низким, широким черепом (рис. 2, а, б) как придонных, затаивающихся хищников.

Семейство *Archegosauridae* Meyer, 1858

Высоко специализированная ветвь архегозавров поздней перми, эндемики Восточной Европы, по происхождению связанные с архегозаврами ранней

перми Центральной Европы (Губин, 1991). Восточноевропейские представители:

Род *Collidosuchus* Gubin, 1986 [*C. tchudinovi*-Gubin, 1986: голотип – ПИН, № 1758/334, череп; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Губин, 1991, с. 13].

Род *Platyoposaurus* Lydekker, 1890 [*Pl. rickardi* (Twelvetrees, 1880): голотип – без номера, череп; Оренбургская обл., Рождественский Рудник; казанский ярус или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Губин, 1991, с. 15. *Pl. stuckenbergi* (Trautschold, 1884): лектотип – ПИН, № 49/1, череп; Кировская обл., Акбатыровский Рудник, колл. ПИН, № 49; Большой Китяк, колл. ПИН, № 2255; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; Татарстан, Камские Поляны, колл. ПИН, № 3968; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Губин, 1991, с. 15–19. *Pl. watsoni* (Efremov, 1932): лектотип – ПИН, № 2250/8, череп; Кировская обл., Шихово-Чирки, колл. ПИН, № 2250; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Efremov, 1932, S. 137–144. *Pl. vjuschkovi* Gubin, 1989: голотип – ПИН, № 272/57, правая бедренная кость; Оренбургская обл., Малая Кинель, колл. ПИН, № 272; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Губин, 1989, с. 117–118].

Род *Bashkirosaurus* Gubin, 1981 [*B. cherdyncevi* Gubin, 1981: голотип – ПИН, № 164/70, часть черепа; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Губин, 1981, с. 141–143].

Облигатно-водные рыбаодные хищники средних размеров, длина черепа до 40 см, длина тела более 1,5 м; особенностью группы является резкое удлинение предглазничной части черепа, так что череп по форме очень похож на череп современного гавиала, с характерным расширением на конце морды (рис. 3, а). В местонахождениях остатки животных очень часты, черспа и полные скелеты (рис. 3, б). Ю.М. Губин (1991) рассматривает *Archegosauridae* в качестве подвижных, активных рыбаодных хищников.

Е.Д. Конжукова (1955б, с. 125–126) предполагала "полуводный" образ жизни для такой узкотелой и длинномордой формы, как *Platyoposaurus*, для которой допускалось лишь факультативное пребывание в воде во время питания; вряд ли можно полагать, что лабиринтодонты размножались на суше – но в таком случае, если и питание, и размножение происходило в воде, то непонятно, что делали "полуводные" формы на суше.

Надсемейство *Dissorhoidea* Boulenger, 1902

Очень своеобразная группа преимущественно раннепермских лабиринтодонтов, возможные кандидаты на роль предков *Anura* (Bolt, 1985).

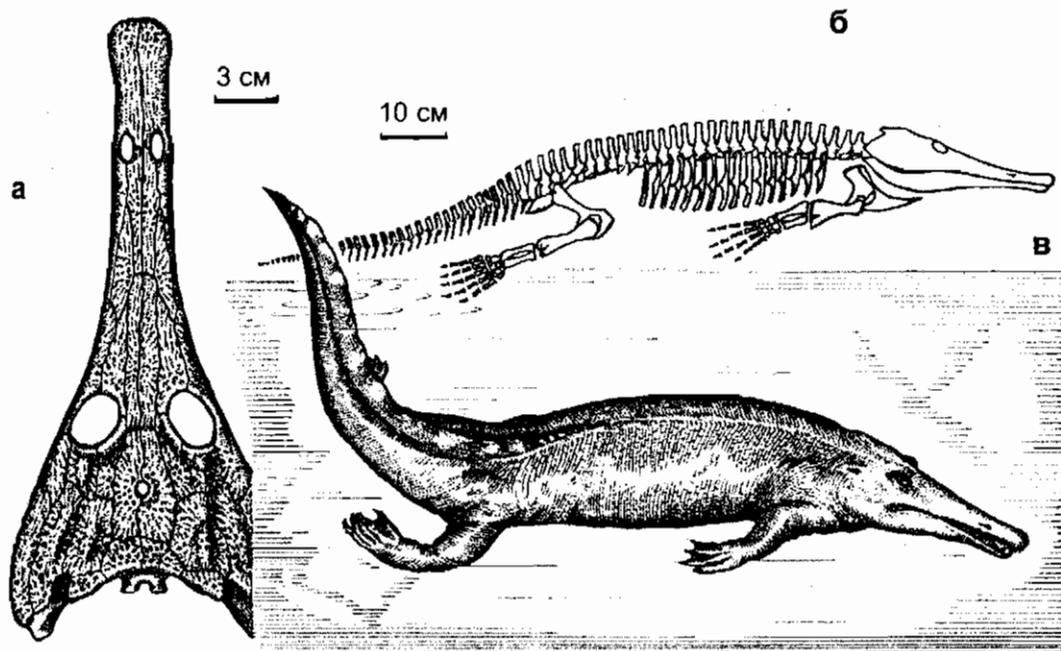


Рис. 3. Archegosauridae: а - *Platyoposaurus stuckenbergi* (Trautschold, 1884), череп, по лектотипу ПИН, № 49/1; б - то же, схема скелета по экз. ПИН, № 164/1; в - реконструкция платиопозавра [НбЕв]рhА (индекс см. гл. 5).

Семейство Dissorophidae Boulenger, 1902

Диссорофиды Восточной Европы близки к крупным, имеющим замкнутую ушную вырезку раннепермским формам Северной Америки (Губин, 1980). Восточноевропейские представители:

Род *Zygosaurus* Eichwald, 1848 [*Z. lucius* Eichwald, 1848: лектотип – ПИН, № 1956/8, слепок черепа; Башкортостан, Ключевский Рудник-1, колл. ПИН, № 1956; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Ефремов, 1937а, с. 18–19].

Род *Kataeops* Gubin, 1980 [*K. acervalis* Gubin, 1980: голотип – ПИН, № 3817/1, череп; Пермская обл., Ерзовка, колл. ПИН, № 3817; Ежово, колл. ПИН, № 1758; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Губин, 1980, с. 83–88].

Род *Iratusaurus* Gubin, 1980 [*Ir. vorax* Gubin, 1980: голотип – ПИН, № 164/300, часть черепа; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Губин, 1980, с. 88–89].

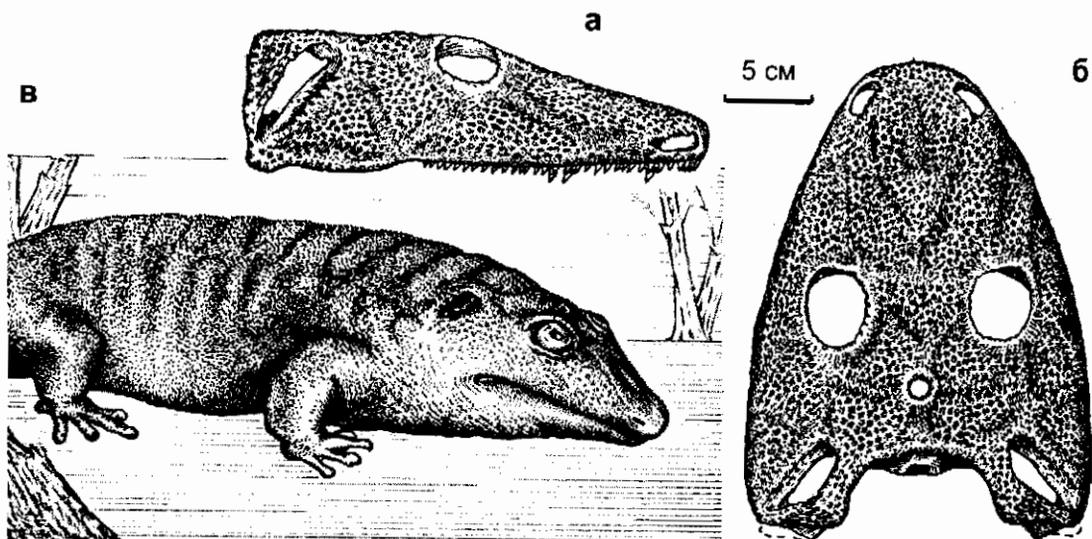


Рис. 4. Dissorophidae: а, б - *Kamacops acervalis* Gubin, 1980, череп, по голотипу ПИН, № 3817/1, экз. 1758/332; в - реконструкция камакопса [АбНрМрг] (индекс см. гл. 5).

Род *Alegeinosaurus* Case, 1911 [Al. sp.: экз. ПИН, № 4416/23, туловищный щиток спинного панциря; Респ. Коми, Усть-Коин, колл. ПИН, № 4416; нижеказанский подъярус; описание см. Губин, 1993, с. 102].

Довольно крупные животные, длина черепа 20–30 см, длина тела могла превышать 1 м. Доссорофид обычно полагают наземными амфибионтами. Это согласуется со своеобразной скульптурой покровных окостенений черепа и тела, представляющей собой грубые извилистые гребни на неровно-бугорчатой поверхности, что может соответствовать мягкой, "лиссамфибийной" коже (Ивахненко, 1987, с. 105). Края орбит и теменного отверстия окружены высокими костными валиками, что подтверждает вывод о достаточно толстой коже. Каких-либо следов каналов сейсмочувствительной системы нет. Район ушной вырезки усложнен (рис. 4, а, б) – разросшиеся таблитчатые кости образуют замкнутую структуру, верхне-передний край несет отчетливый желобок – возможно, след части тимпанального кольца, окружавшего барабанную перепонку или ее функциональный аналог (например, соединительнотканый диск). Вся задняя поверхность тимпанальной полости, образованная передне-боковой поверхностью таблитчатой кости, несет поверхностную скульптуру, следовательно, здесь образуется своеобразный наружный ушной "рупор", имевший функциональный смысл только в системе воздушного звукопроведения. С этим согласуется достаточно узкий, не продвинутый под череп

плечевой пояс и относительно длинные конечности (Williston, 1918). Видимо, при очень плоских, широких черепах этих животных можно предполагать рото-плоточный тип дыхательного аппарата, нельзя исключить и существенную роль кожного дыхания. Для многих крупных форм известен спинной панцирь из широких костных пластин. Остатки диссорофид нередки в местонахождениях соответствующих возрастов, но, как правило, это отдельные единичные кости или черепа. Крупные прибрежно-амфибиотические хищники.

Надсемейство *Brachiopodea* Lydekker, 1881

Объем и состав надсемейства и подчиненных таксонов принимается по: Шишкин, 1973.

Семейство *Dvinosauridae* Amalitzky, 1921

Двинозавры обычно рассматриваются как глубоко и по многим параметрам фетализированные производные раннепермских североамериканских тримерорахид, наиболее близких к *Bothrioserpinae* (Шишкин, 1973, с. 21). Эндемики Восточной Европы, описан один род:

Род *Dvinosaurus* Amalitzky, 1921 [*Dv. primus* Amalitzky, 1921 (= *Dv. secundus* Amalitzky, 1921; = *Dv. tertius* Amalitzky, 1921): лектотип – ПИН, № 2005/39, череп с частью скелета; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; Завражье, колл. ПИН, № 2353; Савватий, колл. ПИН, № 3963; Вологодская обл., Титова Гора, колл. ПИН, № 4545; Чувашия, Вомба-Кассы, колл. ПИН, № 2648; Татарстан, Семин Овраг, колл. ПИН, № 156; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Шишкин, 1973, с. 27. *Dv. egregius* Shishkin, 1968: голотип – ПИН, № 1100/23, череп; Владимирская обл., Вязники-2, колл. ПИН, № 1100; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Шишкин, 1973, с. 46. *Dv. purlensis* Shishkin, 1968: голотип – ПИН, № 1538/18, часть нижней челюсти; Нижегородская обл., Пурлы, колл. ПИН, № 1538; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Шишкин в: Каландадзе и др., 1968, с. 90].

Довольно крупные животные, длина черепа до 20–22 см, длина тела могла достигать 1,5 м. Череп обычно параболический в плане, очень широкий и плоский (рис. 5, а). Наличие крупных клыкообразных зубов на костях нёбного комплекса и в районе нижнечелюстного симфиза характеризует их как хищников, видимо, рыбаодов. Наиболее важная черта – сохранение хорошо окостеневавших элементов жаберных дуг в шейной области, между затылком и узкими ключицами (рис. 5, б), что может говорить о наличии внутренних жабр: предположение о сохранении личиночных наружных жабр (Bystrow, 1938) крайне маловероятно для животных, длина тела которых превышала 1 м. Очень

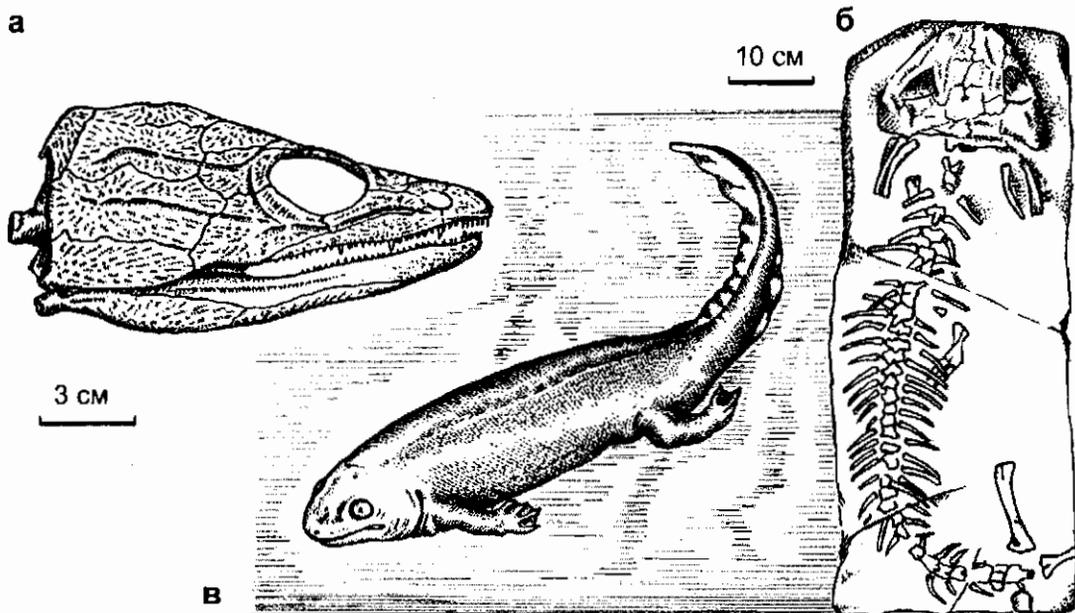


Рис. 5. Dvinosauridae: а - *Dvinosaurus egregius* Shishkin, 1968, череп, по голотипу ПИН, № 1100/23; б - *Dv. primus* Amalitzky, 1921, скелет, по экз. ПИН, № 2005/41; в - реконструкция двинозавра [НвЕвIрhP] (индекс см. гл. 5).

хорошо развиты желоба каналов сейсмодатчиков, тогда как стереоскопических датчиков – "ушных вырезов" – практически нет в связи с сохранением личиночной ориентации квадратных ветвей птеригоидов и неразрастанием назад краев щек (Шишкин, 1973, с. 186–187). Наличие внутренних жабр может соответствовать затаивающемуся образу жизни, без всплывания для дыхания. В местонахождениях являются обычным элементом, полные скелеты очень редки (Соколки), иногда встречаются совместно с *Chroniosuchidae*, но всегда существенно преобладают остатки животных одной из этих групп.

Класс Reptiliomorpha

Череп с ангустиабулярной конструкцией – исходно ушная капсула (*tectum synoticum*) перекрыта задней частью теменной кости, а затылочное кольцо (*tectum posterius*) дермальной заднетеменной костью.

Систематическая схема группы приблизительно соответствует принимавшейся нами ранее (Reptiliformes: Ивахненко, 1987), но деление на классы вряд ли пока рационально, поскольку в альтернативной группе (*Batrachomor-*

pha) такого деления обычно не приводят; оправдать такое разделение могло бы только признание независимого формирования ангустиабулярной конструкции черепа у различных ветвей тетрапод, что вполне допустимо, но пока не доказано. По объему примерно соответствует *Reptilia auct.* (см. Carroll, 1988), но включает *Anthracosauromorpha* и *Seymouriamorpha* (подкласс *Batrachosauria*: Конжукова, 1964), как группы с ангустиабулярным черепом.

В поздней перми Восточной Европы известны представители пяти подклассов.

Подкласс *Parareptilia*

Объем подкласса принимается по: Ивахненко, 1987 (за исключением семейств *Eposuchidae*, *Stephanospondylidae* и *Diadectidae*). Вследствие исключения из парарептилий *Diadectidae* термин *Diadectosauria* заменен на *Cheloniamorpha*. В связи с возможным происхождением *Procolophonomorpha* и *Cheloniamorpha* от *Seymouriamorpha*, принимается разделение парарептилий на три самостоятельных надотряда, при этом "подкласс *Batrachosauria*", нечетко очерченный при первоописании (Ефремов, 1946), не принимается.

В поздней перми Восточной Европы известны представители всех надотрядов.

Надотряд *Seymouriamorpha*

Объем и состав надотряда принимается по: Буланов, 1999, с повышением ранга таксона; соответственно, повышены ранги всех таксонов группы семейства. В основании обеих отрядов находятся очень схожие морфологически группы (*Discosauriscidae* и *Utegeniidae*), которые ранее рассматривались в одном семействе (Кузнецов, Ивахненко, 1981); лишь детальное изучение позволило показать определенные различия (Буланов, 1999), ставящие их в основания существенно разных трендов в эволюции *Seymouriida* (см. характеристики отрядов).

Отряд *Seymouriida*

Основное направление в эволюции отряда – переход к амфибиотическому образу жизни с соответственно существенным изменением дефинитивной конструкции (потеря *Karpinskiosauridae* на взрослой стадии сейсмочувствительной системы; видимо, перестройка слухового аппарата; изменения в посткраниальном скелете). Интересно, что представители североамериканской группы (надсемейство *Seymourioidea*) имеют относительно "наземный" облик – короткий, массивный скелет с относительно длинными конечностями (White, 1939), тогда как восточноевропейские *Karpinskiosauridae* явно вторичноводные.

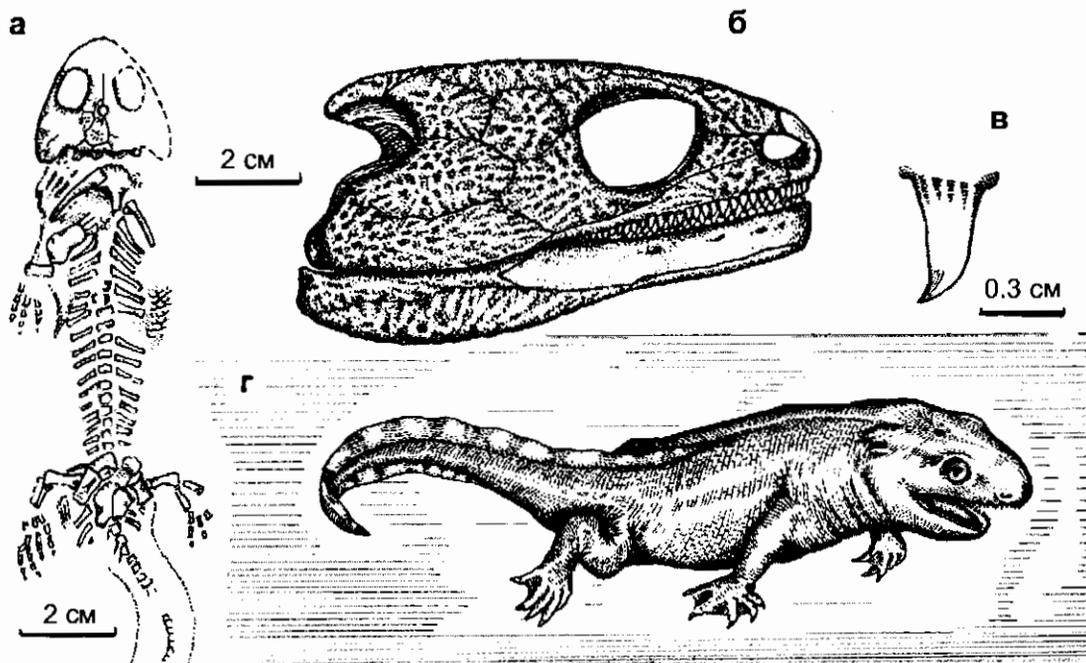


Рис. 6. Discosauriscidae, Karpinskiosauridae: а - *Discosauriscus netschajevi* (Riabinin, 1911), отпечаток скелета по лектотипу ЦНИГР № 1387/1; б - *Karpinskiosaurus secundus* (Amalitzky, 1921), череп, по голотипу ПИН, № 2005/81; в - *K. ultimus* (Tchudinov et Vjuschkov, 1956), верхнечелюстной зуб спереди, экз. ПИН, № 521/104; г - реконструкция карпинскиозавра [НвЕвIрhА] (индекс см. гл. 5).

Надсемейство Karpinskiosauroidea Sushkin, 1925

Семейство Discosauriscidae Romer, 1947

Раннепермская группа, характерная для северного побережья Тетиса (Западная Европа, Средняя Азия, Китай); в поздней перми Восточной Европы описан проблематичный вид западноевропейского рода:

Род *Discosauriscus* Kuhn, 1933 [*D. netschajevi* (Riabinin, 1911)]: лектотип – ЦНИГР № 1387/1, отпечаток скелета; Оренбургская обл., Кузьминовский рудник, колл. ЦНИГР № 1387; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 32].

Мелкие животные, длина тела до полуметра: восточноевропейский *D. netschajevi* – длина черепа 2,5 см, скелета не более 18 см (рис. 6, а). При не удовлетворительной сохранности имеющихся образцов и морфологической близости Discosauriscidae и ювенильной стадии Karpinskiosauridae, не исключе-

на принадлежность вида к последним. Для Discosauriscidae справедливо все вышеизложенное (см. подкласс Temnospondyli) относительно строения кожных покровов и "слухового аппарата", поскольку морфология данных структур практически одинакова. Взрослые особи Discosauriscidae видимо, имели внутренние жабры (Ивахненко, 1987). Кроме дефинитивно сохранявшейся сейсмодатированной системы, имели и электросенсорные органы (Klembaga, 1994). Для азиатских форм (*Ariekanerpeton*) отмечается утрата в онтогенезе чешуйного покрова (Ивахненко, 1981; 1987, с. 125), что может говорить об обитании в пресной воде и усилении кожного дыхания у крупных особей. Челюстные зубы мелкие, многочисленные, остро-конические, имеются небольшие укрупненные "клыки" в пара- и постхоанальных рядах небных зубов. Животные могут интерпретироваться как постоянноводные гидробионты, питавшиеся мелкими водными беспозвоночными.

Семейство *Karpinskiosauridae* Sushkin, 1925

Эндемики Восточной Европы, описан один род:

Род *Karpinskiosaurus* Sushkin, 1925 [*K. secundus* (Amalitzky, 1921) (=Seymouria (Kotlassia) secunda Amalitzky, 1921): голотип – ПИН, № 2005/81, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 33–35. *K. ultimus* (Tchudinov et Vjuschkov, 1956) (=Nycteroleter ultimus Tchudinov et Vjuschkov, 1956; =Kotlassia grandis Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994): голотип – ПИН, № 521/104, зубная кость; Оренбургская обл., Пронькино, колл. ПИН, № 521; Самбуллак, колл. СГУ, № 104В; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 41–42].

Относительно крупные животные, длина черепа до 10 см, тело не менее метра длиной. В местонахождениях остатки животных нередки, наиболее часто встречаются черепа или даже полные скелеты личинок, и, как правило, совместно с остатками Chroniosuchidae. Личинки, имевшие широкий плоский череп и хорошо выраженные желоба каналов сейсмодатированной системы, по строению близки к дискозаврискам (Буланов, 2000). Взрослые особи (рис. 6, б), судя по скульптуре покровных окостенений, сохраняли фолидоз, следы каналов отсутствуют, а ушная область преобразована – слуховая косточка тонкая, короткая, подана вверх, в район ушной вырезки специальными выступами костей периотики вокруг овального окна. Основание слуховой косточки по диаметру меньше овального окна, ее связь с гиоидным бугром квадратной кости только при помощи соединительнотканного тяжа (Ивахненко, 1987). Края ушной вырезки на чешуйчатой кости несут отчетливые глубокие желоба, видимо, говорящие о наличии тимпанального кольца (Твердохлебова, Ивахненко, 1994). Следовательно, можно предполагать наличие сформиро-

ванной системы воздушного звукопроведения через подвижную слуховую косточку. Развитие упомянутых периотикальных структур, поднимающих вверх овальное окно, могло быть связано с усложнением строения евстахиевых труб, уже не открывавшихся широко в ротовую полость, как у лабиринтодонтов. Узкий, отодвинутый от черепа плечевой пояс явно не мог принимать участие в процессе дыхания, как это предполагалось для водных лабиринтодонтов. Однако форма тела – удлиненного, валиковидного, с длинным хвостом, имевшим длинные остистые и гемальные отростки – скорее согласуется с предположением о водном образе жизни. Челюстные зубы (рис. 6, в) заостренно-конические, с резко загнутыми лингвально вершинками, что может говорить о питании относительно мягкой, беспанцирной добычей (которую надо лишь удержать в челюстях) – мелкими рыбами или личинками водных тетрапод. Возможна интерпретация этих животных как активных вторично-водных или облигатно-водных хищников.

Отряд *Kotlassiida*

Основное направление в эволюции группы – сохранение постоянно-водного образа жизни путем неотении (точнее, глубокой фетализации основных структур). Дефинитивно сохраняется параболическая форма черепа, сейсмодатчик, явно не сформирована воздушная звукопроводящая система.

Надсемейство *Kotlassioidea* Romer, 1934

По происхождению связаны с примитивным позднекарбонным-раннепермским семейством *Utgeniidae* (см. Буланов, 1999).

Семейство *Leptorophidae* Ivachnenko, 1987

Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Viarnica* Ivachnenko, 1987 [*V. tchudinovi* Ivachnenko, 1987: голотип – ПИН, № 1581/1, неполный череп; Пермская обл., Вышка, колл. ПИН, № 1581; уфимский ярус, шешминский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 43–46].

Род *Leptoroph* Tchudinov 1955 [*L. talonophora* (Tchudinov, 1955) (= *Rhipaeosaurus talonophorus* Tchudinov, 1955; = *L. novojilovi* Tchudinov, 1955): голотип – ПИН, № 161/72, часть черепа; Кировская обл., Шихово-Чирки, колл. ПИН, № 161; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 39–41].

Относительно крупные животные, длина черепа до 12 см, посткраниальный скелет не описан. Коротко-параболический череп (рис. 7, а) несет

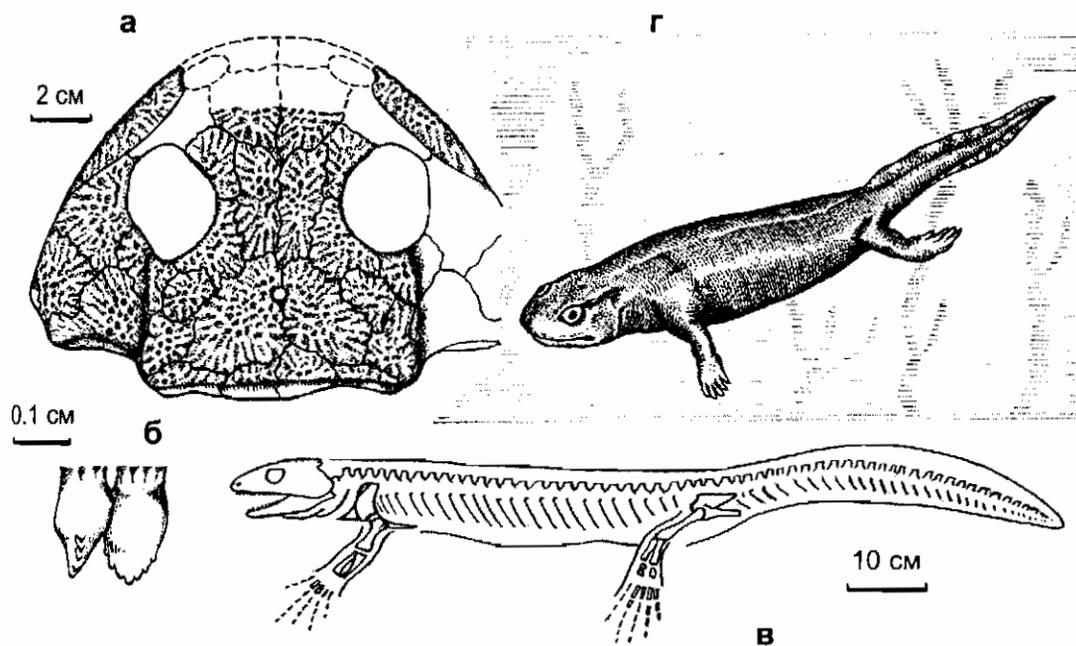


Рис. 7. Leptorophidae, Kotlassiidae: а, б - *Leptorophia talonophora* (Tchudinov, 1955) реконструкция черепа и верхнечелюстной зуб, по голотипу ПИН, № 161/72; в - *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921, скелет, по голотипу ПИН, № 2005/74; г - реконструкция лепторофы [НвЕvАl] (индекс см. гл. 5).

отпечатки каналов сейсмоденситивной системы, хотя иногда выраженные слабо. Челюстные зубы (рис. 7, б) многочисленные, с заостренными зубцами-выступами по краям листовидно-уплощенной коронки (видимо, относительно мягкие объекты питания требовали срезания), небные зубы расположены широкими полосами, пригодными для удержания больших масс мягкой пищи — все это говорит о растительности этих водных животных.

Семейство *Kotlassiidae* Romer, 1934

Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Kotlassia* Amalitzky, 1921 [*K. prima* Amalitzky, 1921 (= *Seymouria* (K.) *prima* Amalitzky, 1921): голотип — ПИН, № 2005/74, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетагарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 36].

Род *Microphon* Ivachnenko, 1983 [*M. exiguus* Ivachnenko, 1983 (= *Raphanodon tverdochlebovae* Ivachnenko, 1987; = *Raphaniscus tverdochlebovae*

sensu: Буланов, 2000): голотип – ПИН, № 3585/31, верхнечелюстная кость; Оренбургская обл., Донгуз-6, колл. ПИН, № 3585; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Буланов, 2000, с. 83–88].

Относительно крупные животные, длина черепа до 15 см, длина тела с очень длинным хвостом не менее 1,2 м. В местонахождениях остатки животных часты, обычно представлены разрозненными костями, кроме коллекции Соколки, где найдено лишь два экземпляра, но один из них – полный скелет (рис. 7, в). Остатки личинок рода *Microphon* в очень богатой коллекции Донгуз-6 составляют не менее четверти образцов. Отличаются от *Leptorophidae* практически лишь иной степенью фетализации и другим спектром питания: челюстные зубы обычно имеют несколько более вздутые коронки с небольшим числом боковых зубцов; нередко в онтогенезе зубчатость уничтожается стиранием. Нёбные зубы так же могут быть не заостренные, а округло-конические (*M. exiguus*). Вряд ли это говорит о склонности к склерофагии (раздавливание редко посаженными зубами мелких объектов, типа листоногих рачков и тому подобного, явно затруднительно), скорее о специфической переработке растительной пищи путем "передавливания". Возможно, это и отличало в действительности позднетатарских *Kotlassiidae* от казанских *Leptorophidae* – выработка механизма хотя бы очень примитивной переработки растительной пищи.

Надотряд *Procolophonomorpha*

Объем и система надотряда принимается по: Ивахненко, 1987, с повышением рангов надродовых таксонов.

Отряд *Procolophonia*

Проколофоны в целом обычно рассматриваются как достаточно высоконаземная группа рептилий, по образу жизни примерно аналогичная ящерицам (см. Efremov, 1940a; Colbert, 1946 и др.). У проколофонов обычно хорошо развито костное углубление позади ноздри, интерпретируемое как место расположения латеральной носовой железы (Ивахненко, 1979, с. 55); при этом отмечается, что в ходе эволюции проколофонов от примитивных никтифруретид углубление железы уменьшается, исчезают и отверстия, видимо, связанных с ней сосудов. Если бы основной функцией железы было выделение секрета, смачивавшего обонятельный эпителий (как это наблюдается у ксерофилов, например, ящериц), в ходе эволюции проколофонов скорее наблюдался бы обратный эффект. Нельзя исключить предположение, что железа, скорее, имела отношение к системе солевыведения. Посткраниальный скелет ранних проколофонов, когда он известен, построен достаточно тяжело, слабо окостеневают "эпифизарные" области костей конечностей, и не только в

сравнении с современными ящерицами или даже анурами, но и примитивными и древними капторинидами. Поэтому представляется более верным рассматривать, по крайней мере примитивных, проколофонов в целом не как экзoаналогов ящериц, а скорее как насекомоядных и всеядных амфибиот, тесно связанных с водоемами, может быть, даже солоноватоводными. Видимо, степень наземности группы возростала в течение триаса, что сделало проколофонов к середине триаса конкурентами настоящих ксерофилов — лепидозавроморфов и в конечном счете привело к вымиранию группы.

Подотряд *Nyctiphuretida*

Примитивные плоскоголовые проколофоны поздней перми — начала триаса. В ревизии (Ивахненко, 1987) южноафриканский род *Owenetta* Broom, 1939 рассматривался в составе семейства *Nyctiphuretidae*, но появление новых работ по его морфологии (Reisz, Laurin, 1991) подтверждает справедливость деления группы на семейства *Nyctiphuretidae* Efremov, 1938 и *Owenettidae* Huene, 1956. В поздней перми Восточной Европы известны только представители первого.

Семейство *Nyctiphuretidae* Efremov, 1938

Никтифуретиды, возможно, сформировались как амфибиотическая группа, близкая по происхождению к лепторофидам (Ивахненко, 1987). Эндемики Восточной Европы, описан один род:

Род *Nyctiphuretus* Efremov, 1938. [*N. acudens* Efremov, 1938: голотип — ПИН, № 158/5, череп; Архангельская обл., Киселиха, колл. ПИН, № 158; Березник, колл. ПИН, № 4608; Карашелье, колл. ПИН, № 4653; Лешуконское, колл. ПИН, № 4609; Нисогора, колл. ПИН, № 4543; Смоленец, колл. ПИН, № 4658; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; Белокурье, колл. ПИН, № 4639; Ближняя Щелья, колл. ПИН, № 4654; Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Дорогая Гора, колл. ПИН, № 4660; Козьмогородское, колл. ПИН, № 4659; Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Усть-Няфта, колл. ПИН, № 3717; Усть-Пёза, колл. ПИН, № 3586; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 49–50].

Мелкие животные, длина черепа до 6 см, длина тела не более 35–40 см. Крыша черепа покрыта мелкими остеодермами (рис. 8, а), что, возможно, связано с развитием фolidоза. В местонахождениях Мезенского комплекса (Архангельская обл.) абсолютно преобладают, составляя до 75 % всех находок, и представлены при этом, как правило, полными скелетами (рис. 8, б) особей различных индивидуальных возрастов (длина черепа от 0,8 см). Анализ морфологии (Ивахненко, 1990б) показывает сочетание признаков (широкие

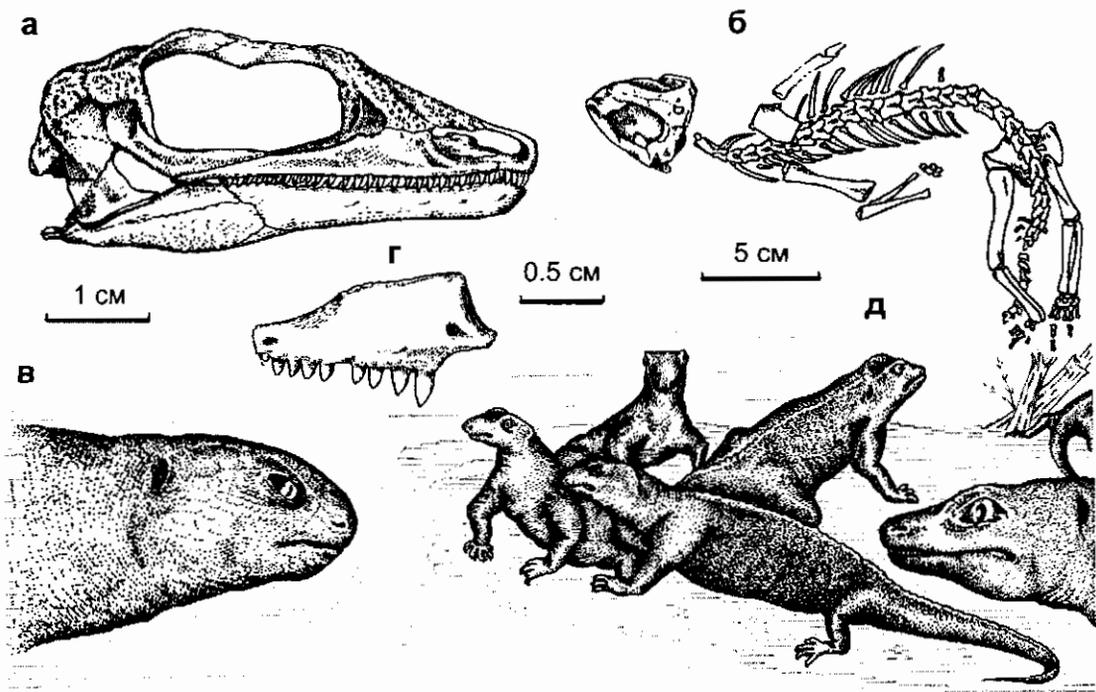


Рис. 8. Nyctiphruetidae, Spondylolestidae: а - *Nyctiphruetus acudens* Efremov, 1938, череп по экз. ПИН, № 158/5, № 162/1; б - то же, скелет по экз. ПИН, № 58/4; в - реконструкция никтифруретов [AbEvAl] (индекс см. гл. 5); г - *Suchonosaurus minimus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994, верхнечелюстная кость, голотип СГУ, № 104В/1326; д - реконструкция сухонозавра [TbNph] (индекс см. гл. 5).

полосы небных и долотовидные челюстные зубы, слабое развитие ушной вырезки и отсутствие полости среднего уха, сильное развитие латеральной носовой железы и др.), позволяющих интерпретировать этих животных как облигатно-наземных, прибрежных обитателей крупного водоема, с факультативно-водным питанием, видимо, водной растительностью, возможно, несколько похожих по образу жизни на современных игуан-амблиринхов.

Подотряд Procolophonida

Высшие проколофоны поздней перми-триаса. Объем и состав подотряда по: Ивахненко, 1987; обоснованные при этой ревизии подсемейства подняты в ранге до семейств. В поздней перми Восточной Европы известны только представители Spondylolestidae.

Семейство Spondylolestidae Ivachnenko, 1979

Бесспорно, происходят от примитивных никтифруретий, однако морфологический разрыв по строению черепа между *Nyctiphruretus* и изученными в этом отношении спондилolestидами больше, чем между последними и *Owenetta*; для Восточной Европы это может означать лишь то, что более прогрессивные высокочерепные *Owenettidae* пока в регионе не найдены. Восточноевропейский представитель:

Род *Suchonosaurus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994 [*S. minimus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1994; голотип – СГУ, № 104В/1326, верхнечелюстная кость; Вологодская обл., Саларево, колл. ПИН, № СГУ, № 104В; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Тврдохлебова, Ивахненко, 1994, с. 124–125].

Очень мелкие животные, длина черепа не более 3 см, длина тела не более 15 см. *Spondylolestidae* из пермских отложений на территории Восточной Европы известны только по фрагментарным остаткам, крайне редким в местонахождениях; однако имеющийся материал позволяет достаточно уверенно говорить об их морфологическом сходстве с хорошо изученными раннетриасовыми формами, и, соответственно, по образу жизни они явно были близки. Эти животные имели, видимо, в определенной степени кинетичный высокий короткий череп с достаточно развитым орбито-темпоральным окном для височной мускулатуры, хорошо развитой системой воздушного звукопроведения через подвижную слуховую косточку. В отличие от триасовых проколофонов, имеющих расширенно-дробящие коронки буккальных зубов, челюстные зубы пермских форм (рис. 8, г) тонкие, уплощенно- или конически заостренные, хватательные – видимо, в рационе питания преобладали наземные беспозвоночные, возможно, преимущественно мелкие беспанцирные насекомые.

Надотряд *Cheloniamorpha*

Самая обширная группа парарептилий, включающая как примитивных, может быть, даже по ряду параметров близких к "лиссамфибиям", пермских *Parerasauria*, так и широко распространенных мезо-кайнозойских *Chelonia*. По морфологии черепа высшие *Parerasaurida* очень близки к черепахам (Ивахненко, 1987); но формирование сплошного фолидоза и костного панциря-"термоса" свидетельствует об очень серьезных физиологических перестройках при формировании черепах, как значительно более ксерофильной группы. Возможно, климатические перестройки начала триаса вызвали одновременно и исчезновение гидрофильных амфибий перми (*Parerasauria*), и формирование ксерофильных *Chelonia* в сухих районах краев плакоров, с чем, видимо, и связан досадный пробел в истории хелониаморф в первой половине триаса.

Отряд *Paraciasauria*

Существенно важной для нас чертой строения группы является наличие очень своеобразной скульптуры покровных костей из круглых неглубоких ямок различных размеров, незакономерно рассеянных по поверхности костей крыши черепа, иногда даже приходящихся на шов между костями. Такая скульптура интерпретировалась нами как связанная с наличием кожных желез, следовательно, с кожей "лиссамфибийного" типа (Ивахненко, 1987, с. 104), что могло свидетельствовать о связи этой группы при формировании с опресненными водоемами.

Подотряд *Nycteroleterida*

Система и объем подотряда принимаются по: Ивахненко и др., 1997. Возможно, к группе должен быть отнесен *Acleistorhinus* Daly, 1969 из ранней перми Северной Америки (Debraga, Reisz, 1996). Однако систематическое положение этого животного пока неясно.

Семейство *Nycteroleteridae* Romer, 1956

По происхождению никтеролетериды могут быть ранним амфибиотическим дериватом примитивных сеймурий, имеющих хорошо развитую, глубокую "ушную" вырезку, короткий, массивный скелет с хорошо развитыми длинными конечностями (см. White, 1939; Berman and al., 2000). Система принята по: Ивахненко, 1997 (подсемейственное деление опущено). Эндемики Восточной Европы, описано три рода:

Род *Nycteroleter* Efremov, 1938 [*N. ineptus* Efremov, 1938: голотип – ПИН, № 158/9, череп; Архангельская обл., Киселиха, колл. ПИН, № 158; Пеза-1, колл. ПИН, № 3706; Усть-Няфта, колл. ПИН, № 3717; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Твердохлебова, Ивахненко, 1984, с. 101–102].

Род *Emeroleter* Ivachnenko, 1997 [*Em. levis* Ivachnenko, 1997: голотип – ПИН, № 2212/92, неполный череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1997, с. 119–120].

Род *Bashkyroleter* Ivachnenko, 1997 [*B. bashkyricus* (Efremov, 1940) (= *Nycteroleter bashkyricus* Efremov, 1940): голотип – ПИН, № 164/3, череп; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Чудинов, 1957, с. 27; Ивахненко, 1987, с. 56. *B. mesensis* Ivachnenko, 1997: голотип – ПИН, № 162/30, череп; Архангельская обл., Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Карашелья, колл. ПИН, № 4653; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; Козьмогородское, колл. ПИН, № 4659; Усть-Пёза,

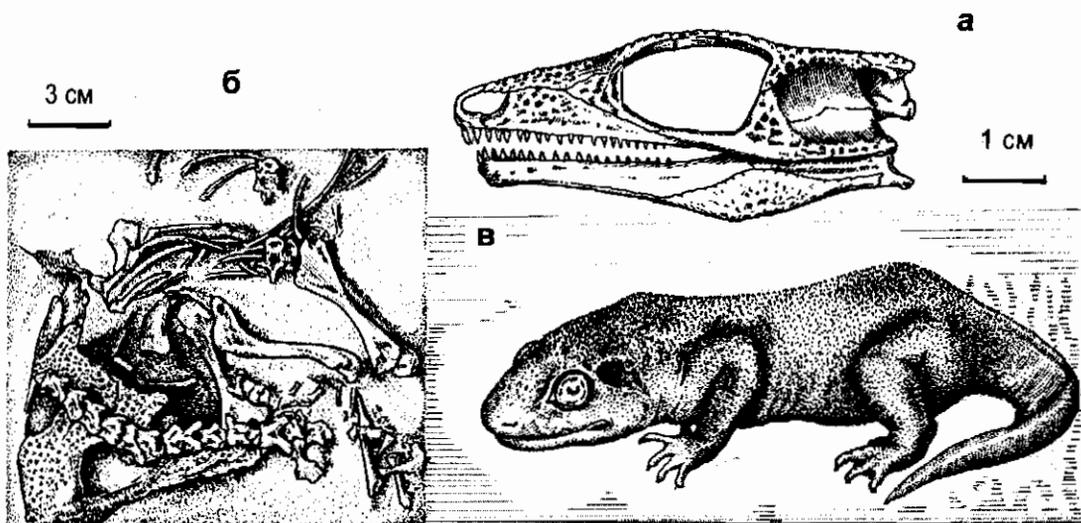


Рис. 9. Nycteroleteridae: а - *Nycteroleter ineptus* Efremov, 1938, череп по экз. ПИН, № 3706/14; б - *Bashkyroleter bashkyricus* (Efremov, 1940), голотип ПИН, № 164/3 (по: Чудинов, 1957, рис. 8); в - реконструкция никтеролетера [AbHrNph] (индекс см. гл. 5).

колл. ПИН, № 3586; Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Белокурье, колл. ПИН, № 4639; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахиенко, 1997, с. 121–122].

Как правило, относительно мелкие животные, длина черепа 5–7 см, посткраниальный скелет неизвестен. Остатки очень редки в местонахождениях, даже в массовых Мезенских коллекциях (Архангельская обл.) их не более 3%. Характерным для Nycteroleteridae является наличие очень крупной, иногда гипертрофированной по размерам ушной вырезки с очень большой тимпанальной частью полости среднего уха (рис. 9, а, б). По наружному обрамлению вырезки иногда заметны следы тимпанального кольца, но ушная косточка никогда не окостеневает. Любопытно, что на надвисочной кости, по передне-верхнему краю ушной вырезки, обычно заметны несколько особенно крупных ямок желез; у очень молодых особей с тонкими костями крыши черепа ямки желез на крыше черепа еще не заметны, однако две такие "паротикальные" ямки большие и глубоко врезаны в кость – может быть, эти железы несли функцию смачивания крупной барабанной перепонки (Ивахненко, 1997, с. 119). Челюстные зубы многочисленные, тонкие, коронки уплощены с боков, слабо выражены передний и задний режущие канты, вершинки несколько загнуты лингвально. Нёбные зубы располагались на узких гребнях, выполняя роль отсекаателей пищи от хоан. Пищей могли служить

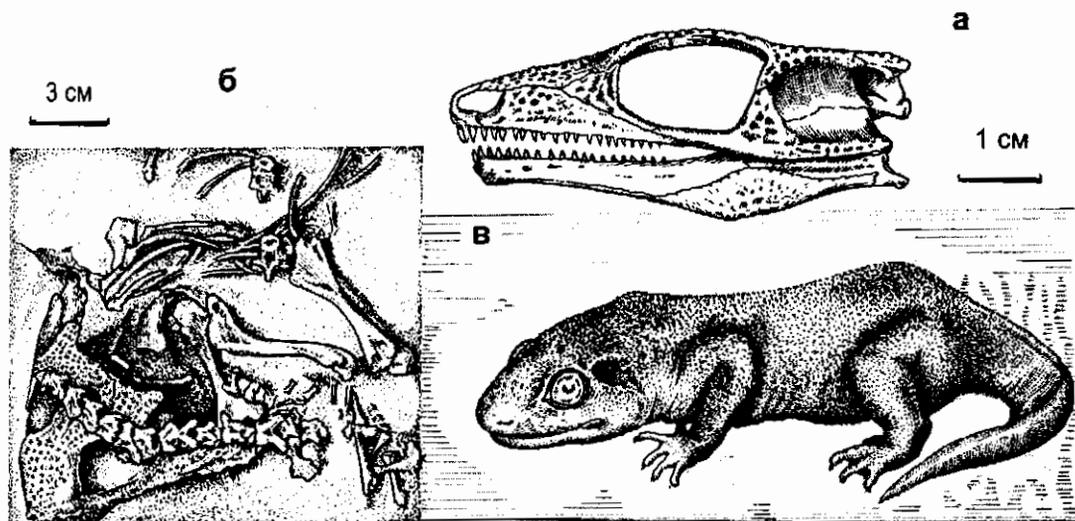


Рис. 9. Nycteroleteridae: а - *Nycteroleter ineptus* Efremov, 1938, череп по экз. ПИН, № 3706/14; б - *Bashkyroleter bashkyricus* (Efremov, 1940), голотип ПИН, № 164/3 (по: Чудипов, 1957, рис. 8); в - реконструкция ннктеролетера [AbHpNph] (индекс см. гл. 5).

колл. ПИН, № 3586; Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Белокурье, колл. ПИН, № 4639; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1997, с. 121–122].

Как правило, относительно мелкие животные, длина черепа 5–7 см, посткраниальный скелет неизвестен. Остатки очень редки в местонахождениях, даже в массовых Мезенских коллекциях (Архангельская обл.) их не более 3%. Характерным для *Nycteroleteridae* является наличие очень крупной, иногда гипертрофированной по размерам ушной вырезки с очень большой тимпанальной частью полости среднего уха (рис. 9, а, б). По наружному обрамлению вырезки иногда заметны следы тимпанального кольца, но ушная косточка никогда не окостеневаает. Любопытно, что на надвисочной кости, по передне-верхнему краю ушной вырезки, обычно заметны несколько особенно крупных ямок желез; у очень молодых особей с тонкими костями крыши черепа ямки желез на крыше черепа еще не заметны, однако две такие "паротикальные" ямки большие и глубоко врезаны в кость – может быть, эти железы несли функцию смачивания крупной барабанной перепонки (Ивахненко, 1997, с. 119). Челюстные зубы многочисленные, тонкие, коронки уплощены с боков, слабо выражены передний и задний режущие канты, вершинки несколько загнуты лингвально. Нёбные зубы располагались на узких гребнях, выполняя роль отсекаателей пищи от хоан. Пищей могли служить

мелкие беспозвоночные, насекомые. Возможно, никтеролетеры обитали на берегах опресненных водоемов, выполняя "экологическую функцию" типа современных лягушек. Гипертрофированное развитие барабанной перепонки могло быть связано с примитивным строением звукопроводящего аппарата и необходимостью иметь хороший слух, что позволяло своевременно спастись в воду при опасности.

Семейство Tokosauridae Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984

Морфологически очень близки к Nycteroleteridae и, безусловно, близки по происхождению; систематические различия преимущественно сводятся к большей относительной высоте черепа и связанному с этим развитию маленького височного окна. Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род Tokosaurus Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984 [*T. perforatus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984: голотип – СГУ 104В/2004, череп; Оренбургская обл., Крымский, колл. СГУ, № 104В; верхнеказанский подъярус; описание вида см. Твердохлебова, Ивахненко, 1984, с. 105–107].

Род Macroleter Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984 [*M. poezicus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984: голотип – ПИН, № 3586/1, скелет; Архангельская обл., Усть-Пёза, колл. ПИН, № 3586) Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Козьмогородское, колл. ПИН, № 4659; Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Дорогая Гора, колл. ПИН, № 4660; Усть-Няфта, колл. ПИН, № 3717; Смоленец, колл. ПИН, № 4658; Нисогора, колл. ПИН, № 4543; Лешуконское, колл. ПИН, № 4609; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 58–60].

Животные различных размеров – очень мелкие Tokosaurus (длина черепа не более 3 см), достаточно крупные Macroleter (длина черепа до 10 см, длина тела до 60 см). Остатки Tokosaurus редки, тогда как Macroleter в коллекциях Мезенских местонахождений (Архангельская обл.) составляет до 12 %, нередко полные скелеты. Ушная вырезка (рис. 10, а, б) широкая и неглубокая, морфологически схожа с таковой проколофонов, что может свидетельствовать о совершенствовании звукопроводящего аппарата. Экологически явно амфибиотические формы, но более наземные относительно Nycteroleteridae, возможно, близкие по образу жизни к современным жабам. Скелет короткий, с относительно длинными конечностями (рис. 10, в). Хищники побережий распресненных водоемов, нанофаги (Tokosaurus) с мелкими однородными конически-заостренными зубами, либо более крупные (Macroleter) с зубами, клыкообразно увеличенными в симфизной области нижней челюсти и в передней части максиллярного ряда.

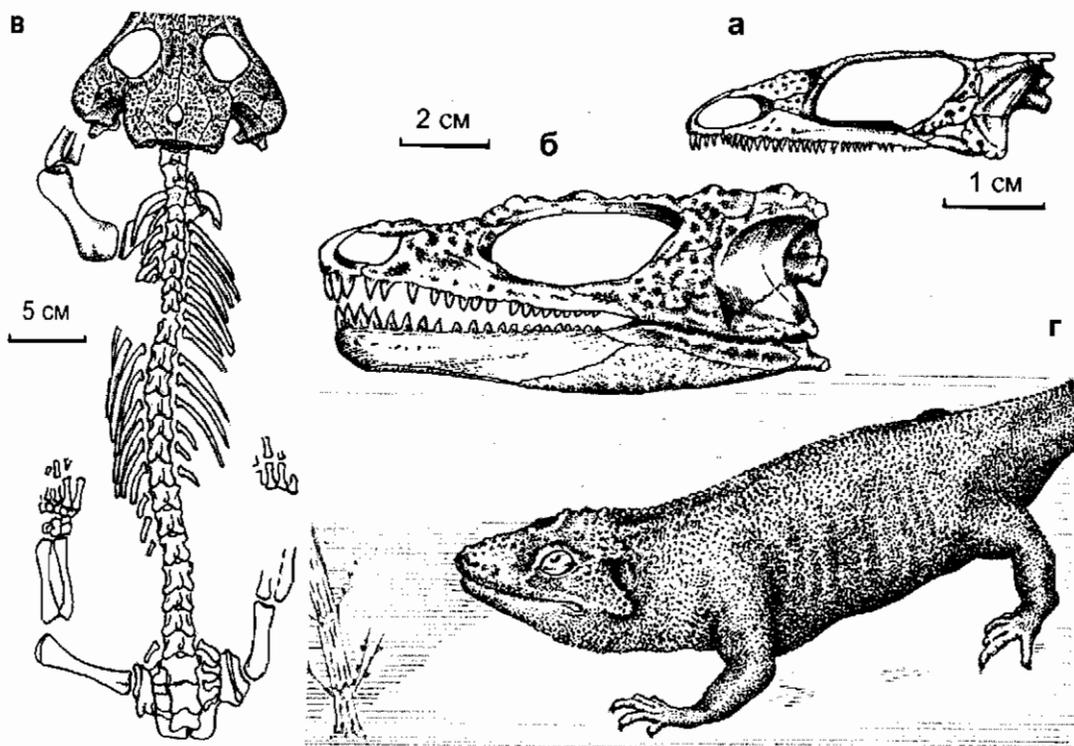


Рис. 10. Tokosauridae: а - *Tokosaurus perforatus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984, череп, голотип - СГУ 104В/2004; б - *Macroleter poezicus* Tverdochlebova et Ivachnenko, 1984, череп, экз. ПИН, № 3706/13; в - то же, скелет голотип ПИН, № 3586/1; г - реконструкция макролетера [AbHрMpr] (индекс см. гл. 5).

Семейство *Lanthanosuchidae* Efremov, 1946

Семейство, безусловно морфологически очень схоже с Tokosauridae, и, видимо, происходит от форм, близких к *Tokosaurus*, с мелкими однородными коническими зубами (Ивахненко, 1987). Эндемики Восточной Европы, описано три рода:

Род *Lanthaniscus* Ivachnenko, 1980 [*L. efremovi* Ivachnenko, 1980: голотип - ПИН, № 3706/9, скелет; Архангельская обл., Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Нисогора, колл. ПИН, № 4543; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1980, с. 90-95].

Род *Lanthanosuchus* Efremov, 1940 [*L. watsoni* Efremov, 1946 (= *L. qualeni* Efremov, 1940): голотип - ПИН, № 271/1, череп; Татаретан, Ишеево, колл. ПИН, № 157, 271; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ефремов, 1946, с. 616-624; Tatarinov, 1972, p. 75-76].

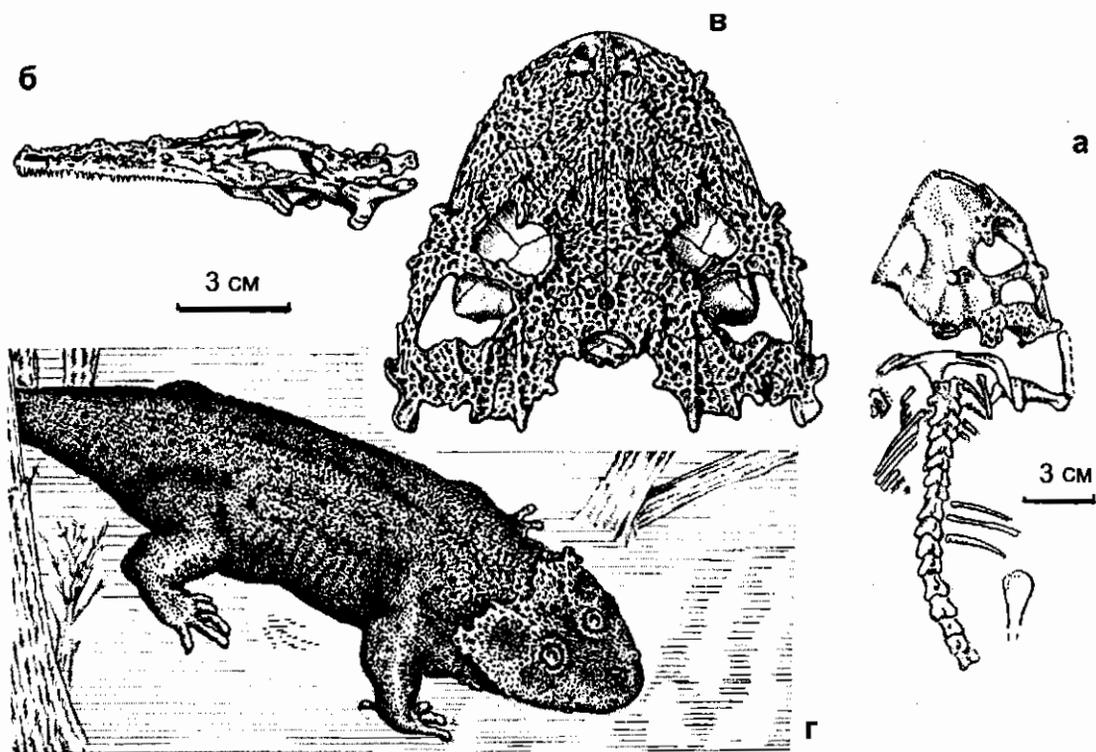


Рис. 11. Lanthanosuchidae: а - *Lanthaniscus efremovi* Ivachnenko, 1980, скелет, голотип ПИН, № 3706/9; б, в - *Lanthanosuchus watsoni* Efremov, 1946, череп, голотип ПИН, № 271/1; г - реконструкция лантанозуха [HbHISph] (индекс см. гл. 5).

Род *Chalcosaurus* Meyer, 1866 [*Ch. lukjanovae* (Ivachnenko, 1980) (= *Lanthanosuchus lukjanovae* Ivachnenko, 1980): голотип – ПИН, № 2793/2, череп; Оренбургская обл., Ново-Никольское-3, колл. ПИН, № 2793; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 68–70. *Ch. rossicus* Meyer, 1866: голотип – не выделен, утерян; Оренбургская обл., Каргалинские рудники; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание см. Каландадзе, Ивахненко, 1984, с. 110–111].

Относительно крупные животные, длина черепа от 7 см (*Lanthaniscus*) до 25 см (*Ch. lukjanovae*), длина тела самых крупных форм, видимо, до полутора метров. Остатки очень редки в местонахождениях, обычно единичны. Имели широкое короткое тело (рис. 11, а) и очень плоский, параболической формы череп (рис. 11, б, в). Небо покрыто сплошной "теркой" шагреневых зубов, ряды которых, радиально расходясь из центров окостенений,

челюстной мускулатуры (очень небольшие аддукторные полости и кальвариума, и, особенно, нижней челюсти). Длинные остеодермальные "рога" в щечных областях, на носовых костях и на угловых нижних челюстях, покрытые роговым чехлом (Ивахненко, 1987, с. 104) могли быть связаны с тактильной сенсорикой, как это известно, например, для рогов бовид или краев клюва водоплавающих птиц.

Для многих форм известен туловищный панцирь (см. Seeley, 1887; 1908; Brink, 1955; Findlay, 1970; Ивахненко, 1987), в виде остеодерм, располагавшихся вдоль низких остистых отростков позвонков (невральный ряд) и в один ряд по бокам туловища (маргинальные ряды), иногда имелся шейный (загрявковый, нухальный) щит из многоугольных пластинок, обычно соединенных друг с другом зубчатыми швами, и мелких конических остеодерм вокруг ушной области. На остеодермах имеются округлые вдавления или вырезки (рис. 14, в), интерпретируемые как отпечатки кожных желез (Ивахненко, 1987, с.126; Findlay, 1970), на высоко-конических остеодермах нередко видны и отпечатки выводящих протоков (рис. 14, б). Даже при максимальном развитии такой панцирь мог нести защитную функцию лишь в шейной области при образовании загрявкового щита. Скорее развитие остеодерм связано с физиологией животных, либо с особенностями строения кожи, хотя пока сколько-нибудь обоснованных предположений нет. Наличие кожных желез должно свидетельствовать о мягкой, нефолидированной "лиссамфибийной" коже животных; только крупные конические остеодермальные выросты (рис. 14, а), расположенные в носовой области и на квадратно-скуловых костях, судя по наличию перфорированных желобов в основании и продольных "ростовых" желобков на поверхности явно были покрыты роговыми чехлами. Сомнительно, чтобы эти относительно небольшие выросты могли быть орудием защиты от хищника, но они вполне могли нести определенные сенсорные функции (в любом случае, использование их для копания: Rieth, 1932 не выдерживает критики).

Не выявлено никаких структур, которые можно было бы связать с наличием солевыводящих желез.

Совершенно загадочно строение ушной области парейазавров. Значительная часть ушной вырезки всегда закрыта сесамойдным окостенением, оставляющим лишь узкий проход, следовательно, нельзя предполагать наличие сколько-нибудь развитой барабанной перепонки, скорее здесь располагался небольшой соединительнотканый или хрящевой диск, диаметр его не превышал 2–3 мм. Расстояние от "ушной вырезки" до овального окна слуховой капсулы – не менее 10 см, и ни разу не обнаружена окостеневающая слуховая косточка. Следовательно, приходится реконструировать невероятно длинную и тонкую хрящевую "слуховую косточку". Но в то же время хорошо развита полость среднего уха, объем которой имеет явно отличающиеся конфигурации

у представителей разных видов одного рода (Ивахненко, 1987, сравни рис. 24,б, 25,б, 27). Очень соблазнительно, хотя и пока бездоказательно, связывать эти особенности с использованием полости среднего уха в качестве резонатора, настроенного на видоспецифичные звуковые частоты (нечто похожее известно у крокодилов) – а, следовательно, полагать, что парейазавры издавали звуки, разные у разных видов. Но при этом воспринимающий аппарат должен был располагаться где-то внутри полости среднего уха (оперкулярный хрящ?).

Парейазавры в целом могут рассматриваться как амфибиотические или вторично облигатно-водные растительояды, питавшиеся какими-то мягкими массами, видимо, водной растительности, не требовавшей переработки во рту.

Семейство *Bradysauridae* Huene, 1948

Примитивные парейазавры, наиболее широко представленные в низких горизонтах поздней перми Южной Африки (Карру, зона *Tarinoscephalus*: Rubidge, 1995). Восточноевропейский представитель:

Род *Deltavjatia* Lebedev, 1987 [*D. vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937) (= *Pareiasuchus vjatkensis* Hartmann-Weinberg, 1937; = *Anthodon rossicus* Hartmann-Weinberg, 1937; = *Anthodon chlynoviensis* Efremov, 1937): лектотип – ПИН, № 2212/1, череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 76–78].

Средние и крупные животные, восточноевропейская *Deltavjatia* (рис. 13, а,б) – относительно небольшая форма, длина черепа не более 25 см, длина тела до 150 см. В коллекции типового местонахождения абсолютно преобладают, составляя из многих десятков образцов не менее 90%, и представлены обычно полными скелетами. Скелет массивный, с невысоким плечевым поясом и относительно длинными конечностями. Обычно имеются кожные окостенения из некрупных овальных остеодерм, располагавшихся невральным и двумя маргинальными рядами. Видимо, животные являлись амфибиотическими растительоядами побережий опресненных водоемов.

Семейство *Pareiasauridae* Seeley, 1888

Поздние парейазавры, широко распространенные в верхних горизонтах поздней перми Карру (Rubidge, 1995), Восточной Европы, Бразилии и Северного Китая. Скорее всего, это группа специализированных фетализованных дериватов *Bradysauridae*. Существенную роль процессов фетализации при формировании парейазавров подчеркивает тот факт, что молодые особи брадизавра *Deltavjatia* долго рассматривались в качестве представителя парейазаврид (см. Ивахненко, 1987, с. 86 – "*Scutosaurus rossicus*" – под этим

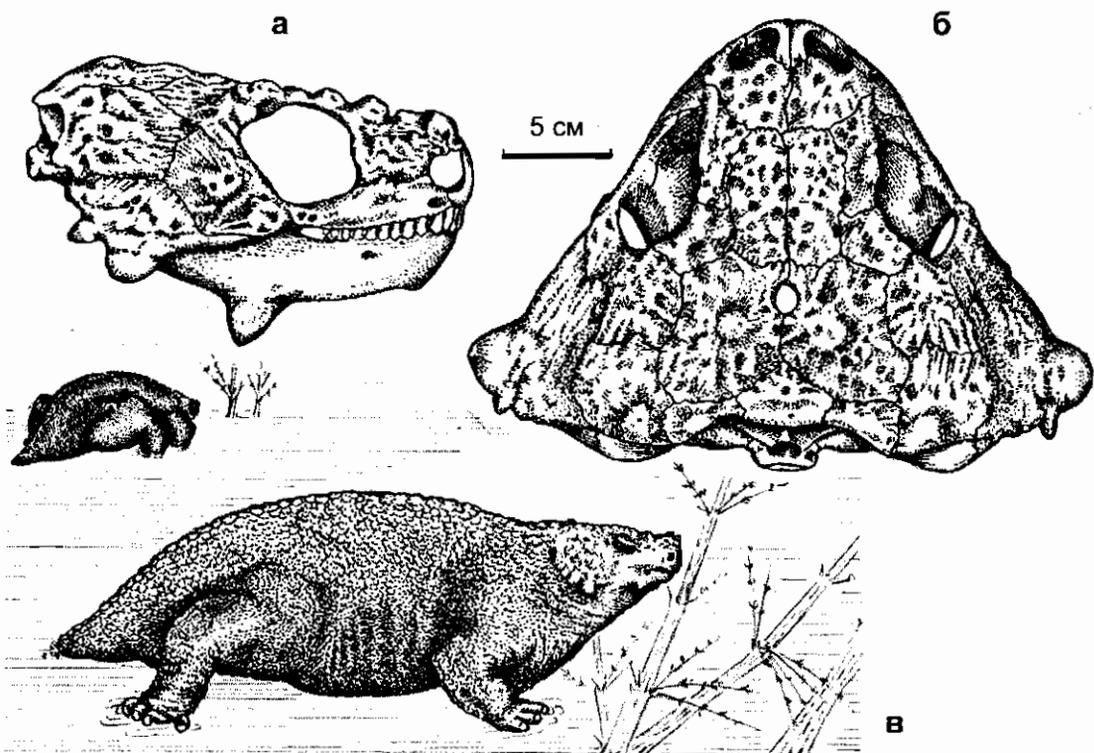


Рис. 13. Bradysauridae: а, б - *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937), череп, по экз. ПИН, № 2212/8; в - реконструкция дельтавятии [АвНрPh] (индекс см. гл. 5).

названием описаны молодые особи *D. vjatkensis*). Возможно, семейство гетсрогенно, и *Pareiasauridae* Южной Африки и Восточной Европы могут иметь независимое происхождение от *Bradysauridae*. Единственное на нынешнем уровне изученности их морфологии существенное отличие южноафриканских парейзавров от восточноевропейских – выдерживаемое для всех родов отличие в относительных размерах орбит (относительно более крупные у восточноевропейских – скорее всего, признак говорит о разной степени фетализации исходных групп *Bradysauridae* для обеих ветвей).

Восточноевропейские представители:

Род *Proelginia* Hartmann-Weinberg, 1937 [*Pr. permiana* Hartmann-Weinberg, 1937 (= *Scutosaurus permianus* sensu Ефремов, 1939): лектотип – ПИН, № 156/1, череп; Татарстан, Семин Овраг, колл. ПИН, № 156; Агафоново, колл. ПИН, № 522; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 84].

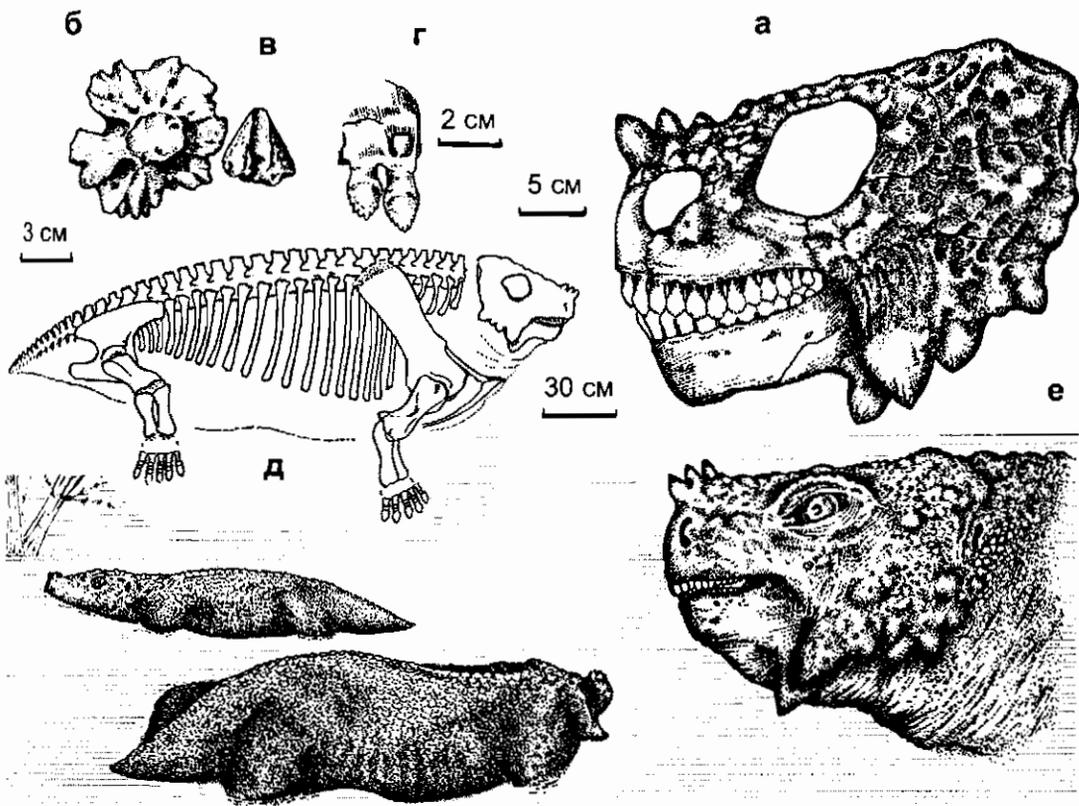


Рис. 14. Pareiasauridae: а - *Scutosaurus tuberculatus* (Amalitzky, 1922), череп, голотип ПИН, № 2005/1533; б - то же, паротикальная остеодерма сбоку, экз. ПИН, № 2005/2582; в - *Sc. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987, маргинальная остеодерма сверху, экз. ПИН, № 3919/15; г - *Proelginia permiana* Hartmann-Weinberg, 1937, верхнечелюстные зубы лингвально, экз. ПИН, № 156/312; д - *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), схема скелета, по голотипу ПИН, № 2005/1538; е - реконструкция скутозавров [НбНрАл] (индекс см. гл. 5).

Род *Scutosaurus* Hartmann-Weinberg, 1930 [*Sc. karpinskii* (Amalitzky, 1922) (=Pareiosaurus *karpinskii* Amalitzky, 1922; =Pareiosaurus *elegans* Amalitzky, 1922; =Pareiosaurus *horridus* Amalitzky, 1922): голотип – ПИН, № 2005/1532, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; Завражье, колл. ПИН, № 2353; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 79–83. *Sc. tuberculatus* (Amalitzky, 1922) (=Pareiosaurus *tuberculatus* Amalitzky, 1922): голотип – ПИН, № 2005/1533, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 83–84. *Sc. itilensis* Ivachnenko et Lebedev, 1987: голотип – ПИН, № 3919/1, часть черепа; Татарстан,

Ключевой Овраг, колл. ПИН, № 3919; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 88].

Очень крупные животные, длина черепа от 20 см (*Proelginia*), до 40 см (*Scutosaurus*), длина тела *Scutosaurus* до 250–300 см. Остатки животных в местонахождениях часты, это либо отдельные кости, как правило, плоские окатанные остеодермы, либо наоборот, массовый материал. В коллекции Соколки до 70% из двух с половиной тысяч образцов, в том числе несколько полных скелетов *Sc. karpinskii*, тогда как *Sc. tuberculatus* представлен лишь двумя полными скелетами (молодой и взрослой особей). У *Scutosaurus* (рис. 14, д) плечевой пояс высокий и низко опущен, а сильные, массивные конечности очень короткие, причем эпифизарные части трубчатых костей задних конечностей полностью не сформированы и явно имели значительные хрящевые "эпифизы". Передвижение по суше при такой форме тела, размерах и строении конечностей вызывает определенные сомнения; видимо, эти особенности могут соответствовать более облигатно-водному образу жизни, чем у *Bradysauridae*. У некрупных *Proelginia* и *Sc. tuberculatus* сохраняется остеодермальный панцирь, у очень крупного *Sc. karpinskii* остистые отростки позвонков высокие, панцирь отсутствует. Наиболее крупные *Parerasauridae* могли вести облигатно-водный образ жизни в крупных опресненных водоемах.

Подкласс *Anthracosauromorpha*

Объем подкласса принимается по: Novikov et al., 2000, но с изменением рангов таксонов и схемы деления соответственно: Ивахненко и др., 1997, с. 20.

Очень примитивные рептилиоморфы, известны с нижнего карбона; до поздней перми доживают немногие представители. По ряду существенных черт (строение кожных покровов, дыхательного и "слухового" аппаратов) аналогичны описанным выше *Temnospondyli* и *Seymouriamorpha*).

Отряд *Anthracosauria*

Состав и объем отряда принимается по: Carroll, 1988, с повышением ранга *Gephyrostegia* и исключением *Seymouriamorpha*.

Тело удлиненное (иногда значительно, до 34–40 предкрестцовых позвонков), конечности относительно небольшие; череп уплощенный, с относительно удлиненной преорбитальной областью; судя по ячеисто-гребенчатой скульптуре поверхности покровных костей, имели фолдированную кожу. Как правило, хорошо развиты укрупненные клыкообразные зубы на костях нёбного комплекса. Видимо, вся группа представляла собой облигатно-водных хищников.

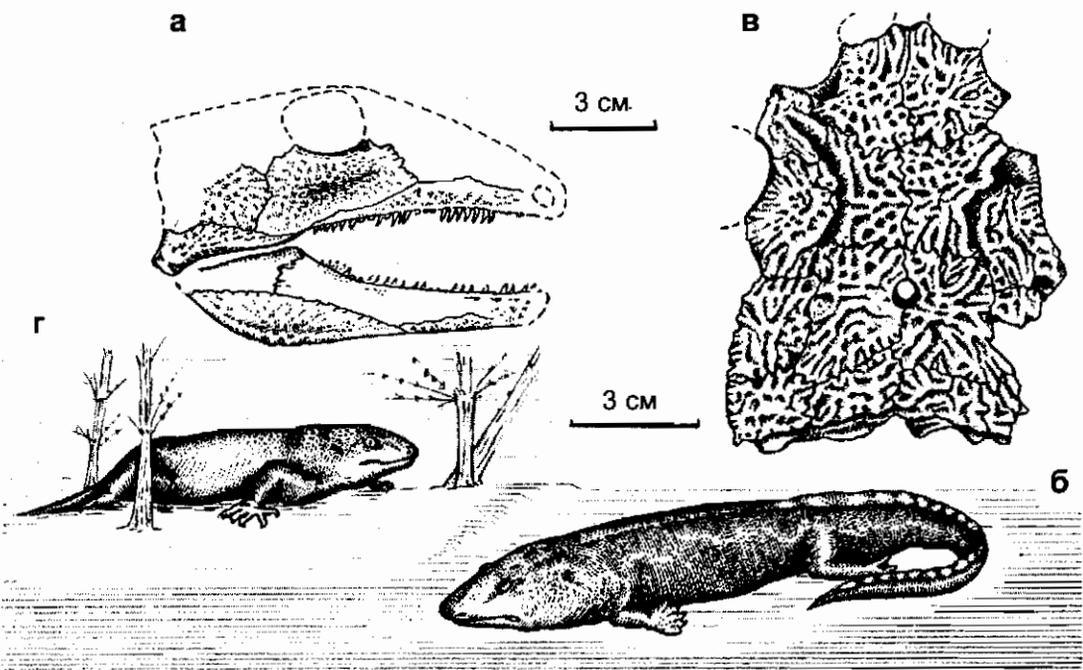


Рис. 15. Eogyrinidae, Enosuchidae: а - *Aversor dmitrievi* Gubin, 1985, реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 570/50; б - реконструкция аверзора [HbEvIphA] (индекс см. гл. 5); в - *Enosuchus breviceps* Konzhukova, 1955, крыша черепа, голотип ПИН, № 271/99; г - реконструкция энозуха [AbHrMrg] (индекс см. гл. 5).

Семейство Eogyrinidae Watson, 1929

Объем семейства принимается по: Carroll, 1988; семейство распространено в карбоне Западной Европы, карбоне-ранней перми Северной Америки, наиболее поздний представитель известен с территории Восточной Европы:

Род *Aversor* Gubin, 1985 [*Av. dmitrievi* Gubin, 1985: голотип – ПИН, № 570/50, часть черепа; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 570; уфимский ярус; описание вида см. Губин, 1985, с. 119–121].

Aversor (рис. 15, а) – относительно некрупная форма среди Eogyrinidae, длина черепа не более 14 см. Посткраниальный скелет не известен. Один из наиболее поздних представителей группы; видимо, как и все эогириниды, водный хищник, трофически связанный, возможно, и с рыбами, и с водными тетраподами.

Отряд Gephyrostegia

Система и объем отряда принимается по: Carroll, 1972, с изменениями соответственно: Ивахненко и др., 1997 (введено сем. Enosuchidae).

Гефиростеги пока изучены недостаточно. Видимо, это животные с относительно слабо удлинённым предглазничным отделом черепа (или даже укороченным), относительно недлинным скелетом, с хорошо развитыми удлинёнными конечностями (Carroll, 1972). Возможно, являлись некрупными амфибиями, обитавшими в воде и на побережьях, и питавшимися мелкими животными, в основном беспозвоночными. Отряд известен с ранней перми, в поздней перми описано только одно семейство.

Семейство Enosuchidae Konzhuikova, 1955

По происхождению явно связано с раннепермскими западноевропейскими гефиростегами, но история группы пока слишком слабо изучена. Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Nyctiboetus* Tchudinov, 1955 [*N. kassini* (Tchudinov, 1955) (= *Nycteroleter kassini* Tchudinov, 1955 = *N. liteus* Tchudinov, 1955): голотип – ПИН, № 161/63, зубная кость; Кировская обл., Шихово-Чирки, колл. ПИН, № 161; верхнеказанский подъярус; описание см. Ивахненко, 1987, с. 38, с. 58].

Род *Enosuchus* Konzhuikova, 1955 [*En. brevicaps* Konzhuikova, 1955: голотип – ПИН, № 271/99, крыша черепа; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 271; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1987, с. 47].

Некрупные животные, с длиной черепа 10–12 см. Очень редки в местонахождениях, известны только по отдельным костям и фрагментам черепов. Посткраниальный скелет неизвестен. У *Nyctiboetus* скульптура покровных костей крыши черепа в виде частично анастомозирующих извилистых гребней, имеющих тенденцию распадаться на отдельные бугорки; характерные отверстия вдоль швов костей отсутствуют. Следовательно, нет оснований предполагать наличие роговых покровов (Ивахненко, 1987, с. 102–103). Каналы сейсмо-сенсорной системы проходят в толще костей, многочисленными отверстиями открываясь на поверхность. Челюстные зубы многочисленные, округлые в сечении, со слегка уплощенными продольно и загнутыми лингвально коронками.

Enosuchus (рис. 15, в) имеет еще более выраженную скульптуру покровных костей "лиссамфибийной" кожи, в виде извилистых анастомозирующих червеобразных гребней и бугров (Ивахненко, 1987, с. 103). Обращает на себя внимание значительная толщина покровных костей крыши черепа (при

максимальной длине черепа около 11 см, толщина костей теменного щита около 0,8 см). Очень своеобразно выглядят отпечатки каналов сейсмочувствительной системы: это короткие участки надглазничных линий, резко ограниченные по переднему и заднему краю и очень глубоко погруженные в кость (при средней ширине канала около 3 мм, глубина доходит до 3,5 мм), и при прекрасной сохранности поверхности крыши нет малейших следов каналов в других областях. Может быть, это связано с наличием сенсорных плакод только над орбитами, а глубокие желоба связаны не просто с большой толщиной костей, но с погружением канала в толщу мягкой кожи в периоды пребывания на суше, как это известно для некоторых уродель.

Возможно, животные могут рассматриваться как факультативно водные амфибии, обитавшие в опресненной воде мелких локальных водоемов, что хорошо согласуется с редкостью находок их остатков.

Отряд *Chroniosuchia*

Объем и система отряда принимается по: Голубев, 2000.

Характерной для всех хронизухов, и отличающих их от собственно антракозавров, является скульптура покровных окостенений, явно испытывающая тенденцию к образованию многочисленных анастомозов между гребнями, распаду их на отдельные бугры. Такая скульптура у батрахоморфов или примитивных парарептилий связана с исчезновением рогового покрова (Ивахненко, 1987, с.102–103). На плоской поверхности теменного щита, над местами прикрепления аддукторов, обычно наблюдаются продольные скульптурные "ребра жесткости". Желоба каналов сейсмочувствительной системы на покровных костях полностью отсутствуют. Имеется небольшое пологое вдавление в области верхнего края чешуйчатой кости, однако, возможно, оно в основном связано с прикреплением мускулатуры на вентральном гребне таблитчатой кости.

Своеобразной чертой строения всех хронизухий являлся спинной панцирь (детально описан: Голубев, 2000, с. 20–23) из соединенных друг с другом специальными выступами костных пластин (рис. 16, б; 17, б). С функциональной точки зрения приемлемых интерпретаций этой структуры нет.

Безусловно, близки к раннепермским антракозаврам, и, возможно, к амфибиотическим *Gephyrostegia*, а не к примитивным водным *Anthracosauria*.

максимальной длине черепа около 11 см, толщина костей теменного щита около 0,8 см). Очень своеобразно выглядят отпечатки каналов сейсмодатчиковой системы: это короткие участки надглазничных линий, резко ограниченные по переднему и заднему краю и очень глубоко погруженные в кость (при средней ширине канала около 3 мм, глубина доходит до 3,5 мм), и при прекрасной сохранности поверхности крыши нет малейших следов каналов в других областях. Может быть, это связано с наличием сенсорных плакоид только над орбитами, а глубокие желоба связаны не просто с большой толщиной костей, но с погружением канала в толщу мягкой кожи в периоды пребывания на суше, как это известно для некоторых уродель.

Возможно, животные могут рассматриваться как факультативно водные амфибии, обитавшие в опресненной воде мелких локальных водоемов, что хорошо согласуется с редкостью находок их остатков.

Отряд *Chroniosuchia*

Объем и система отряда принимается по: Голубев, 2000.

Характерной для всех хронизухов, и отличающих их от собственно антракозавров, является скульптура покровных окостенений, явно испытывающая тенденцию к образованию многочисленных анастомозов между гребнями, распаду их на отдельные бугры. Такая скульптура у батрахоморфов или примитивных парарептилий связана с исчезновением рогового покрова (Ивахненко, 1987, с.102–103). На плоской поверхности теменного щита, над местами прикрепления аддукторов, обычно наблюдаются продольные скульптурные "ребра жесткости". Желоба каналов сейсмодатчиковой системы на покровных костях полностью отсутствуют. Имеется небольшое пологое вдавление в области верхнего края чешуйчатой кости, однако, возможно, оно в основном связано с прикреплением мускулатуры на вентральном гребне таблитчатой кости.

Своеобразной чертой строения всех хронизухий являлся спинной панцирь (детально описан: Голубев, 2000, с. 20–23) из соединенных друг с другом специальными выступами костных пластин (рис. 16, б; 17, б). С функциональной точки зрения приемлемых интерпретаций этой структуры нет.

Безусловно, близки к раннепермским антракозаврам, и, возможно, к амфибиотическим *Gephyrostegia*, а не к примитивным водным *Anthracosauria*.

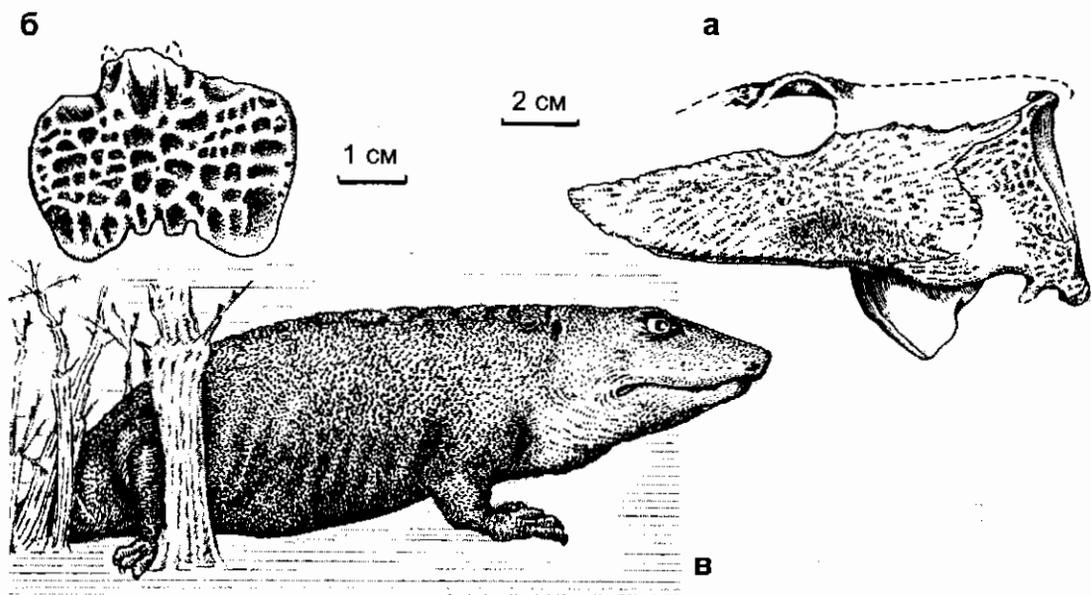


Рис. 16. Bystrowianidae: а - *Bystrowiana permira* Vjuschkov, 1957, реконструкция черепа по экз. ПИН, № 1100/88, 90, 143; б - то же, туловищный щиток спинного панциря, голотип ПИН, № 1100/1; в - реконструкция бистровианы [AbHрMрг] (индекс см. гл. 5).

Семейство Bystrowianidae Vjuschkov, 1957

Очень высоко специализированные и в то же время примитивные хрioniозухии. Изучены пока очень слабо. Возможно, достаточно широко распространенная в пространстве и времени группа (пермь Китая: Young, 1979; триас Восточной Европы: Шишкин, Новиков, 1992), из перми Восточной Европы описан один род:

Род *Bystrowiana* Vjuschkov, 1957 [*B. permira* Vjuschkov, 1957: голотип – ПИН, № 1100/1, туловищный позвонок с щитком спинного панциря; Владимирская обл., Вязники-2, колл. ПИН, № 1100; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Ивахненко, Твердохлебова, 1980, с. 13–14].

Крупные хрioniозухии, длина черепа не менее 35–40 см. В местонахождениях довольно редки, как правило, представлены отдельными панцирными щитками. Череп высокий (рис. 16, а), без предглазничного окна, челюстные зубы крупные, конически-заостренные, имеются хорошо развитые клыкообразные зубы на костях нёбного комплекса. Редкость находок остатков животных, как это обычно для поздней перми, может говорить о достаточно наземном образе жизни этих крупных хищных амфибий.

Семейство Chroniosuchidae Vjuschkov, 1957

Возможно, семейство было распространено достаточно широко (поздняя пермь Китая: Li, Cheng, 1999), с территории Восточной Европы, описано пять родов:

Род *Chroniosuchus* Vjuschkov, 1957 [*Chr. paradoxus* Vjuschkov, 1957: голотип – ПИН, № 521/6, часть позвоночника; Оренбургская обл., Пронькино, колл. ПИН, № 521; Адамовка, колл. СГУ, № 104В; Блюменталь-3, колл. СГУ, № 104В; Боевой, колл. СГУ, № 104В; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 51. *Chr. licharevi* (Riabinin, 1962) (= *Jugosuchus licharevi* Riabinin, 1962; = *Chr. vjuschkovi* Tverdochlebova, 1967): голотип – ЦНИГР, № 5813/1, отпечаток нижней челюсти; Вологодская обл., Савватий, колл. ЦНИГР, № 5813; Аристово, колл. ПИН, № 2357; СГУ, № 104В); Титова Гора, ПИН, № 4545; Оренбургская обл., Вязовка-1, колл. ПИН, № 4643; Архангельская обл., Завражье, колл. ПИН, № 2353; Кадыевская, колл. ПИН, № 4638; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 51–52].

Род *Chroniosaurus* Tverdochlebova, 1972 [*Chr. dongusensis* Tverdochlebova, 1972 (= *Jugosuchus boreus* Ivachnenko, 1980; = *Jugosuchus hartmanni* Ivachnenko, 1980): голотип – СГУ, № 104В/198, череп; Оренбургская обл., Донгуз-6, колл. СГУ, № 104В; Бабинцево, колл. ПИН, № 4617; СГУ, № 104В; Вологодская обл., Кочевала-1, колл. ПИН, № 3714; Микулино, колл. ПИН, № 3712; Наволоки, колл. ПИН, № 3709; Потеряха-1, колл. СГУ, № 104В; Потеряха-2, колл. ПИН, № 3713; Устье Стрельны, колл. ПИН, № 4548; Татарстан, Семин Овраг, колл. ПИН, № 156; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 52–53. *Chr. levis* Golubev, 1998: голотип – СГУ, № 104В/1102, туловищный щиток спинного панциря; Вологодская обл., Мутовино, колл. ПИН, № 3711; СГУ, № 104В; Марьюшкина Слуда-С, колл. ПИН, № 4412; Кировская обл., Агафоново, колл. ПИН, № 522; Соколя Гора, колл. ПИН, № 4679; Нижегородская обл., Горьковекский Гидроузел, колл. ПИН, № 3710; Оренбургская обл., Преображенка, колл. ПИН, № 4645; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 53–54].

Род *Jarilinus* Golubev, 1998 [*J. mirabilis* (Vjuschkov, 1957) (= *Chroniosuchus mirabilis* Vjuschkov, 1957): голотип – ПИН, № 523/1, часть черепа; Нижегородская обл., Горький-1, колл. ПИН, № 523; Оренбургская обл., Зубочистенка-2, колл. СГУ, № 104В; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 54–55].

Род *Uralerpeton* Golubev, 1998 [*Ur. tverdochlebovae* Golubev, 1998: голотип – ПИН, № 1100/8, туловищный щиток спинного панциря; Владимирская обл., Вязники-2, колл. ПИН, № 1100; Нижегородская обл., Пурлы, колл. ПИН,

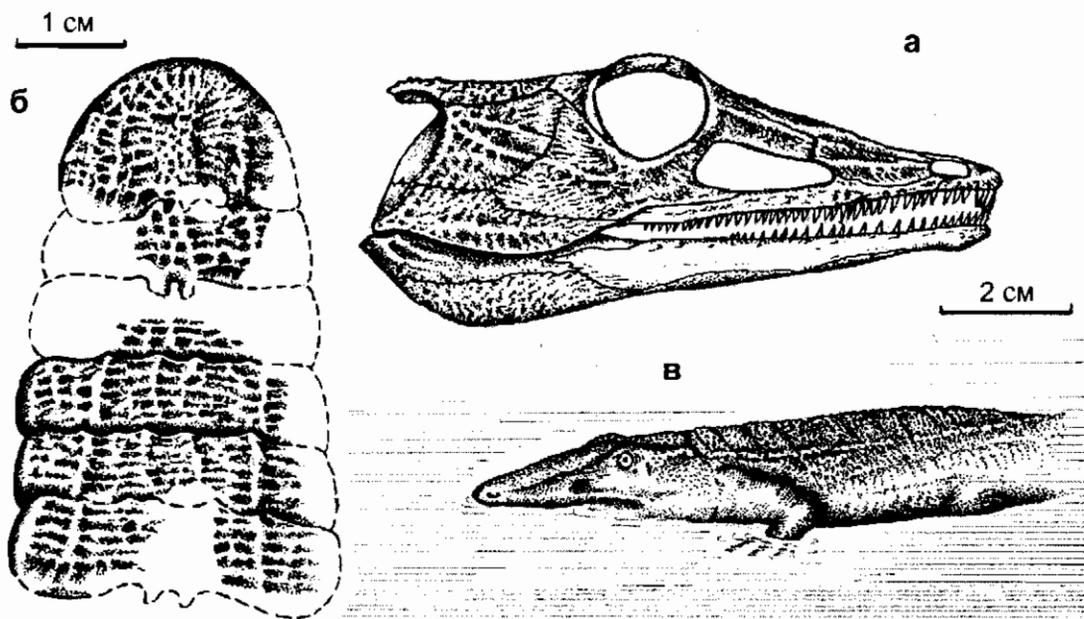


Рис. 17. Chroniosuchidae: а - *Chroniosaurus dongusensis* Tverdochlebova, 1972, реконструкция черепа, по ПИН, № 3585/1-3, 86, 87, 124; б - *Chroniosuchus paradoxus* Vjuschkov, 1957, передние панцирные щитки, экз. ПИН, № 521/ 3; в - реконструкция хроннозуха [НвНШрА] (индекс см. гл. 5).

№ 1538; Архангельская обл., Раша, колл. ПИН, № 4650; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 55].

Род *Suchonica* Golubev, 1998 [*S. vladimiri* Golubev, 1998: голотип – ПИН, № 4611/1, туловищный щиток спинного панциря; Вологодская обл., Полдарса, колл. ПИН, № 4611; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание см. Голубев, 2000, с. 57].

Обычно средних и крупных размеров животные, длина черепа 25–35 см и до 55 см (реконструируемая длина черепа для *Ur. tverdochlebovae*, см. Голубев, 2000, рис. 16–17); длина тела достигала 1,5 м и более (полные скелеты не описаны). Массовый материал во многих местонахождениях, наиболее часты туловищные щитки, черепные фрагменты, но встречены и полные скелеты (Соколки, Донгуз-6). *Chroniosuchidae* имели уплощенные и удлиненные в предглазничной области черепа (рис. 17, а), хорошо развитые нёбные клыкообразные зубы. Как отмечалось для всей группы, желобов каналов сейсмосенсорной системы нет, но внутри каждой таблитчатой кости, вдоль "арех согну", проходит короткий канал, открывающийся на поверхность многочисленными отверстиями – нельзя исключить предположение, что он представляет собой

остаток внутрикостного сенсорного канала, например, аналогичного упомянутым выше каналам в костях *Nyctiboetus*. Особая черта *Chroniosuchidae* – наличие крупного предглазничного окна, связанного со слезным протоком (по строению, и, видимо, по функциональному значению, очень сходного с окном трематопсид: Bolt, 1974) и явно вмещавшего крупную железу, возможно, с солевыводящей функцией. Таким образом, *Chroniosuchidae* могут рассматриваться как водные рыбакоподобные хищники крупных, видимо, солоноводных водоемов, что согласуется с массовостью находок их остатков совместно с остатками рыб в местонахождениях.

Подкласс *Captorhinomorpha*

Объем и состав подкласса принимается по: Carroll, 1988 (отряд) с повышением ранга подчиненных таксонов выше семейственного ранга.

Отряд *Captorhinia*

Captorhinia обычно рассматриваются как примитивные амниоты (см. Laurin, Reisz, 1995, fig. 2). Это некрупные животные, череп высокий, оси орбит направлены более латерально, чем вверх. Наземность образа жизни подтверждает в определенной мере хорошая сформированность эпифизарных областей костей конечностей (см. реконструкцию скелета: Heaton, Reisz, 1980). Значительная редукция дорсальных пластин костей затылочного ряда крыши черепа может соответствовать развитию шейной мускулатуры. Однако своеобразная скульптура поверхности покровных костей черепа (в виде извилистых гребней, очень схожая со скульптурой у некоторых современных анур) не несет каких-либо выраженных признаков фolidоза. Видимо, по строению кожного покрова эти животные были несколько ближе к современным амфибиям, чем к рептилиям.

Семейство *Captorhinidae* Case, 1911

Объем семейства принимается по: Carroll, 1988. Восточноевропейские формы пока морфологически изучены крайне недостаточно, однако по имеющимся данным очень близки к раннепермским представителям семейства Северной Америки и поздней перми Африки. Восточноевропейские представители:

Род *Riabininus* Ivachpenko, 1990 [*R. uralensis* (Riabinin, 1915) (= *Naosaurus uralensis* Riabinin, 1915): голотип – ЦНИГР 348/1, часть зубной кости; Пермская обл., Усьва, колл. ПИН, № 348; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 570; уфимский ярус; описание вида см. Ивахненко, 1990а, с. 104].

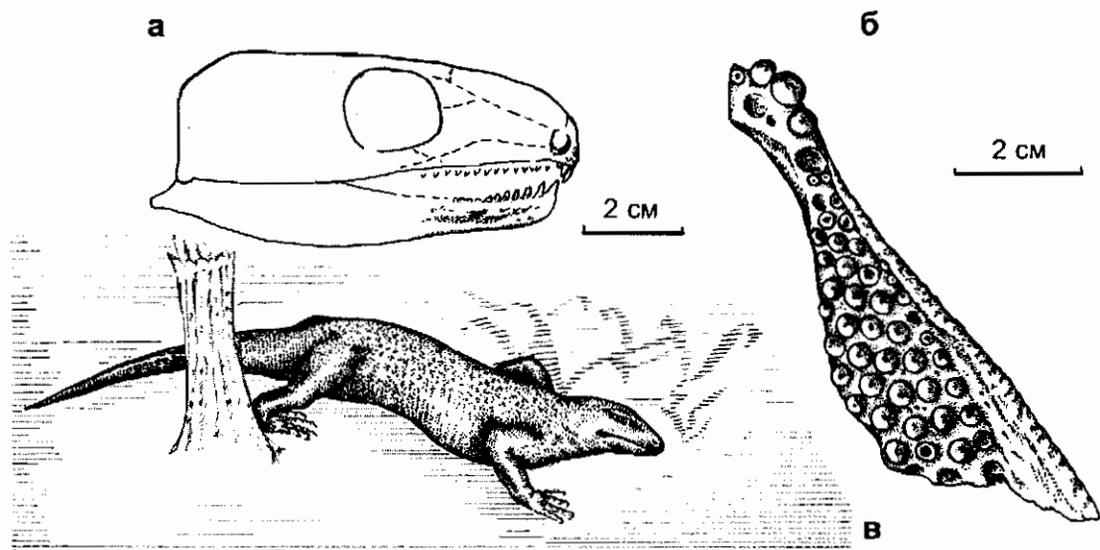


Рис. 18. Captorhinidae: а - *Riabininus uralensis* (Riabinin, 1915), реконструкция черепа по голотипу ЦНИГР 348/1, экз. ПИН, № 570/12, 38, 39; б - *Gecatogomphius kavejevi* Vjuschkov et Tchudinov, 1957 зубная кость, голотип ПИН, № 1156/1; в - реконструкция капторинида [TbNph] (индекс см. гл. 5).

Род *Gecatogomphius* Vjuschkov et Tchudinov, 1957 [*G. kavejevi* Vjuschkov et Tchudinov, 1957: голотип – ПИН, № 1156/1, зубная кость; Кировская обл., Горки, колл. ПИН, № 1156; Татарстан, Березовые Полянки, колл. ПИН, № 4310; казанский ярус; описание вида см. Вьюшков, Чудинов, 1957, с. 523–525].

Некрупные животные, длина черепа от 4 см (*Riabininus*) до приблизительно 10 см (*Gecatogomphius*); длина тела менее полуметра. Остатки крайне редки в местонахождениях, известны лишь единичные находки челюстей. Челюстные зубы уплощенно- или конически заостренные (рис. 18, а), хватательные (*Riabininus*). Характерно появление в буккальных районах челюстей дополнительных рядов (появление дополнительных зубов имеется и у форм с практически однорядным расположением: Fox, Vowman, 1966, fig. 11; Ricqles, Bolt, 1983). У относительно крупных форм может быть до 5–6 и более рядов буккальных зубов (*Gecatogomphius*), такие животные обычно рассматриваются как растительноядные (Olson, 1955 и др.), хотя это положение представляется спорным. Симфизные резцы челюстей у животных длинные, цилиндрически-заостренные, явно хватательные, а буккальные зубы в рядах поставлены относительно редко (рис. 18, б), промежутки между ними сопоставимы с диаметрами зубов. Зубы цилиндрические с притупленными вершинками,

отсутствуют следы горизонтального истирания, что было бы неизбежно при растительной добыче. Все это скорее согласуется с предположением о раздавливании какой-то жесткой добычи без обработки ее челюстями. Возможно, широкие челюстные пластины с многорядными зубами у примитивных животных формируются в связи со слабой возможностью манипулировать достаточно твердой добычей, такая конструкция лучше обеспечивает раздавливание схваченного корма. Поэтому нельзя исключать питание панцирными беспозвоночными (жесткими насекомыми или наземными моллюсками), и рассматривать таких капторинид как своеобразных склерофагов.

Отряд *Bolosauria*

Объем отряда принимается по Ивахненко и др., 1997, с. 22, однако вводится разделение на два семейства (*Bolosauridae* и *Belebeyidae*) по различию в строении челюстного аппарата – раздавливающего у первого, и стригущего у второго.

Семейство *Bolosauridae* Cope, 1878

Раннепермское семейство, представители которого известны с территории Северной Америки, Западной и Восточной Европы. *Bolosaurus traati* (см. Татаринов, 1974б) по строению зубов очень близок к западноевропейскому *Stephanospondylus* (см. Geinitz, Deichmuller, 1882, taf. II), но не к североамериканскому *Bolosaurus* (см. Watson, 1954). Восточноевропейский представитель:

Род *Stephanospondylus* Stappenbeck, 1905 [*St. traati* (Tatarinov, 1974) (= *Bolosaurus traati* Tatarinov, 1974): голотип – ПИН, № 3318/1, левая верхнечелюстная кость; Респ. Коми, Мылва, колл. ПИН, № 3318); нижняя пермь, сакмарский ярус; описание вида см. Татаринов, 1974б, с. 141–146. *St. sp.* (*Bolosaurus sp.*: Ивахненко и др., 1997, с. 63): экз. ПИН, № 570/52, зубная кость; Респ. Коми, Инта, колл. ПИН, № 570; верхняя пермь, уфимский ярус].

Мелкие животные, длина черепа не более 4 см (посткраниальный скелет не известен). Единичные находки. Челюстные зубы удлинённо-цилиндрические, со вздутыми коронками, несущими субвертикальные площадки истирания (рис. 19, а), то есть, истирание осуществлялось зубами-антагонистами. У морфологически близкого *Bolosaurus* нёбные кости расширены, образуя структуру, которую можно интерпретировать как примитивное костное небо. Можно предполагать растительность с "передавливанием" каких-то мягких растений.

Семейство *Belebeyidae* Ivachnenko, fam. nov.

Типовой род – *Belebey* Ivachnenko, 1973.

Семейство, видимо, было достаточно широко распространено в поздней перми (Китай: Li, Cheng, 1995).

Восточноевропейские представители:

Род *Belebey* Ivachnenko, 1973 [*B. vegrandis* Ivachnenko, 1973: голотип – ПИН, № 164/50, верхнечелюстная кость; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; Оренбургская обл., Крымский, колл. СГУ, № 104В; верхнеказанский подъярус, белебеевская свита; описание вида см. Ивахненко, Твердохлебова, 1987, с. 101. *B. maximii* Tverdochlebova, 1987: голотип – СГУ 104В/ 2027, часть зубной кости; Башкортостан, Сарай-Гир, колл. СГУ, № 104В; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Ивахненко, Твердохлебова, 1987, с. 101].

Род *Permotriturus* Tatarinov, 1968 [*P. herrei* Tatarinov, 1968: голотип – ПИН, № 157/500, часть зубной кости; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1968а, с. 8–9].

Род *Davletkulia* Ivachnenko, 1990 [*D. gigantea* Ivachnenko, 1990: голотип – ПИН, № 4311/1, зуб; Оренбургская обл., Яман-Юшатырь, колл. ПИН, № 4311; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Ивахненко, 1990а, с. 109]. Животные средних размеров, длина черепа от 5 см (*B. maximii*) при длине тела до 50 см, реконструируемая длина черепа *D. gigantea* до 18 см. В местонахождениях либо отдельные челюсти, зубы, либо (Крымский) полные скелеты (рис. 19, г).

У *Belebey* передние зубы челюстей заостренные, долотообразные, буккальные – поперечено-расширенные, с острым режущим косым гребнем, заточивающимся при стирании о противоположный зуб (рис. 19, б), и могли действовать по принципу ножниц, мелко настригая растительность (Ивахненко, Твердохлебова, 1987). С этим предположением согласуется хорошее развитие костного нёба и значительная подвижность в блоке челюстного сустава, допускавшая достаточную амплитуду продольных движений нижней челюсти. Наземному образу жизни этих животных соответствует и строение посткраниального скелета – недлинного, узкого, с сильными, относительно длинными конечностями, хотя эпифизарные области сформированы хуже, чем у капторинид. Редукция костей затылочного ряда крыши черепа (от них остаются только вертикальные пластины) соответствуют значительному развитию суправертбральной шейной мускулатуры (рис. 19, в). Видимо, эти животные являются примером одной из первых попыток перехода к чисто

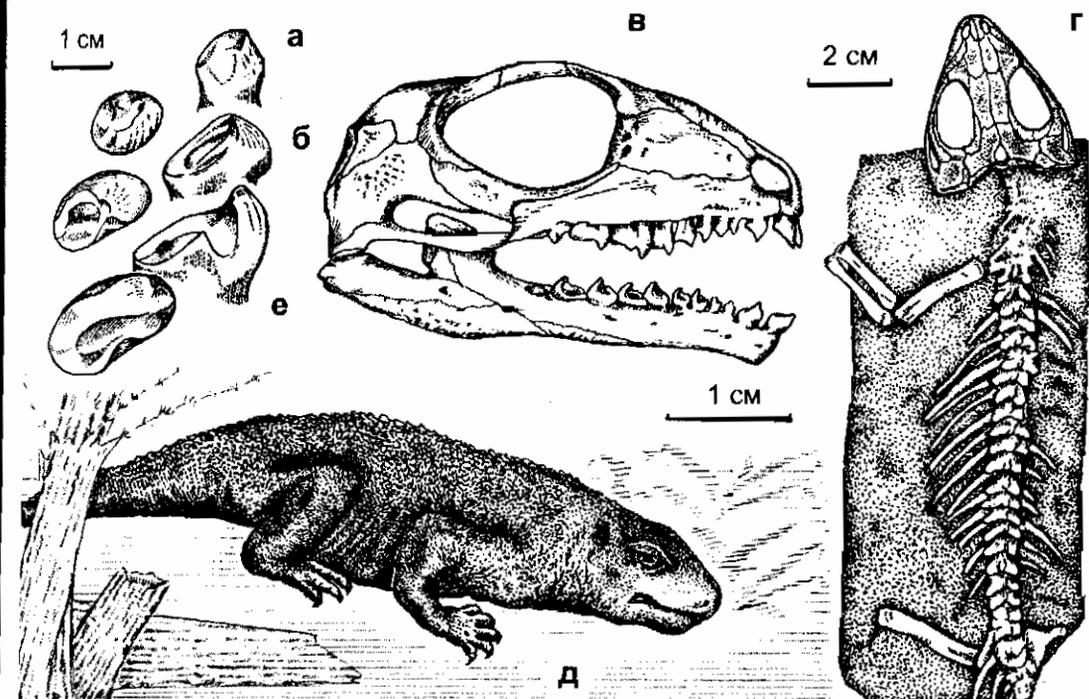


Рис. 19. Bolosauridae, Belebeyidae: а - *Stephanospondylus traati* (Tatarinov, 1974), нижнечелюстной зуб, голотип ПИН, № 3318/1; б - *Belebey vegrandis* Ivachnenko, 1973, правый нижнечелюстной зуб, экз. СГУ, № 104В/2022; в - то же, реконструкция черепа, по экз. СГУ, № 104В/2020-2022; г - то же, скелет, экз. СГУ, № 104В/2020; д - реконструкция белебейи [ТьРн] (индекс см. тл. 5); е - *Davletkulia gigantea* Ivachnenko, 1990, зуб, голотип ПИН, № 4311/1.

растительному питанию в наземных или подводных биотопах в не крупном размерном классе. Дальнейшая специализация ведет к увеличению размеров животных (*Davletkulia*), к смене объекта питания – зубы становятся перетирающими (рис. 19, е); возможно, идет переход к питанию частично разложившейся растительной мортмассой), что может быть связано с низкой эффективностью доступных свежих кормов.

Подкласс Diapsida

Система и объем подкласса принимается по: Carroll, 1988 с повышением ранга отряда Protosauria до надотрядного (соответственно рангу Archosauria).

Инфракласс Archosauromorpha

Надотряд Protosauria

Семейство Protosauridae Huxley, 1871

Представители семейства с территории Восточной Европы известны только по отдельным позвонкам, очень схожим с позвонками типового западноевропейского Protosaurus Meyer, 1830 (Сенников, 1997). Восточноевропейский представитель:

Род Eorasaurus Sennikov, 1997 [E. olsoni Sennikov, 1997: голотип – ПИН, № 156/109, шейные позвонки; Татарстан, Семин Овраг, колл. ПИН, № 156; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Сенников, 1997, с. 96–100].

Единичная находка. Морфологически близок к роду Protosaurus – относительно крупное животное, до 1,5 м длиной, с очень удлинённым телом, длинными, сильными конечностями; череп небольшой, зубы мелкие, заостренные (Huene, 1944). Судя по строению скелета, Protosaurus – некрупное ящерицеподобное животное, могло быть достаточно высоконаземными по образу жизни, может быть, обитавшее в прибрежных зарослях гидрофитов и питавшееся насекомыми или другими мелкими беспозвоночными, хотя есть мнение и о растительноядности (Weigelt, 1930).

Надотряд Archosauria

Объем и система подчиненных таксонов принимается по: Сенников, 1995.

Отряд Thecodontia

Подотряд Proterosuchida

Семейство Proterosuchidae Huene, 1908

Преимущественно триасовое семейство, широко распространенное в различных регионах; позднепермский представитель известен только с территории Восточной Европы:

Род Archosaurus Tatarinov, 1960 [Arch. rossicus Tatarinov, 1960: голотип – ПИН, № 1100/55, предчелюстная кость; Владимирская обл., Вязники-2, колл. ПИН, № 1100; Нижегородская обл., Пурлы, колл. ПИН, № 1538; верхнета-

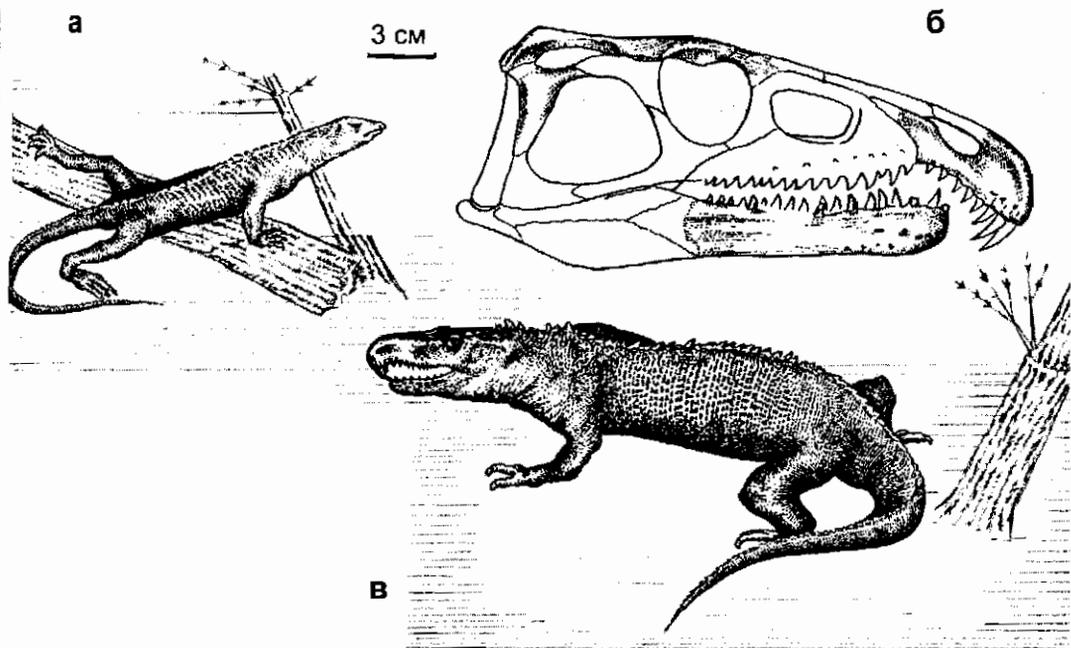


Рис. 20. Protorosauridae, Proterosuchidae: а - *Eorasaurus olsoni* Sennikov, 1997, реконструкция (по *Proterosuchus*, см. Williston, 1923) [ТbNph] (индекс см. гл. 5); б - *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960, реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 1100/55, экз. 84, 84а, 85, 78; в - реконструкция архозавра [AbEvPr] (индекс см. гл. 5).

тарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1960, с. 75–80; Сенников, 1988, с. 78–80].

Пермская форма – *Archosaurus* – крупное животное, длина черепа около 30 см, следовательно, по пропорциям близких триасовых родственников, длина тела была не менее 1,5 м. Известны только по разрозненным костям в двух местонахождениях. По строению черепа не обнаруживает существенных примитивных черт, являясь типичным представителем семейства. Череп удлинённый, узкий и высокий (рис. 20, б), челюстные зубы конические, уплощенные, с загнутыми назад вершинками и режущими зазубренными канатами. Предчелюстная кость выдвинута вперед относительно нижнечелюстного симфиза и несет крупные, увеличенные зубы, образуя с укрупненными зубами симфиза своеобразные хватательные "щипцы". Можно предположить, что объектом питания предков протерозухов были животные, имевшие развитый роговой покров; при этом наиболее эффективно работающим зубным аппаратом для хищника будет являться гомодонтная "пила" для разрезания жесткой кожи (например, мы наблюдаем это у крупных

хищных теропод, явно трофически связанных с крупными птицеподобными динозаврами, для которых известны отпечатки чешуйчатой кожи). При этом максиллярные клыки могли быть безвозвратно утрачены или не возникли вообще. При смене трофического партнера, при питании относительно некрупной добычей, требующей надежного схватывания, например, рыбой или лабиринтодонтами, и сформировались своеобразные "щипцы", которые оказались полезными и при питании "мягкокожими" терапсидами. В раннетриасовых фаунах текодонты ассоциированы только с лабиринтодонтами (Ивахненко и др., 1997), а в среднетриасовых явно трофически связаны с дицинодонтами: Сенников, 1988.

Возможно, важной в плане реконструкции образа жизни, но пока однозначно не интерпретируемой структурой является предглазничное окно. Его наличие у текодонтов объясняется различно – либо захождением в данную область части птеригоидной мускулатуры, либо конструктивными особенностями, связанными с укреплением высокого черепа (обзор см., например, Charig et al., 1976, p. 64), либо расположением в этом месте крупной железы (Broom, 1913; Ewer, 1965); для динозавров высказывается и предположение о связи окна с "депо" углекислоты (Osmolska, 1985), хотя последняя гипотеза в отношении примитивных протерозухий вряд ли может даже рассматриваться. Фрагментарно известный череп пермского Archosaurus не может дать новых аргументов в пользу той или иной интерпретации. В принципе, материал по триасовым псевдозухиям показывает такие особенности строения этой структуры (высокое положение отверстия относительно края черепа, очень большое расстояние до края птеригоидного фланга, тонкие задний и нижний края отверстия, кольцевое наружное вдавление костей по краям окна и т. д.) которые противоречат предположению о связи структуры с птеригоидной мускулатурой. Появление специфических укрепляющих балок жесткости вдоль средней стенки окна, наличие дополнительного окна скорее свидетельствует о каких-то конструктивных особенностях черепа, требующих развития этих структур. Но, возможно, первичное появление отверстия могло быть связано и с развитием железы, для которой нельзя исключить солевыводящую функцию. Ведь наличие фолидоза у протерозухий подразумевается, но ничем не доказано. В таком случае, можно реконструировать образ жизни крупных позднепермских и раннетриасовых форм как полу-водных, плавающих хищников с широким спектром добычи (от рыбы до прибрежно-наземных тетрапод).

Подкласс Theromorpha

Объем и систематическая схема подкласса принимается по: Вьюшков, 1964 (подкласс Synapsida), с повышением рангов Pelycosauria и Therapsida и соответственных повышений рангов подчиненных таксонов.

Объем и схема разделения подкласса принимается по: Reisz, 1986, но с повышением всех рангов соответственно принятому рангу высшего таксона.

Отряд *Casesauria*

Положение отряда в системе пока спорно. Морфология *Eothyrididae* Romer, 1937 изучена недостаточно; у *Caseidae* нет скулового отростка скуломы, и височное окно ограничено снизу контактом квадратноскуловой и скуловой костей (как у *Bolosauigida* из капториноморф, или *Lanthanosuchida* из парарептилий). Формирование такого окна из "синапсидного" не доказано.

Семейство *Caseidae* Williston, 1912

Широко распространенное семейство, представители его известны из перми Северной Америки и Западной Европы, в поздней перми Восточной Европы один род:

Род *Enpatorosaurus* Efremov, 1956 [*Enp. tecton* Efremov, 1956; лектотип – ПИН, № 1580/17, череп; Архангельская обл., Морозница, колл. ПИН, № 1580; Архангельская обл., Нисогора, колл. ПИН, № 4543; Карашелье, колл. ПИН, № 4653; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Татаринов, Еремина, 1975, с. 91–96].

Крупные животные, длина черепа до 20 см, длина тела не менее 1,5 м. В местонахождениях встречаются либо в виде отдельных челюстей и черепов, либо массовый материал (Морозница), включая и целые скелеты (рис. 21, б). Специфическое строение зубной системы (рис. 21, а), состоящей из крупных долотовидных резцов и лепестковидных, с зазубренными краями боковых зубов челюстей явно связано с использованием растительной пищи (казсиды обычно рассматриваются как наземные растительояды: Olson, 1968). Боковые зубы челюстей несут не режущую мелкую зазубренность, а удлиненные зубцы – выступы, не несущие следов стирания, как это мы наблюдали у парейазавров, вследствие чего для казсид так же выдвигается предположение о питании мягкой водной растительностью (Татаринов, Еремина, 1975, с. 96). Отличием зубной системы казсид от таковой парейазавров является наличие у первых мощных долотовидных резцов, что, возможно, связано с захватом и отрыванием растительности.

Очень существенная черта казсид – наличие крупной, удлиненной костной ноздри, занимающей практически всю предглазничную часть черепа. Задняя часть ее подстилается септомаксиллой, и в этом месте может быть реконструирована крупная латеральная носовая железа (Татаринов, Еремина, 1975, с. 92), для которой нельзя исключить и функцию солевыведения.

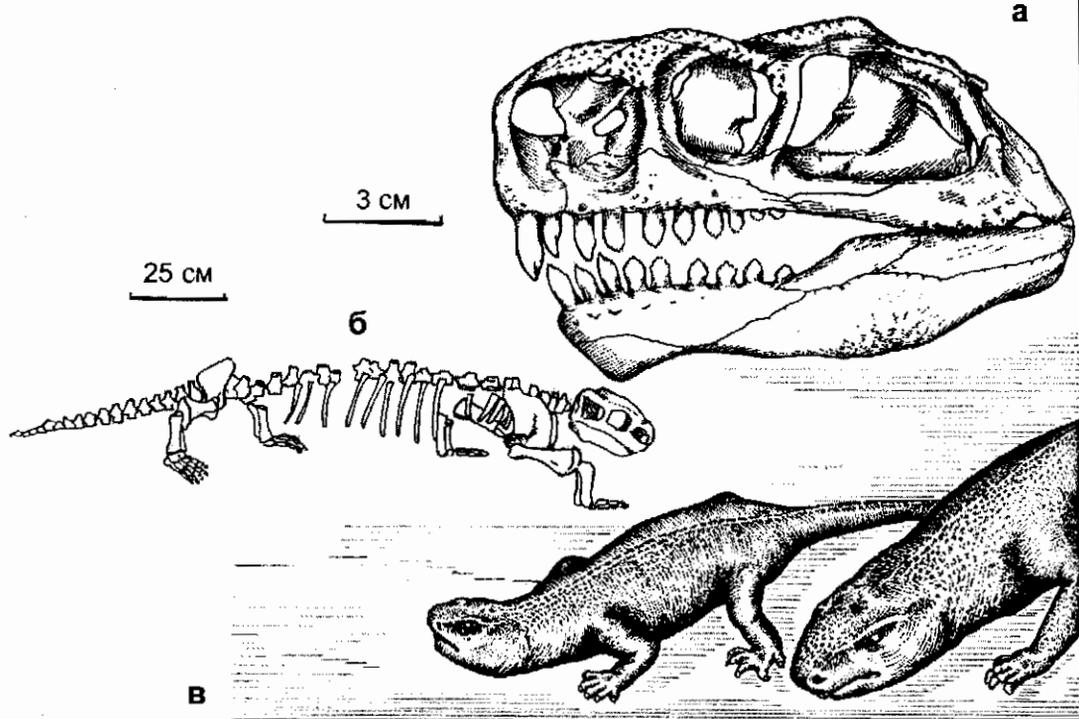


Рис. 21. Caseidae: а - *Ennatosaurus tecton* Efremov, 1956, череп, по лектотипу ПИН, № 1580/17; б - то же, скелет, по экз. ПИН, № 1580/24; в - реконструкция эннатозавров [АбЕвРф] (индкс см. гл. 5).

В целом животные могут рассматриваться как факультативно-водные обитатели побережья, вероятно, солоноводного бассейна, питавшиеся водной растительностью.

Отряд *Eupelycosauria*

В отличие от принимаемой схемы (Reisz, 1986), представляется необходимым ввести разделение отряда на подотряды *Ophiacodontida* и *Sphenacodontida*, соответственно нашим данным (Ивахненко, 2001а): *Ophiacodontida* сохраняют примитивную высокую эпиптериковую полость между боковой стенкой мозговой коробки и аддукторной ямой, имеют контакт между квадратноскуловой и скуловой костями, отсутствует ангулярный лепесток *lamina reflexa* угловой кости; у *Sphenacodontida* внутренние пучки аддукторной мускулатуры выходят к верхней части периотики, имеют ангулярный лепесток, отсутствует контакт между квадратноскуловой и скуловой костями.

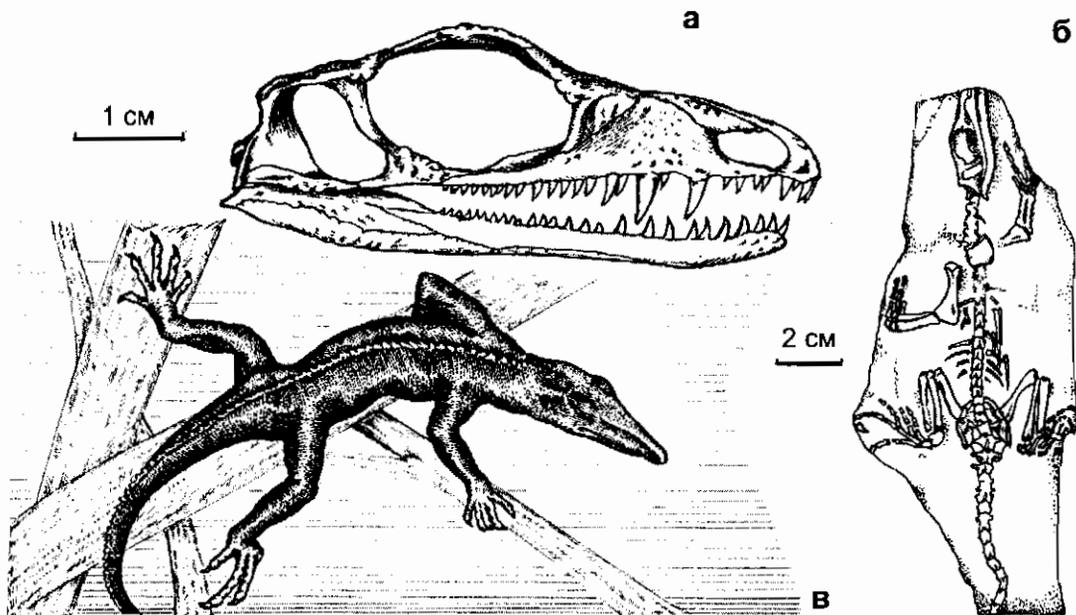


Рис. 22. Varanopidae: а - *Mesenosaurus romeri* Efremov, 1938, череп, реконструкция по голотипу ПИН, № 158/1, экз. 3706/11,15, 3586/8; б - то же, скелет, экз. ПИН, № 3717/1; в - реконструкция мезенозавра [ТбNph] (индекс см. гл. 5).

Подотряд Orhiacodontida

Подотряд объединяет два семейства – *Varanopidae* Romer et Price, 1940 и *Orhiacodontidae* Watson, 1917. В поздней перми Восточной Европы представлено первое.

Семейство *Varanopidae* Romer et Price, 1940

Широко распространенное в позднем карбоне-ранней перми Северной Америки и поздней перми Южной Африки семейство; в Восточной Европе представлено одним родом:

Род *Mesenosaurus* Efremov, 1938 [*M. romeri* Efremov, 1938: голотип – ПИН, № 158/1, череп; Архангельская обл., Киселиха, колл. ПИН, № 158; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; Лешуконское, колл. ПИН, № 4609; Нисогора, колл. ПИН, № 4543; Усть-Пёза, колл. ПИН, № 3586, Усть-Няфта, колл. ПИН, № 3717, Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Дорогая Гора, колл. ПИН, № 4660, Козьмогородское, колл. ПИН, № 4659, Пёза-1, колл. ПИН, № 3706, Петрова Щелья, колл. ПИН, № 4657; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, Курзанов, 1978, с. 152–153].

Мелкие животные, череп не более 6 см, длина тела до 50 см. В коллекциях Мезени (Архангельская обл.) составляют до 15% всех находок, нередко полные скелеты. Имели узкий грацильный скелет с длинными конечностями, удлинёнными пальцами, снабженными хорошо развитыми когтевыми фалангами (рис. 22, б). Череп узкий, удлинённый, челюсти с сильными загнутыми назад зубами, имеющими хорошо развитый зазубренный режущий кант по заднему краю, и клыкообразно увеличенными в средней части максиллы (рис. 22, а). Нёбные зубы укрупненные, расположенные полосами на высоких гребнях. Видимо, достаточно вероятно эта форма может рассматриваться как мелкое, подвижное насекомоядное животное (Ивахненко, 1990б).

Инфракласс Therapsida

Систематика инфракласса по: Татаринов, 1998 (принимается разделение на *Eotheriodontia* и *Eutheriodontia*) и объединением в таксоне *Eotheriodontia* (см. Ивахненко, 2002а) *Dinocephalia*, *Gorgonopia* и *Anomodontia*.

Крайне разнообразная по размерам тела, пищевым адаптациям и местообитаниям группа, доминировавшая в фаунах поздней перми. Большинство исследователей принимаются как предки млекопитающих, но, несмотря на это, многие существенные особенности строения животных до сих пор не исследованы.

Существенно важным представляется вопрос о возможном строении кожи терапсид. Кожа маммального типа у прямых потомков терапсид не позволяет предполагать наличие у последних настоящего рептильного изолирующего фолидоза (Татаринов, 1976). Но, видимо, в эволюции группы происходили изменения и в строении кожного покрова. Так, для примитивных групп (*Eotitanosuchidae* из диноцефалов, *Estemmenosuchida* и примитивных *Rubidgeidae* из горгонопий) отмечены своеобразные округлые ямки на некоторых участках поверхности костей черепа. Для эстемменозухов описаны (Чудинов, 1968; 1970) специфические образования, трактуемые как сохранившиеся остатки кожных желез, покрывавших тело животного. Специальный просмотр образцов в коллекции позволил выявить связь описанных линзовидных образований с отмеченными ямками на поверхности кости. И "остатки кожи", и ямки имелись только на тех участках костей, где кожа должна была плотно прилегать к ним (особенно в районах лицевых пластин максилл), и полностью отсутствуют на внутричерепных поверхностях костей или в местах прикрепления мускулатуры, что в значительной мере подтверждает вывод о сохранении каких-то структур кожи. Пока трудно судить, что представляли собой эти кальцитизированные линзочки, но, во всяком случае, они не могли иметь отношения к нормальной рептильной чешуе. У примитивных титанозухий *Syodontidae* лицевые поверхности верхнечелюст-

ных костей покрыты мелкими "морщинами", образованными многочисленными мелкими отверстиями, связанными анастомозными желобками. У высших диноцефалов и у аномодонтов поверхности лицевых пластин максилл гладкие, с немногочисленными крупными отверстиями, от которых отходят короткие прямые желобки, редко ветвящиеся или анастомозирующие; ближе к границе с прсмаксиллой число отверстий увеличивается, появляются ветвящиеся и анастомозирующие желобки. У горгонопий могут быть ямки скульптуры (например, *Suchogorgon*) или такие же отверстия с желобками (например, *Sauroctonus*). Хорошо развитые анастомозные сети сосудов на передних краях максилл описаны у тероцефалов и цинодонтов, и интерпретированы как отпечатки сосудистой сети, питавшей вибриссы (Татаринов, 1967; 1976).

Очень интересна скульптура боковых поверхностей костных выростов "рогов" на черепах эстемменозухов и бурнетиды *Probumetia*. Крупные сосуды, выходя из отверстий на теменных костях, оплетают их ветвящимися желобками, образуя картину, очень напоминающую ветвление сосудов на пантах оленей.

У многих дицинодонтов (см., например, для каннемейероидей: Каландадзе, Сенников, 1985) на носовых костях имеются пахиостозные бугры со своеобразной микроструктурой поверхности, образуемой многочисленными анастомозирующими сосудами, очень похожие по строению на бугры — основания рога современных носорогов. У листрозавра вокруг орбит (Каландадзе, 1975) наблюдаются костные валики, что очень напоминает структуры, например, у некоторых бовид, как бы выдвигающие глаза из густой шерсти. Разумеется, все это не свидетельствует непременно о наличии у дицинодонтов настоящей шерсти, однако подобные структуры у рептилий не наблюдаются.

Все перечисленные факты, хотя и косвенно, все же свидетельствуют в пользу предположения об отсутствии рогового фолидоза рептильного типа даже у наиболее примитивных терапсид (Чудинов, 1983, с. 190). Возможно, детальное изучение более обширного материала позволит обоснованно восстановить картину эволюции кожного покрова терапсид к "маммальному" состоянию. Сейчас можно лишь высказать предположение о вероятном наличии в той или иной мере развитого покрова, близкого по структуре к шерстному, у эвтериодонтов, высших аномодонтов, и, может быть, даже у высших горгонопий и диноцефалов, тогда как у наиболее примитивных представителей этих групп, видимо, кожа имела несколько иное строение, и была покрыта многочисленными тесно расположенными кожными железами. Конечно, для сколько-нибудь обоснованных реконструкций данных явно маловато, однако предварительную гипотезу высказать можно. Вряд ли следует предполагать, что эти железы выделяли слизистый секрет, как у лиссамфибий; скорее, может быть, они продуцировали кератиноподобное вещество, бляшки

которого сплошным паркетом покрывали тело, защищая от высыхания. Усиление функционирования таких желез могло привести сначала к появлению волосовидных сенсорных "вибрисс" на определенных участках тела, а затем и к формированию сплошного шерстного покрова. В сочетании с развитием потовых желез образовался "промаммальный" покров. На каком эволюционном уровне это происходило, сказать пока трудно, однако кажется вероятным, что исчезновение сплошного защитного "фолидоза" у разных групп терапсид связано, скорее всего, не с ослаблением защитных функций кожи против высыхания, а с их совершенствованием, и именно по пути "маммализации" кожи (остевая шерсть и потовые железы, создающие воздушно-паровую прослойку; образование подшерстка могло быть связано уже с появлением гомейотермности, и соответствовать маммальному уровню). Соответственно, терапсиды, особенно апикальные группы эволюционных трендов, могут рассматриваться как потенциально высоконаземные группы животных.

Нерешенным вопросом для почти всех групп терапсид является способ функционирования их ушного аппарата. В настоящее время большинством исследователей принимается отсутствие, по крайней мере, у примитивных терапсид, постквадратной барабанной перепонки и подвижной слуховой косточки и формирование у потомков, млекопитающих, структур среднего уха преимущественно из костей нижней челюсти (обзор данных см. Татаринov, 1971; 1976; Kerlak, Musset, 1983). Наиболее детально рассмотрена эта проблема и анализирована многочисленная литература в монографии Татаринова (1976, с. 94–103), и нет смысла повторять комплекс аргументов, приводящий автора к выводу о вероятном возникновении барабанной перепонки только у высших цинодонтв в специальной вырезке угловой кости нижней челюсти, формируемой ангулярным лепестком. По мнению Татаринова, у примитивных терапсид барабанной перепонки могло не быть, полость среднего уха соединялась с особым мандибулярным дивертикулом, располагающимся по нижнему краю нижней челюсти и связанным с полостью, прикрывавшейся имеющимся только у терапсид выростом угловой кости – ангулярным лепестком. Это тонкая костная пластинка, косо сзади-сверху вниз-вперед проходящая по наружной поверхности угловой кости. Видимо, ангулярная пластинка терапсид – разрастание заднего края внешнего гребня (*lamina reflexa*), прикрывающего у сфенакодонтных пеликозавров небольшое коническое вдавление (см. Romer, Price, 1940, p. 84–86). Под эту пластину многие исследователи помещают часть птеригонидной мускулатуры (см. Barghusen, 1973). Однако исследование пластины у наиболее примитивных терапсид (сиодоны и эстемменозухи) показывает, что полость под ней разделена гребнем на две части – узкую, каналообразную верхне-переднюю и широкую нижне-заднюю. Нижне-задняя в той или иной мере выступает ниже нижнего края челюсти,

открыта с внутренней стороны и вполне могла быть связана с птеригоидной мускулатурой. Верхне-передняя открывается на верхнем краю ангулярного лепестка полукруглой вырезкой, продолжаясь пологим желобом вдоль верхнего края нижней челюсти. Именно эта полость значительно варьирует в относительных размерах и форме у различных групп, вплоть до сохранения от нее только передней стенки вырезки (*Gorgonopidae*). Судя по приводимым в литературе данным, именно эта полость преформирует в будущем тимпанальную часть слухового аппарата млекопитающих. Остальные элементы будущего слухового аппарата млекопитающих у терапсид имеют так же мало подходящее для этого строение – массивная слуховая косточка неподвижна и тесно скреплена с квадратной костью, квадратная кость (=incus) и сочленовная (=malleus) образуют обычный блок челюстного сустава. Видимо, расшифровка возможностей этой необычной конструкции как звукопередающего аппарата является делом специальных исследований, в важном для нас плане следует лишь отметить следующее: 1) сама вариабельность строения области ангулярного лепестка у различных групп заставляет предполагать активное функционирование структуры; 2) у примитивных групп, даже со слабо развитым пахиостозом скуловой области (например, *Biarmosuchus*) над описанной выше вырезкой и продолжающим ее коротким желобом нависает сильно утолщенный, ругозистый край скуловой дуги (особенно хорошо это заметно у форм с сильным пахиостозом данной области, см. *Ulemosaurus*); внутренний край "карниза" гладкий, как бы продолжает желоб от вырезки к нижнему краю затылочного фланга чешуйчатой кости, где он, соосно с челюстным мышцелком поворачивая внутрь и вверх, попадает в положение, в котором обычно реконструируют наружный слуховой проход у высших терапсид (см. *Parrington*, 1955; *Татаринов*, 1976). Вывод: возможно, эти данные позволяют полагать, что воздушную систему звукопроведения имели даже самые примитивные группы терапсид, пусть пока для нас и неясно ее функционирование.

Надотряд Eoteriodontia

Терапсиды, имеющие контакт заглазничной и чешуйчатой костей по верхнему краю височного окна и с редуцированной до узкого канала эпиптериковой полостью. Состав надотряда и обоснование схемы разделения на отряды (по направлениям оптимизации челюстной мускулатуры) см. *Ивахненко*, 2002б.

Отряд Dinocerphalia

Челюстная мускулатура в височной яме располагается практически вертикально, при продвижении передних пучков вперед, в надглазничную область крыши, образуется мускульный блок; скуловая дуга несколько опуще-

на. Разделение на два подчиненных таксона принимается по: Вьюшков, 1964; Чудинов, 1983; с принятием для этих групп подотрядного ранга (согласно: Ивахненко, 1995а).

Подотряд Titanosuchida

Систематическая схема подотряда принимается по: Ивахненко, 1999, с понижением ранга группы и подчиненных таксонов выше семейственного ранга; при этом принимавшееся подотрядное деление таксона заменено надсемейственным.

Примитивные диноцефалы, для которых характерно наличие "альтернативных" верхне- и нижнечелюстного клыков, образующих единый аппарат расчленения крупной добычи (Ивахненко, 2002а).

Надсемейство Eotitanosuchoidea Tchudinov, 1960

Семейство Eotitanosuchidae Tchudinov, 1960

Объем и состав семейства см. Ивахненко, 1999; наиболее примитивная группа диноцефалов, описан один род:

Род *Biarmosuchus* Tchudinov, 1960 [*B. tener* Tchudinov, 1960 (= *Eotitanosuchus olsoni* Tchudinov, 1960; = *Ivantosaurus ensifer* Tchudinov, 1983; = *Biarmosaurus antecessor* Tchudinov, 1964): голотип – ПИН, № 1758/2, скелет; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1999, с. 80–84. *B. tagax* Ivachnenko, 1990: голотип – ПИН, № 3706/10, неполный череп; Архангельская обл., Пёза-1, колл. ПИН, № 3706; Усть-Пёза, колл. ПИН, № 3586; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1990б, с. 86–87. *B. tchudinovi* Ivachnenko, 1999: голотип – ПИН, № 4309/1, фрагмент черепа; Удмуртия, Сокол, колл. ПИН, № 4309; нижнетатарский (верхнеказанский ?) подъярус; описание вида см. Ивахненко, 1999, с. 84–85].

Среднее или крупное (реконструируемая длина черепа наиболее крупных особей *B. tener* до 70 см, а длина тела могла достигать 3–3,5 м) животное. Остатки не редки в местонахождениях, иногда (Ежово) до 10%, в том числе и полные скелеты. Череп длинный, узкий, высокий в предглазничной области (рис. 23, а), длинные, уплощенные сабельные клыки и многочисленные заклыковые зубы, имеющие режущие канты. В посткраниальном скелете, при коротком туловище, примечательны очень длинные конечности с широкими кистями, пальцы снабжены длинными когтями (рис. 23, б). Такое строение конечностей могло быть связано с обитанием на топких маршах и заболоченных берегах. Возможно, роль в биотопах была как-то связана с размерами живот-

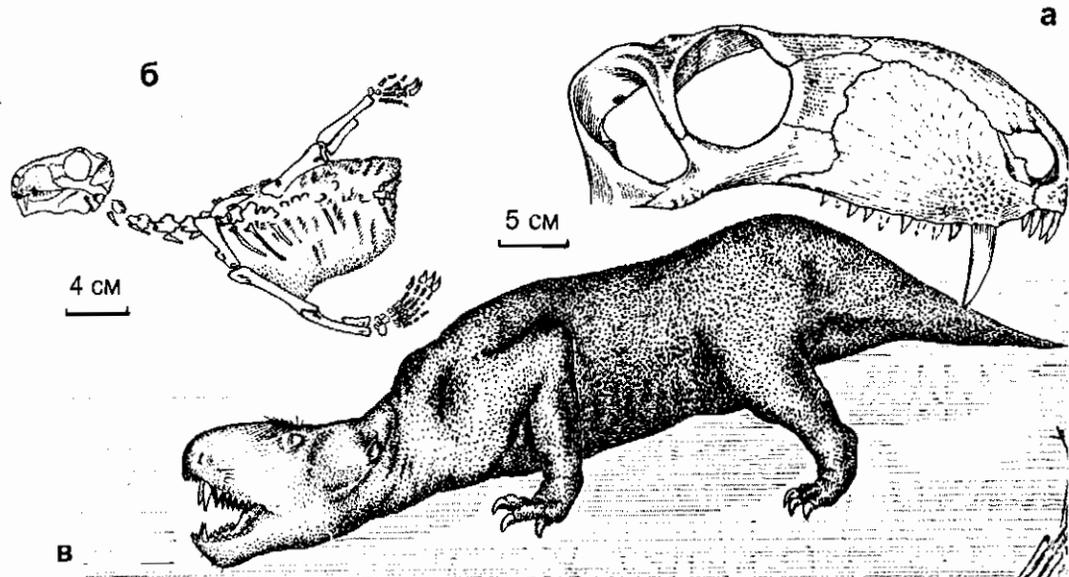


Рис. 23. Eotitanosuchidae: а - *Viarmosuchus tener* Tchudinov, 1960, череп, экз. ПИН, № 1758/1; б - то же, скелет, голотип ПИН, № 1758/2; в - реконструкция биармозуха [НвЕвPr] (индекс см. гл. 5).

ного – мелкие формы могли вести образ жизни относительно наземных мелких хищников и всеядов, крупные тяжелые взрослые особи могли быть облигатно-водными плавающими хищниками.

Надсемейство Titanosuchoidea Broom, 1903

Надсемейство представлено двумя семействами, образованными экологически и морфологически значительно различающимися группами: Syodontidae (высокий череп, узкая скуловая дуга, давящие зубы, короткие загнутые клыки – хищники; поздняя пермь Восточной Европы, Китая и Южной Африки) и Titanosuchidae (сильно уплощенная и расширенная предглазничная часть черепа, широкая скуловая дуга, листовидно-режущие коронки буккальных зубов – возможно, растительнояды; поздняя пермь Южной Африки).

Семейство Syodontidae Ivachnenko, 1994

Широко распространенные в поздней перми примитивные хищные титанозухии (Южная Африка: Rubidge, 1994; Китай: Cheng, Ji, 1996). В отличие от предложенной ранее схемы (Ивахненко, 1995а), семейство включает все три восточноевропейских рода:

Род *Microsyodon* Ivachnenko, 1995 [*M. orlovi* Ivachnenko, 1995: голотип – ПИН, № 4276/13, верхнечелюстная кость; Удмуртия, Голюшерма, колл. ПИН, № 4276; нижеказанский подъярус; описание вида см. Ивахненко, 1995а, с. 103–104].

Род *Archaeosyodon* Tchudinov, 1960 [*Arch. praeventor* Tchudinov, 1960: голотип – ПИН, № 1758/3, череп; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Чудинов, 1983, с. 84–89].

Род *Syodon* Kutorga, 1838 [*S. biarmicum* Kutorga, 1838 (= *Rhopalodon biarmicum* sensu: Eichwald, 1860; = *Cliorhizodon orenburgensis* Twelvetrees, 1880): голотип – ЛГУ, № 140/1, верхнечелюстной клык; Пермская обл., местонахождение неизвестно, колл. ЛГУ, № 140; уфимский ярус; описание вида см. Ивахненко, 1995а, с. 102. *S. gusevi* (Tchudinov, 1968) (= *Notosyodon gusevi* Tchudinov, 1968): голотип – ПИН, № 2505/1, часть черепа; Казахстан, Жаксы-Каргала, колл. ПИН, № 2505; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Чудинов, 1983, с. 91. *S. efremovi* (Orlov, 1940) (= *Cliorhizodon efremovi* Orlov, 1940): голотип – ПИН, № 157/2, череп; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Орлов, 1958, с. 103–104].

Средние и крупные животные, длина черепа от 12–13 см (*M. orlovi*) до 30 см (*Arch. praeventor*), посткраниальный скелет неизвестен. В местонахождениях их остатки нередки, хотя и всегда представлены фрагментами или изолированными черепами. Наиболее древняя и примитивная форма – *Microsyodon* – сохраняет относительно слабо изогнутые клыки с режущими, но не зазубренными кантами, и заклыковые зубы, по строению напоминающие зубы биармозухов – высоко-конические, с уплощенными листовидными коронками и слегка загнутыми назад вершинками. По имеющимся фрагментарным остаткам можно лишь констатировать, что эта форма, видимо, иллюстрирует самое начальное становление специализации более поздних форм.

Более поздние сиодоны имеют узкий, очень удлинённый в предглазничном отделе череп (рис. 24, б). Клыки становятся округлыми в сечении, они лишены режущих кантов, очень косо вперед поставлены в челюсти, и более или менее сильно изогнуты назад, что придает им своеобразную крючкообразную форму (рис. 24, а). "Стертость", отмеченная для клыков (Чудинов, 1983, с. 209), видимо, представляет собой посмертное разрушение, равно как и на заклыковых зубах, где площадки, напоминающие внешне площадки стирания, расположены совершенно незакономерно, и, например, присутствуя на зубах верхней челюсти, могут полностью отсутствовать на соответствующей стороне зуба нижней того же экземпляра. У сиодонов зубы становятся массивными, тупо-коническими, с низкими коронками, скорее, раздавливающими, чем

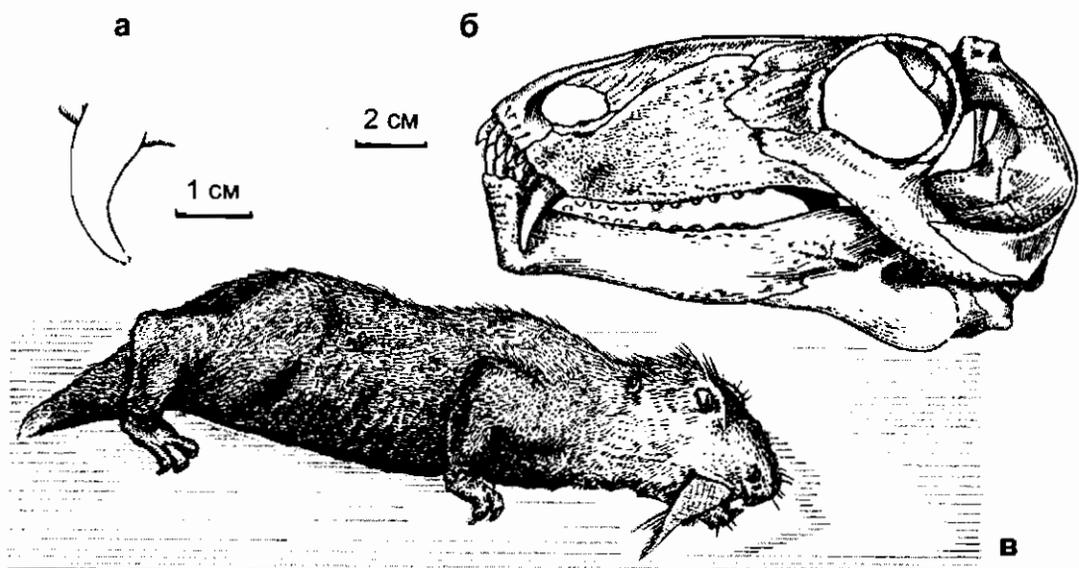


Рис. 24. Syodontidae: а - *Syodon biarmicum* Kutorga, 1838, клык, голотип ЛГУ, № 140/1; б - *S. sfremovi* (Orlov, 1940), череп, голотип ПИН, № 157/2; в - реконструкция снодона [AbEvPr] (индекс см. гл. 5).

режущими. В сочетании с узкой удлинённой мордой и загнутыми крюкообразными клыками это может говорить о питании относительно крупной добычей, видимо, с достаточно твердой кожей (рыбы, лабиринтодонты). Видимо, облигатно-водные хищники.

Надсемейство Deuterosauroidea Seeley, 1894

Дейтерозавры по происхождению явно близки к примитивным титанозухиям типа *Microsyodon*, и, видимо, представляют собой первично хищный или всеядный дериват того же ствола, при этом в ходе эволюции формируется конструкция с относительно высоким и коротким черепом, увеличенными режущими клыками и заклыковыми зубами, в связи с чем происходит усиление аддукторов, активно продвигающихся в надглазничную и теменную области.

Семейство Anteosauridae Boonstra, 1954

Относительно примитивно устроенные диноцефалы, характерные для поздней перми Южной Африки и Восточной Европы. Восточноевропейские представители:

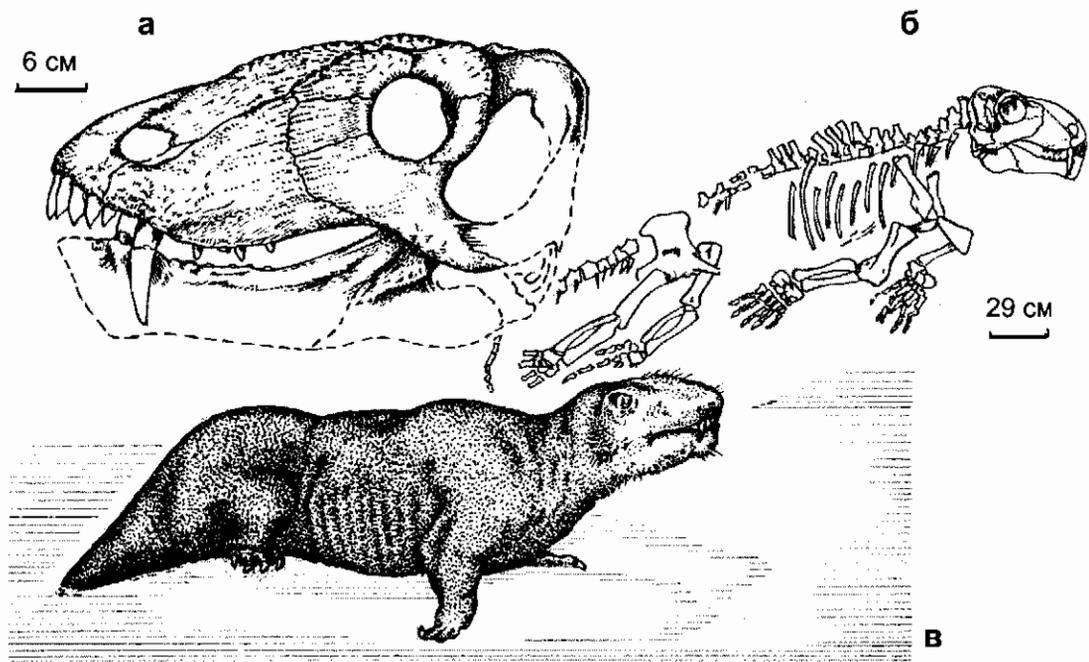


Рис. 25. Anteosauridae: а - *Titanophoneus potens* Efremov, 1938, череп, реконструкция по экз. ПИН, № 157/3; б - то же, скелет, голотип ПИН, № 157/1; в - реконструкция титанофонеуса [HbEvPr] (индекс см. гл. 5).

Род *Titanophoneus* Efremov, 1938 [*T. potens* Efremov, 1938 (= *Doliosaurus yanschynovi* Орлов, 1958): лектотип – ПИН, № 157/1, скелет; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Орлов, 1958, с. 6–101. *T. adamanteus* (Orlov, 1958) (= *Doliosaurus adamanteus* Orlov, 1958): голотип – ПИН, № 520/30, череп; Оренбургская обл., Малый Уран, колл. ПИН, № 520; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Орлов, 1958, с. 105. *T. rugosus* (Trautschold, 1884) (= *Oudenodon rugosus* Trautschold, 1884): лектотип – ПИН, № 1955/1а, фрагмент нижней челюсти; Татарстан, Бутлеровка, колл. ПИН, № 1955; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Trautschold, 1884, р. 35].

Крупные и очень крупные животные, длина черепа до 60 см, длина тела не менее 4 м. Остатки нередки в местонахождениях, в коллекции Ишеево до 15%, в том числе и два скелета. Череп относительно удлинён, аддукторы слабо заходят в заглазничную область (рис. 25, а); но клыки увеличены и усилены, заклыковые зубы имеют каплевидную в сечении, уплощенно-коническую форму, с зазубренными режущими кантами. Судя по грацильности скелета в

целом (Орлов, 1958; и см. рис. 25, б), слабым окостенениям эпифизарных областей костей конечностей, относительно коротким конечностям с широкими кистями, узкому черепу с высоко поднятыми ноздрями и орбитами, антеозавры могли быть преимущественно крупными плавающими (амфибиотическими) хищниками. Несколько удивляет развитие в лобно-теменной области мощных ругозистых образований, значительно утолщавшихся с возрастом. Наличие структур такого типа достаточно обычно для растительных из разных групп, но вызывает удивление у хищников – особенно в данном случае, учитывая узко-удлиненную форму черепа. Бесспорно, какие-либо предположения по использованию таких образований в качестве "турнирного" оружия совершенно бессмысленны. Может быть, следует полагать, что пахиостозный панцирь, прикрывавший лобно-теменную область и нависавший над орбитами, покрытый сверху прочным чехлом утолщенной кожи, мог быть полезен для крупных животных при передвижении в густых прибрежных зарослях гелофитов.

Семейство *Deuterosauridae* Seeley, 1894

Близкая к *Anteosauridae* группа, возможно, их специализированные производные. Семейство пока описано только с территории Восточной Европы:

Род *Deuterosaurus* Eichwald, 1848 [*D. biarmicus* Eichwald, 1848: голотип – ПИН, № 1954/10, часть позвоночника; Башкортостан, Ключевский рудник-2, колл. ПИН, № 1954; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 157–169, с. 191–193. *D. jubilaei* (Nopcsa, 1928) (= *Mnemejosaurus jubilaei* Nopcsa, 1928; = *Uraniscosaurus watsoni* Nopcsa, 1928): голотип – ПИН, № 1954/2, череп; Оренбургская обл., Старо-Мясниковский рудник, колл. ПИН, № 1954; Нежинка, колл. ПИН, № 2629; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 193–195].

Очень крупные формы, длина высокого, массивного черепа до 45–50 см, посткраниальный скелет неизвестен. В местонахождениях встречаются относительно не часто, как правило, отдельные кости и черепа. Направление специализации у дейтерозавров, видимо, значительно отличалось от такового *Anteosauridae*. Череп этих животных короткий и высокий (рис. 26, а), мускулатура проходит вперед в межглазничную область до лобной кости, что говорит, видимо, о сильном, давящем челюстном аппарате. Клыки массивные, но уплощенные, с режущими кантами. Заклыковые зубы с массивными округлыми вздутыми коронками. Предклыковые зубы сильно увеличены, с небольшой пяткой и острой вершинкой. В целом зубной аппарат сохраняет "хищный" тип, хотя приобретает некоторые черты сходства с таковым растительных тапиноцефалов. Интересно наличие мощных пахиостозных разрастаний в надглаз-

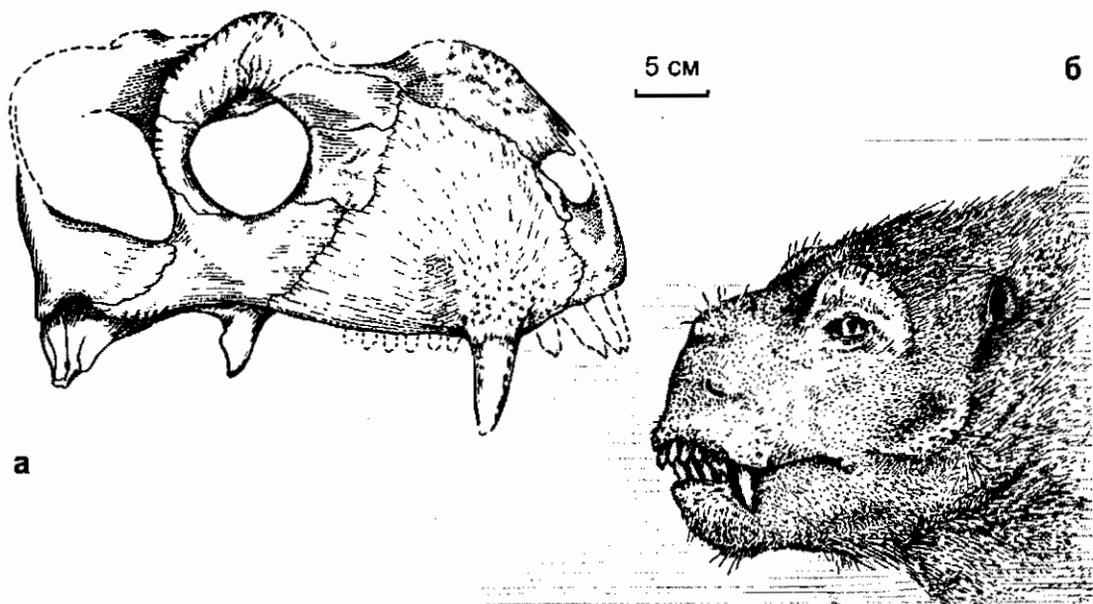


Рис. 26. Deutrosauridae: а - *Deuterosaurus jubilaei* (Nopcsa, 1928), череп, экз. ПИН, № 2629/1; б - реконструкция дейтерозавра [НбЕвPr] (индекс см. гл. 5).

ничной и лобно-теменной областях. При этом морфологически и структурно такие образования у дейтерозавров почти полностью аналогичны описанным для антеозавров и могут, видимо, объясняться аналогичным образом.

Видимо, такое сочетание массивного черепа, "хищных" клыков и скорее давящих заклыковых зубов говорит о всеядности, падалеядности и не специализированном хищничестве, хотя вряд ли стоит говорить о существенном изменении образа жизни по сравнению с *Anteosauridae*.

Подотряд *Tarinocephalida*

Наиболее специализированная и разнообразная группа диноцефалов, распространенная в поздней перми Восточной Европы и Южной Африки, по происхождению, возможно, связана с *Anteosauridae* через "дейтерозавровую" специализацию (Ефремов, 1954; Чудинов, 1983). Для всего подотряда характерна редукция челюстных клыков, и, видимо, растительность. Объем и состав подотряда принимается по: Чудинов, 1983, с повышением рангов семейств до надсемейств (в связи с выделением семейства *Ulemosauridae*: Ивахненко, 1994) и исключением *Styracoscephalidae*, поскольку полагаем его близким к *Burnetiidae*: см. Naughton, 1929; Broom, 1932).

Надсемейство *Tarinocephaloidea* Owen, 1876

Надсемейство очень разнообразно в поздней перми Южной Африки; в Восточной Европе представлено только наиболее примитивным семейством.

Семейство *Ulemosauridae* Ivachnenko, 1994

Наиболее примитивные тапиноцефалы, характерные для Восточной Европы и самых низких горизонтов системы Карру Южной Африки (*Tarinocaninus*: Rubidge, 1991). Восточноевропейские представители:

Род *Ulemosaurus* Riabinin, 1938 [*Ul. svijagensis* Riabinin, 1938 (= *Moschops svijagensis* sensu: Татаринов, 1965): лектотип – ПИН, № 2207/2, череп; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157, 2207; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Efremov, 1940b, p. 156–204; Татаринов, 1965, с. 99–104. *Ul. gigas* (Efremov, 1954) (= *Deuterosaurus gigas* Efremov, 1954): лектотип – ПИН, № 1955/5, левый верхнечелюстной клык; Башкортостан, Ключевской рудник-2, колл. ПИН, № 1955; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 190].

Очень крупные животные, с высоким, массивным черепом до 40 см в длину, длина тела достигала 3 м. Остатки обычны в местонахождениях соответствующего возраста, иногда (Ишеево) до 20%, в том числе и полные скелеты. Практически у примитивных тапиноцефалид мы наблюдаем продолжение эволюционного тренда, начатого дейтерозавром – дальнейшее увеличение относительной высоты и укорочение черепа, вместе с характерным для диноцефалов интенсивным продвижением аддукторной мускулатуры в заглазничную область, в связи с чем квадрато-артикулярная область резко сдвигается вперед, нижняя челюсть укорачивается (рис. 27, а), что повышает эффективность действия вертикальной составляющей аддукторной мускулатуры. Соответственно наблюдается усиление и увеличение в размерах предчелюстных зубов и "инцисивизация" клыка – у *Ulemosaurus* верхнечелюстной клык еще превышает по размерам предклыковые и заклыковые зубы, хотя и становится коротко-цилиндрическим, массивным, с выраженным пяткообразным цингулюмом и морфологически очень похож на последний предклыковый зуб дейтерозавра. Нижнечелюстные клыки отсутствуют. Предклыковые зубы сильно стертые, но поверхности стирания, в виде выпуклости верхних и соответственного вдавления на нижних зубах, могут свидетельствовать только о раздавливании пищи во рту.

Тапиноцефалы образуют широкий спектр экологически близких форм в Южной Африке, и обычно интерпретируются (Gregory, 1926; и многие более поздние авторы) как тяжелые, бегемотоподобные наземные формы, что связывается с особенностями строения массивного, тяжелого скелета с относи-

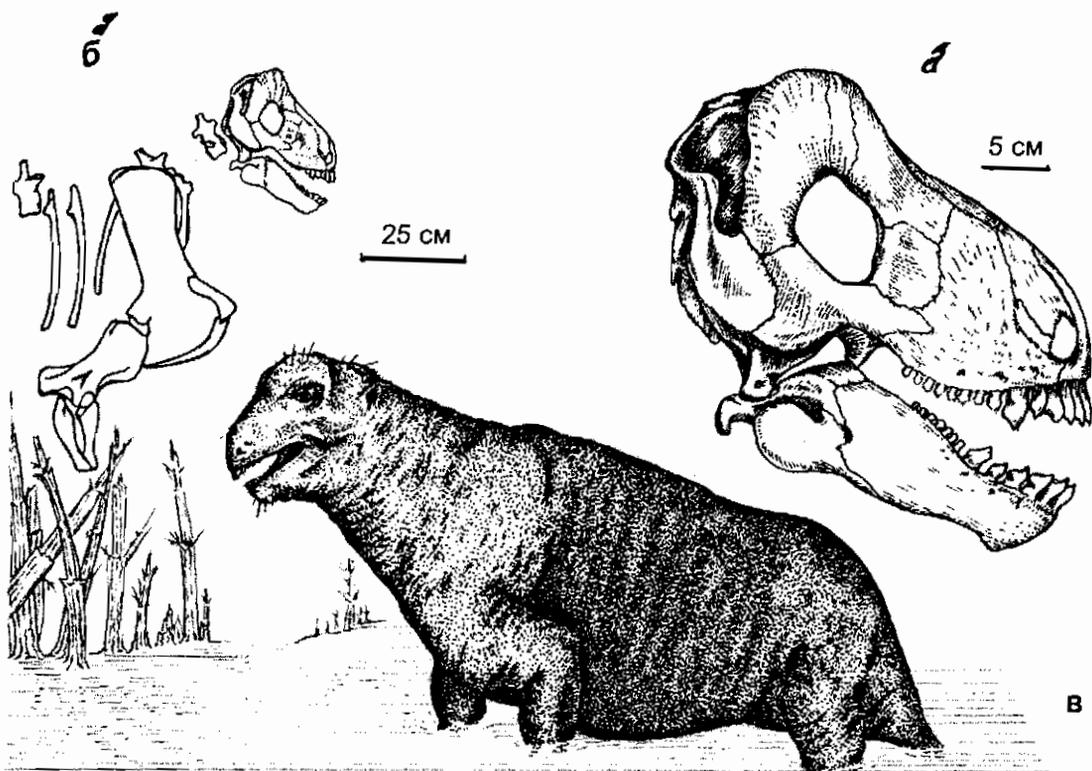


Рис. 27. Ulemosauridae: а - *Ulemosaurus svijagensis* Riabinin, 1938, череп, лектотип ПИН, № 2207/2; б - то же, часть скелета, лектотип ПИН, № 2207/2; в - реконструкция улемозавра [AbEvSa] (индекс см. гл. 5).

тельно хорошо окостеневшими эпифизарными частями, наклонной постановкой головы с низко опущенными ноздрями (рис. 27, б). Лобно-теменная область черепа несет сильные пахиостозные разрастания. Гипотезы об использовании этой области черепа в качестве "турнирного оружия" (Barghusen, 1975) представляются крайне мало вероятными, поскольку никаких следов ороговения кожи здесь не имеется, а описанная автором специфическая возможность нагибания головы у животного скорее связана с питанием. Видимо, речь должна идти о питании какими-то растительными кормами, находящимися низко, ниже уровня поднятой головы, и не требующих срезания или срывания, поскольку зубы для этого не приспособлены.

Интересная и очень вероятная, на наш взгляд, гипотеза высказана В.И. Жегалло (устное сообщение) о, по сути дела, возможности своеобразной сапрофагии растительнойядов такого типа, точнее, об использовании ими в пищу плотных, сбитых волнами, полуразложившихся, подвергнутых ферментации и прорастанию микромицетами мортмасс растений (видимо, в основном

представленных членистостебельными) в мелких, солоноватоводных и хорошо прогреваемых прибрежных частях водоемов. Такие "маты" из стволов членистостебельных даже известны для соответствующих отложений в ископаемом состоянии (Ефремов, 1954).

Животные будут интерпретироваться нами как крупные прибрежные, видимо, факультативно-водные, растительнойды-сапрофаги.

Отряд *Gorgonopia*

Челюстная мускулатура приобретает косое расположение, так, что скуловый край височного окна разрастается назад; скуловая дуга практически сохраняет горизонтальное положение. Систематическая схема отряда принимается по: Ивахненко, 2002б с изменением названия подотряда *Rhopalodontida* на *Estemmenosuchida*, как более общепринятого.

Подотряд *Estemmenosuchida*

По происхождению, возможно, связаны с примитивными хищными *Rubidgeoidea* (Ивахненко, 2002б), скорее всего, близким к *Phthinosuchidae*. В эволюции группы прослеживаются экологические тренды от мелких примитивных, видимо, всеядных (*Rhopalodontidae*) к крупному специализированному растительнойды (*Estemmenosuchidae*), и к мелким нанофагам (*Microauraniidae*).

Надсемейство *Rhopalodontoidea* Seeley, 1894

Семейство *Rhopalodontidae* Seeley, 1894

Примитивные *Estemmenosuchida*, эндемики Восточной Европы, описано три рода:

Род *Rhopalodon* Fischer, 1841 [*Rh. wangenheimi* Fischer, 1841: голотип – без номера, часть зубной кости (утерян); Башкортостан, Ключевский рудник-1; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание вида см. Fischer, 1841, S. 462].

Род *Phthinosaurus* Efremov, 1940 [*Phth. borissiaki* Efremov, 1940: голотип – ПИН, № 164/7, левая ветвь нижней челюсти; Башкортостан, Белебей, колл. ПИН, № 164; верхнеказанский подъярус, белсбеевская свита; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 403; Татаринов, 1974а, с. 46–49; Ивахненко, 1995б, с. 112].

Род *Parabradysaurus* Efremov, 1954 [*P. udmurticus* Efremov, 1954 (= *Parabradysaurus dubius* Efremov, 1940): голотип – ЦНИГР 2/1727, часть зубной кости; Удмуртия, Межевая, колл. ЦНИГР, № 2; нижнеказанский подъярус; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 324–325; Чудинов, 1983, с. 110–111. P.

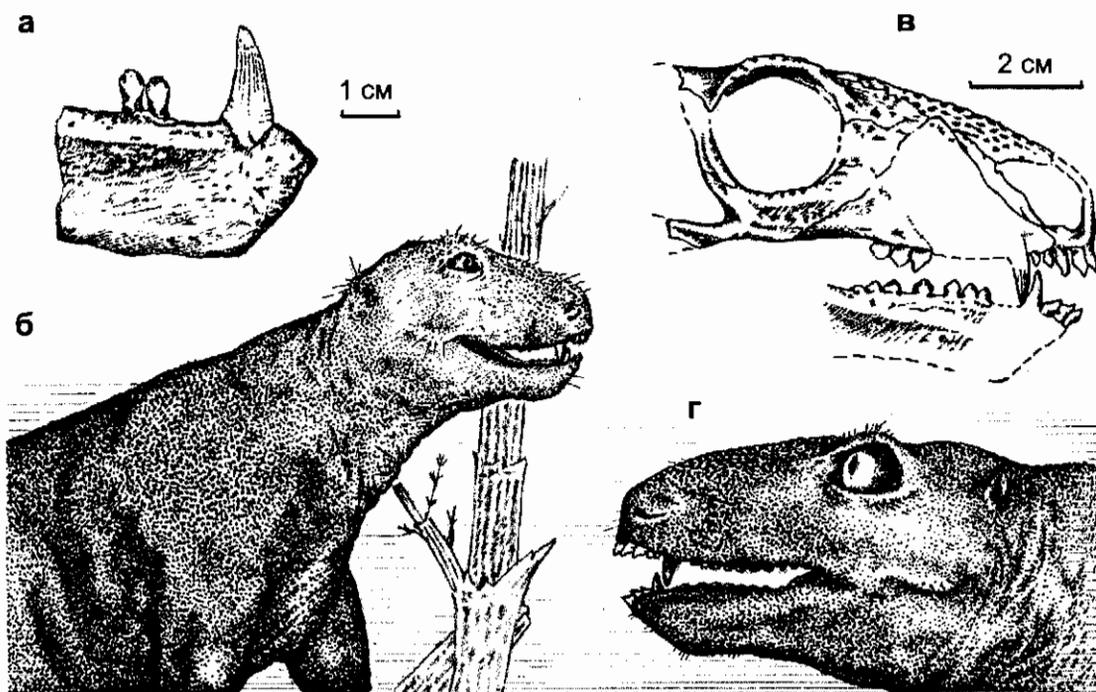


Рис. 28. Rhopalodontidae, Microauraniidae: а - *Parabradyosaurus silantjevi* Ivachnenko, 1995, часть зубной кости, голотип ПИН, № 4416/33; б - реконструкция нарабрадизавра [AbEvPh] (индекс см. гл. 5); в - *Microaurania minima* Ivachnenko, 1995, реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 4337/1; г - реконструкция микроурамии [TbPh] (индекс см. гл. 5).

silantjevi Ivachnenko, 1995: голотип – ПИН, № 4416/33, зубная кость; Респ. Коми, Усть-Коин, колл. ПИН, № 4416; нижеказанский подъярус; описание вида см. Ивахненко, 1995б, с. 114–115].

Животные средних размеров, длина черепа 20–30 см. Посткраниальный скелет неизвестен. Находки относительно редки, известны только отдельные кости. Изучены пока очень недостаточно, только по челюстным фрагментам. На клыках сохраняются режущие, хотя и не зазубренные канты, буккальные зубы крупные относительно клыков, сильные, с высокими лепестковидно-режущими коронками (рис. 28, а). Зубная система слабо специализирована, но уже не хищного типа; видимо, облигатно-растительные формы.

Семейство Estemmenosuchidae Tchudinov, 1960

Эндемики Восточной Европы, известен только один род:

Род *Estemmenosuchus* Tchudinov, 1960 [*Est. uralensis* Tchudinov, 1960 (= *Anoplosuchus tepuirostris* Tchudinov, 1968; = *Zopherosuchus luceus* Tchudinov, 1983): голотип – ПИН, № 1758/4, череп; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; Лужково, колл. ПИН, № 708; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Чудинов, 1983, с. 112–126. *Est. mirabilis* Tchudinov, 1968: голотип – ПИН, № 1758/6, скелет; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Чудинов, 1983, с. 124–130].

Очень крупные животные, высокий, массивный череп достигал в длину 65 см (*Est. uralensis*), при длине тела более 3 м. Известны только из типового местонахождения, но в нем число остатков особей различного индивидуального возраста составляет до 50% (*Est. uralensis*), тогда как *Est. mirabilis* представлен одним неполным скелетом. Зубная система высоко специализирована. Необычайно сильно развитые предклыковые зубы верхних и нижних челюстей образуют своеобразный "захватывающий" аппарат; клыки округлые в сечении, бивнеобразные, массивные, почти цилиндрические. Заклыковые зубы слабые и мелкие, с несколько вздутыми, расширенными поперечно, листовидными коронками, практически не окклюзирующие. Видимо, они выполняли функцию удержания в ротовой полости мягких масс пищи. На нёбе высокие овальные или субтреугольные бугры с мелкими зубами ограничивают по краям очень глубокий носо-плоточный желоб. Такая система могла быть связана с захватыванием масс не жесткой, но достаточно плотной, явно растительной пищи. Видимо, и в данном случае применима гипотеза сапрофагии (см. *Utemosauridae*). Различия лишь в том, что зубной аппарат эстемменозухов намного примитивнее, и допускал лишь захват масс пищи, но не ее обработку.

Эстемменозухи имеют пахиостозные утолщения в заглазничной и межглазничной областях, у крупных взрослых особей приобретающие вид высоких, иногда ветвящихся рогообразных выростов (рис. 29, а,г). Детально разбирая имеющиеся гипотезы о функциональном значении подобных "рогов", Чудинов (1983, с. 206) отвергает предположения об их защитной или "боевой" функции, исходя из гипотезы о мягкой, железистой коже животных. Такие соображения представляются справедливыми. Микроскульптура терминальных поверхностей пахиостозных утолщений и "рогов" у эстемменозухов очень напоминает скульптуру, наблюдающуюся на пантах современных оленей – многочисленные отверстия разного размера, связанные между собой ветвящимися и анастомозирующими желобками. Возможно, первично такие пахиостозные разрастания были как-то связаны, как и у оленей, с выработкой биологи-

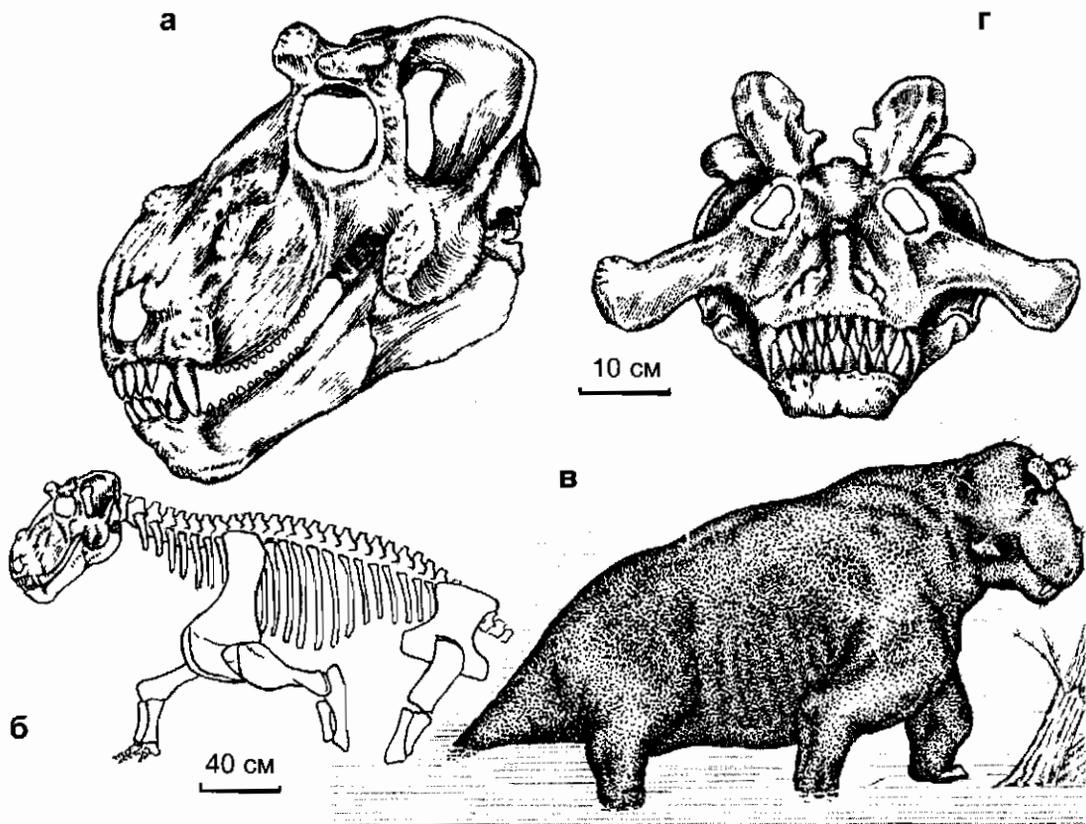


Рис. 29. Estemmenosuchidae: а - *Estemmenosuchus uralensis* Tchudinov, 1960, череп, по голотипу ПИН, № 1758/4, экз. 1758/22, 84; б - то же, скелет, экз. ПИН, № 1758/22; в - реконструкция эстемменосуха [AbEvSa] (индекс см. гл. 5); г - *Estemmenosuchus mirabilis* Tchudinov, 1968, череп, голотип ПИН, № 1758/6.

чески-активных веществ. У крупных взрослых особей (самцов?) наблюдается эксцессивное развитие "рогов", может быть, связанное с половым отбором.

По типу станции обитания животные могли быть, судя по строению посткраниального скелета (рис. 29, б: описание и анализ см. Чудинов, 1983, с. 123, 211) облигатно наземными амфибионтами, кормившимися в воде. Анализ строения затылочных мышечков (Barghusen, 1975) показывает специфическую возможность наклона головы, необходимую при питании кормом, расположенным низко относительно рта.

Надсемейство *Microuranioidea* Ivachnenko, 1995

Семейство *Microuraniidae* Ivachnenko, 1995

Самые поздние *Estemmenosuchida*, эндемики Восточной Европы, возможные прогрессивные потомки *Rhopalodontidae*, пока известен один род:

Род *Microurania* Ivachnenko, 1995 [*M. minima* Ivachnenko, 1995: голотип – ПИН, № 4337/1, неполный череп; Оренбургская обл., Кичкасс, колл. ПИН, № 4337; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1995б, с. 116–117].

Очень мелкие животные, реконструируемая длина черепа не более 5 см; посткраниальный скелет неизвестен. "Измельчание" могло быть связано с формированием ко времени существования микроураний крупных растительноядных диноцефалов, и уходом прогрессивных *Estemmenosuchida* в мелкий размерный класс. Поверхность покровных костей черепа покрыта округлыми ямками (интерпретацию см. выше, раздел Therapsida). Зубной аппарат крайне своеобразен (рис. 28, в), хотя по общему плану строения напоминает таковой эстемменозухов: премаксиллярные зубы с широкими пятками, клык округлый, с продольными гребнями, но без режущего каната, буккальные зубы массивные, широкие – в целом, захватывающе-давящий. Видимо, эта группа представляет собой особое экологическое направление для *Gorgonoria* – мелкие всеядные, факультативно-растительноядные животные.

Подотряд *Gorgonorida*

Хищные *Gorgonoria*, морфологически относительно близкие к диноцефалам, вследствие чего наиболее примитивные семейства (*Eotitanosuchidae* и *Phthinosuchidae*) нередко объединялись в один таксон (*Eotheriodontia*: Olson, 1962; Boonstra, 1963; Чудинов, 1983; *Phthinosuchia*: Romer, 1966; Татаринов, 1974а и др.), хотя диагностические особенности обеих групп выражены уже достаточно хорошо у самых примитивных известных нам представителей. Система и объем подотряда и подчиненных таксонов принимается по: Ивахненко, 2002б.

Надсемейство *Rubidgeoidea* Broom, 1938

Высоко специализированные горгонопии, видимо, рано сформировавшееся направление крупных наземных хищников. Широко представлены в поздней перми Южной Африки, однако только высшими, поздними формами; более ранние и примитивные известны из перми Восточной Европы. Два семейства.

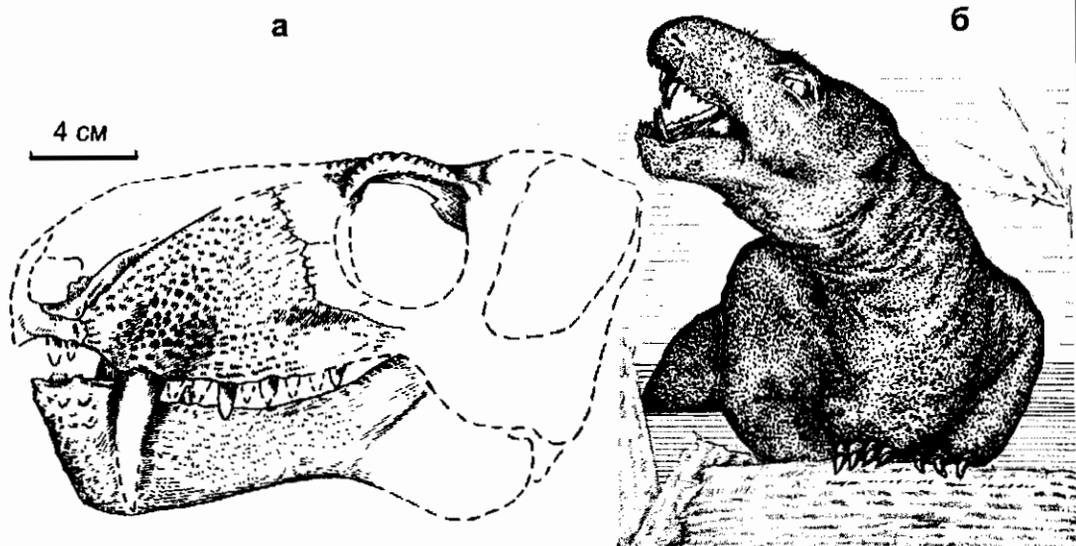


Рис. 30. Phthinosuchidae: а - *Kamagorgon ulanovi* Tatarinov, 1999, череп, голотип ПИН, № 4312/1; б - реконструкция камагоргона [ТбПр] (индекс см. гл. 5).

Семейство Phthinosuchidae Efremov, 1954

Примитивные рубиджеи, эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Dinosaurus* Fischer, 1847 [*D. murchisoni* (Fischer, 1845) (= *Rhopalodon murchisoni* Fischer, 1845; = *Phthinosuchus discors* Efremov, 1954): голотип – ПИН, № 296/1, неполный череп; Башкортостан, Ключевский рудник-1, колл. ПИН, № 296, 1954; верхнеказанский или нижнетатарский подъярусы; описание вида см. Ефремов, 1954, с. 277–278; Татаринov, 1974а, с. 38–45].

Kamagorgon Tatarinov, 1999 [*K. ulanovi* Tatarinov, 1999: голотип – ПИН, № 4312/1; Удмуртия, Сидоровы Горы, колл. ПИН, № 4312; казанский ярус; описание вида см. Татаринov, 1999г, с. 58–61].

Довольно крупные животные, массивный высокий череп достигал в длину 40 см. Посткраниальный скелет не описан. Остатки в местонахождениях редки, но иногда представлены скелетами (Сидоровы Горы). Сильно развиты уплощенные, каплевидные в сечении клыки с режущими зубчатыми гребнями, пред- и заклыковые зубы массивные, режущие, так же с зазубренными гребнями. Хорошо развит относительно высокий носо-глоточный желоб (Татаринov, 1974а, с. 41), ограниченный по краям широкими буграми с мелкими нёбными зубами. На лицевых пластинах максилл имеются многочисленные неглубокие ямки (см. раздел Therapsida). У наиболее крупных форм (*Kamagorgon*) лобные кости заметно пахиостозно утолщены (рис. 30, а). Возможно, являлись крупными хищниками, относительно наземными, не специализированными трофически.

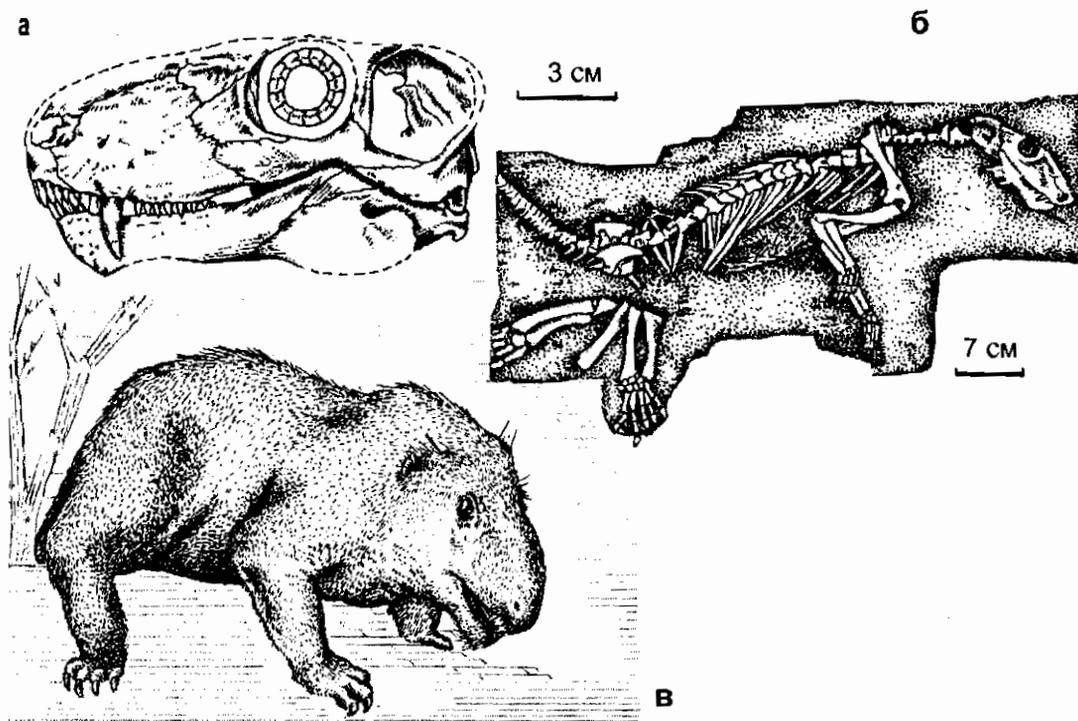


Рис. 31. Rubidgeidae: а, б - *Viatkogorgon ivakhnenkoi* Tatarinov, 1999, череп и скелет, голотип ПИН, № 2212/61; в - реконструкция вяткогоргона [ТьПрГ] (индекс см. гл. 5).

Семейство Rubidgeidae Broom, 1938

Специализированные потомки Phthinosuchidae; морфологически разделяются на два подсемейства – *Sycosaurinae* Watson et Romer, 1956 (*Viatkogorgon* в Восточной Европе, и несколько родов Южной и Восточной Африки) и *Rubidgeinae* Broom, 1938 (пока описаны только из Южной Африки), различающиеся пропорциями черепа и числом заклыковых зубов, но для поставленной задачи разделение не играет роли. Для Восточной Европы пока описан один род:

Род *Viatkogorgon* Tatarinov, 1999 [*V. ivakhnenkoi* Tatarinov, 1999: голотип – ПИН, № 2212/61; скелет; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; Порт Котельнич, колл. ПИН, № 4678; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1999в, с. 77–80].

Большинство *Rubidgeidae* – средние, крупные и очень крупные (длина черепа южноафриканских форм до 50 см), видимо, самые тяжелые наземные хищники среди терапсид. Восточноевропейский *Viatkogorgon* средних разме-

ров, длина черепа до 20 см, длина тела до 1 м, но не исключено, что описана молодая особь. Остатки редки, в массовой коллекции Котельнич имеется только один скелет. Череп короткий и массивный, клыки очень крупные, каплевидные в сечении, с режущим зазубренным кантом, число заклыковых зубов сокращено (рис. 31, а). Скелет недлинный, с длинными конечностями (рис. 31, б). Видимо, крупные наземные хищники, возможно, факультативно падалеяды.

Необходимо отметить, что в поздней перми Восточной Европы присутствовали и очень крупные формы. В коллекции Климово-1 (Вологодская обл.) найдены резец (экз. ПИН, № 4549/14) и часть мозговой коробки (экз. ПИН, № 4549/13), устроенной сходно с таковой южноафриканской *Rubidgea* (очень высокие уплощенные парокципитальные отростки периотики, так что посттемпоральное окно поднято практически выше уровня *foramen magnum*, сравни: Sigogneau, 1970, рис. 174, 178). Судя по размерам (ширина основания мозговой коробки сзади, до основания парокципитальных отростков — 8 см, высота коронки зуба — 3 см; у *Rubidgea*, соответственно, 5 см и 2 см: см. Sigogneau, 1970, рис. 174) длина черепа могла достигать 70 см.

Надсемейство *Gorgonopioidea* Lydekker, 1890

Относительно примитивные, разнообразно специализированные животные, безусловно, близкие к примитивным *Phthinosuchidae*. Судя по слабому развитию ряда черт (расширение заглазничных и скуловых дуг), рано проявившихся в филогенезе рубиджиевых, но развивающихся в ходе онтогенеза, в происхождении горгонопиевых значительную роль сыграли процессы фетализации.

Семейство *Burnetiidae* Broom, 1923

Очень высоко специализированные и в то же время примитивные горгонопиевые; подразделяются на два подсемейства (*Hipposaurinae* Watson et Romer, 1956 и *Burnetiinae* Broom, 1923 по степени развития пахиостоза на костях крыши черепа), в Восточной Европе описано два рода *Burnetiinae*:

Род *Proburnetia* Tatarinov, 1968 [*P. vjatkensis* Tatarinov, 1968: голотип — ПИН, № 2416/1, череп; Кировская обл., Агафоново, колл. ПИН, № 2416; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 53–58].

Род *Niuksenitia* Tatarinov, 1977 [*N. sukhonensis* Tatarinov, 1977: голотип — ПИН, № 3159/1, часть черепа; Вологодская обл., Наволоки, колл. ПИН, № 3159; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1977, с. 98–103].

Средних размеров животные, длина черепа около 20 см. Посткраниальный скелет неизвестен. Остатки животных очень редки в местонахож-

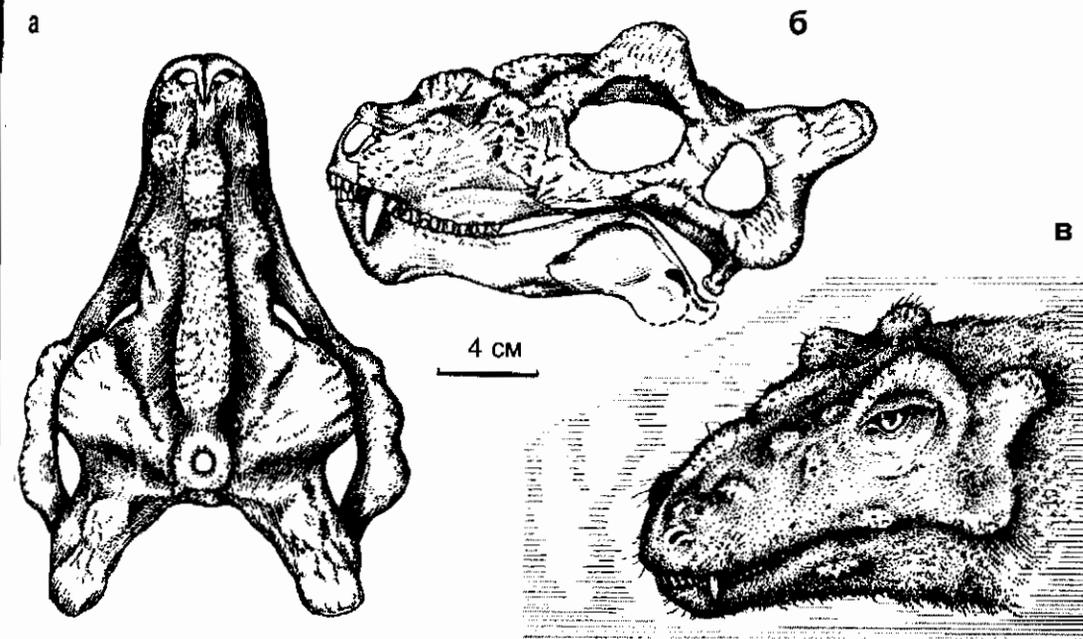


Рис. 32. Burnetiidae: а, б - *Proburnetia vjatkensis* Tatarinov, 1968, череп, голотип ПИН, № 2416/1; в - реконструкция пробурнетии [TbPh] (индекс см. гл. 5).

дениях. Клыки короткие, так что подбородочный выступ, характерный для длиноклыковых горгонопий, отсутствует. Режущего канта на клыке нет, заклыковые зубы тесно расположенные, уплощенно-лепестковидные. Нёбные зубы расположены на высоких буграх, формирующих глубокий носоплоточный желоб (у хищных животных обычно очень неглубокий). Кроме того, часто развитые у бурнетиид рогаобразные выросты на черепе (рис. 32, а,б) обычно не характерны для хищников. Безусловно, данных пока недостаточно, но все же представляется возможным рассматривать бурнетиид как относительно наземных всеядных, облигатно-растительоядных животных.

Семейство *Gorgonopidae* Lydekker, 1890

По пропорциям черепа обычно подразделяются на несколько подсемейств, однако морфологически пока изучены недостаточно, чтобы можно было реконструировать для представителей этих групп какие-либо экологические отличия. Очень широко представлены в Южной и Восточной Африке, для Восточной Европы описано три рода:

Род *Pravoslavlevia* Vjuschkov, 1953 [*Pr. parva* (Pravoslavlev, 1927) (= *Inostrancevia parva* Pravoslavlev, 1927): голотип – ПИН, № 2005/1859, череп; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 85–88].

Род *Sauroctonus* Bystrov, 1955 [*S. progressus* (Hartmann-Weinberg, 1938) (= *Arctognathus progressus* Hartmann-Weinberg, 1938): лектотип – ПИН, № 156/5, череп; Татарстан, Семин Овраг, колл. ПИН, № 156; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 62–81].

Род *Suchogorgon* Tatarinov, 2000 [*S. golubevi* Tatarinov, 2000: голотип – ПИН № 4548/1, череп; Вологодская обл., Устье Стрельны, колл. ПИН, № 4548; верхнетатарский подъярус, верхняя часть северодвинского горизонта; описание вида см. Татаринов, 2000, с. 71–77].

Средних размеров животные, длина черепа до 25 см, длина тела немного более одного метра. Остатки животных весьма часты в местонахождениях; так, в небольшой коллекции Устье Стрельны преобладают остатки *S. golubevi*, найдено 6 частично мацерированных черепов и скелетов. Череп узкий и высокий, хорошо развиты уплощенные клыки с зубчатыми режущими кантами, заклыковые зубы так же режущего типа (рис. 33, а, б). Обычно горгонопий рассматривают в качестве наземных хищников (например, см. Huene, 1956, S. 306; Romer, 1966, p. 287). Но значительное количество их остатков в местонахождениях явно противоречит высоко-наземному образу жизни. Кроме того, на покровных костях черепа *Suchogorgon*, медиальнее орбит, хорошо заметны цепочки своеобразных овальных неглубоких ямок с гладким дном, которые могут быть только отпечатками кожных структур. Вряд ли в этом положении можно реконструировать кожные железы или воздушные (тактильные?) органы; скорее, это следы каких-то (электро? сейсмо?) сенсорных органов, которые могут быть только у водных животных. Однако, горгонопиды, при большом общем сходстве строения, отличаются друг от друга многими существенными чертами (например, строением слуховой косточки: см. Татаринов, 2000), которые мы пока не в состоянии интерпретировать. Возможно, в действительности эта обширная группа была очень разнообразна экологически, и их следует рассматривать как средних размеров прибрежно-наземных, и факультативно-водных, хищников с универсальным типом питания, без выраженного трофического партнера.

Надсемейство *Inostrancevioidea* Huene, 1948

Самые крупные и специализированные *Gorgonopida*, явно связанные по происхождению с наиболее близкими к ним морфологически *Rubidgeoidea* (Colbert, 1948; Татаринов, 1974а).

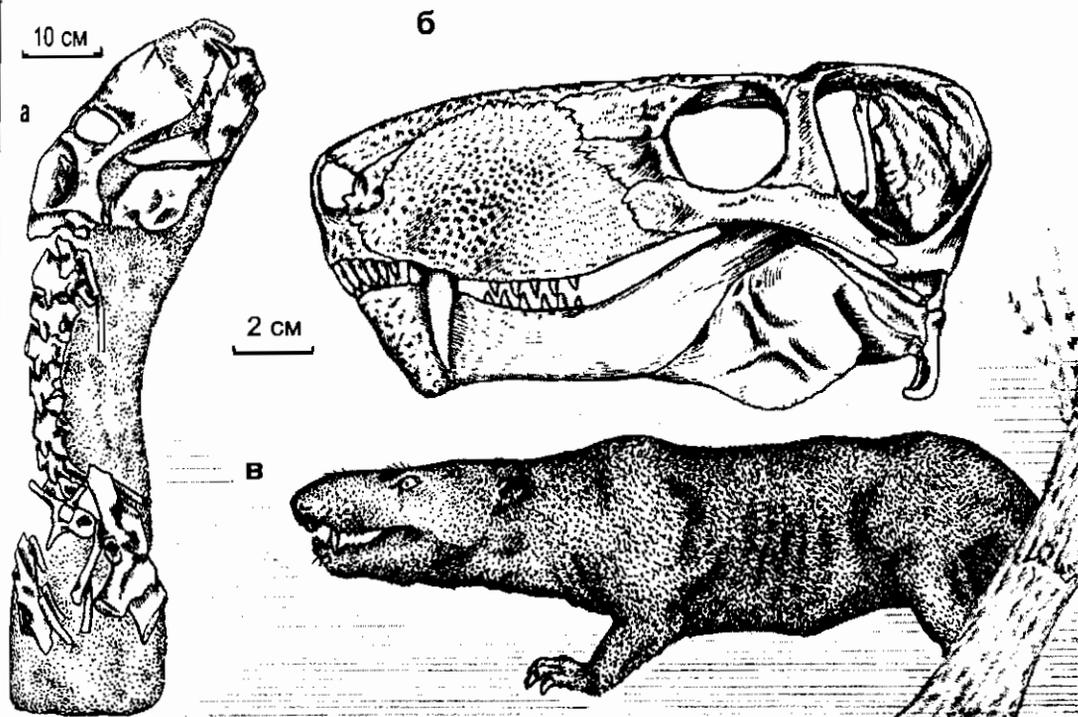


Рис. 33. Gorgonopidae: а - *Sauroctonus progressus* (Hartmann-Weinberg, 1938), скелет, экз. ПИН, № 156/51; б - *Suchogorgon golubevi* Tatarinov, 2000, реконструкция черепа по голотипу ПИН № 4548/1, экз. 4548/10, 138; в - реконструкция сухогоргона [АбЕвPr] (индекс см. гл. 5).

Семейство Inostranceviidae Huene, 1948

Эндемики Восточной Европы, известен один род:

Род *Inostrancevia* Amalitzky, 1922 [*In. alexandri* Amalitzky, 1922 (= *Inostrancevia proclivis* Pravoslavlev, 1927): лектотип – ПИН, № 2005/1587, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 89–93. *In. latifrons* Pravoslavlev, 1927 (= *Amalitzkia wladimiri* Pravoslavlev, 1927; = *Amalitzkia annae* Pravoslavlev, 1927; = *Inostrancevia wladimiri* Vjuschkov, 1953): голотип – ПИН, № 2005/1857, череп; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; Завражье, колл. ПИН, № 2356; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 93–95. *In. uralensis* Tatarinov, 1974: голотип – ПИН, № 2896/1, мозговая коробка; Оренбургская обл., Блюменталь-3, колл. ПИН, № 2896; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 96–99].

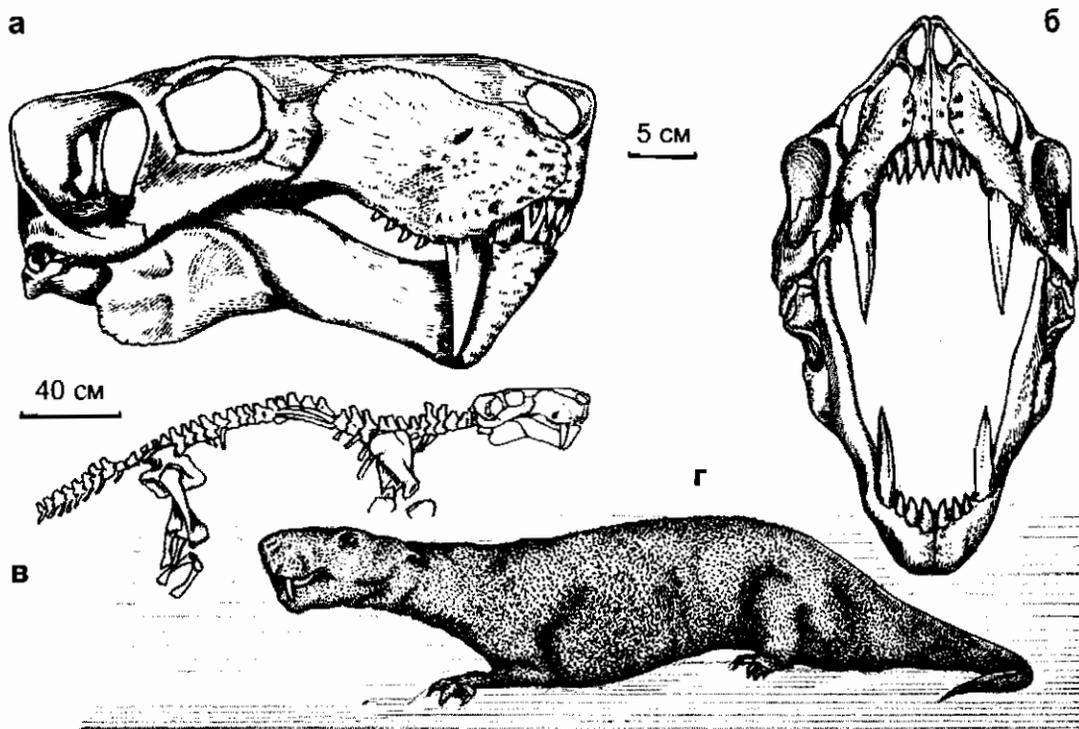


Рис. 34. Inostranceviidae: а, б, в - *Inostrancevia alexandri* Amalitzky, 1922, череп сбоку, спереди и скелет, по лектотипу ПИН, № 2005/1587; г - реконструкция иностранцевии [НвЕвР] (индекс см. гл. 5).

Очень крупные горгонопии, длина черепа до 60 см, длина животного не менее 3,5 м. Остатки часты в местонахождениях, в коллекции Соколки – до 15%, в том числе два полных скелета. Череп очень узкий, высокий в предглазничной области, с огромными обонятельными капсулами; ноздри и орбиты расположены высоко (рис. 34, а,б). Посткраниальный скелет легкий и грацильный, с недлинными конечностями, слабо окостеневшими эпифизарными частями и широкими кистями (рис. 34, в). Характерно сильное развитие клыков, достигающих наибольшей величины в верхней челюсти (до 15 см). Нижнечелюстные клыки не намного меньше, заклыковые зубы нижней челюсти полностью отсутствуют; нёбо плоское, без выраженного носоглоточного желоба, что позволило сделать вывод о невозможности какой-либо переработки пищи во рту, с заглатыванием ее отрываемыми кусками (Татаринов, 1976, с. 161). Не лишен интереса тот факт, что в сумке верхнечелюстного клыка рядом с функционирующим, как правило, помещается и практически сформированный замещающий клык, а иногда и небольшой третий, что

свидетельствует о быстрой смене клыков. Возможно, это в какой-то мере связано со слабым закреплением клыка в альвеоле, несмотря на относительно длинный корень (длина корня – больше половины длины клыка); в местонахождении Соколки найдено очень большое количество изолированных клыков иностранцевии, несоизмеримое с количеством значимых краниальных остатков, и сохранившихся полностью, вместе с корнем. Лицевая пластина верхнечелюстной кости очень слабо, соединительной тканью, скреплена с окружающими костями – шовное скрепление наблюдается лишь у тонкого заднего отростка со скуловой костью; премаксиллярный отросток имеет почти гладкую вогнутую поверхность, куда ложится утолщенный край соответствующего отростка предчелюстной кости, образуя чуть ли не выраженный сустав. Это приводит к частому отчленению максилл от черепа, даже при частичной мацерации (см. Православлев, 1927а, табл. 9, фиг. 33–36). Можно высказать осторожное предположение о том, что верхнечелюстная кость имела возможность совершать движения очень небольшой амплитуды (вокруг оси скуловая – предчелюстная кости). Верхнечелюстной клык спереди выглядит слегка изогнутым, вершиной слегка кнаружи; при разрезании добычи такая форма клыка в сочетании со слабым поворотом верхнечелюстной кости вызывала небольшое отклонение вершины клыка внутрь, что ставило разрез в одну линию с разрезом нижнечелюстным клыком, который нормально расположен несколько кнутри от верхнечелюстного, так что без поворота верхней челюсти получались бы малоэффективные параллельные разрезы.

Все перечисленные особенности позволяют рассматривать иностранцевий как водных, плавающих хищников, специализированных по очень крупной не-фолидированной добыче с толстой кожей; поскольку их остатки практически без исключений в местонахождениях сопровождают остатки крупных парейазавров (*Scutosaurus*), можно достаточно уверенно считать их трофическими партнерами.

Отряд *Anomodontia*

Скуловая дуга резко изгибается вверх, а внутренняя поверхность ее нижнего края поворачивается кнаружи, так что наружные порции аддукторов оказываются открыты латерально и появляется возможность крепления мускулатуры к задне-наружному краю зубной кости. В результате конструкция приобретает черты, функционально аналогичные диапсидной схеме. Объем отряда принимается по: King, 1988; ранг таксона при этом повышается. Систематическая схема преобразуется следующим образом: вводится разделение инфраотряда *Dicynodontia* на два подотряда (см. диагнозы); в подотряд *Venyukoviida* условно включаются *Niaftasuchidae*, противопоставленные *Venyukoviioidea*; в подотряде *Dicynodontida* дромазавры в ранге инфраотряда противопоставлены остальным дицинодонтам.

Подотряд *Venyukoviida*

Примитивные аномодонты со слабо выраженным изгибом скуловой дуги и челюстным мышцелком обычного типа (выпуклая квадратная и вогнутая артикулярная суставные поверхности), что допускало только давящие движения в челюстях. Семейство *Niaftasuchidae* введено условно, поскольку строение артикулярной области не известно.

Надсемейство *Niaftasuchoidea* Ivachnenko, 1990

Семейство *Niaftasuchidae* Ivachnenko, 1990

Недостаточно изученная морфологически группа, положение в системе неясно. Практически с примитивными аномодонтами связывает лишь отсутствие клыков и строение удлинённо-листовидных зубов, схожих по форме с резцами *Ulemicidae* и *Galeopidae*. Возможно, к этой группе близок *Patrapomodon* из нижних горизонтов поздней перми Южной Африки (Rubidge, Hopson, 1990). Для Восточной Европы описан один род:

Род *Niaftasuchus* Ivachnenko, 1990 [*N. zekkeli* Ivachnenko, 1990: голотип – ПИН, № 3717/36, часть черепа; Архангельская обл., Березник, колл. ПИН, № 4608; Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Дорогая Гора, колл. № 4660/31; Карашелья, колл. № 465; Нисогора, колл. № 4543; Пёза-1, колл. № 3706; Усть-Вашка, колл. № 4541; Усть-Няфта, колл. ПИН, № 3717; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1990б, с. 88–89].

Относительно мелкие животные, череп до 8 см длины, посткраниальный скелет не известен. Остатки не редки, но в большой коллекции Мезенских местонахождений (Архангельская обл.), где составляют 2,5%, представлены преимущественно отдельными прочными зубами. Череп невысокий, имеют увеличенные долотовидные резцы, буккальные зубы с листовидно-режущими коронками, при этом максиллярный ряд имеет наиболее крупные зубы в средней части (рис. 35, а). Такой зубной аппарат явно предназначен только для срывания или срезания мягких растений, без сколько-нибудь существенной переработки во рту. Нёбные зубы расположены на высоких, продольно удлинённых буграх, формируя глубокий носо-глоточный проход. Особый интерес представляет череп ювенильной особи (экз. ПИН, № 162/63). В местонахождении Глядная Щелья, где он обнаружен, почти исключительно скелетное залегание остатков (как правило, неполные экземпляры повреждены при современном разрушении). Во всяком случае, находок отдельных костей от других особей при скелетах или черепах не отмечено. В данном же случае, при препарировании района ротовой полости (рис. 35, б), были обнаружены несколько коронок зубов более крупных особей, с резорбированными

6

a

B

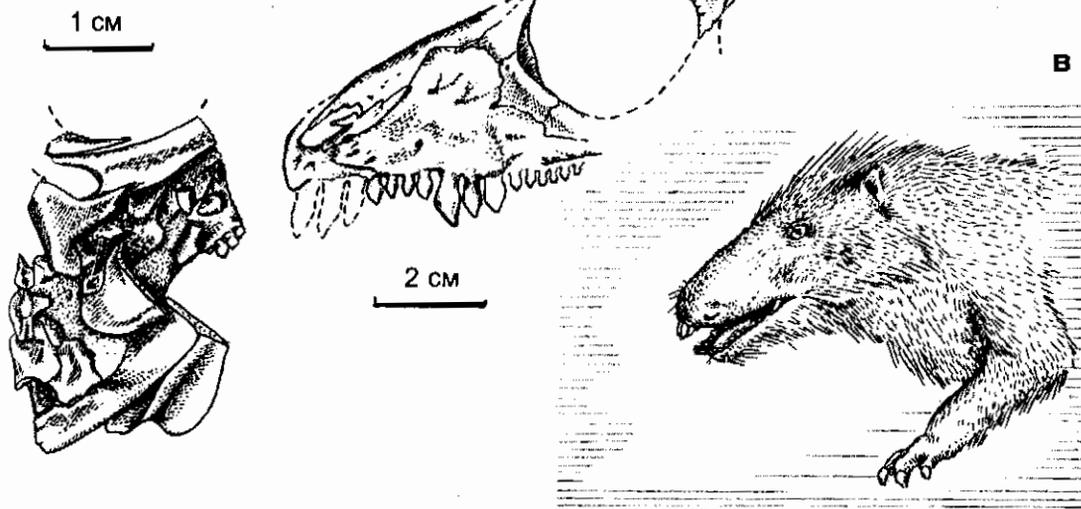


Рис. 35. Niaftasuchidae: а - *Niaftasuchus zekkeli* Ivachnenko, 1990, череп. голотип ПИН, № 3717/36; б - то же, часть черепа молодой особи снизу, экз. ПИН, № 162/ 63; в - реконструкция няфтазуха [ТbPh] (индекс см. гл. 5).

основаниями, следовательно, вытесненных при смене: коронка буккального зуба, высота 3,2 мм, два резца 2–2,2 мм и крупный нёбный зуб. Кроме того, полость рта была практически забита белесыми бесструктурными массами, очень схожими с веществом копролитов, нередких в Мезенских местонахождениях – это так же совершенно необычно для остальных материалов. Реконструируемая длина ювенильного черепа не более 4 см, и высота коронки сохранившегося у него буккального зуба не более 1 мм. находка может означать наличие у животных так называемой детской капрофагии, при помощи чего молодые особи пополняют запас кишечной флоры – это явление широко известно у современных растительноядных животных.

Надсемейство *Venyukovioidea* Efremov, 1940

Объем и состав принимается по: Ивахненко, 1996, с повышением ранга группы и соответственным повышением рангов подсемейств.

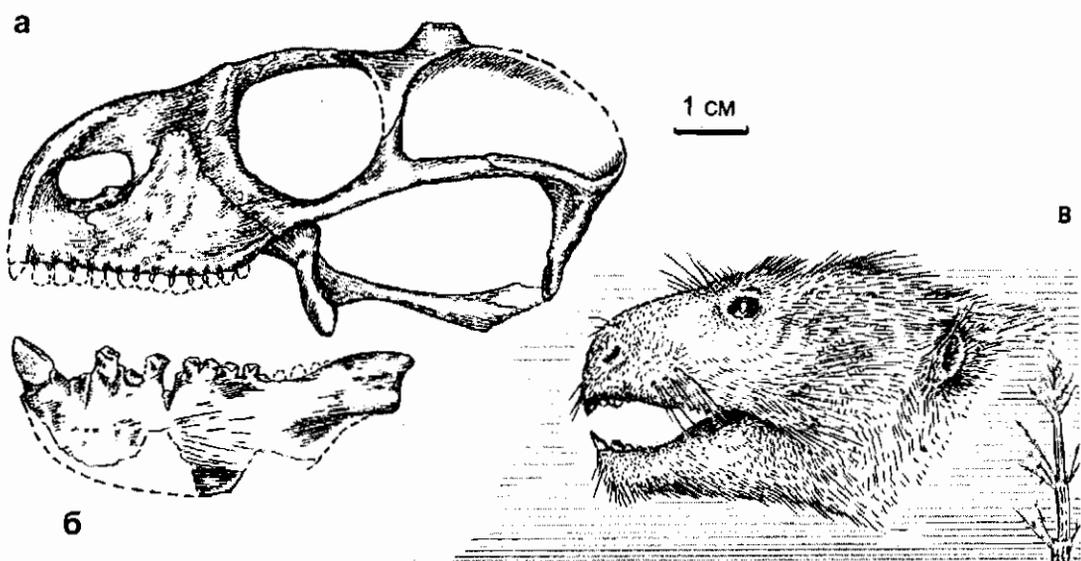


Рис. 36. Venyukoviidae: а - *Otsheria netzvetajevi* Tchudinov, 1960, череп, голотип ПИН, № 1758/5; б - *Venyukovia prima* Amalitzky, 1922, челюсть, лектотип ПИН, № 48/1; в - реконструкция венюковии [ТbPh] (индекс см. гл. 5).

Семейство Venyukoviidae Efremov, 1940

Эндемики Восточной Европы, описано два рода, возможно, синонимы:

Род *Venyukovia* Amalitzky, 1922 [*V. prima* Amalitzky, 1922: лектотип – ПИН, № 48/1, зубная кость; Оренбургская обл., Каргалинские рудники, колл. ПИН, № 48; верхнеказанский или нижнетатарский подъярус; описание см. Ивахненко, 1996, с. 76–79].

Род *Otsheria* Tchudinov, 1960 [*Otsh. netzvetajevi* Tchudinov, 1960: голотип – ПИН, № 1758/5, череп; Пермская обл., Ежово, колл. ПИН, № 1758; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание см. Чудинов, 1983, с. 169–171].

Некрупные животные, длина черепа 12 см, посткраниальный скелет неизвестен. Очень редки, единичные находки. В огромной коллекции Ежово имеется лишь один неполный череп *Otsheria*. Животные явно мало отличались по образу жизни от рассмотренных выше *Niaftasuchidae*, поскольку зубной аппарат построен очень схоже. В средней части максиллярный ряд так же имеет два слегка увеличенных зуба. Однако буккальные зубы несколько более массивные, широкие, их коронки сильно стертые, что для предыдущей группы не отмечалось (рис. 36, а,б). Видимо, это не означает употребления сколько-нибудь иной пищи, скорее, это говорит об усовершенствовании ее переработки

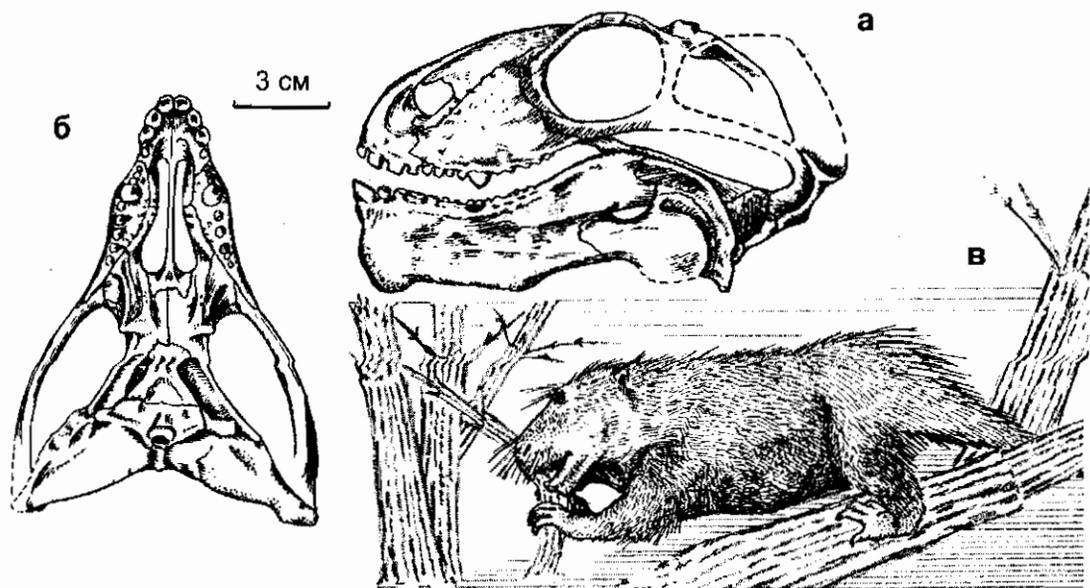


Рис. 37. Ulemicidae: а - *Ulemica invisа* (Efremov, 1938), череп, голотип ПИН, № 157/5; б - *Ul. efremovi* Ivachnenko, 1995, небная поверхность черепа, голотип ПИН, № 2793/1; в - реконструкция улемики [ТвPh] (индекс см. гл. 5).

во рту, может быть, путем примитивного передавливания. Возможно, *Venyukoviidae* так же представляли собой относительно наземных некрупных примитивных растительноядов.

Семейство Ulemicidae Ivachnenko, 1996

Эндемики Восточной Европы, описан один род:

Ulemica Ivachnenko, 1996 [*Ul. invisа* (Efremov, 1938) (= *Venyukovia invisа* Efremov, 1938): голотип – ПИН, № 157/5, череп; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; , нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ефремов, 1940, с. 59–71; Ивахненко, 1996, с. 80–82. *Ul. efremovi* Ivachnenko, 1995: голотип – ПИН, № 2793/1, череп; Оренбургская обл., Ново-Никольское-3, колл. ПИН, № 2793; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1996, с. 82].

Некрупные животные, длина черепа не более 15 см, посткраниальный скелет неизвестен. Остатки животных встречаются намного чаще, чем *Venyukoviidae*; так, в коллекции Ишеево до 15%, но только неполные черепа и отдельные челюсти. Морфологически близки к *Venyukoviidae*, но челюстной аппарат несколько иной (рис. 37, а, б). Передние резцы очень схожи с резцами венюко-

вий, однако остальные премаксиллярные зубы с сильно расширенными давящими коронками. Несущая зубы поверхность предчелюстных, челюстных и зубных костей широкая, пахиостозно утолщена. Буккальные зубы мелкие, и хотя по общему плану строения схожи с зубами венюковых, но широкие и низко-конические, давящие. В верхней челюсти, приблизительно посередине длины зубного ряда один зуб резко укрупнен, оставаясь такими же округло-коническим, и входит в специальную ямку на поверхности зубной кости, поэтому зубной аппарат животных никак нельзя назвать перетирающим (Ефремов, 1940, с. 70), скорее раздавливающим. Предположение о питании животных мягкой сердцевиной растений, извлекаемой из твердых оболочек (Ефремов, 1940) не согласуется с наличием столь мощного зубного аппарата, скорее наоборот, все свидетельствует о специализации к питанию очень твердой и жесткой пищей, требовавшей измельчения путем раздавливания. Об этом же говорят и признаки ороговения нёбных поверхностей челюстных костей. Можно предположить склерофагию (например, питание двустворчатыми моллюсками, раковины которых встречаются в больших количествах в тех же отложениях, что и остатки улемик), но этому противоречит небольшая деталь строения зубной системы — образование укрупненного зуба, функционально не имеющего смысла при раздавливании небольших твердых округлых раковин. Кажется более вероятным, что в данном случае следует говорить об усилении растительных адаптаций (относительно *Venyukoviidae*) и питания жесткой растительностью (молодыми стволиками членистостебельных?), при относительном уменьшении роли самих зубов и увеличении нёбных ороговений, что свойственно еще более продвинутому в этом направлении *Dicynodontia*.

Подотряд *Dicynodontida*

Высшие аномодонты с хорошо выраженным изгибом скуловой дуги и челюстным мышцелком "открытого" типа (выпуклая квадратная и артикулярная суставные поверхности); что допускало горизонтальные поступательные движения челюстей (Crompton, Hotton, 1967; King, 1981).

Инфраотряд *Dromasauria*

Dicynodontida, использовавшие при переработке пищи хорошо развитые зубы. Пока описано только одно семейство, но не исключено, что в группу могут входить и некоторые другие "зубатые" дицинодонты из состава *Dicynodontia*.

Семейство *Galeopidae* Broom, 1912

Представители семейства известны из поздней перми Южной Африки, для Восточной Европы описан один род:

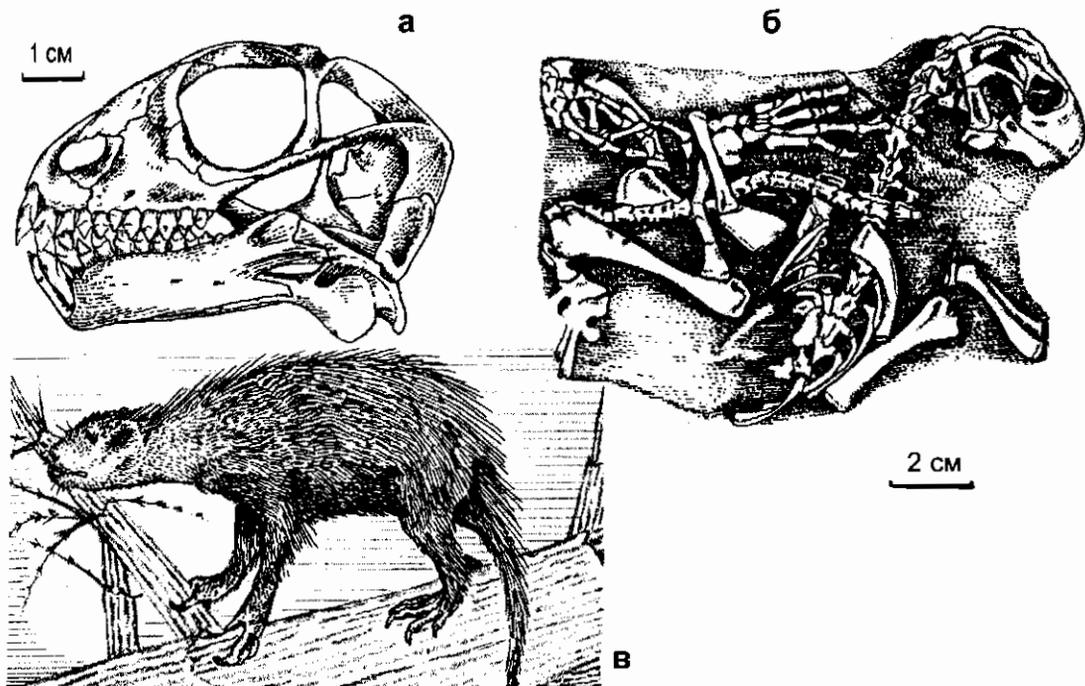


Рис. 38. Galeopidae: а - *Suminia getmanovi* Ivachnenko, 1994, череп, реконструкция по экз. ПИН, № 2212/32; б - то же, скелет, голотип ПИН, № 2212/10; в - реконструкция суминии [ТвРн] (индекс см. гл. 5).

Suminia Ivachnenko, 1994 [*S. getmanovi* Ivachnenko, 1994: голотип – ПИН, № 2212/10, скелет; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхне-татарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Ивахненко, 1994, с. 79–82; Rybczynski, 2000].

Очень мелкие животные, длина черепа не более 5 см, туловище короткое, длина животного около 30 см. Нередки в местонахождениях, хотя обычно встречаются отдельные зубы и челюсти, и лишь в очень представительной коллекции Котельнич известно несколько скелетов и их фрагментов. Череп короткий (рис. 38, а). Зубы крупные, заостренно-лепестковидные, с зазубренными краями. Укрупненные предчелюстные "резцы" сильно стирались косо-изнутри, и, соответственно, "резцы" симфиза зубных костей – снаружи, образуя острые края; буккальные зубы стираются практически в горизонтальной плоскости, до такой степени, что от них остаются только цилиндрические основания, иногда с вскрытым зубным каналом. Весь стертый ряд быстро сменялся уже практически выросшими замещающими; на образцах можно видеть до трех генераций. Передние зубы явно выполняли режущую функцию, боковые – перетирающую.

При относительно коротком туловище животные имели очень длинные конечности (рис. 38, б) с широкими кистями и длинными пальцами. Видимо, животные обитали на низменных, заболоченных берегах и маршах, питаясь достаточно жесткой, вызывавшей сильное истирание зубов, растительностью.

Инфраотряд Dicynodontia

Основное направление в начальной эволюции группы – редукция челюстных зубов и замещение их специфическим клювом из сильно ороговевшей ткани. Сочетание заместившего зубы клюва, сильной, давящей челюстной мускулатуры и челюстного мышцелка "открытого" типа, обеспечивавшего свободные возвратно-поступательные движения челюстей, позволило создать достаточно универсальный челюстной аппарат, схожий с таковым современных черепах и допускавший столь же широкий спектр потребляемой пищи. Наиболее интересная черта, характерная для многих форм – появление в верхне-челюстных костях клыкообразных (точнее, бивнеобразных) зубов. Бивни круглые в сечении, цилиндрические, с широко открытым корнем (постоянный рост). Они слабо изогнуты кзади, в норме имеют лабиальные площадки стирания, видимо, о роговой чехол нижней челюсти. Обычно хорошо выражена и стертость вершин о субстрат, имеются даже экземпляры с прижизненно сломанными вершинами, заглаженными последующим употреблением. Выскажем осторожное предположение, что мы впервые встречаемся с крупными растительноядными, которые не только отыскивали и перерабатывали пищу, но и активно добывали ее, возможно, выкапывая из земли. Это позволило питаться относительно мягкими подземными частями имевшихся повсеместно растений, тех же членистостебельных, наземные части которых чрезвычайно жестки, а молодая поросль и генеративные органы по количеству не могли удовлетворять крупных растительноядов; возможно, это, казалось бы, небольшое приобретение и обеспечило широкое распространение группы и в пространстве, и даже во времени (Dicynodontia, с просто незначительными морфологическими изменениями, доживают до конца триаса). Видимо, по происхождению близки к дромазаврам, но в геологической летописи появляются даже раньше их. Несколько надсемейств, очень большое число форм в поздней перми и триасе; в поздней перми Восточной Европы пока представлены лишь одним надсемейством.

Надсемейство Dicynodontoidea Owen, 1859

Группа очень разнообразна в Южной Африке, в поздней перми Восточной Европы известно пока два семейства.

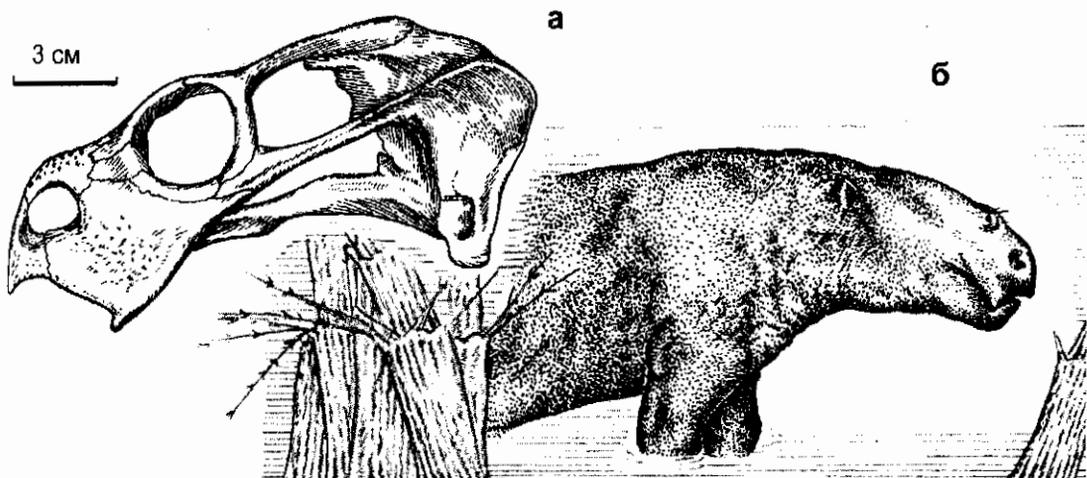


Рис. 39. Cryptodontidae: а - *Australobarbarus platycephalus* Kurkin, 2000, реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 4678/3, экз.4; б - реконструкция австралобарбара [ГбPh] (индекс см. гл. 5).

Семейство Cryptodontidae Owen, 1859

Примитивные формы, весьма многочисленны в Южной Африке, для Восточной Европы известно два рода:

Род *Australobarbarus* Kurkin, 2000 [*A. kotelnitshi* Kurkin, 2000: голотип – ПИН, № 4678/2, череп; Кировская обл., Порт Котельнич, колл. ПИН, № 4678; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Kurkin, 2000, р. 205–207. *A. platycephalus* Kurkin, 2000: голотип – ПИН, № 4678/3, череп; Кировская обл., Порт Котельнич, колл. ПИН, № 4678; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Kurkin, 2000, р. 207–209].

Род *Oudenodon* Bain, 1857 [*O. sp.*: экз. ПИН, № 156/4, череп; Татарстан, Семи́н Овраг, колл. ПИН, № 156; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт].

Животные различных размеров, средние и крупные, длина черепа 15–30 см. В местонахождениях могут встречаться в массовых количествах (Порт Котельнич – скелеты). Череп уплощенный, но с широко отогнутыми скуловыми дугами (рис. 39, а). Бивни-клыки, как правило, небольшие, часто отсутствуют, иногда сохраняются остатки челюстных зубов, что может говорить о слабом ороговении неба и быть связано с питанием достаточно мягкой (водной?) растительностью. Видимо, прибрежные растительояды.

Семейство Dicyodontidae Owen, 1859

Морфологически могут разделяться на несколько групп, но в экологическом плане это деление не существенно. Много форм в Южной Африке, для Восточной Европы пока описано пять родов:

Род *Dicynodon* Owen, 1845 [*D. trautscholdi* Amalitzky, 1922 (= *Gordonia rossica* Amalitzky, 1922; = *Gordonia annae* Amalitzky, 1922; = *Oudenodon vepuyukovi* Amalitzky, 1922): голотип ПИН, № 2005/1, череп; Архангельская обл., Соколки (колл. ПИН, № 2005); Завражье (колл. ПИН, № 2353); верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Amalitzky, 1922, p. 4. *D. amalitzkii* Sushkin, 1922; голотип ПИН, № 2005/38, череп; Архангельская обл., Соколки (колл. ПИН, № 2005); верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Sushkin, 1926, p. 323–327]

Род *Vivaxosaurus* Kalandadze et Kurkin, 2000 [*V. permirus* Kalandadze et Kurkin, 2000: голотип – ПИН, № 1536/1, череп; Кировская обл., Бережане, колл. ПИН, № 1536; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Каландадзе, Куркин, 2000, с. 61–65].

Род *Delectosaurus* Kurkin, 2001 [*D. arefjevi* Kurkin, 2001: голотип – ПИН, № 4644/1, череп; Нижегородская обл., Воскресенское-2В, колл. ПИН, № 4644; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Куркин, 2001, с. 56–57. *D. berezhanensis* Kurkin, 2001: голотип – ПИН, № 1536/2, череп; Кировская обл., Бережане, колл. ПИН, № 1536; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Куркин, 2001, с. 57–58].

Род *Elph* Kurkin, 1999 [*E. borealis* Kurkin, 1999: голотип – ПИН, № 2353/37, череп; Архангельская обл., Завражье, колл. ПИН, № 2353; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Куркин, 1999, с. 87–92].

Род *Interpresosaurus* Kurkin, 2001 [*Int. blomi* Kurkin, 2001: голотип – ПИН, № 3584/1, череп; Нижегородская обл., Воскресенское-2А, колл. ПИН, № 3584; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Куркин, 2001, с. 58–59].

Животные различных размеров, длина черепа может достигать 35–40 см, длина тела до 2 м. Остатки часты в местонахождениях, но обычно представлены отдельными костями и черепами, даже в огромной коллекции Соколки, где они составляют до 15%, найден лишь один фрагмент скелета. Череп очень короткий и высокий (рис. 40, а), сильно развита челюстная мускулатура. Вторичного неба нет, но широкие смыкающиеся пластины премаксилл отгесняют хоаны далеко назад в ротовой полости. Посткраниальный скелет, когда он известен, с укороченным туловищем и длинными конечностями с широкими кистями. Для животных иногда предполагается (Сушкин, 1922)

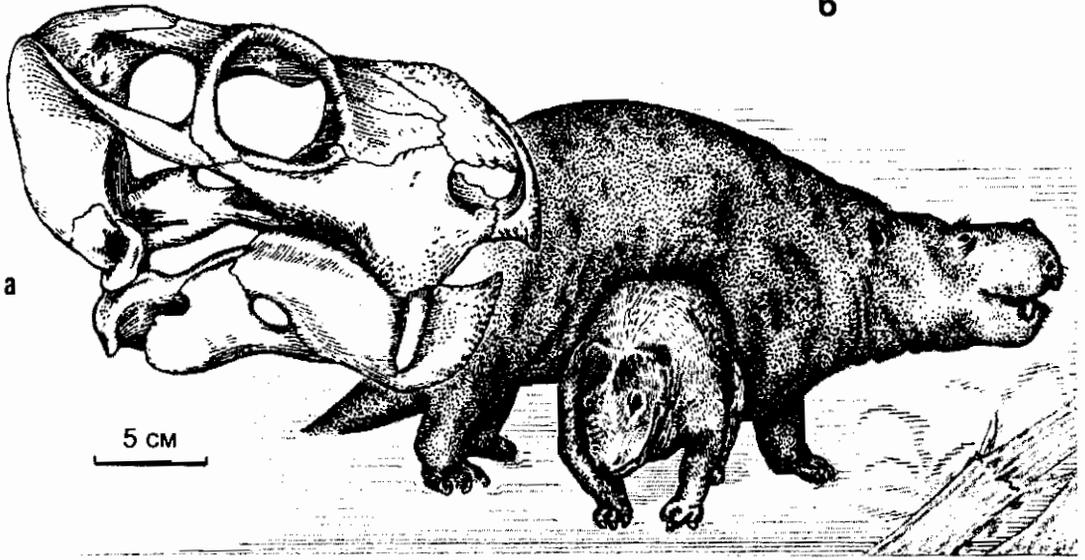


Рис. 40. Dicynodontidae: а - *Dicynodon trautscholdi* Amalitzky, 1922, череп, голотип ПИН, № 2005/1; б - реконструкция дицинодонов [ТbPh] (индекс см. гл. 5).

падалеядность; разумеется, падалеядность нельзя исключить для многих растительоядов (типа современных свиней), однако облигатная падалеядность нам представляется крайне маловероятной. Обычно все же дицинодонты рассматриваются как достаточно наземные животные, питавшиеся растительностью (King, Oelofsen, Rubidge, 1989).

Надотряд Eutheriodontia

Терапсиды, не имеющие контакта заглазничной и чешуйчатой костей над височным окном, при этом верхний край окна образует теменная кость, и сохраняющие высокую, доходящую до крыши черепа эпиптериковую полость, латеральную стенку которой в периотикальной области образует чешуйчатая кость. Состав принимается по: Татаринов, 1974а с повышением ранга группы и подчиненных таксонов и объединением Therocerphalia (согласно: Татаринов, 1976).

Отряд *Therocephalia*

Система отряда принимается по: Татаринов, 1976, с условной заменой подотряда *Mygalesauria* на *Nikkasaurida* (см. ниже).

Наиболее примитивная группа эвтериодонтов, возможно, имевшая общих предков с *Phthinosuchidae* (Татаринов, 1976). Терецефалы для Восточной Европы являются одной из самых разнообразных морфологически и экологически групп терапсид. Видимо, среди них были и водные и наземные, и хищники и растительноядные.

Подотряд *Nikkasaurida*

В отряде *Eutheriodontia* был введен подотряд *Mygalcsauria* (Татаринов, 1974а), позже (Татаринов, 1976) перенесенный в отряд *Therocephalia*. Подотряд включал несколько проблематичных и плохо изученных форм (*Rubidgina* Broom, 1942; *Mygalesaurus* Broom, 1942; *Mygalesuchus* Broom, 1942), имевших определенное морфологическое сходство с примитивными терецефалами, но отличавшихся преимущественно малыми размерами височного окна и широким теменным щитом (см. Татаринов, 1974а, с. 102). Позже для *Rubidgina* было показано родство с горгонопиями (Sigogneau, 1968; 1970); остальные формы, предположительно, могут быть молодыми особями *Procynposuchus* (см. Carroll, 1988). Имеется определенное морфологическое сходство между *Mygalesauridae* Tatarinov, 1974 (incl. *Mygalesaurus* и *Mygalesuchus*) и *Nikkasauridae* Ivachnenko, 2000, описанным как *Theriodontia* inc. sedis. Это сходство обусловлено как раз теми признаками, которые были положены в основу диагноза подотряда *Mygalesauria* – высокий череп с широким теменным щитом, крупные орбиты, маленькие относительные размеры височных окон, очень маленькие или отсутствующие клыки, трехвершинковые уплощенные латерально буккальные зубы. Если для *Nikkasauridae* подтвердится отсутствие контакта заглазничной и чешуйчатой костей над височным окном, то именно это семейство должно считаться самой примитивной группой эвтериодонтов, и занимать в системе положение мигалезавров. Кстати, если мигалезавры действительно молодые особи самых примитивных цинодонтов, то наблюдающееся сходство не удивительно; если же это – самостоятельная примитивная группа, то название подотряда должно быть изменено на *Mygalesaurida*, и он будет включать семейства *Mygalesauridae* Tatarinov, 1974 и *Nikkasauridae* Ivachnenko, 2000.

Семейство *Nikkasauridae* Ivachnenko, 2000

Эндемики Восточной Европы, возможно, имевшие общих предков с наиболее примитивными *Phthinosuchidae*, описано два рода:

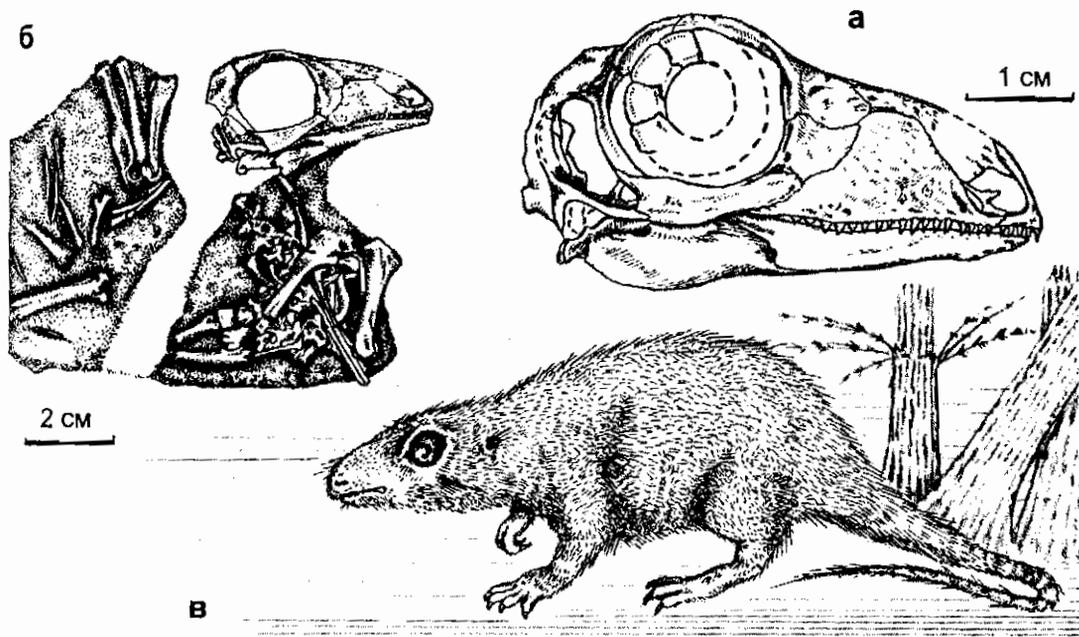


Рис. 41. Nikkasauridae: а, б - *Nikkasaurus tatarinovi* Ivachnenko, 2000, реконструкция черепа и скелет, голотип ПИН, № 162/33; в - реконструкция никказавра [ТbNph] (индекс см. гл. 5).

Род *Nikkasaurus* Ivachnenko, 2000 [*N. tatarinovi* Ivachnenko, 2000: голотип – ПИН, № 162/33, череп с неполным скелетом; Архангельская обл., Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; Белокурье, колл. ПИН, № 4639; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ivachnenko, 2000, p. 183–184].

Род *Reiszia* Ivachnenko, 2000 [*R. gubini* Ivachnenko, 2000: голотип – ПИН, № 162/32, часть скелета с неполным черепом; Архангельская обл., Глядная Щелья, колл. ПИН, № 162; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Ivachnenko, 2000, p. 184–185. *R. tippula* Ivachnenko, 2000: голотип – ПИН, № 4541/2, часть левой зубной кости; Архангельская обл., Усть-Вашка, колл. ПИН, № 4541; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт, краснощельская свита; описание вида см. Ivachnenko, 2000, p. 185–186].

Очень мелкие животные, длина черепа менее 5 см, посткраниальный скелет не изучен. Относительно редки в местонахождениях, в массовых коллекциях Мезени (Архангельская обл.) их остатки составляют менее 1,5%, хотя и найдено два неполных скелета. В черепе прежде всего обращают на себя внимание очень крупные орбиты (рис. 41, а), что могло бы говорить о ночном

или сумеречном образе жизни, а так же хорошо развитые кольца склеротики из крупных пластин. Наличие колец может говорить либо о постоянной смене сред обитания (амфибиотичность), либо, скорее, о необходимости хорошей адаптации зрения и к близким мелким (добыча) и к удаленным (хищник) объектам. Скелет грацильный, с длинными конечностями (рис. 41, б).

Зубная система (без клыков или с небольшими клыкообразными зубами в верхней челюсти и уплощенными трехвершинковыми буккальными зубами) очень похожа на зубную систему мелких насекомоядных ящериц (например, Agamidae). Видимо, никказавры могут рассматриваться как мелкие наземные насекомояды.

Подотряд Scaloposaurida Система и объем подотряда принимается по: Brink, 1986; 1988; Татаринов, 1998, с введением семейства Perplexisauridae, согласно: Tatarinov, 2000.

Надсемейство Lycideoroidea Broom, 1931

Семейство Chthonosauridae Tatarinov, 1974

Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род Chthonosaurus Vjuschkov, 1955 [Chth. velocidens Vjuschkov, 1955: голотип – ПИН, № 521/1, череп; Оренбургская обл., Пронькино, колл. ПИН, № 521; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 158–166].

Род Viatkosuchus Tatarinov, 1995 [V. sumini Tatarinov, 1995: голотип – ПИН, № 2212/13, неполный скелет; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1995, с. 85–95].

Животные средних размеров, длина черепа 15–17 см, посткраниальный скелет не известен. Остатки животных нередки, в коллекциях представлены обычно изолированными черепами или неполными скелетами. Череп удлинённый, уплощенный в предглазничной части (рис. 42, а,б). Клыки округлые в сечении, цилиндрические, с резко загнутой назад вершиной, хватательного, а не режущего типа. Заклыковые зубы так же конические, несколько загнутые назад, без режущих гребней. Возможно, являлись некрупными водными хищниками, специализированными по фolidированной добыче (интересно в этом плане большое сходство в строении загнутого крючковидного клыка у них и диноцефалов Syodontidae).

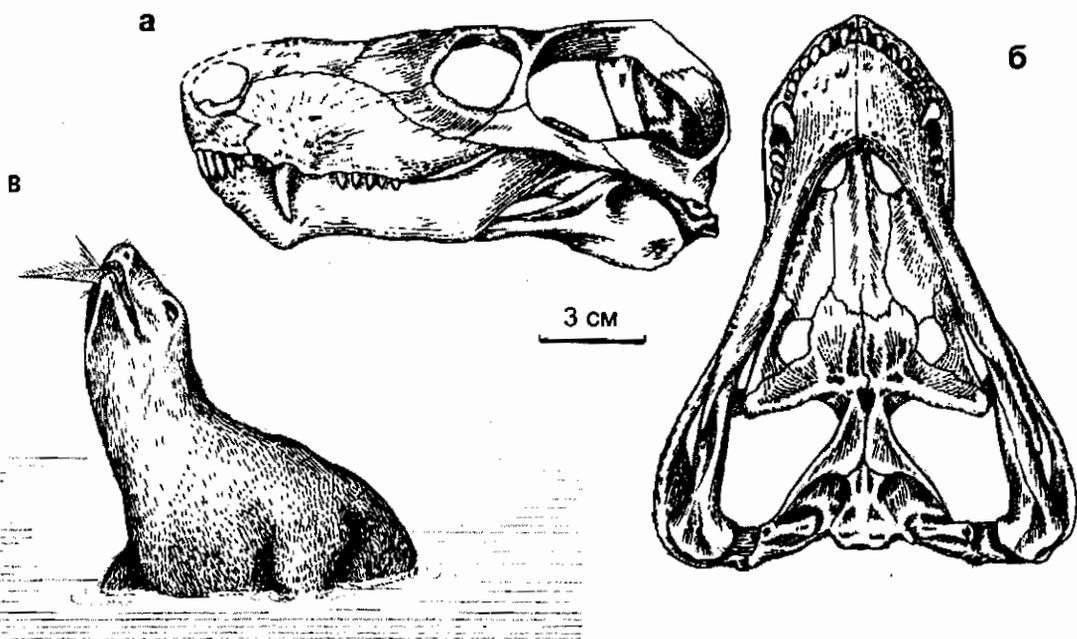


Рис. 42. Chthonosauridae: а, б - *Viatkosuchus sumini* Tatarinov, 1995, череп, голотип ПИН, № 2212/13; в - реконструкция вяткозуха [AbEvPr] (индекс см. гл. 5).

Надсемейство Ictidosuchoidea Broom, 1903

Семейство Nanictidopidae Watson et Romer, 1956

Очень большое количество родов известно из поздней перми и раннего триаса Южной Африки, для Восточной Европы описан один род:

Род *Nexacynodon* Tatarinov, 1974 [*N. purlinensis* Tatarinov, 1974: голотип – ПИН, № 1538/6, верхнечелюстная кость; Нижегородская обл., Пурлы, колл. ПИН, № 1538; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1993, с. 124–126].

Морфологически группа довольно разнообразна, и, возможно, должна быть разделена на ряд семейств; поэтому характеристика будет приведена по восточноевропейской форме *N. purlinensis*. Средних размеров животные, череп широкий, короткий в предглазничной части (рис. 43, а), его длина не более 17–20 см, посткраниальный скелет не изучен. Остатки животных очень редки и фрагментарны в коллекциях. Заклыковые зубы мелкие, многочисленные, с высокими цилиндрическими основаниями и маленькими, загнутыми назад коронками со слабо пильчатым гребнем по заднему и переднему краям, причем

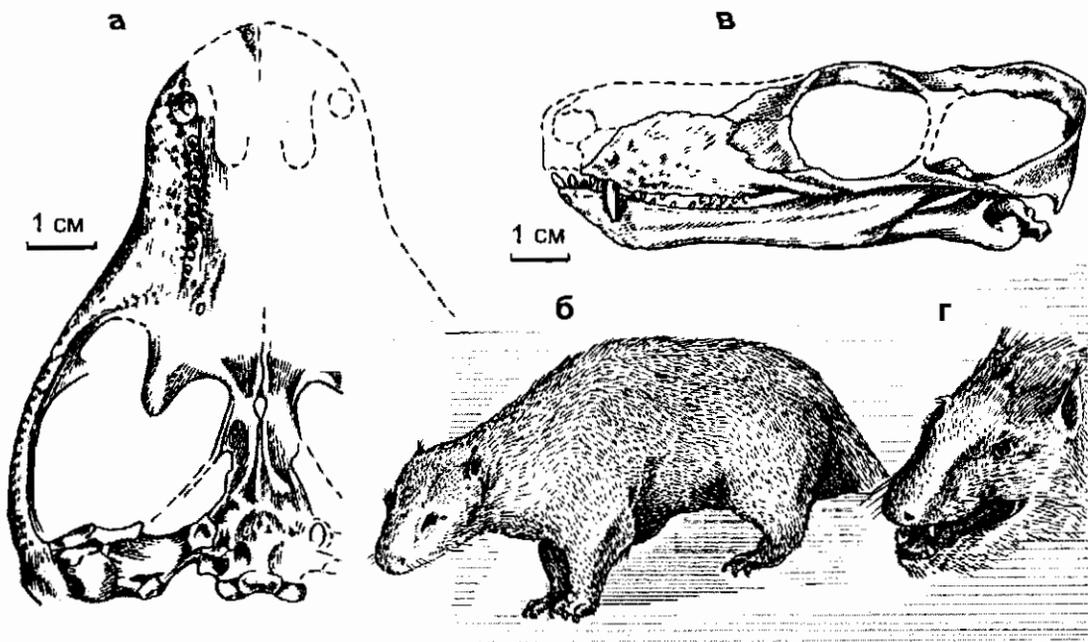


Рис. 43. Nanictidopidae, Scaloposauridae: а - *Hexacynodon purlinensis* Tatarinov, 1974, череп, экз. ПИН, № 1538; б - реконструкция гексацинодона [TbPh] (индекс см. гл. 5); в - *Scalopodon tenuisfrons* Tatarinov, 1999, череп, голотип ПИН, № 2212/97; г - реконструкция скалоподона [TbNph] (индекс см. гл. 5).

передний гребень сильно смещен лингвально, и наиболее сильно – у резцов, практически оба гребня расположены на задней поверхности зуба, образуя "ложковидную" поверхность, по которой проходят более или менее выраженные варикозные продольные гребешки. Клыки небольшие, круглые в сечении, правый верхнечелюстной клык имеющегося экземпляра косо-ковнутри сломан, и поверхность слома заполирована длительным употреблением. На поверхности левого эмаль сохраняется только в виде небольших участков, основная поверхность несет следы сильного прижизненного стирания. Поверхность костей височной дуги, обрамления орбиты и лицевая пластина максиллы грубо-ругозистые, с многочисленными варикозными утолщениями и буграми. Судя по резко выраженному гребню в месте контакта верхнечелюстной и нёбной костей, могло быть развито мягкое вторичное нёбо.

Видимо, относительно наземные животные, можно предположить облигатную растительноядность, причем с преобладанием достаточно грубых растительных кормов, отрывание или откапывание которых приводило к износу или даже к прижизненным сломам клыков.

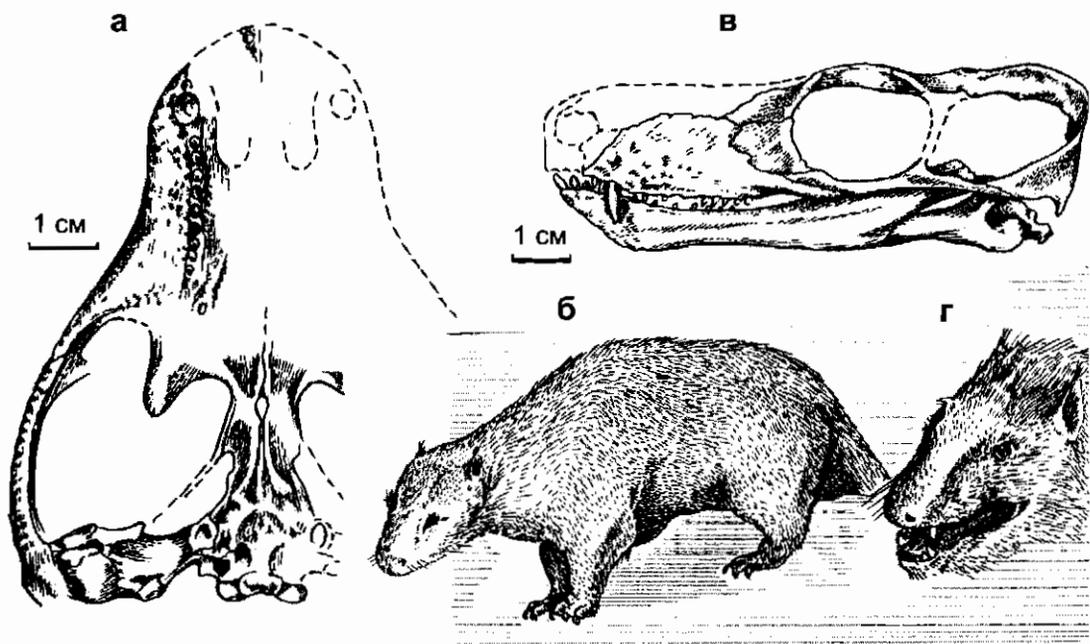


Рис. 43. Nanictidopidae, Scaloposauridae: а - *Hexacynodon purlinensis* Tatarinov, 1974, череп, экз. ПИН, № 1538; б - реконструкция гексацинодона [TbPh] (индекс см. гл. 5); в - *Scalopodon tenuisfrons* Tatarinov, 1999, череп, голотип ПИН, № 2212/97; г - реконструкция скалоподона [TbNph] (индекс см. гл. 5).

передний гребень сильно смещен лингвально, и наиболее сильно – у резцов, практически оба гребня расположены на задней поверхности зуба, образуя "ложковидную" поверхность, по которой проходят более или менее выраженные варикозные продольные гребешки. Клыки небольшие, круглые в сечении, правый верхнечелюстной клык имеющегося экземпляра косо-ковнутри сломан, и поверхность слома заполирована длительным употреблением. На поверхности левого эмаль сохраняется только в виде небольших участков, основная поверхность несет следы сильного прижизненного стирания. Поверхность костей височной дуги, обрамления орбиты и лицевая пластина максиллы грубо-ругозистые, с многочисленными варикозными утолщениями и буграми. Судя по резко выраженному гребню в месте контакта верхнечелюстной и нёбной костей, могло быть развито мягкое вторичное нёбо.

Видимо, относительно наземные животные, можно предположить облигатную растительноядность, причем с преобладанием достаточно грубых растительных кормов, отрывание или откапывание которых приводило к износу или даже к прижизненным сломам клыков.

Семейство Scaloposauridae Haughton, 1924

Семейство широко представлено в поздней перми и раннем триасе Южной Африки, известны и из раннего триаса Антарктиды; из поздней перми Восточной Европы описано два рода:

Род *Scalopodon* Tatarinov, 1999 [*Sc. tenuisfrons* Tatarinov, 1999: голотип – ПИН, № 2212/97, череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1999б, с. 69–76].

Род *Scalopodontes* Tatarinov, 2000 [*Sc. kotelnichi* Tatarinov, 2000: голотип – ПИН, № 2212/16, неполный череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Tatarinov, 2000, с. 195–201].

Относительно некрупные животные, длина черепа редко превышает 10 см, длина тела до полуметра. Остатки животных относительно редки и фрагментарны в коллекциях. Череп удлинённый в предглазничной части, слегка уплощен (рис. 43, в). Как правило, хорошо выражены относительно небольшие клычки. Заклыковые зубы тонкие, задние могут иметь слабо трехзубчатые коронки. На нёбных костях развиты парахоанальные гребни, образующие зачаточное вторичное небо. Характерны хорошо развитые нёбные бугры с мелкими зубами на птеригоидах, ограничивающие носо-глоточный проход примерно в том месте, где пища прижимается к нёбу языком. Видимо, достаточно наземные всеядные, факультативно насекомоядные формы.

Надсемейство Scalopognathoidca Tatarinov, 1974

Семейство Perplexisauridae Tatarinov, 2000

Эндемики Восточной Европы, описано два рода:

Род *Perplexisaurus* Tatarinov, 1997 [*P. foveatus* Tatarinov, 1997: голотип – ПИН, № 2212/15, крыша черепа; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1997, с. 90–94].

Род *Chlynovia* Tatarinov, 2000 [*Chl. serridentatus* Tatarinov, 2000: голотип – ПИН, № 2212/90, неполный череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Tatarinov, 2000, с. 189–194].

Мелкие животные, длина черепа не более 4–6 см, посткраниальный скелет неизвестен. Остатки животных очень редки и фрагментарны в коллекциях. Череп *Perplexisaurus* детально описан (Татаринов, 1997). Наиболее

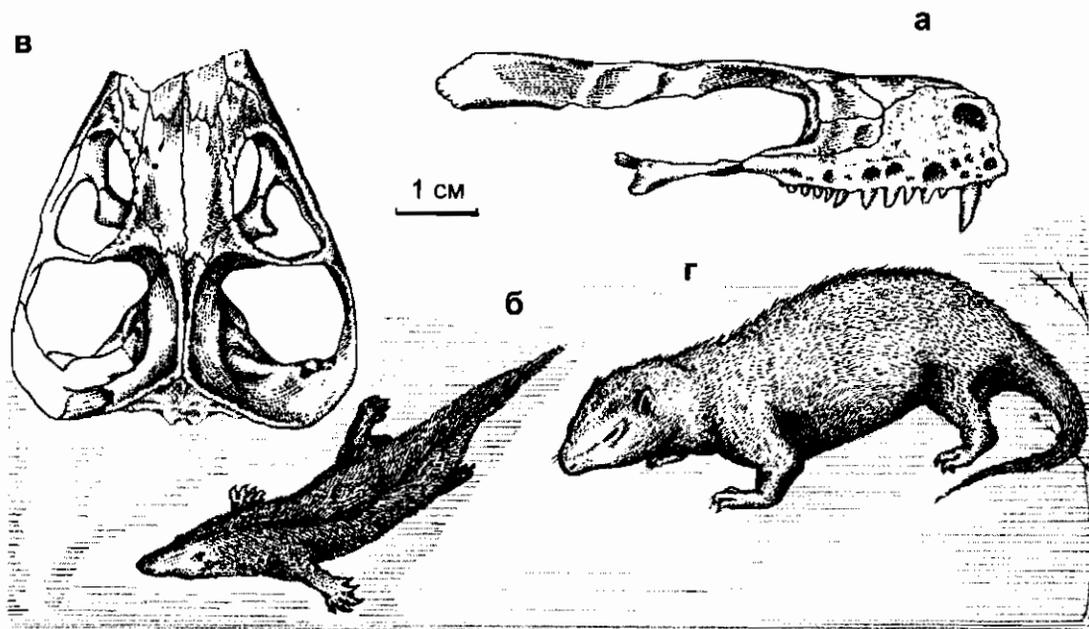


Рис. 44. Perplexisauridae, Karenitidae: а - *Perplexisaurus foveatus* Tatarinov, 1997, череп, голотип ПИН, № 2212/152; б - реконструкция перплексизавра [НбЕвМрг] (индекс см. гл. 5); в - *Karenites ornamentatus* Tatarinov, 1995, череп, голотип ПИН, № 2212/60; г - реконструкция каренита [ТбNph] (индекс см. гл. 5).

важные особенности (рис. 44, а): удлинённый предглазничный отдел черепа, относительно небольшие орбиты, хорошо развитые, хотя и небольшие и не-режущие клыки, наличие специфической роstralной системы сенсорных органов (электрорецепторных: Татаринов, 1994), очень крупный размер головного мозга (Татаринов, 1999а). Для животного предполагается водный или полуводный образ жизни (Татаринов, 1997). Водный хищный нанофаг, питавшийся насекомыми, моллюсками и другими водными беспозвоночными.

Семейство *Karenitidae* Tatarinov, 1997

Эндемик Восточной Европы, описан один род:

Род *Karenites* Tatarinov, 1995 [*K. ornamentatus* Tatarinov, 1995: голотип – ПИН, № 2212/60, неполный череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Tatarinov, 1995, p. 19–31].

Мелкие животные, длина черепа не более 7 см, длина животного около 40 см. Остатки очень редки и фрагментарны в коллекциях. Орбиты относительно крупные (рис. 44, в). Буккальные зубы небольшие, со слабой трехвершинковостью. Видимо, несколько более наземные, чем *Perplexisauridae*, нанофаги (насекомые и другие беспозвоночные).

Подотряд *Scylacosaurida*

Система и объем подотряда и подчиненных таксонов по: Татаринов, 1974а с изменением названия подотряда согласно: Татаринов, 1976. По происхождению тесно связаны со *Scaloposaurida*, и являются, возможно, параллельно эволюировавшей группой, поскольку по ряду признаков более специализированы, но в то же время отчасти более примитивные (Татаринов, 1976).

Надсемейство *Scylacosauroidea* Broom, 1903

Надсемейство *Scylacosauroidea* представлено в Восточной Европе двумя семействами из трех, но пока известно по одному представителю каждого.

Семейство *Scylacosauridae* Broom, 1903

Семейство очень широко представлено в поздней перми Южной Африки, для Восточной Европы пока описаны два рода:

Род *Scylacosuchus* Tatarinov, 1968 [*Sc. orenburgensis* Tatarinov, 1968: голотип – ПИН, № 2628/1, скелет; Оренбургская обл., Вязовка-5, колл. ПИН, № 2628; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 110–117].

Род *Kotelcephalon* Tatarinov, 1999 [*K. viatkensis* Tatarinov, 1999: голотип – ПИН 2212/91, неполный череп; Кировская обл., Котельнич, колл. ПИН, № 2212; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1999в, с. 81].

Средние по размерам животные, длина черепа до 16–17 см, длина тела около метра. Остатки животных очень редки и фрагментарны, хотя в коллекции Вязовка-5 представлены почти полным скелетом (рис. 45, а). Череп высокий и узкий в преорбитальной области, хорошо развиты клыки. Заклыковые зубы некрупные, остро-конические, режущие канты на зубах отсутствуют, но хорошо выражены мелкие продольные гребешки, исходящие от вершинки зуба. Обращает на себя внимание сильное развитие зубов резцовой области, но отсутствие на зубах режущих кантов показывает, что зубной аппарат функционировал как захватывающий механизм, а не режуще-разрывающий. Описаны (Татаринов, 1976) возможные осязательные механорецепторы в районе наружных ноздрей – предшественники настоящих вибрисс. Возможно, животные

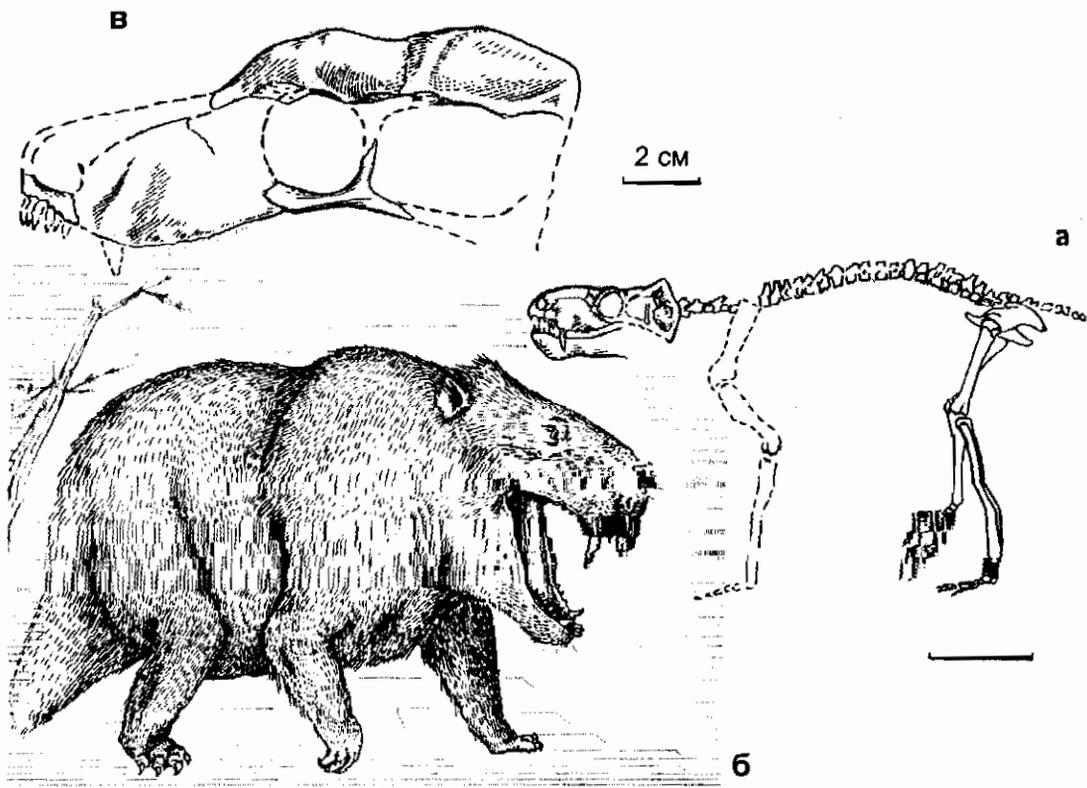


Рис. 45. Scylacosauridae, Pristecognathidae: а - *Scylacosuchus orenburgensis* Tatarinov, 1968, скелет, голотип ПИН, № 2628/1; б - реконструкция сцилякозуха [ТбМрг] (индекс см. гл. 5); в - *Porostecognathus cfremovi* Vjuschkov, 1952, возможная реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 157/19, экз. ПИН, № 157/22, 24, 958, 1110.

являлись относительно наземными хищниками, не имевшими выраженной трофической связи с определенными партнерами и питавшимися разнообразной добычей.

Семейство *Pristecognathidae* Broom, 1908

Большое количество форм в поздней перми Южной Африки, для Восточной Европы описан один род:

Род *Porostecognathus* Vjuschkov, 1952 [*P. cfremovi* Vjuschkov, 1952: лекто-тип – ПИН, № 157/19, теменные кости; Татарстан, Ишеево, колл. ПИН, № 157; нижнетатарский подъярус, уржумский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 120–122].

Средних размеров животные, возможная длина черепа до 16 см. Остатки редки и фрагментарны, даже в очень представительной коллекции Ишеево известны лишь отдельные кости черепов. На зубах имелись режущие канты, и

поростеогнат мог являться специализированным хищником, что соответствует высокой степени специализации семейства в целом (Татаринов, 1976, с. 149).

В коллекции Ишеево, кроме экземпляров типовой серии, найдены лобные кости, по строению полностью соответствующие таковым тероцефалов, но отличающиеся совершенно необычной особенностью – по кости вдоль, несколько отступая от медиального шва, парасагиттально, проходит довольно высокий гребень, круто обрывающийся кзади и полого поднимающийся спереди, то есть череп имел два параллельных гребня, проходившие по поверхности крыши между орбитами. Подобных структур не отмечалось для терапсид в целом и тероцефалов в частности. Однако каких-либо, пусть самых предположительных форм, которым могли бы принадлежать эти кости, кроме поростеогната, назвать пока невозможно. И по размерам, и по сохранности и типу строения кости соответствуют поростеогнату, если не акцентировать внимания на необычных гребнях. Надо заметить, что резкий обрыв гребня кзади вполне соответствует высокому переднему краю теменной кости у типового экземпляра поростеогната. Поэтому на рис. (45, в) изображена очень условная реконструкция поростеогната с учетом своеобразного строения лобных гребней. Столь необычная черта строения может говорить о том, что эта крайне плохо известная форма может быть в действительности представителем особого, эндемичного семейства. Возможное объяснение наличия гребней – то же, что и изложенное выше для лобно-теменных утолщений диноцефалов; может быть, защита глаз при передвижении по густым зарослям прибрежных гелофитов. Видимо, животные были некрупными наземными хищниками.

Надсемейство *Whaitsioidea* Houghton, 1918

Надсемейство *Whaitsioidea* представлено серией тесно родственных друг другу семейств, наиболее примитивным является *Annatherapsididae* (Татаринов, 1976, с. 149). Морфологически и экологически очень разнообразны, включают как крупных хищников (*Moschorhinidae*, *Whaitsiidae*), так и мелких, возможно, ядовитых *Euchambersiidae*. Два эндемичных восточноевропейских семейства (*Annatherapsididae* и *Moschowaitsiidae*) являются морфологически наиболее примитивными (Татаринов, 1976).

Семейство *Annatherapsididae* Kuhn, 1963

Эндемик Восточной Европы, описан один род:

Род *Annatherapsidus* Kuhn, 1963 [*Ann. petri* (Amalitzky, 1922) (= *Anna petri* Amalitzky, 1922): лектотип – ПИН, № 2005/1993, скелет; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 125–134].

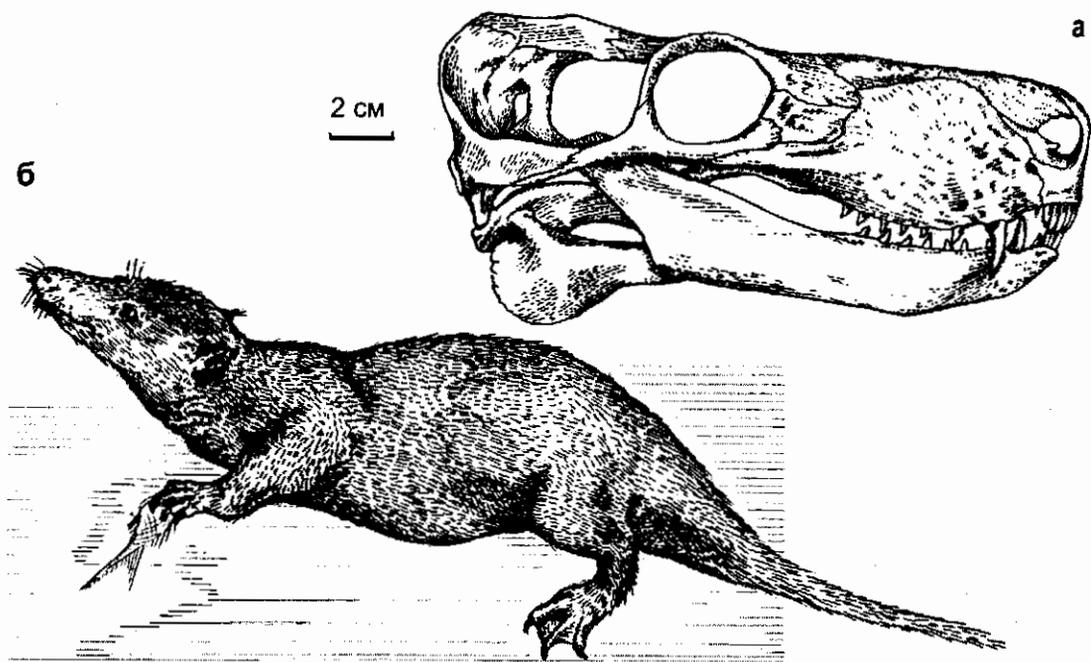


Рис. 46. Annatherapsididae: а - *Annatherapsidus petri* (Amalitzky, 1922), череп, лектотип ПИН, № 2005/1993; б - реконструкция аннатерапсида [АбЕвПр] (индекс см. гл. 5).

Средние по размерам животные, длина черепа до 20 см, длина тела около метра. Остатки встречены во многих местонахождениях, но представлены, как правило, отдельными челюстями; даже в огромной коллекции Соколки (две с половиной тысячи образцов различных форм), имеется несколько черепов и лишь один фрагмент скелета *Ann. petri*. Череп значительно удлиннен в предглазничной части и уплощен (рис. 46, а). Заклыковые зубы заостренные, без режущих кантов. Клыки не крупные, округлые в сечении, так же лишенные режущего канта, резко крючковидно загнутые назад. Предклыковые зубы не намного крупнее заклыковых. Нижние челюсти в симфизе соединены слабо, безусловно, здесь допустимы значительные движения, может быть, связанные с манипуляцией добычей при помощи нижних челюстей. Возможно, аннатерапсиды – рыбакоподобные формы (можно сравнить общую форму черепа и строение загнутого крючковидного клыка у *Syodontidae*, *Chthonosauridae* и *Annatherapsididae*).

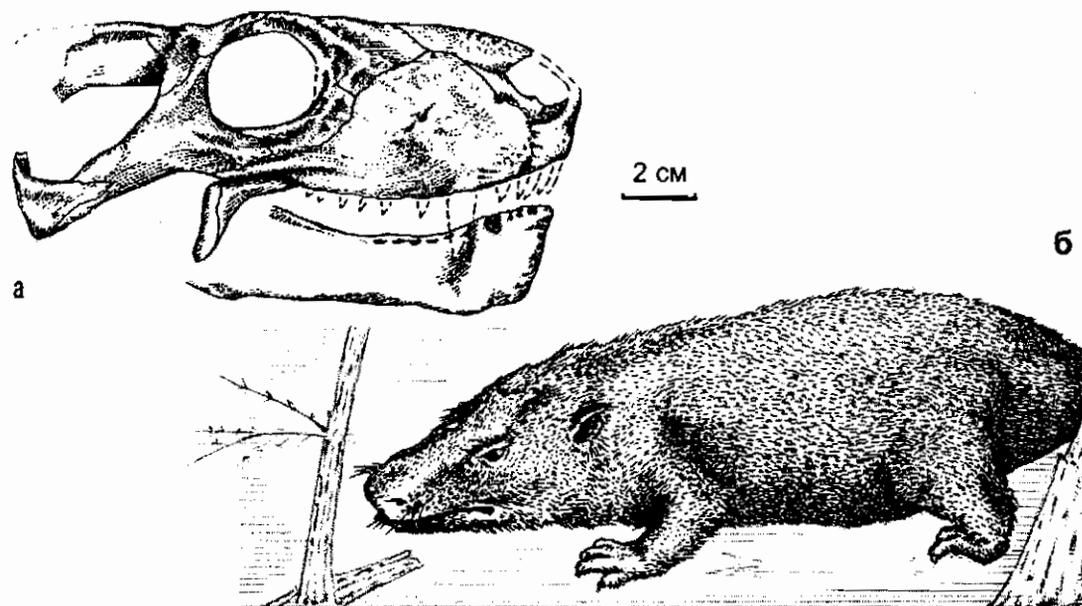


Рис. 47. Moschowhaitsiidae: а - *Moschowhaitsia vjuschkovi* Tatarinov, 1963, реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 1100/20, экз. ПИН, № 1100/78; б - реконструкция мосховайтсии [ТбМрг] (индекс см. гл. 5).

Семейство Moschowhaitsiidae Tatarinov, 1963

Эндемик Восточной Европы, известен один род: *Moschowhaitsia* Tatarinov, 1963 [*M. vjuschkovi* Tatarinov, 1963: голотип – ПИН, № 1100/20, череп; Владимирская обл., Вязники-1 (колл. ПИН, № 1100); верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 136–153].

Средние по размерам животные, длина черепа около 20 см. Посткраниальный скелет не известен. Остатки очень редки, лишь в типовом местонахождении найден неполный череп и несколько фрагментов. Череп массивный, короткий, несколько уплощенный в предглазничной области (рис. 47, а). Судя по альвеолам, хорошо развиты клыки и несколько укрупнены резцы. Симфиз нижних челюстей хорошо выражен, соединение прочное, неподвижное. Возможно, мосховайтсии являлись наземными всеядными формами, с некоторым уклонением в сторону хищничества.

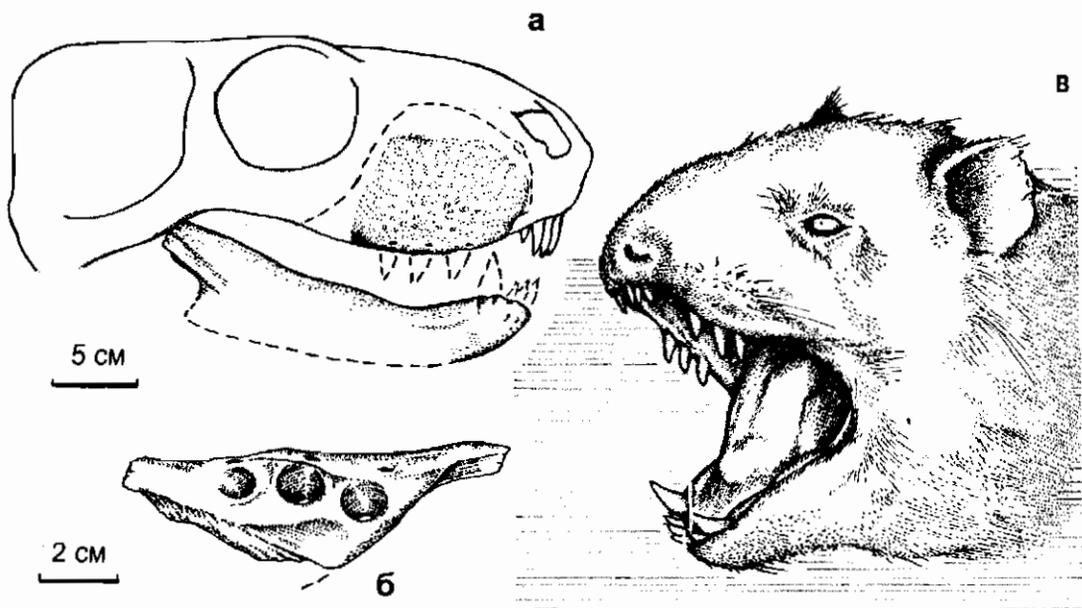


Рис. 48. Moschorhinidae: а - реконструкция черепа по экз. ПИН, № 1100/101, экз. ПИН, № 4417/1; б - то же, правая верхнечелюстная кость снизу, экз. ПИН, № 1100/101; в - реконструкция мосхоринида [ТbPr] (индекс см. гл. 5).

Семейство Moschorhinidae Brink, 1959

Семейство хорошо представлено в поздней перми Южной Африки, в Восточной Европе пока обнаружены лишь небольшие фрагменты черепов животных, явно принадлежащих к этой группе:

Whaitsiidae gen. indet. [экз. ПИН, № 1100/101, верхнечелюстная кость; Вязники-2, Владимирская обл.; экз. ПИН, № 1538/39, часть верхнечелюстной кости; Пурлы, Нижегородская обл.; экз. ПИН, № 4417/1, левая зубная кость; Шабаршата, Кировская обл.; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; см. Ивахненко и др., 1997, с. 33, 73, 78].

Очень крупные животные, длина черепа, реконструированная по размерам верхнечелюстной кости и пропорциям *Whaitsia*, не менее 40 см. Находки крайне редки, известны лишь три фрагмента челюстей. В верхнечелюстной кости только три крупных клыкообразных зуба (рис. 48, а,б). Передний край кости образовывал боковую стену крупной ямы для нижнечелюстного клыка. На нижней челюсти имеется альвеола очень крупного клыка, заклыковых зубов нет. Южноафриканские формы отличаются несколько меньшими

размерами и числом зубов верхней челюсти (у *Whaitsia* два, у *Alopescopsis* – один: Brink, 1958, fig. 8–9).

Необычной особенностью восточноевропейского животного является наличие трех, расходящихся от области верхнего края лицевой пластины максиллы, каналов, овальных в сечении, проходящих сверху (примерно от уровня слезного протока) вниз непосредственно под наружной поверхностью кости и открывающихся на нижне-наружном крае кости непосредственно несколько выше каждой из трех альвеол зубов. Подобные структуры у других терапсид нам не известны, назначение неясно. Все же можно заметить, что в литературе отмечали особые структуры черепа тероцефалов, может быть, связанные с ядовитыми железами (см. Татаринов, 1976, с. 145; классический пример – *Euchambersia*: Nopcsa, 1933). Восточноевропейские *Moschorhinidae*, видимо, были крупными наземными хищниками – и, может быть, ядовитыми?

Отряд *Cynodontia*

Систематическая схема и объем отряда и подчиненных таксонов принимаются по: Татаринов, 1974а. Критически рассматривая гипотезы о происхождении цинодонтов в целом, Татаринов (1976, с. 151) останавливается на предположении об очень раннем отделении их от общего ствола терапсид.

Подотряд *Procynosuchida*

Наиболее примитивный подотряд цинодонтов, широко представленный в поздней перми – раннем триасе Южной Африки. В позднепермских фаунах Восточной Европы немногочисленны, и представлены только самыми примитивными или очень специализированными семействами.

Семейство *Procynosuchidae* Broom, 1937

Известны несколько родов в поздней перми Южной Африки, в Восточной Европе описано три рода:

Род *Nanocynodon* Tatarinov, 1968 [*N. seductus* Tatarinov, 1968: голотип – ПИН, № 2415/1, часть зубной кости; Кировская обл., Большое Линово, колл. ПИН, № 2415; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1968б, с. 44–45].

Род *Uralocynodon* Tatarinov, 1987 [*Ur. tverdokhlebovac* Tatarinov, 1987: голотип – СГУ 104В/308, зубная кость; Оренбургская обл., Блюменталь-3, колл. СГУ, № 104В; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1987, с. 111–113].

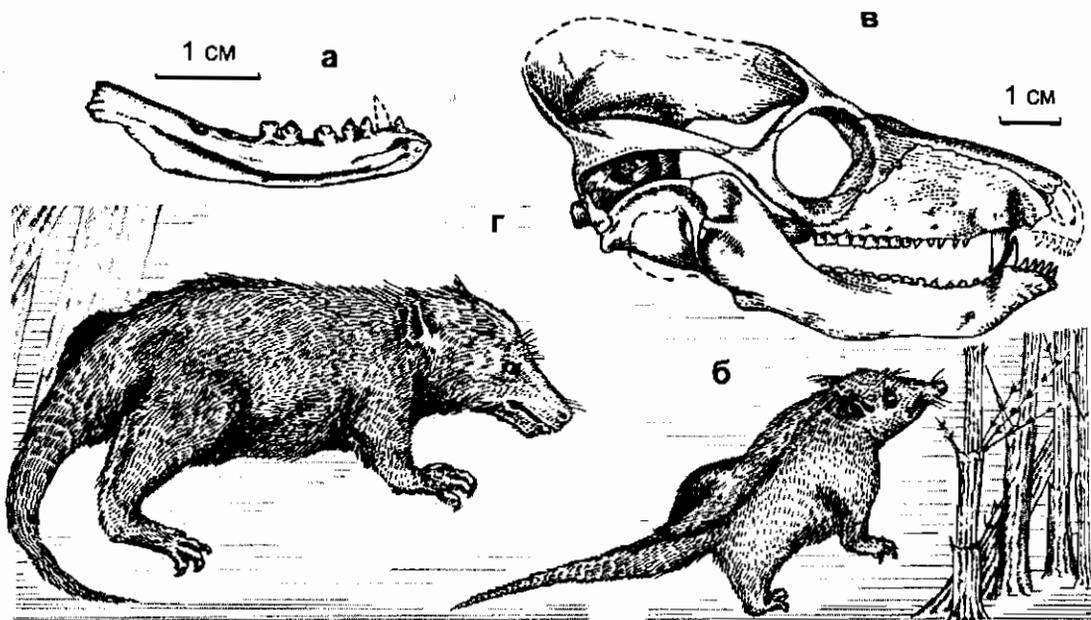


Рис. 49. Procynosuchidae, Dviniidae: а - *Uralocynodon tverdokhlebovae* Tatarinov, 1987 зубная кость, голотип СГУ 104В/308; б - реконструкция уралоцинодона [ТbNph] (индекс см. гл. 5); в - *Dvinia prima* Amalitzky, 1922, череп, экз. ПИН, № 2005/2469; г - реконструкция двинии [ТbNph] (индекс см. гл. 5).

Род *Procynosuchus* Broom, 1937 [Pr. sp.: экз. ПИН, № 4818/35, часть верхнечелюстной кости; Владимирская обл., Гороховец, колл. ПИН, № 4818; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; не описан].

Мелкие животные, длина черепа не более 4–5 см, длина тела не более 25–30 см. Остатки животных очень редки, отдельные кости. Характерное строение зубов (рис. 49, а) с высокими, режуще-давящими коронками, мелкие размеры, редкость находок, позволяют предполагать для животных наземный образ жизни и насекомоядность (Татаринов, 1976, с. 161).

Семейство Dviniidae Sushkin, 1928

Эндемик Восточной Европы, описан один род:

Род *Dvinia* Amalitzky, 1922 [*Dv. prima* Amalitzky, 1922 (=Permosynodon sushkini Woodward, 1932): голотип – ПИН, № 2005/2465, часть черепа; Архангельская обл., Соколки, колл. ПИН, № 2005; верхнетатарский подъярус, вятский горизонт; описание вида см. Татаринов, 1974а, с. 191–205].

Некрупное животное, длина черепа 9 см, длина тела могла быть не более 40 см. Остатки очень редки, в огромной коллекции Соколки (две с половиной тысячи образцов различных форм), имеется три неполных черепа и фрагмент скелета. Особенностью этих животных (рис. 49, в) было наличие развитого костного неба и очень своеобразной зубной системы, при которой давящие многобугорчатые заклыковые зубы не окклюзировали, обработка пищи производилась на костном небе уплощенными нижнечелюстными зубами, а верхнечелюстные, имевшие высокую коническую вершинку, прижимали добычу к лабиальным площадкам нижних челюстей (Татаринов, 1974а, с. 201–202). При этом сильное развитие височных мышц и своеобразное строение квадрато-артикулярного сустава, не допускавшее продольных или поперечных движений (Татаринов, 1966, с. 750) заставляет полагать, что основной функцией заклыковых зубов являлось раздавливание достаточно твердой панцирной добычи, однако не вызывавшей сколько-нибудь значительного износа зубов, что допустимо при обработке либо очень тонкораковинных наземных моллюсков, либо панцирных насекомых (Татаринов, 1974а, с. 205).

Глава 4

ОРИКТОКОМПЛЕКСЫ ТЕТРАПОД

При проведении анализа местонахождений по систематическому составу тетрапод, входящих в его ориктоценоз, и сопоставлении полученных таким образом списков для различных точек, могут быть получены данные по ориктокомплексам, которые и будут основой для реконструирования фаунистических комплексов. Относительно хорошо изученные местонахождения, а таких, к сожалению, пока для региона известно немного, с относительно богатыми списками форм, принимаются как реперные, и остальные оцениваются по степени близости встреченных в них форм к известным из реперного местонахождения, иногда добавляя к списку новые группы. В результате складывается представление об определенном ориктокомплексе, характеризующем те или иные группы местонахождений. Выделяемые ориктокомплексы при стратиграфических исследованиях можно использовать лишь как дополнительный материал при разработке критериев принадлежности конкретных отложений к тому или иному стратиграфическому подразделению. Ориктокомплексы могут быть следствием и наличия определенных этапов развития фауны, и отражать пространственные ареалы распространения групп форм, и только при наличии аргументов в пользу первого положения (этапы развития), наверное, должны соответствовать значимым изменениям в физико-географической обстановке в регионе, а, следовательно, и коррелироваться с определенными стратиграфическими подразделениями.

Как уже отмечалось, впервые комплексы тетрапод для перми Восточной Европы были выявлены И.А. Ефремовым (1952). Биостратиграфии континентальных отложений верхней перми Восточной Европы посвящено немало специальных работ, в том числе и базирующихся преимущественно на изучении распределения остатков тетрапод, то есть, фактически на ориктокомплексах (Чудинов, 1969; Чудинов, Очев, 1975; Очев, 1976; Твердохлебова, 1976; Голубев, 1996; 1998; 1999), и этот вопрос не входит в круг проблем,

затрагиваемых в данной работе. Возрастные привязки местонахождений и комплексов приведены по: Ивахненко и др., 1997.

Из многих десятков известных нам местонахождений тетрапод конца палеозоя региона пока более или менее изучены буквально единицы, так что анализ может основываться на ориктоценозах очень небольшого числа реперных местонахождений с привлечением весьма скудных данных по другим точкам. Нельзя исключить и возможность неточного определения фрагментарного материала, а постоянное обнаружение новых форм при дополнительном исследовании почти любого местонахождения свидетельствует о том, что нам пока известны буквально первые проценты от действительно существовавшего числа видов тетрапод в истинных зооценозах перми Восточной Европы. Поэтому следует очень осторожно подходить к полученным данным, используя их в целях биостратиграфии; однако для определенного ограниченного круга задач их можно полагать достаточно репрезентативными.

Анализ фаунистических списков местонахождений позволяет не только выявить ориктокомплексы и подчиненные подразделения, и с той или иной степенью достоверности обосновать их хронологическую последовательность, но и прогнозировать существование пока не обнаруженных групп в позициях, промежуточных между фиксированными находками, то есть, составить списки не только фактически найденных, но и возможных групп.

Обратим внимание на то, что при анализе списков ориктоценозов для местонахождений (данные по местонахождениям см. Ивахненко и др., 1997, с дополнениями по новым находкам) прослеживается и определенная ассоциированность различных групп друг с другом. Ориктогруппировки могут быть весьма отчетливыми, но иногда прослеживаются с трудом. Это связано и с субъективными факторами (недостаточное число хорошо изученных местонахождений, явная неполнота сборов – преимущественно собирались крупные остатки, что существенно для старых коллекций), и иногда с вполне объективными. К последним может относиться, прежде всего, преобладание аллохтонных местонахождений, где, с одной стороны, широкий ассортимент представленных групп облегчает корреляцию, а с другой, смесь компонентов, происходящих из разных экотопов, затрудняет выявление ассоциированных элементов. Для местонахождений, связанных с аллювиальными отложениями, нельзя не учитывать и искажающую картину выборочность захоронения одних компонентов в ущерб другим (например, мелкие мацерированные остатки легко выносятся или истираются песком). В большинстве случаев местонахождения автохтонного типа или близкие к ним редки или вообще не известны.

1. Интинский ориктокомплекс (ранняя пермь, уфимский век): Eryopidae; Intasuchidae; Eogyrinidae; Enosuchidae; Captorhinidae; Bolosauridae.

Территориально местонахождения Интинского ориктокомплекса распространены по северо-восточному борту Восточно-Европейского плакката.

Приблизительные соотношения остатков в суммарном ориктоценозе (местонахождения Инта, Печера, Усьва, Мылва) следующее:

- Intasuchidae – 40%
- Eryopidae – 20%
- Captorhinidae – 20%
- Bolosauridae – 10%
- Eogyrinidae – 5%
- Enosuchidae – 5%

Местонахождения Интинского комплекса пока изучены далеко не достаточно, чтобы можно было делать сколько-нибудь уверенные выводы об ассоциированности тех или иных групп. Однако можно отметить наличие в достаточно богатом Интинском местонахождении многочисленных хорошей сохранности остатков Intasuchidae (*Intasuchus*, *Syndyodosuchus*) при единственной находке черепа Eryopidae (*Clamorosaurus*), тогда как в Печорском местонахождении найдены только Eryopidae, и при относительно небогатых пока сборах найдена челюсть *Nyctiboetus* (*Enosuchidae*), отсутствующего в Интинском местонахождении.

2. Мезенский ориктокомплекс (позднеказанское – раннетатарское времена): *Nyctiphruetidae*; *Nycteroleteridae*; *Tokosauridae*; *Lanthanosuchidae*; *Caseidae*; *Varanopidae*; *Eotitanosuchidae*; *Niaftasuchidae*; *Nikkasauridae*. Местонахождения приурочены к северо-западному борту Восточно-Европейского плакката.

Мезенские местонахождения являются разными участками в целом практически единого по генезису слоя с широким площадным распространением, поэтому ориктоценотически выглядят практически одинаково. Однако в удаленном территориально местонахождении Морозница представлены почти одни только остатки *Caseidae* (6 черепов, много отдельных костей; кроме них, известен лишь фрагмент скелета *Mesenosaurus*), весьма редких в местонахождениях Архангельской области. Может быть, дальнейшее изучение местонахождений выявит наличие разных ориктоценотических группировок. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе (местонахождения Белокурье, Березник, Ближняя Щелья, Глядная Щелья, Дорогая Гора, Карашелья, Киселиха, Козьмогородское, Лешуконское, Морозница, Нисогора, Петрова Щелья, Пёза-1, Смоленец, Усть-Вашка, Усть-Няфта, Усть-Пёза) следующие:

- Nyctiphruetidae – 60%
- Tokosauridae – 15%
- Varanopidae – 15%
- Nycteroleteridae – 3%
- Niaftasuchidae – 2%
- Lanthanosuchidae – ~ 1%
- Caseidae – ~ 1%
- Eotitanosuchidae – ~ 1%
- Nikkosauridae – ~ 1%

Пожалуй, самой необычной чертой ориктокомплекса является полное отсутствие остатков рыб в местонахождениях, и, соответственно, остатков водных рыбоядов. Допустить образование огромной площади литологически однотипных (своеобразные красные породы, так называемые "вапы", неясного генезиса) Мезенских местонахождений вне крупного водного бассейна невозможно; в таком случае, бассейн был крайне специфичен – он допускал существование водных тетрапод (дышавших кислородом воздуха), но не жабернодышащих групп. Это можно объяснить только дефицитом кислорода в воде, но с чем связана такая особенность – пока не ясно, хотя расшифровка могла бы существенно помочь при реконструировании экотопа.

3. Очерский ориктокомплекс

3 а. Голюшерминский субориктокомплекс (конец уфимского-начало позднеказанского веков): Archegosauridae; Melosauridae; Dissorophidae; Leptorophidae; Enosuchidae; Captorhinidae; Bolosauridae; Syodontidae; Rhopalodontidae; Phthinosuchidae. Территориально местонахождения субкомплекса расположены узкой полосой вдоль восточного борта Восточно-Европейского плакката.

В субориктокомплексе относительно хорошо прослеживаются ориктоценотические группировки. В Голюшерминской группировке (основные местонахождения Голюшерма, Мамадыш-2, Межевая, Усть-Коин, Березовые Полянки, Горки, Сидоровы Горы, Стерлитамак) доминируют остатки Rhopalodontidae и Melosauridae, остальные группы представлены редко и фрагментарно. Приблизительное соотношение значимых остатков в суммарном ориктоценозе группировки следующее:

- Rhopalodontidae – 40%
- Melosauridae – 25%
- Syodontidae – 7%
- Eotitanosuchidae – 5%
- Phthinosuchidae – 5%

- Leptorophidae – 5%
- Bolosauridae – 5%
- Captorhinidae – 5%
- Dissorophidae – ~ 1%
- Archegosauridae – ~ 1%

Явно повышенное процентное преобладание Rhopalodontidae объясняется частой встречаемостью легко опознаваемых отдельных зубов. Единственный панцирный щиток Dissorophidae (*Alegeinosaurus*) найден в аллохтонном местонахождении Усть-Коин (выносы береговых валов: Миних, 1992), и эта группа явно не характерна для группировки. Процентное содержание Phthinosuchidae может быть завышено за счет находки скелета в местонахождении Сидоровы Горы.

В альтернативной Шиховочирковской группировке (основные местонахождения Шихово-Чирки, Божьюдор, Вышка, Рождественский рудник) безусловно доминируют Archegosauridae, тогда как Melosauridae даже при очень больших сборах представлены крайне скудно (в Шихово-Чирковском местонахождении приблизительно на 60 целых или относительно целых черепа *Platyoropsaurus* найдено 1 череп и 3 фрагмента *Melosaurus*), но ощутимо увеличена доля в ориктоценозе Leptorophidae и, особенно, Enosuchidae (*Nyctiboetus*). Надо сразу же отметить, что анализируемый материал происходит практически из одного автохтонного местонахождения (Шихово-Чирки), поэтому состав группировки выглядит явно обедненным. Приблизительное процентное содержание групп в суммарном ориктоценозе:

- Archegosauridae – 70%
- Leptorophidae – 15%
- Enosuchidae – 10%
- Melosauridae – ~ 5%

3 б. Очерский субориктокомплекс (конец позднеказанского – начало раннетатарского веков): Archegosauridae; Melosauridae; Dissorophidae; Discosauriscidae; Nycteroleteridae; Tokosauridae; Rhipaeosauridae; Enosuchidae; Belebeyidae; Eotitanosuchidae; Syodontidae; Rhopalodontidae; Estemmenosuchidae; Phthinosuchidae; Venyukoviidae. Территориально местонахождения субориктокомплекса распространены шире на запад, чем предыдущего, не доходя до западного борта Восточно-Европейского плакката.

Отчетливо прослеживаются обе ориктоценотические группировки. В Очерской группировке (основные местонахождения Ежово, Ерзовка, Лужково, Сокол) доминируют остатки Estemmenosuchidae, Syodontidae и Eotitanosuchi-

dae; Melosauridae, хотя и в относительно подчиненном количестве, присутствуют. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

Estemmenosuchidae – 50%

Syodontidae – 20%

Eotitanosuchidae – 20%

Melosauridae – 4%

Dissorophidae – 3%

Archegosauridae – ~ 1%

Venyukoviidae – ~ 1%

В альтернативной Белебеевской группировке (основные местонахождения Белебей, Акбатыровский рудник, Большой Китяк, Сарай-Гир, Яман-Юшатырь, Камские Поляны, Ключевский рудник-1, Крымский, Кузьминовский рудник) доминируют Archegosauridae, совместно с ними в значимых количествах Rhopalodontidae и Dissorophidae, тогда как Melosauridae и Estemmenosuchidae – только в виде редких фрагментов. Лишь из местонахождения Камские Поляны известны 2 черепа – *Platyoposaurus* и *Konzhukovia*, однако местонахождение не изучено, и, судя по вмещающей остатки породе, образцы происходят из отложений совершенно разных типов. Необычно значительное число находок болозавров Belebeyidae связано с уникальным местонахождением их массовых остатков Крымский. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

Archegosauridae – 40%

Belebeyidae – 20%

Rhopalodontidae – 10%

Dissorophidae – 10%

Nycteroleteridae – 4%

Rhipaeosauridae – 4%

Tokosauridae – 4%

Phthinosuchidae – ~ 1%

Melosauridae – ~ 1%

Enosuchidae – ~ 1%

Estemmenosuchidae – ~ 1%

Discosauriscidae – ~ 1%

4. Ишеевский ориктокомплекс

4 а. Ишеевский субориктокомплекс (начало раннстатарского времени). Melosauridae; Lanthanosuchidae; Enosuchidae; Belebeyidae; Syodontidae; Anteo-

sauridae; Ulemosauridae; Pristerognathidae; Ulemicidae. Территориально местонахождения расположены в южной половине плакката.

Для субориктокомплекса обнаружены местонахождения только одного типа, и каких-то заметных группировок по ориктоценозам не обнаруживается. Приблизительные соотношения остатков животных в суммарном ориктоценозе основных местонахождений (Ишеево, Бутлеровка, Долиновка, Малый Уран, Ново-Никольское-3, Подгородная Покровка-2) следующие:

- Anteosauridae – 25%
- Ulemosauridae – 25%
- Melosauridae – 12%
- Syodontidae – 10%
- Ulemicidae – 10%
- Lanthanosuchidae – 8%
- Pristerognathidae – 5%
- Enosuchidae – 3%
- Bolosauridae – ~ 1%

Остатки Archegosauridae не обнаружены, равно как и ассоциированные с ними в Очерском субориктокомплексе Nycteroleteridae (известные из Котельничского субориктокомплекса), но есть примесь Enosuchidae, Bolosauridae представлены лишь одним окатанным обломком. На наш взгляд, это может свидетельствовать в пользу предположения о наличии в субориктокомплексе пока не изученных местонахождений альтернативной ориктоценотической группировки.

4 б. Малокинельский субориктокомплекс (конец раннетатарского времени). Archegosauridae; Melosauridae; Enosuchidae; Microganiidae; Syodontidae; Deuterosauridae; Ulemosauridae; Pristerognathidae; Ulemicidae. Территориально местонахождения субкомплекса расположены в южной половине плакката.

Так же известны практически местонахождения одного типа. Приблизительные соотношения значимых остатков животных в суммарном ориктоценозе основных местонахождений (Малая Кинель, Ключевский рудник-2, Ивановка-2, Жаксы-Каргала, Озерки, Нежинка, Тевкелев, Старо-Мясниковский рудник) следующие:

- Melosauridae – 30%
- Deuterosauridae – 25%
- Ulemosauridae – 25%
- Syodontidae – 12%

Priesterognathidae – 6%

Enosuchidae – ~ 1%

Archegosauridae – ~ 1%

Возможно, альтернативную группировку представляет почти неизученное пока в отношении тетрапод местонахождение Кичкасс (см. Миних, Миних, 1989), но, к сожалению, остатки тетрапод в этом местонахождении очень редки и разрозненны. В основных местонахождениях субориктокомплекса безусловно доминируют остатки *Deuterosauridae*, *Ulemosauridae* и *Melosauridae*, встреченные практически во всех местонахождениях. В Кичкассе же, хотя и на единичные экземпляры, но приходится поровну остатков доминантов-диноцефалов, *Enosuchidae*, *Microuraniiidae* и *Ulemicidae*, а *Melosauridae* не обнаружены.

Archegosauridae представлены только очень проблематичной находкой (?*Platyosaurus vjuschkovi*, бедренная кость).

5. Соколовский ориктокомплекс

5 а. Котельничский субориктокомплекс (начало позднеднетатарского века, первая половина северодвинского времени): *Kotlassiidae*; *Nycteroleteridae*; *Bradysauridae*; *Chroniosuchidae*; *Rubidgeidae*; *Chthonosauridae*; *Scaloposauridae*; *Perplexisauridae*; *Karenitidae*; *Scylacosauridae*; *Galeopidae*; *Cryptodontidae*. Известные местонахождения расположены примерно в центре Восточно-Европейского плакката.

Для комплекса практически изучено только два территориально и стратиграфически очень близких местонахождения (Котельнич и Порт Котельнич); в первом основная масса остатков представлена зачастую полными скелетами *Bradysauridae*, а во втором *Cryptodontidae*. Полностью отсутствуют остатки рыб и каких-либо рыбадных групп тетрапод. Приблизительные соотношения остатков в суммарном ориктоценозе:

Bradysauridae – 40%

Galeopidae – 25%

Nycteroleteridae – 8%

Cryptodontidae – 15%

Rubidgeidae – 3%

Scaloposauridae – 3%

Scylacosauridae – ~ 1%

Karenitidae – ~ 1%

Perplexisauridae – ~ 1%

Chthonosauridae – ~ 1%

Возможно, стратиграфически сближаемые местонахождения Полдарса и Усть-Елва (Голубев, 2000) образуют альтернативную группировку; известны пока только остатки Chroniosuchidae и Kotlassiidae.

5 б. Ильинский субориктокомплекс (начало позднеатарского века, вторая половина северодвинского времени): Dvinosauridae; Kotlassiidae; Karpinskiosauridae; Pareiasauridae; Chroniosuchidae; Protorosauridae; Burnetiidae; Gorgonopidae; Scylacosauridae; Galeopidae; Cryptodontidae. Территориально местонахождения расположены по всей территории Восточно-Европейского плакката.

Ориктоценотические группировки выделяются отчетливо. В Ильинской группировке (основные местонахождения Агафоново, Семин Овраг, Вязовка-5) преобладают остатки Dvinosauridae, Pareiasauridae и Gorgonopidae.

Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

- Dvinosauridae – 40%
- Pareiasauridae – 20%
- Gorgonopidae – 15%
- Cryptodontidae – 15%
- Chroniosuchidae – 5%
- Burnetiidae – ~ 1%
- Protorosauridae – ~ 1%
- Scylacosauridae – ~ 1%

В альтернативной Бабинцевской группировке (основные местонахождения Бабинцево, Кочсвала-1, 2, Наволоки, Потеряха-1, 2, Устье Стрельны, Микулино, Мутовино, Донгуз-6, Марьюшкина Слуда-С, Преображенка, Соколя Гора) резко преобладают Chroniosuchidae и Kotlassiidae. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

- Chroniosuchidae – 65%
- Kotlassiidae – 15%
- Dvinosauridae – 10%
- Karpinskiosauridae – 5%
- Gorgonopidae – 2%
- Pareiasauridae – ~ 1%
- Galeopidae – ~ 1%
- Burnetiidae – ~ 1%

Явно чрезмерное количество остатков Chroniosuchidae, скорее всего, связано просто с наличием многочисленных панцирных щитков, легко сохраняющихся и диагностируемых.

5 в. Соколовский субориктокомплекс (конец позднеатарского века, начало вятского времени): Dvinosauridae; Kotlassiidae; Karpinskiosauridae; Spondylolestidae; Pareiasauridae; Chroniosuchidae; Rubidgeidae; Gorgonopidae; Inostranceviidae; Annatherapsididae; Procynosuchidae; Dviniidae; Dicynodontidae. Территориально местонахождения расположены по всей территории Восточно-Европейского плаката.

Совершенно отчетливо просматриваются две ориктоценотические группировки. В Соколовской ориктогруппировке (основные местонахождения Соколки, Аристово, Аверинское, Болтинская, Завражье, Савватий, Ключевой Овраг, Орлецы, Климово-1) преобладают остатки Pareiasauridae, Inostranceviidae и Dvinosauridae. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

- Pareiasauridae – 50%
- Inostranceviidae – 20%
- Dvinosauridae – 10%
- Dicynodontidae – 5%
- Chroniosuchidae – 5%
- Annatherapsididae – 4%
- Dviniidae – ~ 1%
- Kotlassiidae – ~ 1%
- Karpinskiosauridae – ~ 1%
- Gorgonopidae – ~ 1%
- Rubidgeidae – ~ 1%

В альтернативной Пронькинской ориктогруппировке (основные местонахождения Пронькино, Блюменталь-3, Адамовка, Боевой, Вомба-Кассы, Вязовка-1, Горький-1, Зубочистенка-2, Кадыевская, Ключевка, Стриженская Гора, Титова Гора, Обирково, Покровка, Саларево, Воздвиженка, Тоншаево, Гороховец, Большое Линово) преобладают Chroniosuchidae, Kotlassiidae и Karpinskiosauridae. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

- Chroniosuchidae – 60%
- Karpinskiosauridae – 10%
- Kotlassiidae – 10%
- Dvinosauridae – 8%
- Dicynodontidae – 5%
- Pareiasauridae – 2%
- Inostranceviidae – ~ 1%

Chthonosauridae – ~ 1%

Procynosuchidae – ~ 1%

Spondylolestidae – ~ 1%

Чрезмерное преобладание Chroniosuchidae явно связано с упомянутым выше фактором – наличием щитков; Pareiasauridae представлены почти исключительно туловищными остеодермами, легко сохраняющимися и транспортируемыми в виде гальки. Надо упомянуть, что в ряде местонахождений (Пронькино, Гороховец) найдены мелкие плоские покровные кости, несущие центральный бугор, окруженный многочисленными мелкими ямками; кости могут принадлежать Tokosauridae или Elginiidae.

6. Вязниковский ориктокомплекс (конец позднеатарского века, конец вятского времени): Dvinosauridae; Kotlassiidae; Karpinskiosauridae; Elginiidae; Bystrowianidae; Chroniosuchidae; Proterosuchidae; Nanictidopidae; Scaloposauridae; Moschowhaitsiidae; Moschorhinidae; Dicyodontidae. Территориально местонахождения расположены полосой в центральной части Восточно-Европейского плаката, вдоль границы пермских и триасовых отложений.

В известных местонахождениях (Вязники-1,2, Бережане, Воскресенское-2, Пурлы, Самбуллак, Шабаршата, Раша) заметно преобладают Dicyodontidae, Bystrowianidae, Chroniosuchidae и Dvinosauridae. Приблизительное соотношение остатков в суммарном ориктоценозе:

Dicyodontidae – 25%

Bystrowianidae – 20%

Chroniosuchidae – 20%

Dvinosauridae – 10%

Proterosuchidae – 7%

Moschowhaitsiidae – 5%

Karpinskiosauridae – 3%

Nanictidopidae – 3%

Moschorhinidae – 2%

Elginiidae – 2%

Kotlassiidae – ~ 1%

Scaloposauridae – ~ 1%

Местонахождения ориктокомплекса пока недостаточно изучены, чтобы можно было делать уверенные выводы по ассоциированности групп тетрапод, но все же, по аналогии с приведенными выше данными для других комплексов, можно предполагать, что определенные ориктоценотические группировки были и здесь – группировка Chroniosuchidae, Kotlassiidae и Karpinskiosauridae,

и группировка *Bystrowianidae* и *Elginiidae*. Здесь уместно заметить, что резкое преобладание остатков *Bystrowianidae* в ориктоценозах явно объясняется наличием у них легко диагностируемых панцирных щитков, а по количеству известных черепных остатков оба семейства вполне сопоставимы.

Анализ полученных результатов по составам ориктокомплексов позволяет с определенной долей уверенности утверждать, что перед нами – хронологическая последовательность. Простой подсчет показывает, что в Интинском ориктокомплексе из 6 семейств 4 характерны для ранней перми других регионов, 1 – принадлежит к раннепермской группе гефиростегоидных антракозавров. В Мезенском – из 9 семейств 2 раннепермских, остальные 4 известны из поздних комплексов, но представлены здесь самыми примитивными формами. В Очерском – из 18 семейств 6 раннепермских (3 общих с Интинским), 3 связывают с Мезенским. В Ишеевском ориктокомплексе из 11 семейств раннепермские практически не известны (кроме *Enosuchidae*, но представленного особой формой), с Очерским связывают 3 семейства, 1 (*Lanthanosuchidae*) – с Мезенским, но представлено оно крупными специализированными дериватами. В Котельничском субориктокомплексе только 2 связывают с предыдущими, остальные 12 новые. В Ильинском и Соколовском из 17 семейств 4 котельничских, остальные новые, но появляется 1 триасовое семейство. В Вязниковском ориктокомплексе из 9 семейств 5 общих с Соколовским, в триас проходят 2 семейства. Эти соображения заставляют располагать комплексы последовательно именно в таком порядке, и с определенной степенью уверенности полагать, что выделенные ориктокомплексы соответствуют сменявшим друг друга во времени фаунистическим комплексам.

Глава 5

ЭКОБИОМОРФЫ ТЕТРАПОД И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ

Анализ динамики развития фаун на территории региона требует выявления структур фаунистических комплексов и хотя бы самого предварительного реконструирования экобиоморф тетрапод. Различные группы тетрапод, играя различные роли в сообществах, различались и толерантностью, и численностью, и спецификой адаптаций, и эти факторы определяли воздействие на них колебаний климата или адвентикаторов. Наконец, они различались по местобитаниям, что нередко определяло и число находок остатков, и их сохранность, что так же необходимо учитывать.

Восстановление экобиоморф (термин см.: Быков, 1983) ископаемых тетрапод, особенно древних и примитивных групп, является очень сложным процессом, пока крайне плохо разработанным в понятийном отношении. Конечно, в значительной мере это связано с фрагментарностью имеющегося материала, недостаточно детальной морфологической изученностью многих групп, и полифункциональностью практически любых анализируемых структур, и трудностью поиска хотя бы примерных современных аналогов. Однако, особенно для палеозойских групп, сюда добавляются и сложности с интерпретацией ряда физиологических особенностей, восстановлением функционирования систем органов чувств и органов дыхания. Трудности с восстановлением образа жизни консументов первого порядка, видимо, в значительной степени связаны со своеобразными и далеко пока не ясными особенностями слоя продуцентов. Однако не следует отказываться от предварительных и в определенной степени условных гипотез относительно образа жизни различных групп древних тетрапод, так как даже слабо обоснованные реконструкции могут быть использованы для изучения закономерностей смен элементов фаунистических комплексов в истории конкретного региона. В свою очередь, выявление в различных комплексах возможных экоэквивалентов

позволяет подтверждать или корректировать наши предположения по жизни. Надо только с известной осторожностью оперировать любыми высказываемыми гипотезами, и рассматривать их как рабочие соображения, требующие дальнейшей разработки и проверки. В любом случае анализ экобиоморф тетрапод существенно дополняет наши представления о фауне, позволяет провести хотя бы частичное реконструирование структур конкретных сообществ. А такие, пусть самые предварительные соображения, могут служить источником сведений при восстановлении этапов развития фауны в целом и в понимании закономерностей их смен.

Опыт показывает, что минимальный приемлемый таксон для подобного анализа – таксон семейственной группы; как правило, семейства являются наиболее "устойчивыми" при различных перестановках в системах. Таксоны низких рангов (родовой и видовой групп), по крайней мере, для палеозойских тетрапод, чаще подвергаются серьезному пересмотру при морфологических ревизиях. Конечно, для монотипичных семейств анализ проводится по конкретным формам, но при наличии нескольких форм в семействе, мы, как правило, вынуждены принимать обобщенную реконструкцию, поскольку понимание сути детальных отличий близких форм просто пока не хватает наших знаний.

Результаты проведенного выше анализа определенно указывают на необходимость, пусть предварительного, но выделения большего числа экобиоморф, чем обычно предполагается для тетрапод палеозоя. Видимо, именно в конце палеозоя происходит формирование морфо-физиологических типов, характерных для мезо-кайнозойских групп, и в перми мы застаем причудливую смесь форм, характеристики которых связаны и с сохранением параметров, свойственных примитивным уровням, и с постепенными мозаичными преобразованиями, приводящими к становлению некоторых современных типов экобиоморф.

Так, далеко не все "амфибии" палеозоя имеют морфологические характеристики, строго отвечающие этому понятию, основанному на современных группах. Для наиболее примитивных представителей, являвшихся, видимо, анамниями (для некоторых известны жабернодышащие личинки), как уже отмечалось, может быть реконструирован или просто обнаружен своеобразный роговой покров, топографически не идентичный таковому у рептилий. В частности, границы роговых щитков на черепе совпадают с границами костных фоллидозов. Фоллидоз может быть хорошо развит у личинок, но исчезать у взрослых особей (Ивахненко, 1983, с. 125), причем через некоторое время после метаморфоза – это определенно говорит о том, что фоллидоз унаследован от предков. Наличие такого покрова не соответствует синдрому амфибии. В этой группе мы наблюдаем и удивительный разброс ряда существенных параметров.

— дефинитивное сохранение сейсмодатчикной системы у одних форм, и ее отсутствие у близких; наличие у взрослых форм внутренних жабр (при сохранении жаберных дужек) и явное отсутствие их (при расширенном плечевом поясе).

Для таких групп (многие батрахоморфные, антракозавроморфные и сеймуриаморфные лабиринтодонты) представляется возможным выделять особый морфофизиологический тип, обозначив его как "проамфибийный", для противопоставления "лиссамфибиям", тем группам, для которых более уверенно реконструируется мягкая, железистая кожа, особенно при наличии отпечатков кожных желез. Разумеется, применение термина "лиссамфибии", обычно используемого для характеристики современных групп, будет несколько некорректным для палеозойских, так как очень редко можно высказывать какие-либо соображения по типу эмбриогенеза ископаемых форм. Так что в качестве лиссамфибий, в противопоставление фolidированным проамфибиям, будут рассматриваться все формы, имеющие мягкую, снабженную железами кожу. И соответственно, в группу попадут и, например, никтеролетеры, достаточно примитивные, чтобы можно было полагать их анамниями, и парейазавры, для которых такое предположение выглядит весьма сомнительно. Для палеозойских лиссамфибий, при постоянноводном (видимо, вторично) образе жизни возможно сохранение сейсмодатчикной системы во взрослом состоянии, однако каких-либо структур, которые можно было бы интерпретировать как признаки сохранения дефинитивно внутренних жабр, не обнаружено.

Не менее проблематично и сложно выделение и "рептилийного" уровня развития, поскольку это предполагает не только определенное строение кожного покрова, но и наличие прямого развития (разумеется, речь идет только о тех параметрах, которые в принципе можно восстанавливать для ископаемых форм). По ряду соображений уже примитивные капториноморфы рассматриваются как амниоты (Carró, 1969): несмотря на гипотетичность этого предположения (ведь не исключено, что и примитивные "рептилии" не строго соответствовали этому термину по всем параметрам) пока нет даже предположительной альтернативной гипотезы. Тем более это касается групп, выше продвинутых в степени приспособленности к наземному образу жизни (проколофоны, пеликозавры, особенно архозавроморфы). В тех случаях, когда у представителей этих групп обнаруживаются остеодермальные образования, они всегда построены по типу, характерному для рептилий (ящериц или крокодилов), но не амфибий (с характерной мелко-пористой поверхностью). До получения новых данных мы рассматриваем на этом уровне все группы, для которых можно определенно полагать возможность наличия фolidоза и прямого развития, в том числе и примитивных терапсид, для которых, как показано выше, нами реконструируется специфический фolidоз. Фolidированную кожу сохраняют мезо-

кайнозойские черепахи и диапсиды, но высшие терапсиды, видимо, могли приобретать специфический механизм защиты тела от высыхания (шерстеподобные структуры в сочетании с потовыми железами) – "тероморфный" тип, свойственный, с некоторыми усовершенствованиями, и млекопитающим. Возможно, более детальное изучение морфологии палеозойских тетрапод позволит и детализировать эту схему, и, может быть, выявить большее количество типов биоморф. Это может следовать из очень специфического строения палеозойских сообществ в целом (см. DiMichele, Hook, 1999).

В экологическом плане различные морфофизиологические типы могут образовывать сходные экоморфы. Существенно, что, если для фolidированных проамфибий не исключают значительную эвригалинность (De Fauw, 1989), то для лиссамфибий можно предполагать более определенную связь с пресной водой, кроме тех случаев, когда вырабатываются какие-либо механизмы регуляции солевого обмена; как видно из вышеприведенного обзора, у многих палеозойских лиссамфибий, рассматриваемых в качестве вторичноводных, отмечено наличие особых структур, возможно, связанных с сильным развитием солевыводящих желез, и, как правило, представители именно этих групп наиболее многочисленны и разнообразны в ориктоценозах, связанных в своем образовании, видимо, с солонатоводными бассейнами.

Теоретически в экологическом плане тероморфы и рептилии должны быть приблизительно эквивалентны, однако в действительности в палеозое Восточной Европы остатки рептилий встречаются несравнимо реже остатков тероморфов; может быть, это связано со значительно большей ксерофильностью рептилий (особенно в период их формирования как представителей специфического уровня организации, связанного именно с лепидозавроморфами и архозавроморфами). То есть, можно предположить, что архозавроморфы и лепидозавроморфы, как группы, быстро достигшие "рептильного" уровня организации, были выраженными ксерофилами, и развивались в специфических, неизвестных нам пока биотопах, соответствующих предплакорным или даже плакорным обстановкам, отложения которых для палеозоя отсутствуют. И те группы, представителей которых мы обнаруживаем в фаунах плаккатов, являются вторично вернувшимися в эти ландшафты. Наоборот, для терапсид, вся известная нам эволюционная история которых связана с плаккатами, можно предполагать в целом значительную гидрофильность.

Суммируя итоги сказанного выше и реконструирования возможного образа жизни различных групп тетрапод палеозоя, можно видеть, что все разнообразие укладывается в следующую схему.

Прежде всего, по преобладающему участию в трофических цепях водоемов или суши могут быть выделены основные группы:

Гидробионты [Hb]. В этой группе могут рассматриваться как постоянноводные обитатели водоемов, так и наземные гидрофилы, роль которых в наземных трофических цепях незначительна (например, размножение на суше с облигатным питанием в воде).

Амфибионты [Ab]. Группы, которые могли играть важную роль в трофических цепях как водоемов, так и прибрежных биотопов суши: амфибии, проходившие личиночную стадию в воде и питавшиеся на суше; наземные группы, факультативно уходившие в воду для питания.

Террабионты [Tb]. Группы с преимущественным или исключительным участием в наземных пищевых цепях.

Детализация схемы может быть проведена по толерантности к солевому режиму водоемов – галофобы [Hr] (лиссамфибии); галофилы [Hl] (лиссамфибии с солевыводящими органами); эврибионты [Ev] (проамфибии с роговым покровом; для терапсид какие-либо специальные структуры неизвестны, но постоянное нахождение их остатков совместно с остатками фолдированных лабиринтодентов позволяет предполагать достаточно широкую толерантность к солевому режиму).

Дальнейшая детализация проводится по реконструируемым облигатным объектам питания – хищники-ихтиофаги [Iph] (для водных групп; активныс [A] или подстерегающис [P]); не-рыбоядные крупные хищники [Pr]; мелкие хищники [Mpr], питавшиеся амфибиотическими или наземными беспозвоночными и мелкими позвоночными; нанофаги, питавшиеся беспанцирными или мягкопанцирными водными организмами [Nph]; как разновидность, склерофаги [Sph] с питанием более твердопанцирными беспозвоночными; водные растительнойды-альгофаги [Al]; наземные фитофаги [Ph]; как особая группа, могут рассматриваться "сапрофаги" [Sa], питавшиеся, возможно, значительно перегнившей мортмассой растений.

Следует специально подчеркнуть, что деление по объектам питания, особенно для консументов высших порядков, очень условно. Например, в Ишеевском комплексе ассоциированы Syodontidae и Melosauridae. Очень возможно, что облигатно пищей последним, как подстерегающим подводным хищникам, служила рыба, но ведь нельзя исключить из возможного рациона и молодь водных и прибрежных тетрапод (видимо, решающую роль здесь играли лишь относительные размеры добычи). То же соображение относится и к сиодонтидам, для которых вряд ли следует полагать слишком узкую специализацию в питании, и так же объект охоты мог определяться только оптимальными размерами. Но все же не следует пренебрегать и данными, позволяющим предполагать конкретные направления в специализации тех или иных форм. Так, продолжая пример с тетраподами Ишеевского комплекса, отметим, что в рассмотренную ассоциацию входят и крупные Anteosauridae, имеющие

малоспециализированный режущий зубной аппарат. Разумеется, проще предполагать для них иной спектр трофических связей, чем для сиодонов с их очень своеобразными округлыми в сечении резко загнутыми клыками и коротко-коническими, скорее давящими заклыковыми зубами – эти черты явно говорят об узкой специализации к питанию определенными объектами (некрупные чешуйчатые животные, трудные для разрезания – рыбы или лабиринтодонты).

I. Гидробионты [Hb]

1. Ихтиофаги [Iph]:

[HbEvIphA] – Intasuchidae, Archegosauridae (рис. 3, в), Karpinskiosauridae (рис. 6, г), Eogyridae (рис. 15, б);

[HbHIphA] – Chroniosuchidae (рис. 17, в);

[HbEvIphP] – Eryopidae (рис. 1, в), Melosauridae (рис. 2, в), Dvinosauridae (рис. 5, в).

2. Крупные хищники [Pr]:

[HbEvPr] – Eotitanosuchidae (рис. 23, в), Anteosauridae (рис. 25, в), Deuterosauridae (рис. 26, б), Inostranceviidae (рис. 34, г).

3. Мелкие хищники:

[HbEvMpr] – Perplexisauridae (рис. 44, б).

4. Нанофаги:

[HbHpNph] – Discosauriscidae.

5. Склерофаги:

[HbHISph] – Lanthanosuchidae (рис. 11, г).

6. Растительнаяды-альгофаги:

[HbEvAl] – Leptorophidae, Kotlassiidae (рис. 7, г);

[HbHpAl] – Pareiasauridae (рис. 14, е).

II. Амфибионты [Ab]

1. Крупные хищники:

[AbEvPr] – Gorgonopidae (рис. 33, в), Proterosuchidae (рис. 20, в), Syodontidae (рис. 24, в), Annatherapsididae (рис. 46, б), Chthonosauridae (рис. 42, в).

2. Мелкие хищники:

[AbHpMpr] – Enosuchidae (рис. 15, г), Dissorophidae (рис. 4, в), Tokosauridae (рис. 10, г), Bystrowianidae (рис. 16, в).

3. Нанофаги:

[AbHrNph] – Nycteroleteridae (рис. 9, в).

4. Фитофаги:

[AbEvPh] – Caseidae (рис. 21, в), Rhopalodontidae (рис. 28, б);

[AbHrPh] – Rhipaeosauridae (рис. 12, б), Elginiidae, Bradysauridae (рис. 13, в).

5. Растительояды-альгофаги:

[AbEvAl] – Nyctiphuretidae (рис. 8, в).

6. Растительояды-сапрофаги:

[AbEvSa] – Estemmenosuchidae (рис. 29, в), Ulemosauridae (рис. 27, в).

III. Тетрабионты [Тб]

1. Крупные хищники:

[ТбPr] – Phthinosuchidae (рис. 30, б), Rubidgeidae (рис. 31, в), Moschorhinidae (рис. 48, в).

2. Мелкие хищники:

[ТбMpr] – Scylacosauridae (рис. 45, б), Pristerognathidae, Moschowhatsiidae (рис. 47, б).

3. Нанофаги:

[ТбNph] – Spondylolestidae (рис. 8, д), Captorhinidae (рис. 18, в), Protogosauridae (рис. 20, а), Varanopidae (рис. 22, в), Nikkasauridae (рис. 41, в), Scaloposauridae (рис. 43, г), Karenitidae (рис. 44, г), Procynosuchidae (рис. 49, б), Dviniidae (рис. 49, г).

4. Фитофаги:

[ТбPh] – Bolosauridae, Belebeyidae (рис. 19, д), Microauraniidae (рис. 28, г), Burnetiidae (рис. 32, в), Niaftasuchidae (рис. 35, в), Galeopidae (рис. 38, в), Nanictidopidae (рис. 43, б), Venyukoviidae (рис. 36, в), Ulemicidae (рис. 37, в), Cryptodontidae (рис. 39, б), Dicyodontidae (рис. 40, б).

На основании полученных данных по составу ориктокомплексов и реконструкции экобиоморф входящих в них групп тетрапод можно предпринять восстановление фаунистических комплексов (Ивахненко, 1990в; 1992) и их структуры.

Выделение фаунистических комплексов становится возможным, естественно, только в связи с изменениями, происходившими в сообществах тетрапод того времени. Эти изменения могли быть связаны как с разрешением конфликтов внутри сообществ, так и с изменениями в физико-географической обстановке и региона (климатические изменения), и мира (установление

"мостов" между удаленными регионами). Разумеется, любые изменения в фауне происходили скачкообразно; новые комплексы, даже при существенных многокомпонентных инвазиях, формировались, конечно же, на протяжении более или менее длительных промежутков времени. Но эти промежутки могут быть несравненно короче времени существования "климаксоподобных сообществ, что и позволяет выделить в этом непрерывном процессе определенные фаунистические комплексы и разбить процесс на этапы, реконструируя возможные причины изменений.

Хочется лишний раз подчеркнуть недопустимость смешивания выделяемых при ревизиях систематического состава местонахождений ориктокомплексов и реконструированных на их основе фаунистических комплексов со стратиграфическими подразделениями – распределение тетрапод и во времени и пространстве весьма сложно и неоднозначно. Это затрудняет сколько-нибудь жесткие сопоставления фаунистических комплексов и стратиграфических подразделений, выделяемых по литологическим или иным признакам. Сложность и изменчивость физико-географической обстановки обширной территории Восточно-Европейского плаката на протяжении второй половины перми определяла, в частности, и сложность взаимодействия фауны. Например, в регрессивном цикле наземные сообщества, сменявшие первичное население морского побережья, могут значительно отличаться от синхроничных им, но пространственно отдаленных прибрежных комплексов, сохранявших многие атавистические черты. И далеко не всегда в нашем распоряжении достаточно материала для того, чтобы выявить убиквистов, как правило, аксессуарных, и установить истинные соотношения фауны во времени.

Для более детального реконструирования структур сообществ, видимо следовало бы попытаться классифицировать и трофические уровни, рассмотреть конкретные проблемы возможных трофических связей, состава доминантных и субдоминантных блоков (см. Olson, 1952; 1976; 1983), однако для поставленной задачи – изучения этапности развития фауны региона – это не представляется необходимым, тем более, что данная проблема для тетрапод палеозоя Восточной Европы уже освещалась (Сенников, 1995; Sennikov, 1996).

Суммируя изложенное, можно привести обобщающий список экзобиоморф тетрапод, характеризующих каждый фаунистический комплекс, по выделенным выше ориктоценоотическим группировкам (когда они имеются). Видимо, эти группировки соответствуют определенным экотопическим ассоциациям тетрапод. Наблюдающаяся при этом "примесь" общих элементов может быть связана с тремя возможностями. Прежде всего, это естественно для тетрабионтов, остатки которых попадали в захоронение любой из ассоциаций примерно в одинаковой степени. Для водных групп одинаково часта приуроченность к обеим ассоциациям может быть связана с широко

мультирегиональностью и эврибионтностью этих животных. Отдельные фрагментарные находки в не-соответствующих группировках, как правило, соответствуют степени аллохтонности местонахождений, и при анализе практически могут не учитываться. Как хорошо видно из приведенных списков, ассоциации выявляются по преобладанию тех или иных гидробионтов, обычно совместно с определенными группами амфибионтов, и связаны между собой подчиненными по количеству остатков группами террабионтов. Вхождение в одну из ассоциаций лиссамфибий заставляет предполагать ее связь с относительно опресненными водоемами ("пресноводная ассоциация") и, напротив, если в состав второй входят практически исключительно эвригалинные или даже принятые нами как галофильные группы, это можно связать с тяготением ассоциации к осолоненным водоемам ("солонowodная ассоциация"). Можно принять следующую схему описания комплексов:

I. "Солонowodная ассоциация":

а – водные

б – амфибиоты

II. "Пресноводная ассоциация":

а – водные

б – амфибиоты

III. "Мультирегионалы":

а – водные

б – амфибиоты

IV. Блок террабионтов.

1. Интинский комплекс

I. а. [HbEvIphA] Intasuchidae, Eogyrinidae.

II. а. [HbEvIphP] Eryopidae.

б. [AbHrMpr] Enosuchidae.

IV. [TbNph] Captorhinidae, [TbPh] Bolosauridae.

Можно предполагать, что имеется определенная экотопическая ассоциированность Eryopidae и Enosuchidae, а Intasuchidae – с Eogyrinidae; эти ассоциации соединены "полем" террабионтов (Captorhinidae, Bolosauridae).

Могут быть обнаружены представители ряда групп ранней перми других регионов, такие, как Zatrachydidae, Discosauriscidae, Naptodontidae (и, возможно, некоторые другие примитивные группы пеликозавров), Araeoscelidae.

2. Мезенский комплекс

I. б. [AbEvPh] Caseidae, [HbEvPr] Eotitanosuchidae; [HbHISp] Lanthanosuchidae.

II. б. [AbEvAl] Nyctiphuretidae, [AbHpMpr] Tokosauridae; [AbHpNpl] Nycteroleteridae.

IV. [TbNph] Varanopidae, Nikkasauridae; [TbPh] Niaftasuchidae.

Сообщество Мезенского комплекса очень своеобразно. Комплекс приурочен к пологой низменной заболоченной равнине северо-западного берега Казанского бассейна. Наиболее многочисленны на побережьях были мелкие амфибиотические растительояды Nyctiphuretidae, и, возможно, связанные с ними трофически более крупные хищные Tokosauridae. Nyctiphuretidae обитали на берегу, были очень многочисленны, и питались водной растительностью (подобно современному игуанам-амблиринхам).

Видимо, несколько иные экотопы занимали крупные растительоядные Caseidae (по крайней мере, в местонахождении Морозница при массовых остатках Ennatosaurus не найдены никтифруреты). Трофически облигатно с ними могли быть связаны крупные хищные Eotitanosuchidae. Густые заросла прибрежных гелофитов давали корм и удобную стацию обитания для многочисленных небольших насекомоядов (Varanopidae, Nikkasauridae), а также растительоядных Niaftasuchidae, с питанием относительно более сухой жесткой растительностью. Обязательно на побережьях должно было быть достаточное количество распресненных водоемов — небольших водотоков, мелких, может быть, астатичных прудов, с которыми могли быть связаны насекомоядные лиссамфибии Nycteroleteridae; более редки, видимо, мелководные солоноватые, хорошо прогреваемые и богатые беспозвоночными (панцирные рачки?) бассейны, что соответствует редкости склерофагов Lanthanosuchidae.

Рыбы комплекса не известны, и, соответственно, отсутствует водорыбоядная трофическая "цепь".

Возможно нахождение всех групп, перечисленных для Интинского комплекса, а так же примитивных представителей ряда групп Очерского комплекса (близких к Rhopalodontidae, Syodontidae, Archegosauridae).

3. Очерский комплекс

3 а. Голюшерминский субкомплекс

I. а. [HbEvIphP] Melosauridae, [AbEvPr] Syodontidae.

б. [AbEvPh] Rhopalodontidae, [HbEvPr] Eotitanosuchidae.

Основу ценоза составляют эвригалинные группы, и можно полагать, что в целом он связан с прибрежно-морскими обстановками, солеными и солоноватыми лагунами и эстуариями. Видимо, здесь наличествуют две основные трофические "цепочки": рыбы – затаивающиеся рыбады Melosauridae – активные хищники с широким спектром фолдированной добычи Syodontidae; приводная растительность – растительоядные Rhopalodontidae – водные хищные Eotitanosuchidae.

II. а. [HbEvIphA] Archegosauridae.

б. [AbHrMpr] Enosuchidae.

Данная ассоциация, ("пресноводная"), видимо, характеризует только водоемы определенного типа, преимущественно населенные очень своеобразными длинномордыми рыбадами Archegosauridae (*Platyoposaurus*). Связь именно с этими местообитаниями лиссамфибий Enosuchidae может свидетельствовать об опресненности воды; может быть, это – те же лагуны, что и Голюшерминской ассоциации, но распресненные более или менее постоянными водотоками.

III. а. [HbEvAl] Leptorophidae.

б. [AbHrMpr] Dissorophidae.

Наличие Leptorophidae в обеих ассоциациях подтверждает широкую толерантность этой группы. Редкость находок Dissorophidae, видимо, соответствует их связи в период размножения, как лиссамфибий, с опресненными водоемами; эти относительно крупные амфибиотические хищники могли питаться различными, пока не обнаруженными, мелкими амфибиями (типа Nycteroleteridae или Nyctiphuretidae), то есть, играть роль, аналогичную Tokosauridae Мезенского сообщества.

IV. [TbNph] Captorhinidae; [TbPh] Bolosauridae; [TbPr] Phthinosuchidae.

Наземные группы представлены пока скудно, это насекомоядные Captorhinidae и крупные растительноядные Bolosauridae, с которыми могли быть относительно связаны достаточно крупные хищные Phthinosuchidae; был ли слой террабионтов действительно беден в связи с незначительностью площадей соответствующих экотопов, или пока просто мало известен, сказать трудно.

Возможно нахождение в субкомплексе примитивных парарептилий из групп, близких к *Nycterofeteridae* и *Nyctiphruretidae*; наиболее примитивных аномодонтов (близких к *Niaftasuchidae*) и эвтериодонтов (*Nikkasauridae*).

3 б. Очерский субкомплекс

I. а. [HbEvIphP] *Melosauridae*; [AbEvPr] *Syodontidae*.

б. [AbEvSa] *Estemmenosuchidae*, [HbEvPr] *Eotitanosuchidae*.

В этой "солонководной" ассоциации мы находим те же две основные трофические "цепи": рыбы – *Melosauridae* – *Syodontidae* и растения – растительноядные *Estemmenosuchidae* – хищные *Eotitanosuchidae*.

II. а. [HbEvIphA] *Archegosauridae*; [HbHpNph] *Discosauriscidae*.

б. [AbEvPh] *Rhopalodontidae*, [AbHpPh] *Rhipaeosauridae*; [AbHpMpr] *Enosuchidae*; [AbHpNph] *Nycteroleteridae*, [AbHpMpr] *Tokosauridae*.

В "пресноводной" ассоциации основной обитатель вод – вновь длиннордые *Archegosauridae* (*Platyoposaurus*), известны и мелкие водные нанофаги *Discosauriscidae*; ассоциированы лиссамфибии *Enosuchidae* и насекомоядные *Nycteroleteridae*, мелкие *Tokosauridae*, растительноядные *Rhopalodontidae* и *Rhipaeosauridae*. Достаточно крупные растительнояды, амфибиотические и приводные, конечно же, должны иметь и относительно крупного хищника; возможно, эту роль играли *Phthinosuchidae* из наземного блока.

III. б. [AbHpMpr] *Dissorophidae*. Видимо, крупные амфибиотические хищные *Dissorophidae* в основном связаны преимущественно с богатым слоем мелких амфибионтов "пресноводной" ассоциации.

IV. [TbPh] *Venyukoviidae*, *Belebeyidae*; [TbPr] *Phthinosuchidae*.

Разнообразие растительноядов в блоке террабионтов увеличивается за счет появления *Venyukoviidae*.

Обязательно должны быть найдены в субкомплексе различные сеймуриаморфы (*Leptorophidae*), мелкие насекомояды (*Captorhinidae* ?), какие-то группы примитивных тероцефалов (*Priesterognathidae*?).

4. Ишеевский комплекс

4 а. Ишеевский субкомплекс

I. а. [HbEvIphP] *Melosauridae*, [AbEvPr] *Syodontidae*; [HbEvSph] *Ulemicidae*, [HbHISph] *Lanthanosuchidae*.

б. [AbEvSa] *Ulemosauridae*, [HbEvPr] *Anteosauridae*.

В "солонководной" ассоциации просматриваются обе основные пищевые "цепи": рыбы – *Melosauridae* – *Syodontidae* и водная растительность –

Ulemosauridae – Anteosauridae. Очень характерно для ассоциации появление крупных Lanthanosuchidae – возможно, склерофагов, питавшиеся мягкопанцирными беспозвоночными, видимо, панцирными рачками, что позволяет предполагать наличие в экотопе ассоциации достаточно обширных очень мелководных солоноватых водоемов.

II. б. [AbHrMpr] Enosuchidae.

Вероятность отсутствия в это время обстановок, альтернативных фиксируемым в имеющихся местонахождениях, крайне мала. Скорее всего, местонахождения альтернативной ассоциации просто пока не изучены, об этом могут свидетельствовать редкие находки Enosuchidae, связанных с распресненными водоемами.

IV. [TbPh] Belebeyidae, Ulemicidae; [TbMpr] Pristerognathidae.

Наземный блок представлен только растительноядными Belebeyidae и Ulemicidae и некрупными хищными Pristerognathidae.

Явно не обнаружены какие-то Archegosauridae, Nycteroleteridae; возможно, должны быть Leptorophidae, Rhipaeosauridae, Phthinosuchidae; обязательно будут найдены мелкие Rhopalodontidae, близкие к более поздним Microuraniidae (то есть, почти вся "пресноводная" ассоциация).

4 б. Малокинельский субкомплекс

I. а. [HbEvIphP] Melosauridae, [AbEvPr] Syodontidae.

б. [AbEvSa] Ulemosauridae, [HbEvPr] Deuterosauridae.

Так же, как и в предыдущем сообществе, структура отвечает практически только "солоноводной" ассоциации. Просматриваются те же пищевые "цепи": рыбы – Melosauridae – Syodontidae; водная растительность – Ulemosauridae – Deuterosauridae; панцирные беспозвоночные – Ulemicidae.

II. а. [HbEvIphA] Archegosauridae.

б. [AbHrMpr] Enosuchidae.

Вновь можно заметить, что альтернативная ассоциация явно существовала, но плохо известна (к редким Enosuchidae добавляется проблематичная находка Archegosauridae).

IV. [TbPh] Microuraniidae, Ulemicidae; [TbMpr] Pristerognathidae.

Блок террабионтов столь же скудно известен, в данном случае это растительноядные Microuraniidae и Ulemicidae и те же хищные тероцефалы (Pristerognathidae).

Не обнаружен пока целый слой примитивных парарептилий (Nycteroleteridae, Leptorophidae, Rhipaeosauridae), примитивных рубиджиевых горгонопий (близких к Phthinosuchidae).

5. Соколовский комплекс

5 а. Котельничский субкомплекс

I. а. [HbHIIphA] Chroniosuchidae.

Судя по имеющимся скудным данным, тетраподы "солонowodных" водоемов были представлены в основном хищными Chroniosuchidae и, возможно, как это будет показано далее, мультирегиональными Kotlassiidae.

II. а. [HbEvMpr] Perplexisauridae.

б. [AbHrPh] Bradysauridae; [AbHrNph] Nycteroleteridae.

Основу ассоциации составляют крупные амфибиотические растительноядные Bradysauridae. Возможно, в определенной мере с ними связаны трофически Rubidgeidae, достаточно крупные береговые хищники с широким спектром добычи. Пресные водотоки или небольшие водоемы по берегу реконструируются по присутствию мелких насекомоядных лиссамфибий Nycteroleteridae. В данном экотопе вновь, как это отмечалось для Мезенского комплекса, отсутствуют рыбы и вся рыбоядная трофическая "цепь".

III. а. [HbEvAI] Kotlassiidae.

б. [AbEvPr] Chthonosauridae.

Как будет показано далее, Kotlassiidae должны относиться к мультирегиональной группе. Возможно, это касается и относительно крупных хищных Chthonosauridae, специализированных на фолдированную добычу.

IV. [TbNph] Karenitidae, Scaloposauridae; [TbPh] Galeopidae, Cryptodontidae; [TbMpr] Scylacosauridae; [TbPr] Rubidgeidae.

Большинство остальных известных групп образуют различные террабионты, видимо, населявшие прибрежные марши. Прежде всего, очень многочисленны, и, видимо, приурочены к береговой полосе гелофитов мелкие растительноядные Galeopidae, питавшиеся какой-то специфической жесткой растительностью. Безусловно, иные экотопы населяли крупные растительнояды Cryptodontidae, возможно, добывавшие какие-то подземные части растений. Сообщество террабионтов включало и различных мелких наземных нанофагов (Scaloposauridae, Karenitidae). Видимо, основными хищниками в обеих экотопах были те же Rubidgeidae, возможно, специализировавшиеся преимущественно по крупным формам, и Scylacosauridae – более мелкие.

Резкое обновление состава субкомплекса делает мало перспективным прогнозирование, но в любом случае должны быть обнаружены мелкие парарептилии (Discosauriscidae), примитивные проколофоны (типа Spondylolestidae), и возможно уже появление Gorgonopidae и Dvinosauridae.

5 б. Ильинский субкомплекс

I. а. [HbHlIphA] Chroniosuchidae; [HbEvIphA] Karpinskiosauridae.

"Солоноводная" ассоциация состоит преимущественно из галофилов, хищных рыбаеядов Chroniosuchidae и несколько более мелких хищных Karpinskiosauridae.

II. б. [HbHrAl] Pareiasauridae.

В "пресноводной" ассоциации находим только одну основную трофическую "цепь": растительность – растительноядные Pareiasauridae, но вот с хищником возникают определенные сложности. Возможно, именно эту роль играют здесь Gorgonopidae, многочисленные в местонахождениях, своего рода "крокодилы". Во всяком случае, Pareiasauridae субкомплекса (Proelginia) относительно некрупные и вполне подходят в качестве трофического партнера для Gorgonopidae.

III. а. [HbEvAl] Kotlassiidae; [HbEvIphP] Dvinosauridae.

б. [AbEvPr] Gorgonopidae.

В обеих ассоциациях представлены водные растительноядные Kotlassiidae и хищные рыбаеды Dvinosauridae, хотя последние явно тяготеют к "пресноводной" ассоциации. Так же широко распространены и Gorgonopidae, но этим активным эвригалинным хищникам мог быть не важен тип водоема, лишь бы была подходящая по размерности добыча, безразлично, рыбы или тетраподы.

IV. [TbNph] Protorosauridae; [TbPh] Galeopidae, Burnetiidae, Cryptodontidae; [TbMpr] Scylacosauridae.

Блок террабионтов представлен достаточно хорошо, это и насекомоядные Protorosauridae, и растительноядные крупные Cryptodontidae, и более мелкие Burnetiidae, а так же хищники Scylacosauridae.

В субкомплексе обязательно должны быть найдены примитивные проколофоны (Spondylolestidae), а так же различные тероцефалы (Nanictidopidae, Scaloposauridae и др.) и горгонопии Rubidgeidae.

5 в. Соколовский субкомплекс

I. а. [HbHlIphA] Chroniosuchidae, [HbEvIphA] Karpinskiosauridae.

В "солонвальной" ассоциации практически ничего не изменилось – те же Chroniosuchidae и Karpinskiosauridae.

II. б. [HbHrAl] Pareiasauridae, [HbEvPr] Inostranceviidae.

Прежде всего следует отметить, что доминантная группа этой "пресноводной" ассоциации, Pareiasauridae, представлена гигантскими водными альгофагами (Scutosaurus). Формирование такой своеобразной жизненной

формы сопровождается и появлением явно тесно трофически связанного партнера – гигантских саблезубых водных хищников *Inostranceviidae*.

III. а. [HbEvAl] *Kotlassiidae*; [HbEvIphP] *Dvinosauridae*.

б. [AbEvPr] *Annatherapsididae*, *Gorgonopidae*.

Видимо, *Dvinosauridae*, как и в предыдущем субкомплексе, акцессорны для "солонководной" ассоциации, но полностью образуют недостающую рыбоядную "цепь" в "пресноводной". Примечательно, что в к *Dvinosauridae* добавляются хищные "партнеры", более высокого трофического уровня, *Annatherapsididae*. *Gorgonopidae* редки, их роль явно резко падает.

IV. [TbNph] *Dviniidae*, *Spondylolestidae*, *Procynosuchidae*; [TbPh] *Dicynodontidae*, [TbPr] *Rubidgeidae*.

Блок террабионтов представлен мелкими нанофагами, скорее всего, насекомоядными, *Procynosuchidae*, *Spondylolestidae* и, возможно, всеядными *Dviniidae*. Кроме того, здесь отчетливо выделяется, видимо, торфическая пара крупных растительноядных *Dicynodontidae* и крупных хищников *Rubidgeidae*.

Очевидно, в составе субкомплекса еще невелико разнообразие найденных тероцефалов (должны быть, по крайней мере, *Scaloposauridae*).

6. Вязниковский комплекс

I. а. [HbHIIphA] *Chroniosuchidae*, [HbEvIphA] *Karpinskiosauridae*.

"Солонководная" ассоциация практически не изменилась, это все те же *Chroniosuchidae* и *Karpinskiosauridae*.

II. б. [AbHpPh] *Elginiidae*, [AbHpMpr] *Bystrowianidae*.

Своеобразие комплекса заключается в составе его "пресноводной" ассоциации. Полностью отсутствуют выраженные гидробионты, и он представлен только амфибиотическими растительноядными *Elginiidae* и хищниками *Bystrowianidae*.

III. а. [HbEvAl] *Kotlassiidae*; [HbEvIphP] *Dvinosauridae*.

б. [AbEvPr] *Proterosuchidae*.

При наличии недостаточного числа известных местонахождений очень трудно решить, в какую из ассоциаций могли облигатно входить впервые появившиеся в летописи достаточно крупные хищные *Proterosuchidae*. Вряд ли они входили в блок террабионтов; по крайней мере, в ранних фаунах триаса, где они многочисленны и относительно разнообразны, нет ни *Dicynodontia*, ни сколько-нибудь крупных террабионтов (см. Ивахненко и др., 1997, с. 52–53), и они явно ассоциированы с "солонководными" (по нашей схеме) фolidированными лабиринтодонтами (преимущественно *Brachyopoidea* и *Capitosaurioi-*

dea); может быть, и здесь, как это принималось выше для приблизительных экоаналогов, они ассоциированы с "мультирегиональными" Dvinosauridae.

IV. [TbNph] Scaloposauridae; [TbPh] Nanictidopidae, Dicyodontidae; [TbMpr] Moschowhaitsiidae; [TbPr] Moschorhinidae.

Блок террабионтов прежде всего составляют Dicyodontidae: эта группа известна для самых различных типов экотопов, и, видимо, была крайне широко толерантна к обстановкам, а годная для ее питания растительность была везде. Кроме того, известны различные относительно не крупные растительнояды (Nanictidopidae), мелкие насекомоядные (Scaloposauridae), хищники разных размеров – Moschowhaitsiidae, Moschorhinidae. Очень крупные Moschorhinidae могли, естественно, предпочитать Dicyodontidae. Но, как мы хорошо видели для остальных комплексов, в составе блока террабионтов мы имеем только случайно оказавшиеся известными группы, и его анализ явно преждевременно.

Бесспорно, в комплексе пока не обнаружены известные ранее и проходящие в триас примитивные проколофоны (Spondylolestidae) и различные Cynodontia.

* * *

При анализе прежде всего обращает на себя внимание удивительное сходство в структурах сообществ. То есть, можно построить обобщенную схему зооценозов тетрапод, условно разнося экотопы альтернативных ассоциаций и соединяя их "полями" террабионтов, общих для ассоциаций. Несмотря на всю гипотетичность предлагаемой схемы, она может существенно помочь при сопоставлении комплексов между собой для целей реконструирования основных трендов в эволюции сообществ тетрапод конца палеозоя – начала мезозоя Восточной Европы.

Прибрежные воды морских и крупных засоленных водоемов ("солончужная ассоциация") преимущественно характеризуют различные рыбоядные хищники: [HbEvIphA] Intasuchidae, Eogyridae; [HbEvIphP] Melosauridae, Dvinosauridae; [HbHIIphA] Chroniosuchidae; [HbEvIphA] Karpinskiosauridae. Столь же характерны, как правило, широко толерантные мультирегиональные амфибионтные хищники [AbEvPr] Syodontidae, Phthinosuchidae, Gorgonopidae, Annatherapsididae, Proterosuchidae и узко специализированные по растительноядному трофическому партнеру этих биотопов плавающие гигантские водные хищники [HbEvPr] Eotitanosuchidae, Anteosauridae, Deuterosauridae.

Растительноядные группы этих же биотопов могли питаться водной: [HbEvAl] Leptorophidae, Kotlassiidae; или приводной растительностью

побережий, растущей: [AbEvPh] Caseidae, Rhopalodontidae; или мортмассой: [AbEvSa] Estemmenosuchidae Ulemosauridae.

Мелководные участки или засоленные небольшие водоемы побережья могли быть местом обитания склерофагов: [HbEvSph] Ulemicidae; [HbHlSph] Lanthanosuchidae.

Фауна распресненных континентальными водотоками заливов или крупных пресноводных бассейнов ("пресноводная ассоциация") значительно отличается по составу, хотя по общей структуре сообщества весьма схожа. Здесь так же наиболее характерны рыбоядные хищники: [HbEvIphP] Eryoridae, Dvinosauridae; [HbEvlphA] Archegosauridae, и так же мультирегиональные амфибионтные хищники [AbEvPr] Phthinosuchidae, Gorgonopidae, Chthonosauridae, Proterosuchidae, и узко специализированные плавающие хищники [HbEvPr] Inostranceviidae.

Блок растительоядов включал мультирегиональные водные: [HbEvAl] Leptorophidae, Kotlassiidae и амфибиотические: [AbEvPh] Rhopalodontidae группы, а так же специфических крупных галофобных [AbHpPh] Bradysauridae и [HbHpAl] Parciasauridae.

Возможно, беспозвоночно население пресных водоемов было несколько богаче, и соответственно были разнообразнее водные нанофаги [HbHpNph] Discosauriscidae и мелкие хищники [AbHpMpr] Enosuchidae, [HbEvMpr] Perplexisauridae.

Достаточно разнообразны мелкие прибрежные амфибионты, преимущественно лиссамфибии, что и определяло их тяготение к пресным стациям: растительоядные [AbEvAl] Nyctiphretidae; [AbHpPh] Rhipaeosauridae, Elginiidae; насекомоядные [AbHpNph] Nycteroleteridae; хищники, связанные трофически с этими амфибионтами: [AbHpMpr] Tokosauridae, Dissorophidae, Bystrowianidae.

Структура блока террабионтов известна, естественно, значительно хуже. Приуроченность редких пока находок остатков наземных форм к местонахождениям всех типов с равной долей вероятности, позволяет сделать вывод об обитании их в прибрежных зонах любых типов водоемов. Скудость имеющихся данных позволяет лишь констатировать, видимо, достаточную сложность структур и наземных сообществ, однако делать предположения о конкретных трофических связях пока преждевременно. Естественно, надо учитывать, как это отмечалось выше, что "наземность" позднепермских тетрапод, скорее всего, крайне относительна, и в действительности соответствует лишь нижним уровням мезофильности современных. Относительно хорошо представлены различные нанофаги, видимо, преимущественно насекомоядные или всеядные: [TbNph] Captorhinidae, Spondylolestidae,

Varanopidae, Nikkasauridae, Karenitidae, Scaloposauridae, Protorosauridae, Dviniidae, Procynosuchidae; мелкие и крупные растительнояды: [TbPh] Bolosauridae, Venyukoviidae, Belebeyidae, Niaftasuchidae, Microuraniidae, Galeopidae, Burnetiidae, Nanictidopidae, Cryptodontidae, Dicynodontidae; а также относительно некрупные: [TbMpr] Pristerognathidae Scylacosauridae Moschowhaitsiidae; и крупные хищники: [TbPr] Rubidgeidae, Moschorhinidae. По средним размерам животных этих семейств можно предположить, что очень крупные хищники (Rubidgeidae, Moschorhinidae) могли быть трофически связаны и с наиболее крупными представителями растительноядных групп (Cryptodontidae, Dicynodontidae).

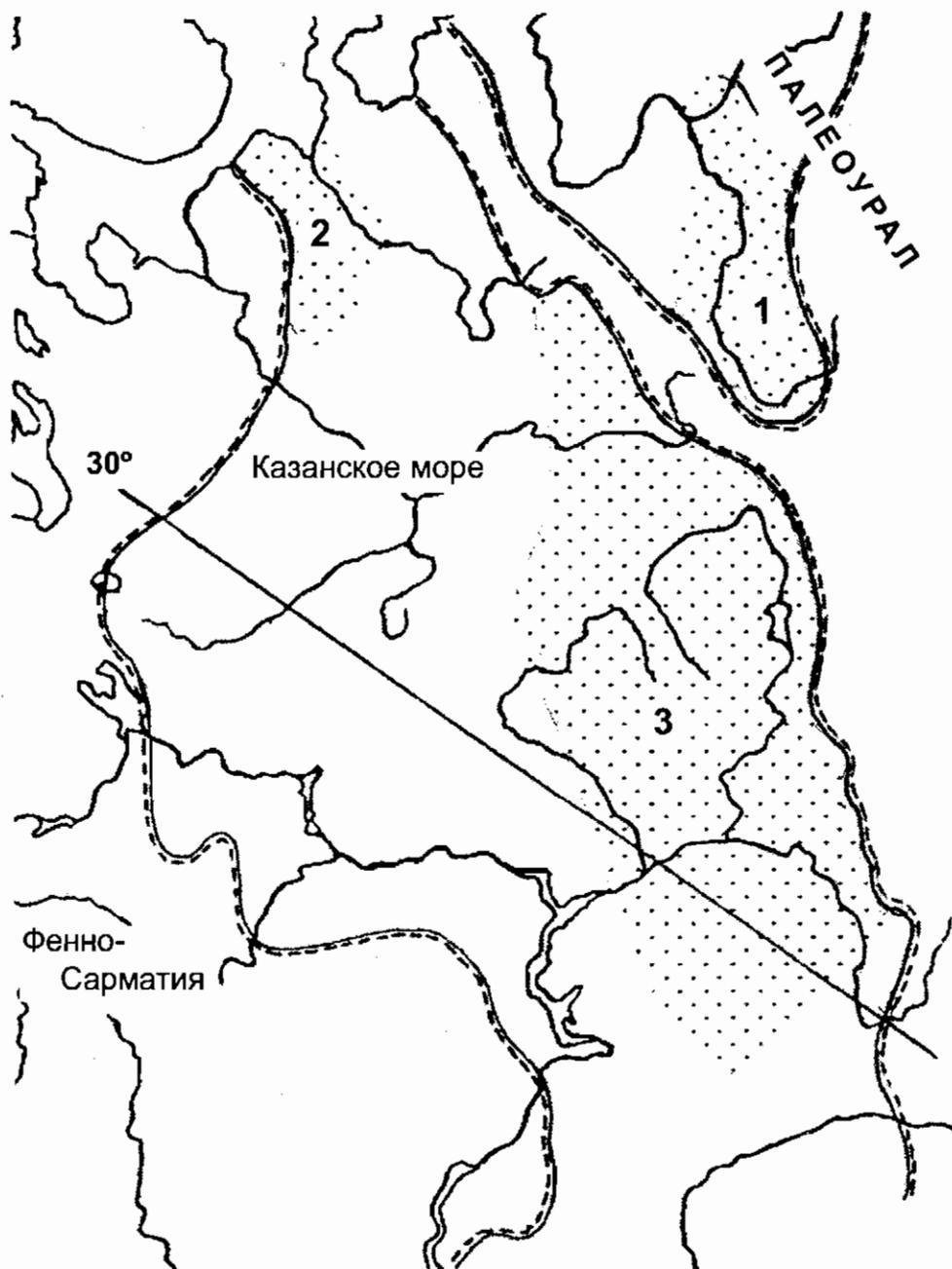
Глава 6

ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУНЫ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА

В результате анализа, изложенного в главах 4–5, мы приходим к трем основным выводам: 1) Систематический состав групп, характеризующих одинаковые экотопы, изменяется во времени; 2) Структура сообществ по всем биохранам поздней перми для территории Восточно-Европейского плакката практически неизменна; 3) Заметны изменения во времени "относительного веса" ассоциаций, что явно определялось различиями в соотношении типичных экотопов. Сопоставление имеющихся фактических данных по систематическому составу тетрапод и полученных реконструкций структуры фаунистических комплексов позволяет, пусть пока в определенной мере условно, разбить процесс изменений в сообществах тетрапод поздней перми территории Восточной Европы на ряд этапов и высказать предположения о причинах, вызвавших биоценогенез. Разумеется, на доступном в настоящее время материале могут быть более или менее обоснованы реконструированы лишь наиболее крупные изменения; по поводу причин, вызвавших эти смены, можно выдвигать только достаточно осторожные предварительные гипотезы, поскольку здесь необходим более высокий уровень анализа, и в первую очередь привлечение данных по другим группам позвоночных, по беспозвоночным, флоре, литогенезу соответствующих отложений.

I. Первичные сообщества тетрапод в районе Восточно-Европейского плакката (карта 2). Начало поздней перми.

В это время тетраподы обитали по бортам бассейна Казанского моря. Сообщества тетрапод ранней перми региона известны к настоящему времени скудно, и в значительной мере реконструируется по более поздним фаунам или по населению удаленных областей. Относительно хорошо изучена только фауна северо-востока, прибрежных лагун Затиманья. Эта фауна (Интинский фаунистический комплекс, карта 2.1) оказала небольшое влияние на заселение



Карта 2. Начальные области расселения тетрапод на территории Восточно-Европейского плаката. Казанский век. Палеогеографическая обстановка по: Форш, Кириков, 1985, с. 129, рис. 22з, схематизировано. Обозначения: 1 – распространение местонахождений Интинского комплекса; 2 – распространение местонахождений Мезенского комплекса; 3 – распространение местонахождений Очерского комплекса.

территории региона. Прежде всего это могло быть связано со своеобразным систематическим составом, отражавшим специфику физико-географической обстановки в Затиманском рефугиуме. Во всяком случае, здесь широко развиты процессы угленакопления, не характерные для остальной территории региона.

Фаунистический состав комплекса показывает отчетливую связь с фаунами ранней перми Северной Америки (Каландадзе, Раутиан, 1981), подтверждается значительной близостью представителей ряда общих групп: Eryopidae, Eogyridae (подсемейство Leptophractinae), Captorhinidae. Можно основываясь на основании полагать, что описанная из пенсильванского Северная Америка челюсть (Godfrey, Holmes, 1988) с характерным строением зубов, структурой покровных костей, с адсимметричной пластинкой, вероятно, принадлежит к гефиростегиду, близкому к *Nyctiboetus*. Но в то же время практические группы известны и из ранней перми Западной и Центральной Европы. Eryopidae описаны из нижней перми Тюрингии (Werneburg, 1987); Eogyridae широко представлены в вестфале Англии (см. Rapchen, Walker, 1961). В европейской перми представлены гефиростегиды, и тот же род *Bolosauridae* (*Stephanosaurus*).

Возможно, такие соотношения можно объяснить сохранением фауны в Затиманском рефугиуме ряда древних групп, в конце карбона – начале перми широко распространенных на обширных территориях Земли. Изоляция региона могла быть достаточно долгой, что позволило выделиться эндемичным группам, например *Intasuchidae*. Вопрос о конкретных путях формирования Интинского фаунистического комплекса остается пока открытым – получение новых данных могло бы либо уточнить время и направление последнего контакта, либо можно попытаться, если удастся доказать реликтовость Инты, составить список характерных для исходных фаун широкого распространения.

Многое о первичном населении западного борта может сказать состав Мезенского фаунистического комплекса (карта 2.2). По стратиграфическим данным, это довольно поздний комплекс, примерно середины поздней перми, но по входящим группам тетрапод – очень древний, практически раннепермский. Видимо, реконструируемая обстановка – широкий болотистый марш на берегу обширного по площади, но неглубокого водоема – сохранялась на восточном, пологому берегу Фенно-Сарматии на протяжении эпох, сохранились и основные обитатели. Водоем мог быть частью сначала Восточно-Европейского бассейна, затем Казанского моря. Только к середине поздней перми, когда на эту территорию распространяются иные условия, реликты выми-

В составе комплекса либо представители типично раннепермских семейств (*Caseidae*, *Varanopidae*), либо самые примитивные формы по филогенетическим стволам (*Nyctiphretidae*, *Tokosauridae*, *Lanthanosuchidae*).

По этим группам комплекс сходен с ранней пермью Северной Америки: помимо очень близких *Caseidae* и *Varanopidae*, возможно, *Nyctiphuretidae* принадлежат челюсти из нижней перми Северной Америки (Bolt, 1980); *Acleistorhinus* (см. Debraga, Reisz, 1996) может принадлежать к *Tokosauridae*. Но следует подчеркнуть, что перечисленные группы характеризуют очень ранние фауны Северной Америки, а, например, *Caseidae* есть и в ранней перми Старого Света. Следовательно, и здесь может оказаться справедливым высказанное выше предположение о том, что входящие формы могли быть остатками до-раннепермского населения обширной территории Земли. Эти примитивные группы могли дать широкую радиацию на изолированной в ранней перми территории Северной Америки, но сохраниться в виде реликтов в ряде рефугиумов до поздней перми. В этом отношении очень показательны терапсиды комплекса *Eotitanosuchidae*, *Niaftasuchidae* и *Nikkasauridae* – самые примитивные из известных к настоящему времени форм терапсид, возможно, характеризующие начало дивергенции терапсид на основные стволы. Многие авторы (см. Olson, 1962; Sigogneau, Tchudinov, 1975 и др.) признают бесспорными родственные связи терапсид с примитивными сфенакодонтами (типа *Naptodontidae*), известными из ранней перми Европы и позднего пенсильвания Северной Америки (Currie, 1977). Морфологически *Naptodontidae* изучены пока весьма недостаточно, чтобы можно было анализировать степень их родства с терапсидами, но происхождение последних от каких-либо более продвинутых сфенакодонтов Северной Америки представляется мало вероятным. Соответственно, нет пока и серьезных оснований полагать терапсид мигрантами из Северной Америки, а не производными западноевропейских групп. Наличие самых примитивных из известных нам пока форм терапсид именно в фауне Восточной Европы предполагает даже в какой-то степени их автохтонное происхождение, однако отсутствие данных по древним отложениям, содержащим остатки ранних терапсид, в других регионах, лишает это предположение должной обоснованности. Полученная картина, скорее всего, позволяет высказать гипотезу о становлении и ранней филиации терапсид где-то в районе территории Гондваны, где они наиболее разнообразны в поздних фаунах. Видимо, фауну Мезенского комплекса следует рассматривать как реликтовое, древнее население западного борта Восточно-Европейского плакката.

Фауна восточного борта изучена достаточно хорошо, хотя начальная стадия пока не известна – из отложений уфимского яруса Приуралья известны лишь неопределимые фрагменты костей тетрапод. Несколько позже, к началу казанского времени, по мере заполнения Приуралья прогиба, обитаемая полоса расширяется, формируется население непостоянного и изрезанного восточного берега Казанского моря (Очерский фаунистический комплекс тетрапод, карта 2.3). Ценоз бассейнов этого побережья, распресняемых стоком

с Палеоурала, был явно сложнее, чем торфяных лагун Затиманья или низменного западного борта плакката. Образуются устойчивые сообщества соленых или слабо опресненных прибрежных бассейнов – лагун, "виэсс" (см. гл. 1), прибрежных маршей, при подчиненной роли, видимо, как правило, маленьких или даже астатичных опресненных водоемов, неустойчивых рекоподобных русел, бассейнов старичного типа. С разнообразием реконструируемых стадий связано наличие отчетливых фаунистических ассоциаций.

Начальная стадия (Голюшерминский фаунистический субкомплекс) соответствует первичной радиации групп и разделе экониш, связанных преимущественно с экотопами морского побережья. Формируются рыбаодные трофические "цепи" "солонowodной" и "пресноводной" ассоциаций (*Melosauridae* – *Syodontidae* и *Archegosauridae*). Доминантный растительноядный блок представлен относительно крупными *Rhopalodontidae* (*Parabradysaurus*), известными только из "солонowodной" ассоциации. Уже сформировался специализированный хищник – *Eotitanosuchidae*, видимо, составляющий с *Rhopalodontidae* трофическую пару. Трудно сказать, почему с самого начала именно эти две группы – примитивные диноцефалы и примитивные горгонопии – оказались в явно ко-эволюирующей паре; скорее всего, их связь протягивается еще из тех древних, но неизвестных нам пока уровней терапсид, когда только начиналась специализация исходных групп, приведшая к обособлению первично двух очень близких стволов – *Gorgonopia* и *Dinocerphalia* (следует вспомнить, что *Eotitanosuchidae* считались примитивными *Gorgonopia*, а *Rhopalodontidae* помещались среди *Dinocerphalia*).

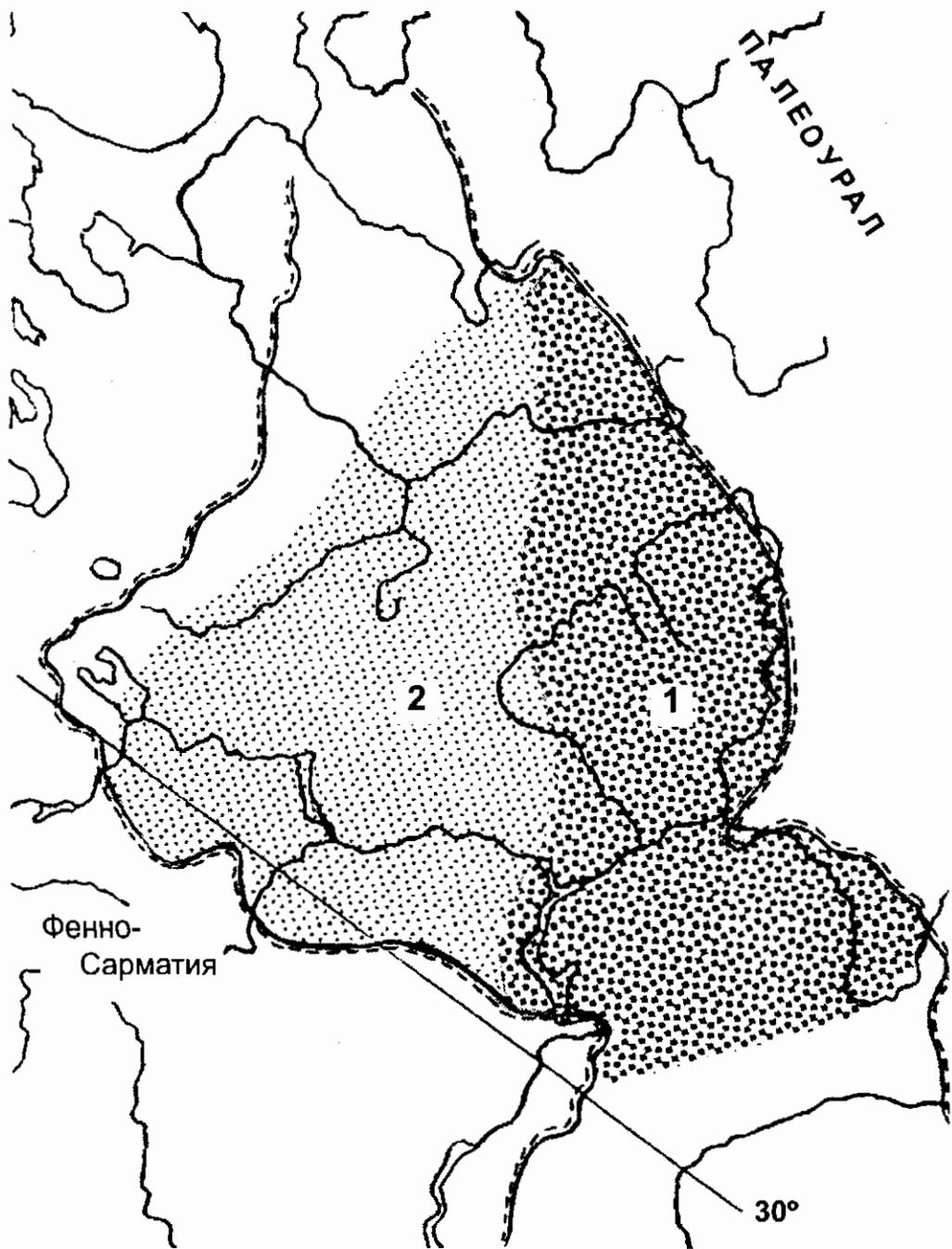
Проход водных групп устанавливается достаточно отчетливо. Местные *Archegosauridae* (*Platyoposaurinae*) – специализированная ветвь архегозавров ранней перми Центральной Европы (Губин, 1991); *Melosauridae* (op. cit.) рассматриваются в качестве ближайших родственников архегозаврид, но несколько более примитивных по ряду признаков. Это эндемики Восточной Европы, связанные с архегозаврами на низком эволюционном уровне. Ряд аксессуарных групп тетрапод (*Enosuchidae*, *Captorhinidae*, *Bolosauridae*) могут происходить из разных регионов, но наиболее простым и, может быть, верным кажется предположение, что их источником была фауна Интинского комплекса. Эти семейства являются самыми наземными биоморфами Инты, и препятствие, которое мешало продвижению на юг водных *Eurozoidea*, могло не играть для них столь важной роли. Парарептилии субкомплекса (*Leptorophidae*) генетически связаны с *Utengiidae* ранней перми (Буланов, 1999). Терапсиды представлены уже морфологически достаточно обособленными группами (*Syodontidae*, *Rhopalodontidae*, *Phthinosuchidae*), что в какой-то мере подтверждает реликтовость более поздней по времени Мезени и предположение о начальной радиации терапсид на иных территориях.

Заключительная стадия этапа (Очерский фаунистический субкомплекс) связана с расширением обитаемой территории и некоторым территориальным разобщением экотопов ассоциаций. Существенны только преобразования в доминантном растительноядном блоке "солонководной" ассоциации. Здесь появляются крупные производные *Rhopalodontidae*, "сапрофаги" *Estemmenosuchidae*, что может отвечать формированию обширных площадей солончатых мелководьев, зараставших гелофитами. Одновременно увеличиваются в размерах и их специализированные трофические партнеры, водные хищники *Eotitanosuchidae*.

Естественно, что по мере смещения на запад линии побережья, "континентальная" часть расширялась, и ее население стало гораздо разнообразнее. Хотя вряд ли это связано с увеличением разнообразия экотопов; скорее, просто закономерно увеличилось число известных нам местонахождений. Этот вывод следует из того, что большинство появляющихся групп просто являются дериватами уже известных (*Rhipaeosauridae* – *Tokosauridae*; *Belebeyidae* – *Bolosauridae*; *Venyukoviidae*, возможно, в определенной степени близки к примитивным аномодонтам, типа *Niaftasuchidae*). Видимо, о том, что такое расширение территории сопровождалось и некоторыми экотопическими изменениями, говорят лишь схожие процессы в эволюции явно не связанных между собой мелких растительноядов *Venyukoviidae* и *Belebeyidae*. В обоих случаях, по сравнению с примитивными группами, идет усиление зубной системы, видимо, в направлении совершенствования переработки пищи (раздавливающая и режущая конструкции).

Особый интерес может представлять собой единичная находка фрагмента черепа примитивного *Archegosauridae* (*Archegosaurinae*: *Collidosuchus*) в самом восточном местонахождении субкомплекса (Ежово). *Archegosaurinae* могли быть первичными мигрантами, заходившими далеко на восток региона (где в то время только и были подходящие для них условия), и здесь сохраняться достаточно долго, не возвращаясь на запад, в районы, занятые уже *Platyoposaurinae*.

Таким образом, напрашивается вывод о формировании начального населения региона путем совместных инвазий с севера, из Затиманья, и с юго-запада, из Центральной и Западной Европы (Западноевропейская раннепермская подобласть: Каландадзс, Раутиан, 1983), и территорий дискозаврисковых фаун северного борта Тетиса, Кавказо-Тяншаньского перешейка. Но, главное, не исключено, что ряд нативных форм является остатком первичного населения уже упоминавшейся узкой прибрежной полосы южной части восточного Приуралья уфимского времени. Именно здесь могла быть наиболее восточная часть той загадочной территории, где сохранялись ряд древних групп некогда широкого распространения – уже известные для западного побережья *Nycteroleteridae* и *Tokosauridae*, а так же *Dissorophidae* и некоторые другие.



Карта 3. Восточно-Европейский плаккат. Татарский век. Палеогеографическая обстановка по: Форш, Кириков, 1985, с. 130, рис. 22к, схематизировано. Обозначения: 1 – территория плакката к концу раннетатарского века; 1+2 – известная территория плакката к концу позднетатарского века.

Здесь же могли возникнуть, как крупные неотеничные производные примитивных сеймуриаморфов, *Leptorophidae* и близкие к ним *Rhipaeosauridae*. Возможно, здесь шла специализация примитивных аномодонтов (типа *Venyukoviidae*) и горгонопий (начальная дифференциация мелких эндемичных примитивных растительноядных *Rhopalodontidae* и хищных *Phthinosuchidae*). Во всяком случае, такая территория существовала, и она должна была располагаться по северному борту формирующегося Тетиса, поскольку все эти группы (или их близкие поздние производные) не характерны для Гондваны.

II. Этап формирования первого эндемичного сообщества Восточно-Европейского плакката (карта 3.1). Вторая половина поздней перми, начало татарского времени.

После регрессии Казанского моря сформировался Восточно-Европейский плаккат, занимавший к этому времени только южную половину региона; в ориктоценозе одного из наиболее северных местонахождений этого времени (Ишеево) в значительном количестве найдены зубы, чешуи и даже черепа крупных акул, что должно достаточно определенно говорить о близости морского бассейна; видимо, этот район примерно маркирует северную границу региона. Формируется Ишеевский комплекс тетрапод, в значительной степени состоящий из потомков и дериватов групп, известных из предыдущих комплексов.

Начальная стадия (Ишеевский фаунистический субкомплекс) безусловно генетически тесно связана с предыдущими и является их эндемичным производным по большинству групп. Ничего не меняется в "солонководной" ассоциации (*Melosauridae* – *Syodontidae*); сохраняются аксессуарные *Enosuchidae* и *Belebeyidae*, как дальнейшая специализация *Venyukoviidae* формируются *Ulemicidae*. Наиболее примечательно появление крупных *Lanthanosuchidae*; наличие примитивных форм этого семейства в Мезенском субкомплексе и отсутствие находок в местонахождениях Очерского комплекса, видимо, можно объяснить поздним появлением этой группы в восточных областях плакката.

Основное отличие заключается в появлении крупных хищных и растительноядных диноцефалов семейств *Anteosauridae* и *Ulemosauridae*, явно сменяющих *Eotitanosuchidae* и *Estemmenosuchidae*. Видимо, смена ни в коей мере не говорит о каких-то изменениях в биотопе. При всем морфологическом различии *Estemmenosuchidae* и *Ulemosauridae*, практически, это – идентичные экобиоморфы, различающиеся лишь степенью переработки корма челюстным аппаратом, и смены такого типа обычны для растительноядов палеозоя (например, *Bolosauridae* – *Belebeyidae*; *Venyukoviidae* – *Ulemicidae*). Однако появление этой трофической пары выглядит несколько неожиданным: если для предыдущей доминантной пары известны различные примитивные родственники, то в данном случае титанозухии предыдущего комплекса практически не годятся на

роль предков. Можно предположить, что формирование плакката (расширение обитаемой территории до западного борта) привело к появлению фаунистического контакта с районами севера Гондваны, и распространению на север ряда компонентов из неизвестного пока центра филиации диноцефалов. Можно при этом вспомнить, что в фауне зоны Eodicynodon, наиболее раннем комплексе Южной Африки, сменившем морскую фауну формации Экка и сопоставляемом по фауне с Ишеевским комплексом (Ивахненко, 1994) найдены примитивные тапиноцефалы (*Tarinoscaninus*), сближаемые с восточноевропейскими *Ulemosauridae*. Дальнейшая эволюция диноцефаловых фаун Восточной Европы и Южной Африки различна. Если в фауне зоны *Tarinoscerphalus* Карру тапиноцефалы образуют богатый формами набор групп (*Tarinoscerphalidae*, *Strutioscerphalidae*), то на заключительной стадии этого этапа развития фауны Восточно-Европейского плакката (Малокинельский фаунистический субкомплекс) появляется лишь более крупный вид *Ulemosaurus* (правда, надо заметить, что *U. gigas* известен по крайне фрагментарным остаткам, и, возможно, в действительности ранг его таксона несколько выше). И напротив, *Deuterosauroidae*, практически не претерпевающие существенных изменений на территории Карру, весьма специализируются к поздней стадии данного этапа фауны Восточной Европы, образуя эндемичное семейство *Deuterosauridae*.

Следует заметить, что и восточноевропейский примитивный тероцефал Ишеевского комплекса *Porosteognathus*, относимый обычно к южноафриканскому семейству *Priesterognathidae*, настолько своеобразен (см. гл. 3), что вполне может быть эндемичным производным примитивных *Scylacosaurida*, а не мигрантом из Южной Африки.

В фауне заключительной стадии этапа не найдены *Lanthanosuchidae*, весьма нередкие в предыдущем субкомплексе, и отсутствуют *Belebeyidae*, но есть мелкие своеобразные эстемменозухии *Microunganiidae*. Видимо, в действительности никаких существенных изменений здесь нет, и различия в составе аксессуарных групп являются следствием малого числа изученных местонахождений.

Фауна "пресноводной" ассоциации неизвестна для всего комплекса, что, видимо, так же является артефактом – в виде примеси в аллохтонных ориктоценозах известны отдельные кости и *Platyoposaurus* (крайне проблематичная бедренная кость, *Pl. vjuschkovi*), и *Enosuchidae*. Связанные с ассоциацией галофобные амфибиоты *Nycteroleteridae* и близкие к ним парарептилии известны и для более ранних, и для поздних этапов, следовательно, здесь, скорее всего, просто пока не найдены. Отсутствие известных местонахождений ассоциации может быть связано с сокращением площадей, занимаемых соответствующими экотопами, но, скорее, находки не коррелируются с ориктоценозами "солонководной" ассоциации, поскольку в удаленных от

побережий регионах могли произойти упреждающие изменения в составе террабионтных акцессоров.

III. Этап формирования второго эндемичного сообщества Восточно-Европейского плакката (карта 3.1-2). Позднетатарское время.

Этап связан с окончательной регрессией крупных солоноводных бассейнов, распространением относительно



при доминировании континентальных обстановок, то есть, с существенными изменениями физико-географической обстановки. Это повлекло за собой полную перестройку состава практически всех прежних сообществ. Формируется Соколовский фаунистический комплекс.

Начальная стадия (Котельничский фаунистический субкомплекс) отражает кардинальную перестройку сообщества, возможно, связанную с крупной инвазией.

В составе "солоноводной" ассоциации этого периода известны только Chroniosuchidae и Kotlassiidae. Последние – ближайшие родственники древних мультирегиональных акцессоров региона, Leptorophidae, и их наличие не вызывает особых вопросов (обе группы – производные примитивных Utegeniidae: Буланов, 1999). Сложнее обстоит дело с Chroniosuchidae. Эти галофильные вторичноводные рыбады замещают устойчивый прежний блок Melosauridae – Syodontidae; это может быть объяснено только исчезновением сколько-нибудь крупных морских бассейнов с их ценозом (что подтверждается и исчезновением блока растительноядных и хищных доминантов ассоциации) и вхождение Chroniosuchidae в распространившиеся к этому времени совершенно иные, видимо, относительно мелкие остаточные или вторичноосолененные континентальные водоемы. Возможно, источником группы были какие-то редкие амфибии, родственники Gephrostegia (типа Enosuchidae), остатки которых пока не найдены, но они могли быть и адвентивной группой – по крайней мере, близкие формы известны из фауны формации Dashankou (Li, Cheng, 1999) Китая, где они встречены совместно с Bolosauridae и Titanosuchoidea.

Столь же резко меняется и состав "пресноводной" ассоциации. Специализированные рыбадные лабиринтодонты для первой стадии пока не известны. Скорее всего, это объясняется тем, что ассоциация изучена только по одному местонахождению (Котельнич), сформировавшемуся в области крайне своеобразного бассейна ("виэссы", см. гл. 1), аналогичного уже описанному выше бассейну Мезенских местонахождений; здесь так же полностью отсутствуют остатки рыб, а, видимо, отсутствовали и другие жабродышающие

с клыками *Syodontidae*), и, видимо, связанных трофически с некрупной чешуйчатой добычей (лабиринтодонты), а так же мелких водных нанофагов *Perplexisauridae* (водные беспозвоночные). Естественно, что для терапсид участки суши, разделявшие бассейны различных типов, были легче преодолимы, чем для рыб и постоянноводных лабиринтодонтов, что и позволило их остаткам попасть в ориктоценоз иной ассоциации.

Амфибионтный блок ассоциации в определенной мере напоминает таковой Очерского комплекса. Здесь сохраняются нанофаги *Nycteroleteridae*, и появляются крупные растительноядные *Bradysauridae*. Это семейство известно из фауны зоны *Tarinoscephalus* Южной Африки (Rubidge, 1995). Но в то же время, предковой группой для примитивных брадизавров вполне могут быть аборигенные *Rhiraesauridae* (Ивахненко, 1987, с.137), но в Южной Африке отсутствуют отложения с фауной казанского времени (Чудинов, 1983, с. 43), и, соответственно, трудно решать вопрос эволюционного уровня, на котором происходило расселение предков парейзавров. Если в Гондване будут обнаружены примитивные предки, то *Bradysauridae* могут быть мигрантами из Гондваны, где существовали совместно с диноцефалами. Но если полагать, что *Rhiraesauridae*, как это известно сейчас, обитали только на территории Восточной Европы, учитывать значительное морфологическое сходство европейских и африканских *Bradysauridae*, и предположить, что расселение шло на уровне последних, то возможен вариант и аборигенного происхождения группы и миграции ее в обратном направлении. Тем более, что в перми Южной Африки иных дериватов примитивных парарептилий, столь многочисленных в Восточной Европе, не обнаружено. В этом отношении крайне интересно еще одно, появляющееся в Котельничском субкомплексе семейство – хищные *Rubidgeidae*. Вполне возможные предки рубиджиевых горгонопий (*Phthinosuchidae*) известны в Восточной Европе из Очерского комплекса, отсутствуют в древних фаунах Южной Африки, а собственно *Rubidgeidae* появляются там позже зоны *Tarinoscephalus* (Rubidge, 1995). Вновь мы видим ту же закономерность – примитивные предки группы известны из Восточной Европы, не известны из Южной Африки, и в Котельничском субкомплексе семейство представлено самым примитивным подсемейством (*Sycosaurinae: Viatkogorgon*). Вполне можно предположить, что крупные растительноядные парарептилии и хищные рубиджиевые горгонопии образовывали в Восточной Европе аборигенный ко-эволюционный блок, являвшийся адвентивным для Гондваны.

Несколько иные соотношения мы наблюдаем для блока террабионтов. Прежде всего, здесь обращает на себя внимание разнообразие тероцефалов. Это мелкие нанофаги (*Karenitidae, Scaloposauridae*) и некрупные хищники (*Scylacosauridae*). Среди них есть немного эндемичных семейств, большинство

– южноафриканские. Полное отсутствие мелких террабионтов предыдущих комплексов, где, наоборот, почти отсутствуют тероцефалы (по крайней мере, именно многочисленные теперь скалопозавры), скорее, заставляет предполагать их инвазионное происхождение. Еще ярче это проявляется на аномодонтах субкомплекса – *Galeopidae* и *Cryptodontidae*. Оба семейства примитивных *Dicynodontida* широко представлены в Гондване, уже в самых древних фаунах, а, главное, в Южной Африке известны другие многочисленные примитивные и специализированные семейства этой группы (*Endothiodontidae*, *Kisteccephalidae* и др.). Восточноевропейские *Venyukoviida*, скорее всего, не могут рассматриваться в качестве предковой группы для настоящих *Dicynodontida*, это явно иное направление эволюции древних *Apomodontia* – "диноцефаловый" путь усиления давления челюстей, а не путь активной переработки пищи. Таким образом, блок террабионтов составляют только возможные мигранты.

Все приведенные факты явно свидетельствуют о большой степени вероятности начального формирования фауны Соколовского комплекса под влиянием фаун иных территорий, и, скорее всего, южной части Гондваны, где перечисленные группы либо представлены теми же семействами, либо очень близкими к ним. Конечно, нет прямых соответствий между фаунами Восточной Европы и юга Гондваны, что отмечалось и предыдущими исследованиями (например, Вьюшков, 1952). Если контакт был, то он должен приходиться на период существования фауны зоны *Tapinoscephalus*, когда в Гондване распространяются *Scaloposauria*, *Galeopidae*, *Dicynodontia*, *Gorgonopidae* – адвентивные для Восточной Европы группы, не имеющие корней в ранних фаунах. Не исключено, что для Гондваны результатом контакта было появление крупных наземных хищных *Rubidgeidae* и растительноядных *Bradysauridae*.

Разумеется, между изученными в отношении пермских фаун территориями Восточной Европы и юга Африки находятся пока неведомые огромные территории, значительно превышающие по протяженности и Восточно-Европейский плаккат, и плато Карру. Эти территории могли играть роль фильтра, не допустившего полного обмена компонентами, и с разной скоростью пропускавшего разные формы. Видимо, было бы наивно полагать, что можно расшифровать все особенности этого контакта при полном отсутствии данных для юга Европы, севера Африки, очень скудных для Центральной и Юго-Восточной Азии.

Можно предположить, что процессы, обусловившие контакт, привели и к изменениям в физико-географической обстановке на территории Восточно-Европейского плакката, что перестроило структуру сообщества, освободило какие-то ниши, и позволило войти адвентивным компонентам из иных регионов.

Следующая стадия (Ильинский фаунистический субкомплекс) непосредственно продолжает предшествующую, и, видимо, в определенной мере дополняет список групп, не найденных еще в скудных более ранних местонахождениях. Прежде всего, это рыбаобразные водные компоненты обеих ассоциаций – *Karpińskiosauridae* в "солонowodной" и *Dvinosauridae* в "пресноводной". Первые – возможные крупные вторичноводные производные имевшихся в более древних фаунах региона *Discosauriscidae*. Вторые морфологически наиболее близки к примитивным *Trimerogachoidea* (Шишкин, 1973, с.21, 23; 1987, с. 115). Это неотеники, сохранявшие, видимо, дефинитивно жаберное дыхание. Предпочитаемые ими стадии обитания, несмотря на крупные размеры животных, в чем-то могли быть близки к таковым "нормальных" личинок батрахоморфных лабиринтодонтов; стадии такого типа, безусловно, существовали в регионе всегда, но пока мы не знаем ни одного соответствующего местонахождения. Может быть, поэтому, когда нужные условия распространились на территории плакката, двинозавры и появились внешне совершенно неожиданно. Или... эта группа – просто крупные неотенические личинки столь же неожиданно исчезнувших перед их появлением мелозавров? Но это – скорее фантазия, чем гипотеза, хотя и ее исключать без проверки не стоит.

Наиболее важное событие стадии – замена примитивных *Bradysauridae* на крупных фетализованных *Pareiasauridae*. Восточноевропейские *Pareiasauridae*, альгофаги с лиссамфибийной кожей, формируются, видимо, как результат усиления водных адаптаций *Bradysauridae*. Как уже отмечалось (гл. 3), семейство может быть гетерогенно, и восточноевропейская и гондванская ветви могут быть независимыми филами. Более облигатно-водный образ жизни примитивных *Pareiasauridae* мог быть первично связан с давлением хищников (*Rubidgeidae*), которые в результате отходят на второй план. Но зато появляются *Gorgonopioidea* – настоящие горгонопии (*Gorgonopidae* и *Burnetiidae*), южногондванские группы, до тех пор не представленные в Восточной Европе. *Gorgonopidae*, не специализированные хищники, иногда встречаются в местонахождениях в количестве, слишком значительном для наземного компонента, и часто совместно с остатками парейазавров.

В блоке террабионтов добавляются первые для Восточной Европы диапсидные рептилии – *Protorosauridae*. По имеющемуся скудному материалу (отдельные позвонки) почти не отличимы от позднепермского *Protorosaurus* из Тюрингии (см. Сенников, 1997). Для группы в целом отсутствуют сколь угодно надежные данные по филогении и родственным связям.

Наконец, последняя стадия этапа (Сокольниковский субкомплекс) характеризуется лишь заметным нарастанием степени эндемизма групп, особенно это заметно среди амфи- и террабионтов. Среди водных групп следует отметить появление *Annatherapsididae* – водных рыбаобразных, как биоморф схожих с

Syodontidae и Chthonosauridae, и, может быть, вытесняющих последних из "пресноводной" ассоциации (где они представлены совместно с Dvinosauridae). В ассоциации доминируют те же Pareiasauridae, но представленные более крупными и облигатно-водными Scutosaurus. Наиболее существенное новшество – появление крупного специализированного хищника (Inostranceviidae), видимо, трофической пары к скутозавру и происходящего от Rubidgeidae. Последние, временно уступив позиции адвентивным Gorgonopidae, вновь распространяются в экотопах – и как водный дериват, Inostranceviidae, и как крупные наземные собственно Rubidgeidae, может быть, трофически связанные с Dicyodontidae. Видимо, прогрессивные высокочерепные Dicyodontidae могут быть или производными примитивных восточноевропейских Cryptodontidae, или так же южноафриканскими мигрантами, пока просто не найденными в более ранних субкомплексах; во всяком случае, среди них есть формы, близкие к южноафриканским (виды рода Dicyodon – хотя, судя по литературным данным, этот род сейчас так широко трактуется, что нет уверенности в правильной идентификации), но есть и эндемичные роды (Elph, Interpretosaurus).

В блоке террабионтов впервые в Восточной Европе появляются настоящие проколофоны (Spondylolestidae) и цинодонты (Procynosuchidae, Dviniidae). Первые пока слишком плохо изучены, чтобы можно было сделать хоть какие-нибудь выводы, а вторые представлены как примитивным южноафриканским семейством (Procynosuchidae), так и крайне своеобразным эндемичным (Dviniidae).

VI. Этап дигрессии пермских сообществ Восточно-Европейского плакката. Конец позднеатарского века. Вязниковский фаунистический комплекс.

Для терминальных биохронов перми обычно предполагают значительную аридизацию климата (см. Очев, Сурков, 2000). Может быть, не стоило бы в данном случае употреблять имеющий определенную дефиницию современный термин, поскольку для современности аридизация обычно связана с опустыниванием, о чем для этого времени региона вряд ли можно говорить. Прежде всего, значительное изменение гидрорежима отразилось бы на гидробионтах, но как раз водные блоки обих ассоциаций продолжают благополучно существовать, и мы не можем отметить каких-либо признаков угнетения. Напротив, в водосмах этого времени вновь, после долгого прерыва (со времени Ишеевского комплекса) отмечены остатки крупных акул. Вряд ли можно заметить какие-либо следы аридизации и в наземных сообществах. Здесь по-прежнему распространены различные тероцефалы (Scaloposauridae, Nanctidopidae, Moschowaitiidae), возможно, примитивные проколофоны. Заметно усиливается эндемизм Dicyodontidae (эндемичные роды Delectosaurus, Vivaxosaurus), появляются крупные хищные тероцефалы

Moschorhinidae. Таким образом, блок террабионтов так же явно сохраняет свою структуру.

Однако о существенных изменениях экотопов свидетельствуют три группы фактов. Прежде всего, полностью исчезают повсеместно распространенные в Соколовском комплексе крупные растительноядные доминанты "пресноводной" ассоциации Pareiasauridae, а, соответственно, и связанные с ними хищники. Во-вторых, в этой же ассоциации появляются Elginiidae и Bystrowianidae; обе группы до сих пор, возможно, существовали на плаккате (известны редкие проблематичные находки, см. гл. 3), но в Вязниковском комплексе, при очень небольшом количестве изученных местонахождений, они известны в большинстве из них. И, в-третьих, впервые в истории обнаружены примитивные архозавры, Proterosuchidae. Самое интересное, что группа представлена далеко не самой примитивной формой (Archosaurus: см. Сенников, 1995). Видимо, начальная эволюция текодонтот проходит на совершенно иных территориях, и не столько географически (примитивные дериваты не обнаружены пока нигде в позднепермских местонахождениях), сколько экологически. Можно предполагать, что диапсидные рептилии, наиболее ксерофильная группа палеозоя, населяла более возвышенные участки (плакоры, если можно применить этот термин для типа экотопа палеозойских водоразделов).

При кажущейся разнородности, все три группы фактов могут быть связаны между собой и отвечать одному и тому же кардинальному изменению на территории Восточно-Европейского плакката к терминалу перми. Видимо, следует говорить скорее не столько об аридизации климата для этого времени, сколько о его "континентализации": отодвигание морского побережья, по крайней мере, до современного уровня (а в триасе заведомо дальше: известны континентальные отложения о. Колгуев с остатками Prolacertidae и Procolophonidae), и подъем территории с исчезновением мелководных, но обширных "виэсс". Соответственно, сформировались континентальные бассейны (озера) и водотоки (реки) обычного типа. Это привело к элизии парейазаврового блока, связанного с "виэссами"; дигрессия прежних биосообществ на их побережьях могла, как это обычно бывает, вывести на первый план редких древних реликтов (Elginiidae и Bystrowianidae); значительное нивелирование условий на "плакорых" и "плаккатах" позволило архозаврам войти в сообщества плакката.

Интересно, что если ранние связи между различными регионами Европы проявлялись на водных группах (Discosauriscidae, Archegosauroidae), то к концу перми общими элементами становятся, наоборот, наземные (Protorosauridae, Elginiidae, Procynosuchidae). Может быть, после формирования Восточно-Европейского плакката связь между этими регионами осуществлялась через краевые области "плакоров" (то есть, по краям возвышенных участков суши,

например, Фенно-Сарматии). Возможно, с этими же обстановками, фауна которых пока неизвестна, связано и формирование примитивных текодонтов.

В заключение следует сказать несколько слов о ситуации начала триаса, явно тесно связанной с обстановкой терминала перми.

V. Этап фаунистической катастрофы в сообществах тетрапод Восточно-Европейского плакката. Начало триаса, индский век, вохминское время.

Именно для этого времени можно говорить об абиотических изменениях, имевших катастрофические последствия для сообществ тетрапод региона (этап первой половины ветлужского сообщества: Сенников, 1995). Скучная фауна тетрапод этого времени, видимо, известна достаточно полно; по крайней мере, обычный метод реконструирования не найденных групп (сопоставление списков до и после), практически ничего не прибавляет к фактически имеющимся.

Водный блок почти исчезает. Здесь известны только мелкие, крайне своеобразные брахиопиды (*Tupilakosauridae*), да без особых последствий для себя проходят *Bystrowianidae*. Кажется, на самых ранних стадиях именно этими группами гидро- и амфибионты и ограничены.

Террабионты представлены самыми мелкими формами, насекомоядами и нанофагами проколофонами *Spondylolestidae*, лепидозавроморфами *Paliguaniidae*, архозавроморфами – проторозаврами *Prolacertidae*, возможно, скалопозаврами. Единственное размерное исключение – растительноядные дицинодонты *Lystrosauridae* и хищные текодонты *Proterosuchidae*. Пара *Lystrosauridae* – *Proterosuchidae* характеризует границу перми и триаса и в Гондване, может быть, если судить по распространению *Lystrosauridae*, по всем боргам Тетиса (Лозовский, 1992), и, поскольку это семейство представлено в перми Южной Африки, скорее всего, пара является мигрантами из Гондваны. Остальные террабионты так же широко распространены, и из разных регионов известны *Tupilakosauridae* (Шишкин, 1973, с. 12–13), так что в качестве возможных аборигенов могут рассматриваться разве только *Bystrowianidae*.

Таким образом, в самом начале триасового времени мы наблюдаем настоящую катастрофу в аборигенных сообществах, связанную явно с абиотическими факторами, поскольку, как мы уже видели, инвазии, даже многокомпонентные, на первых стадиях скорее повышают разнообразие конкурирующих групп, а разрешение конфликтов внутри сообщества вряд ли столь капитально затронуло бы все блоки сообщества. Возможно, действительно таким дигрессионным фактором стала резкая аридизация климата в типичном смысле этого термина, и наиболее чувствительными к этому должны были оказаться именно гидробионты, с их высокой чувствительностью к гидрорежиму территории.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итоги проделанной работы, можно отметить, что результаты несколько парадоксальны. Пожалуй, возникло не меньше новых проблем, чем было разрешено старых.

Вряд ли стоит комментировать итоги в области изучения систематики и морфологии позднепалеозойских тетрапод — это область исследований несколько иного направления, однако следует обратить внимание на некоторые важных аспектов. Для поздней перми Восточной Европы сейчас известно более 60 семейств, но есть все основания полагать, что известна и описана только небольшая часть истинного разнообразия, в наших коллекциях остается немало отдельных костей, зубов, даже челюстей поистине неведомых видов. Особенно это касается трудно диагностируемых остатков мелкоформированных животных, которые должны были бы являться основным фоном, но среди описанных форм составляют крайне небольшой процент. Кроме того, можно вспомнить, как часто приходилось реконструировать присутствие или иных групп в составе комплексов, опираясь лишь на наличие их в более ранних и более поздних.

Остается много важных для реконструирования образа жизни пробелов в наших знаниях по морфологии примитивных тетрапод. Это касается особенностей строения органов чувств (в основном сейсмо- и электрорецепторы, обонятельных, а иногда, например, для примитивных терапсид, и слуховых структур), органов дыхания, деталей строения и функционирования нервной системы.

Одним из перспективнейших направлений являются исследования в области соотношений строения кожного покрова и микроскульптуры (возможно, и гистологии) покровных и остеодермальных окостенений. Исследования могут привести к получению принципиально новых и неопубликованных данных для решения ряда аспектов физиологии примитивных тетрапод.

Почти не затронуты многие группы морфофункциональным анализом посткраниального скелета, хотя имеется богатый материал по разным группам, особенно это касается терапсид. Эти исследования могут предоставить не только в подчас и решающие данные для реконструирования экологии животных.

Безусловно, экологические построения для большинства групп примитивных тетрапод более чем гипотетичны – нам представляется, что эту область палеонтологии позвоночных ждет большое будущее, но сейчас она находится в самой первичной стадии накопления материала. Разумеется, твердо доказанных положений в такой работе нет и практически не может быть, есть комплекс гипотез, который будет постоянно корректироваться при более углубленном изучении и проблемы, и материалов, при получении новых данных. Однако уже сейчас видны многие перспективные аспекты, которые, возможно, уже достаточно обеспечены фактологически, и требуют лишь самого пристального внимания от исследователей.

Есть очень интересные и неясные особенности местонахождений тетрапод. В частности, связанных с описанными выше необычными позднепалеозойскими бассейнами, "виэссами". Костеносный слой этих местонахождений обычно имеет очень большое площадное распространение, и сложен крайне своеобразными красными мергелями, если эти породы могут так быть названы (в старой литературе их иногда называют "вапами"). Это – крайне мелкие пелитовые частицы, покрытые оболочками гидроокислов железа; глинистые и песчаные частицы практически отсутствуют. Могут обывествляться, превращаясь в каличе. Чистые разности использовались в древности для изготовления качественной красной краски для изделий из дерева ("гробы повапленные", то есть, крашенные вапом, в древней русской литературе). Безусловно, это субаквальные отложения, но они никогда не содержат остатки рыб, обычные для практически всех иных типов местонахождений. Только "линзы" временных потоков, этих очень протяженных подводных дельт (само существование таких потоков могло быть связано с огромными площадями мелководий "виэсс"), так же могут быть лишены остатков рыб, если по всему протяжению не проходили иных стадий. Основным компонентом ориктоценозов местонахождений "виэсс" являются "лиссамфибийные" парарептилии (*Nyctoleteridae*, *Tokosauridae*, *Bradysauridae*), редкие в местонахождениях иных типов. Возможно, эти необычные водоемы имели относительно пресную воду, но практически лишенную кислорода (гипотеза, высказанная Н.Н. Каландадзе), соответственно, и жабродышащих обитателей. Кислород в этих условиях мог "сжигаться" железом, но мог интенсивно потребляться какими-то неизвестными пока продуцентами (бактериями или водорослями – какими мягкими массами питались "фильтраторы"-парейзавры? Неизвестно). Интересно, что к началу триаса исчезают вместе и "ваповые" отложения "виэсс", и линзы подводных дельт, и "лиссамфибийные" парарептилии...

Кроме загадок имеющихся стадий, есть и загадки отсутствующих. Где размножались батрахоморфные лабиринтодонты? Обязаны быть станции с их личинками, но пока ни одной косточки не найдено. Где формировались и

обитали наиболее ксерофильные группы террабионтов, которые на протяжении конца перми и в триасе спорадически появляются уже готовые, прошедшие свой путь эволюции? Может быть, по краям возвышенных участков суши, где стекающая вода образовывала чистые, пресные потоки – ведь найти отложения этих потоков почти невозможно. Но, если когда-нибудь будут найдены пермские отложения в карстах, например, восточного берега Фенно-Сарматии (не может не быть пермских карстов в слагающих берег девонских и карбоновых известняках), то, надеюсь, здесь мы и найдем остатки настоящих предков основных групп мезозоя – прогрессивных цинодонтов, примитивных архозавров, лепидозавроморфов, непосредственных предков лягушек и черепах, а не тех далеких родственников, что широко распространены на плаккатах палеозоя и вымирают бесследно.

Кажется, стоит упомянуть еще одну – даже неясно, загадку или нет – плакката. Как уже говорилось, первые находки костей ископаемых животных были сделаны в медных рудниках Предуральского прогиба. Пик меденосности пород в Приуральи приходится на время существования Ишеевского комплекса. Меденосными, с очень высоким содержанием меди, здесь являются преимущественно линзы конгломератов и песчаников временных потоков; зеленые и синие минералы меди пропитывают песчаники, стволы растений, кости животных. Надо сказать, что медь в этих породах добывалась с незапамятных времен, видимо, с хальколита, и оставшиеся ее запасы весьма значительны. Такое количество солей меди, если они поступали с водами потоков с Палеоурала в раннетатарское время, могло оказаться не последним фактором, влиявшим на жизнь водоемов. Именно в это время быстро исчезают сначала *Platyrosauridae* "пресноводных" ассоциаций (то есть, расположенных ближе к области стока), а затем и "солонowodная" ассоциация *Syodontidae-Melosauridae*, известная с казанского века, и почти без серьезных изменений прошедшая границу казанского и татарского ярусов. Может быть, стоило бы проверить и кости, и остатки растений, на сингенетичность по содержанию меди.

Помимо таких, как бы общих проблем, есть и немало частных – это многократно упоминавшиеся выше проблемы путей прохорезов для ряда адвентивных групп. Естественно, это прежде всего касается групп, первично заселявших борта моря до формирования плакката. Может быть, сведение воедино всех имеющихся данных по карбон-раннепермским фаунам мира, действительно, как это выше упоминалось, позволит реконструировать первичную единую фауну Пангеи – если таковая в фаунистическом смысле когда-либо существовала. Ведь очевидно, что к началу поздней перми, когда, по обычным представлениям, Пангея только начинала распадаться, фаунистически далеко не идентичны были не только Гондвана и Лавразия, но и западная (североамериканская) и восточная (восточноевропейская) части Лавразии. И, к сожа-

лению, отсутствуют всякие данные для обширных территорий севера Гондваны. Даже если появятся значимые находки в узкой полосе уфимских отложений в южном Приуралья, вряд ли это позволит решить одну из важнейших загадок – формирования и ранней дивергенции терапсид, наших, в конечном счете, предков. Скорее всего, этот процесс шел на территории совершенно лишенных сейчас пермских отложений областей по бортам раскрывающегося Тетиса.

Но и для более поздних, много лучше изученных комплексов, далеко не все ясно. Далеко не выяснено соотношение фаун Ишеевского комплекса и Котельничского субкомплекса – в данном случае решающее значение могут иметь дальнейшие исследования местонахождений, для поисков общих групп среди гидробионтов, или получение бесспорных данных о различиях в составе этих групп. Терминальный, Вязниковский комплекс так же нуждается в более полных списках фаун, ведь в данном случае речь идет о смене континентальных биот на границе двух эр. И здесь много вопросов по месту нахождения родины большинства адвентивных групп. Много спорных вопросов возникает по связи пермских фаун региона и других областей Европы, необходимы дополнительные исследования по уточнению времени и характера поздних связей с Гондваной. Возможно, объяснение для многих отмеченных при анализе неясностей следует искать в особенностях строения неизвестных нам пока фаун каких-то промежуточных территорий – Северной Африки, Южной Европы, Южной Азии.

Так все "Заключение" пришлось посвятить нерешенным проблемам. Можно сделать закономерный вывод, что это исследование, посвященное практически не столько объединению и обобщению накопившихся данных по позднепермским тетраподам Восточной Европы, сколько попытке взглянуть на древние кости как на остатки действительно когда-то живших животных, пока в основном лишь дает возможность выявить и сформулировать возникшие вопросы, определить направления дальнейших поисков. Бесспорно, изучение тетрапод этого необычного, вымершего 250 млн. лет назад, территориально-природного комплекса, Восточно-Европейского плакката, имеет большое будущее и представляет обширное поле деятельности для дальнейших исследователей.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, гранты 00-15-97754 и 00-05-64586.

ЛИТЕРАТУРА

- Амалицкий В.П., 1921а. Северодвинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 1. Dvinosauridae. Пг.: Изд-во АН. 16 с.
- Амалицкий В.П., 1921б. Северодвинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 2. Seymouridae. Пг.: Изд-во АН. 14 с.
- Амалицкий В.П., 1927. Северодвинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 5. Северодвинский тероцефал *Alpa petri* gen. et sp. nov. Л.: Изд-во АН. 16 с.
- Брайден Дж.С., Ирвинг Е., 1968. Спектры палеоширот осадочных палеоклиматических индикаторов. В: Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир. С. 104–129.
- Буланов В.В., 1999. Сеймуриаморфы поздней перми Восточной Европы: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 19 с.
- Буланов В.В., 2000. Новый род лепторофид (*Batrachosauria*) из верхнетатарских отложений Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 3. С. 82–89.
- Быков Б.А., 1983. Экологический словарь. Алма-Ата: Наука. 215 с.
- Быстров А.П., 1940. Микроструктура панцирных элементов *Kotlassia prima* Amal. Изв. АН СССР, сер. биол. С. 126–127.
- Быстров А.П., 1955. Горгонопс из верхнепермских отложений на Волге. Вопросы палеонтол., т. 2. С. 7–18.
- Ван Хутен Ф.Б., 1968. Некоторые нерешенные проблемы генезиса краснокветов. В: Проблемы палеоклиматологии. М.: Мир. С. 421–434.
- Вахрамеев В.А., Добрусина И.А., Заклинская Е.Д., Мейен С.В., 1970. Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография времени. Тр. Геол. ин-та АН СССР, вып. 28. М.: Наука. 425 с.
- Высоцкий Г.Н., 1927. Очерки о почвах и режим грунтовых вод. Бюлл. почвоведения, № 1–2. С. 5–13; № 3–4. С. 74–84; № 5–8. С. 104–119.
- Вьюшков Б.П., 1955. О фауне верхнепермских наземных позвоночных с реки Малая Кинель. В: Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49. М.: Наука. С. 176–189.
- Вьюшков Б.П., 1964. Подотряд Theriodontia. Териодонты. Надсемейство Gorgonopsioidea. Горгонопсы. В: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука. С. 258–285.

- Вьюшков Б.П., Чудинов П.К., 1957. Открытие капторинид в верхней перми СССР. Докл. АН СССР, т. 112, № 3. С. 513–526.
- Гартман-Вейнберг А.П., 1935. Кожные окостенения русских сеймурид. Тр. Палеозоол. ин-та, т. 4. С. 53–67.
- Гартман-Вейнберг А.П., 1938. Горгонопсиды СССР как показатели времени. Пробл. палеонтологии, т. 4. С. 47–87.
- Голубев В.К., 1995. Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из казанских отложений Прикамья. Палеонтол. журн., № 3. С. 86–97.
- Голубев В.К., 1996. Наземные позвоночные. В: Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр. С. 381–389.
- Голубев В.К., 1998. Ревизия позднепермских храниозухид (Amphibia, Anthracosauromorpha) Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 4. С. 68–77.
- Голубев В.К., 1999. Биостратиграфия верхней перми Европейской России по наземным позвоночным и проблемы межрегиональных корреляций пермских отложений. В: Верхнепермские стратотипы Поволжья. М.: Геос. С. 228–240.
- Голубев В.К., 2000. Пермские и триасовые храниозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. Тр. Палеонтол. ин-та РАН, т. 276. М.: Наука. 174 с.
- Губин Ю.М., 1980. Новые пермские диссорофиды Приуралья. Палеонтол. журн., № 3. С. 82–90.
- Губин Ю.М., 1981. Новый платиопозаврид из Башкирии. Палеонтол. журн., № 2. С. 141–143.
- Губин Ю.М., 1983. Первые эриопиды из перми Восточно-Европейской платформы. Палеонтол. журн., № 4. С. 110–115.
- Губин Ю.М., 1984. О систематическом положении интазухид. Палеонтол. журн., № 2. С. 118–120.
- Губин Ю.М., 1985. Первый представитель антракозавров из перми Восточно-Европейской платформы. Палеонтол. журн., № 3. С. 118–122.
- Губин Ю.М., 1989. О систематическом положении лабиринтодонтов из местонахождения Малая Кинель. Палеонтол. журн., № 4. С. 116–120.
- Губин Ю.М., 1991. Пермские архегозавроидные амфибии СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 249. М.: Наука. 140 с.
- Губин Ю.М., 1993. Новые данные о низших тетраподах из верхней перми Северного Приуралья и Общего Сырта. Палеонтол. журн., № 4. С. 97–105.
- Ефремов И.А., 1937а. О лабиринтодонтах СССР. III. *Melosaurus uralensis* Н. v. Meuer. В: Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 8, вып.1.Л.: Изд-во АН СССР. С. 7–17.

- Ефремов И.А., 1937б. О лабиринтодонтах СССР. IV. Заметки об утерянных формах *Zygosaurus* и *Chalcosaurus*. В: Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 8, вып.1. Л.: Изд-во АН СССР. С. 18–27.
- Ефремов И.А., 1937в. О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных. Докл. АН СССР, нов. сер., отд. геол., т. 16, № 2. С. 125–132.
- Ефремов И.А., 1938. Некоторые новые пермские рептилии СССР. Докл. АН СССР, отд. геол., т. 19, № 9. С. 771–776.
- Ефремов И.А., 1939. О развитии пермской фауны тетрапод СССР и подразделении континентальной перми на стратиграфические зоны. Изв. АН СССР, сер. биол., № 2. С. 272–289.
- Ефремов И.А., 1940. Предварительные описания новых форм пермской триасовой фауны наземных позвоночных СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 10, вып. 2. М.: Изд-во АН СССР. 140 с.
- Ефремов И.А., 1941. Краткий обзор фауны пермских и триасовых Tetrapods СССР. Сов. геология, № 5. С. 96–103.
- Ефремов И.А., 1946. О подклассе *Batrachosauria* – группе форм, промежуточных между земноводными и пресмыкающимися. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6. С. 615–638.
- Ефремов И.А., 1950. Тафономия и геологическая летопись. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 24, вып. 1. М.: Изд-во АН СССР. 177 с.
- Ефремов И.А., 1952. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным. Изв. АН СССР. Сер. геол. № 6. С. 49–75.
- Ефремов И.А., 1954. Фауна наземных позвоночных в пермских медистых песчаниках Западного Приуралья. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, 54. М.: Наука. 416 с.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П., 1955. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 46. М.–Л.: Изд-во АН СССР. 185 с.
- Зеккель Я.Д., 1937. Татарские слои низовьев Мезени и местонахождения костей рептилий в них. В: Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 8, вып.1. М.–Л.: Изд-во АН СССР. С. 45–63.
- Ивахненко М.Ф., 1979. Пермские и триасовые проколофоны Русской платформы. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 164. М.: Наука. 80 с.
- Ивахненко М.Ф., 1980. Лантанозухи из пермских отложений Восточной Европейской платформы. Палеонтол. журн., № 2. С. 87–100.
- Ивахненко М.Ф., 1981. Дискозавриски из перми Таджикистана. Палеонтол. журн., № 1. С. 114–127.
- Ивахненко М.Ф., 1983. Новые проколофоны Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 2. С. 130–133.

- Ивахненко М.Ф., 1984. Проблема гомологии некоторых костей крыши черепа низших тетрапод. Журн. Общ. Биологии, т. 45, № 1. С. 143–151.
- Ивахненко М.Ф., 1987. Пермские парарептилии СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 223. М.: Наука, 159 с.
- Ивахненко М.Ф., 1990а. Раннепермские элементы фаунистических комплексов тетрапод Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 2. С. 102–111.
- Ивахненко М.Ф., 1990б. Позднепалеозойский фаунистический комплекс тетрапод из отложений бассейна р. Мезень. Палеонтол. журн., № 4. С. 81–90.
- Ивахненко М.Ф., 1990в. Фаунистические комплексы тетрапод поздней перми *Восточной Европы. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 85, вып. 6. С. 55–60.*
- Ивахненко М.Ф., 1992. Позднепермские фаунистические комплексы тетрапод Восточной Европы и их южногондванские аналоги. В: Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений Северной Евразии. М.: Изд-во Палеонтол. ин-та РАН. С. 6–7.
- Ивахненко М.Ф., 1994. Новый позднепермский дромазавр (Anomodontia) из Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 1. С. 77–84.
- Ивахненко М.Ф., 1995а. Примитивные диноцефалы-титанозухи поздней перми Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 3. С. 98–105.
- Ивахненко М.Ф., 1995б. Новые примитивные терапсиды из перми Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 4. С. 110–119.
- Ивахненко М.Ф., 1996. Примитивные аномодонты-венюковии поздней перми Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 4. С. 77–84.
- Ивахненко М.Ф., 1997. Новые позднепермские никтеролетеры Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 5. С. 114–120.
- Ивахненко М.Ф., 1999. Биармозухи Очерского фаунистического комплекса Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 3. С. 79–86.
- Ивахненко М.Ф., 2000. Эстемменозухи и примитивные териодонты поздней перми. Палеонтол. журн., № 2. С. 72–80.
- Ивахненко М.Ф., 2002а. Проблема происхождения и ранней дивергенции терапсид. Палеонтол. журн. (в печ.).
- Ивахненко М.Ф., 2002б. Систематика восточноевропейских горгонопий (Therapsida). Палеонтол. журн. (в печ.).
- Ивахненко М.Ф., Курзанов С.М., 1978. Мезенозавр – примитивный архозавр. Палеонтол. журн., № 1. С. 152–155.
- Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И., 1980. Систематика, морфология и стратиграфическое значение верхнепермских хронизухов востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 69 с.
- Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И., 1987. Ревизия пермских болозавроморфов Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 2. С. 98–106.

- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С., 1997. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: Геос. 215 с.
- Каландадзе Н.Н., 1975. Первая находка листрозавра на территории Европейской части СССР. Палеонтол. журн., № 4. С. 140–142.
- Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П., Чудинов П.К., Шишкин М.А., 1968. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР. В: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука. С. 72–92.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С., 1981. Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы Шотландской фауны Элгин. В: Жизнь на древних континентах, ее становление и развитие. Л.: Наука. С. 124–133.
- Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С., 1983. Место Центральной Азии в зоогеографической истории мезозоя. В: Ископаемые рептилии Монголии. Тр. Совм. Советско-Монгольской Палеонтол. эксп., вып. 24. М.: Наука. С. 6–44.
- Каландадзе Н.Н., Ивахненко М.Ф., 1984. О положении в системе лабиринтодонта *Chalcosaurus rossicus*. Палеонтол. журн., № 1. С. 110–111.
- Каландадзе Н.Н., Куркин А.А., 2000. Новый пермский дицинодонт и проблема происхождения каннемейероидей. Палеонтол. журн., № 6. С. 60–68.
- Каландадзе Н.Н., Сенников А.Г., 1985. Новые рептилии из среднего триаса Южного Приуралья. Палеонтол. журн., № 2. С. 77–84.
- Квален В. фон, 1841. Геогностические сведения о горных формациях на западном склоне Урала, особенно от реки Демы до западного Ика. Горный журн., № 4. С. 1–49.
- Конжукова Е. Д., 1955а. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья. Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–88.
- Конжукова Е. Д., 1955б. *Platyops stuckenbergi* Trautsch. – архегозавроидный лабиринтодонт нижних зон верхней перми Приуралья. В: Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 49. М.: Изд-во АН СССР. С. 89–127.
- Конжукова Е. Д., 1956. Интинская фауна нижней перми Северного Приуралья. В: Материалы по земноводным и пресмыкающимся. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 62. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–50.
- Конжукова Е. Д., 1964. Подкласс *Batrachosauria*. В: Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся и птицы. М.: Наука. С. 133–136.
- Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф., 1981. Дискозаврисциды из верхнего палеозоя Южного Казахстана. Палеонтол. журн., № 3. С. 102–110.

- Куркин А.А., 1999. Новый дицинодонт из раскопок на реке Малой Северной Двине. Палеонтол. журн., № 3. С. 87–92.
- Куркин А.А., 2001. Новые позднепалеозойские дицинодонты Вязниковского комплекса наземных тетрапод Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 1. С. 53–60.
- Лозовский В.Р., 1992. Раннетриасовый этап развития западной Лавразии. Автореф. дисс. ... докт. геол.-мин. наук. М.: Палеонтол. ин-т РАН. 51 с.
- Мазарович А.Н., 1934. Стратиграфия континентальных пермских образований бассейна Волги и Вятки. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 14, № 6. С. 32–110.
- Мейен С.В., 1981. Следы трав индейских. М.: Мысль. 160 с.
- Миклухо-Маклай А.Д., 1966. Палеогеография пермского периода территории СССР. В: Пермская система. М.: Недра. С. 470–471.
- Миних М.Г., 1992. Значение тафономических исследований местонахождений рыб при интерпретации генезиса позднепермских и триасовых отложений. В: Материалы по методикам тафономических исследований. Саратов: изд-во СГУ. С. 96–108.
- Миних М.Г., Миних А.В., 1989. Особенности захоронения позднепермских и триасовых рыб. В: Теория и опыт тафономии. Саратов: изд-во СГУ. С. 82–91.
- Орлов Ю.А., 1940. *Clorhizodon efremovi* n. sp.; *Titanophoneus potens* Efr. Реф. работ учреждений ОБН АН СССР. М.: Изд-во АН СССР. С. 266–267.
- Орлов Ю.А., 1958. Хищные дейноцефалы фауны Ишеева (титанозухи). Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 72. М.: Наука. 114 с.
- Очев В.Г., 1976. Этапность истории позднепермских и триасовых тетрапод Европейской части СССР. В: Вопросы стратиграфии и палеонтологии, вып. 2. Саратов: Изд-во СГУ. С. 44–49.
- Очев В.Г., 1984. К тафономической диагностике палеоландшафтов. В: Тафономия и вопросы палеогеографии. Саратов: Изд-во СГУ. С. 33–43.
- Очев В.Г., 2000. Климатобиогеография и тетраподы пермо-триасовой Пангеи. Бюлл. МОИП, отд. геол., т. 75, вып. 5. С. 42–46.
- Очев В.Г., Сурков М.В., 2000. К биогеографии континентальных тетрапод накануне терминального пермского вымирания. Тр. НИИ Геологии СГУ, нов. сер., т. 6. Саратов: Изд-во СГУ. С. 71–80.
- Православлев П.А., 1927а. Северодвинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 3. *Gorgonopsidae* из Северо-Двинских раскопок В.П. Амалицкого. Л.: Изд-во АН СССР. 118 с.
- Православлев П.А., 1927б. Северо-Двинские раскопки проф. В.П. Амалицкого. Вып. 4. Горгонопсид из Северо-Двинских раскопок 1923 года (*Amalitzkia appae* sp. nov.). Л.: Изд-во АН СССР. 21 с.
- Рачитский В.И., 1960. Нижний триас Куйбышевско-Оренбургского Заволжья и его взаимоотношения с татарским ярусом. Изв. Высших Уч. заведений (геология и разведка), № 6. С. 23–28.

- Рябинин А.Н., 1911. Об остатках стегоцефалов из Каргалинских рудников Оренбургской губернии. Изв. Главн. Геол. ком-та, т. 30, № 1. С. 25–37.
- Рябинин А.Н., 1938. Фауна позвоночных из верхнепермских отложений бассейна р. Свияги. 1. Новый дейноцефал *Ulemosaurus svijagensis* n. gen., n. sp. Ежег. Центр. Научно-иссл. музея, т. 1. С. 4–40.
- Рябинин А.Н., Шишкин М.А., 1962. О верхнепермском лабиринтодонте *Jugosuchus*. Палеонтол. журн., № 1. С. 140–145.
- Сенников А.Г., 1988. Роль древнейших текодонтов в комплексах позвоночных Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 4. С. 78–87.
- Сенников А.Г., 1995. Ранние текодонты Восточной Европы. Тр. Палеонтол. ин-та РАН, т. 263. М.: Наука, 140 с.
- Сенников А.Г., 1997. Загадочная рептилия из верхней перми Поволжья. Палеонтол. журн., № 1. С. 95–103.
- Синицын В.М., 1966. Древние климаты Евразии. Ч. 2. Л.: Изд-во ЛГУ. 166 с.
- Синицын В.М., 1967. Введение в палеоклиматологию. Л.: Недра. 232 с.
- Сушкин П.П., 1922. К этологии *Dicypodol*. Докл. Российской АН, т. 24. С. 11–12.
- Татаринов Л.П., 1960. Открытие псевдозухий в верхней перми СССР. Палеонтол. журн., № 4. С. 74–80.
- Татаринов Л.П., 1962. Способ функционирования звукопроводящего аппарата лабиринтодонтов. Палеонтол. журн., № 4. С. 21–30.
- Татаринов Л.П., 1965. Новые данные об улемозавре. Палеонтол. журн., № 2. С. 93–108.
- Татаринов Л.П., 1966. Новые данные о формировании у териодонтов дополнительного сочленения по типу млекопитающих. Докл. АН СССР, т. 166, № 3. С. 749–752.
- Татаринов Л.П., 1967. Развитие системы губных (вибриссовых) сосудов и нервов у териодонтов. Палеонтол. журн., № 1. С. 3–17.
- Татаринов Л.П., 1968а. Находка примитивного хвостатого земноводного в верхней перми Поволжья. В: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука. С. 7–10.
- Татаринов Л.П., 1968б. Новые териодонты из верхней перми СССР. В: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука. С. 32–46.
- Татаринов Л.П., 1971. К морфологии и систематике северодвинских цинодонтов. В: Современные проблемы палеонтологии. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 130. М.: Наука. С. 114–142.
- Татаринов Л.П., 1974а. Териодонты СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 143. М.: Наука. 240 с.
- Татаринов Л.П., 1974б. Находка болозавров в нижней перми СССР. Палеонтол. журн., № 2. С. 144–146.

- Татаринов Л.П., 1976. Морфологическая эволюция териодонтов и общие вопросы филогенетики. М.: Наука. 258 с.
- Татаринов Л.П., 1977. Новый горгонопс из верхнепермских отложений Вологодской области. Палеонтол. журн., № 2. С. 97–104.
- Татаринов Л.П., 1987. Новый примитивный цинодонт из верхней перми южного Приуралья. Палеонтол. журн., № 3. С. 110–114.
- Татаринов Л.П., 1993. О признаках кистеперых рыб в строении головы верхнепермского тероцефала *Hexasypnodon purlinensis* (Reptilia, Theriodontia). Докл. РАН, т. 332, № 1. С. 124–126.
- Татаринов Л.П., 1994. О сохранении у териодонтов рудиментов рострального тубулярного комплекса кистеперых рыб и о возможном развитии у отдельных их представителей электрорецепторных систем. Докл. РАН, т. 338, № 2. С. 278–281.
- Татаринов Л. П., 1995. Новый тероцефал *Viatkosuchus sumini* из верхней перми Котельнича Кировской обл. Палеонтол. журн., № 1. С. 58–70.
- Татаринов Л.П., 1997. Новый скалопозавр (Reptilia, Theriodontia) с необычной сенсорной системой из верхней перми Кировской области. Палеонтол. журн., № 6. С. 88–95.
- Татаринов Л.П., 1998. Новые данные о *Scalopognathus multituberculatus*, териодонте из нижнего триаса бассейна Печоры (Республика Коми) и таксономический статус скалопозавров. Палеонтол. журн., № 1. С. 67–75.
- Татаринов Л.П., 1999а. Носовая полость, максиллярная сенсорная система и некоторые особенности головного мозга иктидозухоидей (Reptilia, Theriodontia). Палеонтол. журн., № 1. С. 101–113.
- Татаринов Л.П., 1999б. Первый скалопозаврид (Reptilia, Theriodontia) из ископаемой фауны России (Верхняя пермь, Кировская область). Палеонтол. журн., № 3. С. 67–78.
- Татаринов Л.П., 1999в. Новые териодонты (Reptilia) из позднепермской фауны Котельнича Кировской области. Палеонтол. журн., № 5. С. 76–82.
- Татаринов Л.П., 1999г. Новый эотитанозух (Reptilia, Therapsida) из казанского яруса (верхняя пермь) Удмуртии. Палеонтол. журн., № 6. С. 57–63.
- Татаринов Л.П., 2000. Новый горгонопс (Reptilia, Theriodontia) из верхней перми Вологодской области. Палеонтол. журн., № 1. С. 70–78.
- Татаринов Л.П., Еремина И.В., 1975. Новые данные по морфологии эннатозавра. Палеонтол. журн., № 4. С. 91–97.
- Твердохлебов В.П., 1989. Анализ условий захоронения остатков позвоночных в аридных областях. 2.2. Методологический аспект. Генетические типы континентальных отложений аридных и семиаридных зон и тафономические особенности связанных с ними местонахождений остатков тетрапод. В: Теория и опыт тафономии. Саратов: Изд-во СГУ. С. 66–73.

- Твердохлебова Г.И., 1967. Об остатках рода *Chroniosuchus* из перми Оренбургского Приуралья. Изв. Высш. уч. заведений. Геология и разведка, № 9. С. 31–35.
- Твердохлебова Г.И., 1968. О родах *Chroniosuchus* и *Jugosuchus* из верхнетатарских отложений СССР. В: Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука. С. 11–15.
- Твердохлебова Г.И., 1976. Каталог местонахождений тетрапод верхней перми Южного Приуралья и юго-востока Русской Платформы. Саратов: Изд-во СГУ. 88 с.
- Твердохлебова Г.И., Ивахненко М.Ф., 1984. Никтеролетеры из пермских отложений Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 3. С. 98–111.
- Твердохлебова Г.И., Ивахненко М.Ф., 1994. Новые тетраподы из татарского яруса Восточной Европы. Палеонтол. журн., № 2. С. 122–126.
- Твердохлебова Г.И., Твердохлебов В.П., Чудинов П.К., 1989. Основные тафономические типы местонахождений тетрапод верхней перми востока Европейской части СССР. В: Теория и опыт тафономии. Саратов: Изд-во СГУ. С. 73–82.
- Форш Н.Н., Кириков В.П., 1985. Средне-позднепалеозойский этап. Регрессивная стадия. В: Геологическое строение СССР и закономерность размещения полезных ископаемых. Т.1. Русская платформа. Л.: Недра. С. 124–134.
- Форш Н.Н., Кириков В.П., Мораховская Е.Д., 1985. Средне-позднепалеозойский этап. Эмерсивная стадия. В: Геологическое строение СССР и закономерность размещения полезных ископаемых. Т.1. Русская платформа. Л.: Недра. С. 134–136.
- Чудинов П.К., 1957. Котилозавры из верхнепермских красноцветных отложений Приуралья. В: Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 68. М.: Изд-во АН СССР. С. 19–87.
- Чудинов П.К., 1968. О строении кожных покровов зверообразных пресмыкающихся. Докл. АН СССР, т. 179, № 1. С. 207–210.
- Чудинов П.К., 1969. О стратиграфическом распределении пермских позвоночных на востоке Европейской части СССР. Вопр. геол. Южного Урала и Поволжья, вып. 6, ч. 1. С. 96–105.
- Чудинов П.К., 1970. О кожном покрове терапсид. В: Материалы по эволюции наземных позвоночных. М.: Наука. С. 45–50.
- Чудинов П.К., 1983. Ранние терапсиды. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 202. М.: Наука. 230 с.
- Чудинов П.К., 1987. Наземные позвоночные и ярусное деление верхней перми. В: Материалы по геологии востока Русской платформы. М.: Наука. С. 54–73.
- Чудинов П.К., Очев В.Г., 1975. Основные этапы в развитии пермских и триасовых наземных позвоночных и проблемы межконтинен-

тальных корреляций. В: Этапы в развитии органического мира. М.: Изд-во АН СССР. С.81–89.

- Шенников А.П., 1964. Введение в геоботанику. Л.: Изд-во ЛГУ. 447 с.
- Шишкин М.А., 1973. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 137. М.: Наука. 257 с.
- Шишкин М.А., 1987. Эволюция древних амфибий. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 225. М.: Наука. 142 с.
- Шишкин М.А., 2000. Эволюция шейных позвонков у темноспондильных амфибий и дифференциация ранних тетрапод. Палеонтол. журн., № 5. С. 62–74.
- Шишкин М.А., Новиков И.В., 1992. Реликтовые антракозавры в раннем мезозое Восточной Европы. Докл. РАН, т. 325, № 4. С. 829–832.
- Эйхвальд Е. Д., 1861. Палеонтология России. Т. 1. Древний период. С.–Петербург. 521 с.
- Amalitzky V.P., 1922. Diagnoses of the new forms of vertebrates and plants from the Upper Permian of North Dvina. Изв. РАН, вып. 6, т. 25, № 1. С. 1–12.
- Barghusen H.R., 1973. The adductor jaw musculature of *Dimetrodon* (Reptilia, Pelycosauria). *J. Paleontol.*, vol. 47, № 5. P. 823–834.
- Barghusen H.R., 1975. A review of fighting adaptations in dinocephalians (Reptilia, Therapsida). *Paleobiology*, vol. 1, № 3. P. 295–311.
- Berman D.S., Henrici A.C., Sumida S.S., Martens Th., 2000. Redescription of *Seymouria sajuanensis* (Seymouriamorpha) from the Lower Permian of Germany based on complete mature specimens with a discussion of Paleoeology of the Bromacker Locality assemblage. *J. Vertebr. Paleontol.*, vol. 20, № 2. P. 253–268.
- Bjerring H.C., 1995. The Parietal Problem: How to Cut This Gordian Knot? *Acta Zool.*, vol. 78, № 3. P.193–203.
- Bolt J.R., 1974. Osteology, Function and Evolution of the Trematopsid (Amphibia: Labyrinthodontia) nasal region. *Fieldiana: Geol.*, vol. 33, № 2. P.11–30.
- Bolt J.R., 1980. New tetrapods with bicuspid teeth from the Fort Sill Locality (Lower Permian, Oklahoma). *N. Jahrb. Geol. Palaontol. Monatsh.*, № 8. S. 449–459.
- Bolt J.R., 1985. Evolution of the amphibian tympanic ear and the origin of frogs. *Biol. J. Linnean Soc.*, № 24. P. 83–99.
- Boonstra L.D., 1963. Early dichotomes in the Therapsida. *South Afr. J. Sci.*, vol. 59, № 5. P. 176–195.
- Boy J.A., 1978. Die Tetrapodenfauna (Amphibia, Reptilia) des saarpfalzischen Rotliegenden (Unter-Perm; SW-Deutschland). 1. *Branchiosaurus*. *Mainzer Geowiss. Mitteil.*, № 7. S. 27–76.

- Boy J.A., 1993. Über einige Vertreter der Eryopoiden (Amphibia: Temnospondyli) aus dem europäischen Rotliegend (? höchsten Karbon-Perm). 4. *Cheliderpeton latirostre*. *Palaontol. Ztschr.*, vol. 67, № 1/2. S. 123–143.
- Brink A.S., 1955. On *Nanoparia Broom*. *Paleontol. Africana*, vol. 3. P. 57–63.
- Brink A.S., 1958. Notes on some Whaitsiids and Moschorhinids. *Paleontol. Africana*, vol. 6. P. 23–49.
- Brink A.S., 1986. Illustrated bibliographical catalogue of the Synapsids (1). Repts of the South African Geology Survey Pretoria, vol. 10, № 1. Pp. var.
- Brink A.S., 1988. Illustrated bibliographical catalogue of the Synapsids (2). Repts of the South African Geology Survey Pretoria, vol. 10, № 2. Pp. var.
- Broom R.L., 1913. On the South African pseudosuchian *Euparkeria* and allied genera. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 3. P. 619–633.
- Broom R.L., 1932. The mammal-like reptiles of South Africa and the origin of mammals. London: Witherby, 376 p.
- Bystrow A.P., 1938. *Dvinosaurus* als neotenische Form der Stegocephalen. *Acta Zool.*, vol. 19. P. 209–295.
- Bystrow A.P., 1944. *Kotlassia prima* Amalitzky. *Bull. Geol. Soc. America*, vol. 55. P. 379–416.
- Bystrow A.P., 1947. Hydrophilous and Xerophilous Labyrinthodonts. *Acta Zool.*, vol. 28. P.137–164.
- Carroll R.L., 1969. Problems of the origin of reptiles. *Biol. Revs Cambridge Phil. Soc.*, vol. 44. P. 393–431.
- Carroll R.L., 1972. *Gephirostegida. Solenodonsauridae*. *Encyclopedia of Palaeontology. Batrachosauria (Anthracosauria)*. In: *Encyclopedia of Paleoherpétology*, pt 5 B. Stuttgart-Portland: Fischer Verl. P. 1–20.
- Carroll R.L., 1988. *Vertebrate Paleontology and Evolution*. N.-Y.: Freeman and Co. 698 p.
- Charig A.J., Krebs B., Suess H.D., Westphall F., 1976. *Thecodontia*. In: *Handbuch der Paläoherpétologie*, pt 13. Stuttgart-Portland: Fischer Verl. 137 p.
- Cheng Zh., Ji Sh., 1996. First Record of a primitive anteosaurid *Dinocephalian* from the Upper Permian of Gansu, China. *Vertebr. PalAsiatica*, vol. 34, № 2. P. 124–134.
- Colbert E.H., 1946. *Hypsognathus*, a Triassic reptile from New Jersey. *Bull. Amer. Museum Natur. History*, vol. 86, № 5. P. 229–274.
- Colbert E.H., 1948. The mammal-like reptile *Lycaenops*. *Bull. Amer. Museum Natur. History*, vol. 89, № 6. P. 353–404.
- Crompton A.W., Hotton N.III., 1967. Functional anatomy of masticatory apparatus of two dicynodonts (Reptilia, Therapsida). *Postilla Peabody Museum*, vol. 109. P. 1–51.

- Currie Ph. J., 1977. A new Haptodontine Sphenacodont (Reptilia: Pelycosauria) from the upper Pennsylvanian of North America. *J. Paleontol.*, vol. 51, № 5. P. 927–942.
- De Fauw Sh. L., 1989. Temnospondyl Amphibians: A new perspective on the Lost Phases in the Evolution of the Labyrinthodontia. *Michigan academic*, vol. 23. P. 7–32.
- Debraga M., Reisz R.R., 1996. The early permian reptile *Acleistorhinus pteroticus* and its phylogenetic position. *J. Vertebr. Paleontol.*, vol. 16, № 3. P. 384–395.
- DiMichele W.A., Hook R.W., 1999. Paleozoic Terrestrial Ecosystem. In: *Terrestrial Ecosystems through Time. Evolutionary Paleogeology of Terrestrial Plants and Animals*. N.-Y. P. 205–325.
- Efremov I.A., 1932. Permischen Labyrinthonten des fruheren Gouvernements Wjatka. In: *Über die Labyrinthonten der UdSSR*. Тр. Палеозоол. ин-та АН, т. 2. М.: Изд-во РАН. С. 117–164.
- Efremov I.A., 1940a. Die Mesen-Fauna der permischen Reptilien. *N. Jahrb. Mineral., Geol. Palaontol., Beil.- Bd 84, Abt. B*. S. 379–466.
- Efremov I.A., 1940b. *Ulemosaurus svijagensis* Riab. – permischen Deinocephalia von USSR. *Nova Acta Leopoldiana*, Bd 9, № 59. S. 155–205.
- Efremov I.A., 1940c. Kurze Übersicht über die Formen der Perm- und Trias-Tetrapoden-Fauna der UdSSR. *Zbl. Mineral, Geol u. Palaontol., Abt. B*, № 12. S. 372–383.
- Eichwald E.D., 1846. *Geognosie Russlands*. СПб. 860 p.
- Eichwald E.D., 1848a. Über die Saurier des Kupferführenden Zechsteins Russlands. *Bull. Soci. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 21, № 3. P. 141–150.
- Eichwald E.D., 1848b. On *Zygosaurus lucius* from the Permian of Russia. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 21, № 3. P. 159.
- Eichwald E.D., 1860. *Lethaea Rossica ou Paleontologie de la Russie*. Vol. 1. Ancienne periode. Stuttgart. 1657 p.
- Ewer R.F., 1965. The anatomy of the thecodont reptile *Euparkeria capensis* Broom. *Phil. Trans. Roy. Soc. London, sect. B*, vol. 248. P.379–435.
- Findlay G.H., 1970. Skin structure of small pareiasaurs. With comments on their taxonomy in the Cistecephalus zone. *Paleontol. Africana*, vol. 13. P. 15–23.
- Fischer von Waldheim G., 1841. Notice sur le *Rhopalodon*, nouveau genre de Sauriens fossiles du versant occidental de l' Oural. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 14, № 3. P. 460–464.
- Fischer von Waldheim G., 1842. Zweiter Nachtrag zu den von Hr'n Major von Qualen am westlichen Abhange des Urals gesammelten Versteinerungen. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 15, № 2. P. 462.

- King G.M., 1988. Anomodontia. Handbuch der Paläoherpetologie, teil 17. Stuttgart: Fischer Verl. 175 p.
- King G.M., Oelofsen B.W., Rubidge B.S., 1989. The evolution of the dicynodont feeding system. Zool. J. Linnean Soc., vol. 26. P. 185–211.
- Klembara J., 1994. Electroreceptors in the lower Permian tetrapod *Discosauriscus austriacus*. Palaeontology, vol. 37, pt 3. S. 609–626.
- Kurkin A.A., 2000. New Dicynodonts from the Upper Permian of the Vyatka Basin. Paleontol. J., vol. 34, suppl. 2. P. 203–210.
- Kutorga S.S., 1838. Beitrag zur Kenntnis der organischen Überreste des Kupfersandsteins am Westlichen Abhänge des Urals. St.-Petersburg. 38 S.
- Laurin M., Reisz R.R., 1995. A reevaluation of early amniote phylogeny. Zool. J. Linnean Soc., vol. 113. P. 165–223.
- Li J.-L., Cheng Z.-W., 1995. The first discovery of *Bolosaurus* from Upper Permian of China. Vertebr. Palasiatica, vol. 33, № 3. P. 17–23.
- Li J.-L., Cheng Zh.-W., 1999. New anthracosaurs and temnospondyl amphibians from Gansu, China – the fifth Report on Late Permian Dashankou lower Tetrapod fauna. Vertebr. Palasiatica, vol. 37, № 3. P. 242–347.
- Meyer H., 1857. Über fossile Saurier-Knochen des Orenburgischen Gouvernements. N. Jahrb. Mineral., Geol. u. Palaontol., vol. 1. S. 539–543.
- Meyer H., 1866. Reptilien aus dem Kupfer-Sandstein der Westuralischen Gouvernement Orenburg. Palaeontographica, Bd 15. S. 97–130.
- Newton E.T., 1893. On some new Reptiles from the Elgin Sandstones. Phil. Trans. Roy. Soc. London, ser. B, vol. 184, № 1. P. 431–503.
- Nopcsa F., 1928. On some fossil reptiles from the copper-bearing Permian strata of Russia. Geologia Hungarica, ser. paleontol., t. 1, № 1. P. 12–20.
- Nopcsa F., 1933. On the biology of the theromorphous reptile *Euchambersia*. Ann. a. Mag. Natur. History, vol. 12, № 10. P.125–126.
- Novikov J.V., Shishkin A.M., Golubev V.K., 2000. Permian and Triassic anthracosaurs from Eastern Europe. In: The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia. Cambridge: Univer. Press. P. 60–70.
- Olson E.C., 1952. The evolution of a Permian vertebrate chronofauna. Evolution, vol. 6, № 2. P. 181–196.
- Olson E.C., 1955. Evolution of Permian Reptilian fauna. Fieldiana: Geol., vol. 37, № 1. P. 385–401.
- Olson E.C., 1957. Catalogue of localities of Permian and Triassic terrestrial vertebrates of the territories of the USSR. J. Geol., vol. 65, № 2. P. 196–226.
- Olson E.C., 1962. Late Permian terrestrial vertebrates U. S. A. and U. S. S. R. Trans. Amer. Phil. Soc., vol. 52, pt 2, № 5. 224 p.

- Olson E.C., 1968. The family Caseidae. *Fieldiana: Geol.*, vol. 17, № 3. P. 225–331.
- Olson E.C., 1976. The exploitation of land by early tetrapods. In: *Morphology and biology of reptiles*. L., N.-Y.: Academic Press. P. 1–30.
- Olson E.C., 1983. Coevolution or coadaptation? Permian carboniferous vertebrate chronofauna. In: *Coevolution*. L., N.-Y.: Academic Press. P. 307–338.
- Osmolska H., 1985. Antorbital fenestra of archosaurs and its suggested function. *Fortschr. Zool.*, Bd 30. S.159–162.
- Panchen A.L., Walker A.D., 1961. British Coal Measure labyrinthodont localities. *Ann. a. Mag. Natur. History*, vol. 13, № 3. P. 321–332.
- Parrington F.R., 1955. On the cranial anatomy of some gorgonopsids and the synapsid middle ear. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 125, № 1. P. 1–40.
- Qualen W., 1840. Geognostische Beiträge zur Kenntnis des Gebirgs-Formationen des westlichen Ural's, insbesondere von der Umgebungen des Flusses Dioma, bis zu den Ufer des westlichen Iks in Orenburgischen Gouvernement. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 13, № 4. S. 391.
- Qualen W., 1844. Kupfererze des Orenburgischen Gouvernements. *Verhandl. Russ. Kaiser. Mineral. Ges. St.-Petersburg*, Bd 3. S. 31–61.
- Qualen W., 1845. Über einen im Kupfersandsteine des westuralischen Formation entdeckten Saurier-Kopf, zusammen in einem Stücke mit dem Wedel einer kryptogamischen fossilen Pflanze. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 18, № 3. S. 389–539.
- Qualen W., 1847. Beiträge und Ergänzungen zu den geologischen Verhältnissen des Orenburgischen Gouvernements und der westlichen Uralseite insbesondere über Saurier-Reste in westuralisches Kupfersandsteine und im Bergka. *Bull. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, t. 20, № 3. S. 389–539.
- Reisz R.R., 1986. Pelycosauria. In: *Encyclopedia of Paleoherpetology*. Pt 17A. Stuttgart - N.- Y.: Fischer Verl. 102 p.
- Reisz R.R., Laurin M., 1991. Owenetta and the origin of turtles. *Nature*, vol. 349, № 6307. P. 324–326.
- Ricqlès A. de, Bolt J. R., 1983. Jaw Growth and Tooth Replacement in Captorhinus aguti (Reptilia, Captorhinomorpha): A morphological and histological analysis. *J. Vertebr. Paleontol.*, vol. 3, № 1. P. 7–24.
- Rieth A., 1932. Schadelstacheln als Grabwerkzeuge bei fossilen Reptilien. *Palaontol. Z.*, Bd 14, № 1. S. 182–193.
- Romer A.S., 1947. Review of the Labyrinthodontia. *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard College*, vol. 99, № 1. 368 p.
- Romer A.S., 1966. *Vertebrate Paleontology*. Chicago: Univ. Chicago Press. 468 p.
- Romer A.S., Price L., 1940. Review of the Pelycosauria. *Spec. Papers Geol. Soc. America*, № 28. 538 p.
- Rubidge B.S., 1991. A new primitive Dinocephalien mammal-like Reptile from the Permian of South Africa. *Palaeontology*, vol. 34, pt 3. P. 547–559.

- Rubidge B.S., 1994. Australosyodon, the first primitive Anteosaurid Dinocephalian from the upper Permian of Gondwana. *Paleontology*, vol. 55, pt 3. P. 579–594.
- Rubidge B.S. (Ed.), 1995. *Biostratigraphy of the Beaufort Group (Karoo Supergroup)*. Biostratigraphic, ser. 1. Witwatersrand: Price Inst. Palaeontol. Press. 46 p.
- Rubidge B.S., Hopson J.A., 1990. A new Anomodont Therapsid from South Africa and its bearing on the ancestry of Dicynodontia. *South African J. Sci.*, vol. 86, № 1. P. 43–45.
- Rybczynski N., 2000. Cranial anatomy and phylogenetic position of *Suminia getmanovi*, a basal anomodont (Amniota: Therapsida) from the Late Permian of Eastern Europe. *Zool. J. Linnean Soc.*, vol. 130. P. 320–373.
- Save-Soderbergh G., 1934. Some points of view concerning the evolution of the vertebrates, and the classification of this group. *Arkiv Zool.*, Ser. A, Bd 26. S. 1–20.
- Seeley H.G., 1887. On *Pareiasaurus bombidens* (Owen) and the significance of its affinities to amphibians, reptiles and mammals. *Proc. Roy. Soc. London*, vol. 42. P. 337–342.
- Seeley H.G., 1888. Researches on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. VI: On the Anomodont Reptilia and their allies. *Proc. Roy. Soc. London*, vol. 44. P. 383.
- Seeley H.G., 1894. Research on the structure, organisation and classification of the fossil Reptilia. 8. Further evidence of the Skeleton in *Deuterosaurus* and *Rhopalodon* from the Permian of Russia. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, vol. 185. P. 663–717.
- Seeley H.G., 1908. The armour of the extinct reptile of the genus *Pareiasaurus*. *Proc. Zool. Soc. London*, vol. 24. P. 605–610.
- Sennikov A.G., 1996. Evolution of the Permian and Triassic tetrapod communities of Eastern Europe. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, vol. 120. P. 331–351.
- Shishkin A.M., Novikov J.V., Gubin Yu.M., 2000. Permian and Triassic temnospondyls from Russia. In: *The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia*. Cambridge: Univ. Press. P. 35–59.
- Sigogneau D., 1968. On the classification of the Gorgonopsia. *Paleontol. Africana*, vol. 13. P. 33–46.
- Sigogneau D., 1970. *Revision systematique des Gorgonopsiens Sud-Africains*. Paris: C.N.R.S. 417 p.
- Sigogneau D., Thudinov P.K., 1972. Reflections on some Russian Eotheriodonts (Reptilia, Synapsida, Therapsida). *Palaeovertebrata*, vol. 85, pt 3. P. 79–109.
- Sushkin P.P., 1925. On the representatives of the seymouriamorpha supposed primitive reptiles from the Upper Permian of Russia, and on their phylogenetic relations. *Boston Soc. Natur. History*, vol. 5. P. 179–181.

- Sushkin P.P., 1926. Notes on the pre-Jurassic Tetrapods from Russia. III. On Seymouriamorphae from the Upper Permian of North Dvina. *Palaeontol. Hungarica*, vol. 1. P. 323-344.
- Tatarinov L.P., 1972. Seymouriamorphen aus der Fauna der UdSSR. In: *Handbuch der Palaoherpetologie*, tl 5B. Stuttgart: Fischer Verl. S. 70-80.
- Tatarinov L.P., 1995. A new ictidosuchid *Karenites ornamentatus* from the Upper Permian of the Kotelnich locality in the Kirov region. *Russ. J. Herpetol.*, vol. 2, № 1. P. 18-33.
- Tatarinov L.P., 2000. New Material on Scaloposaurians (Reptilia, Theriodontia) from the Upper Permian of the Kotelnich Locality, Kirov Region. *Paleontol. J.*, vol. 34, suppl. 2. P. 187-202.
- Trautschold H., 1884. Die Reste permischen Reptilien des Palaeontologischen Kabinetts der Universitat Kazan. *Nouv. Mem. Soc. Imper. Naturalist. Moscou*, vol. 15. 39 S.
- Twelvetrees W.H., 1880. On a new theriodont reptile (*Clorhizodon orenburgensis* Twelvetrees) from the Upper Permian Cupferous sandstone of Kargalinsk, near Orenburg in South-Eastern Russia. *Quart. J. Geol. Soc. London*, t. 12, vol. 36, pt 3, № 143. P. 540-543.
- Watson D.M.S., 1919. The structure, evolution, and origin of the Amphibia. The "orders" Rhachitomi and Stereospondyli. *Phil. Trans. Roy. Soc. London*, ser. B, vol. 209. P. 1-95.
- Watson D.M.S., 1954. On *Bolosaurus* and the Origin and Classification of Reptiles. *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, vol. 111, № 9. 449 p.
- Weigelt J., 1930. Über die vermutliche Nahrung von *Protosaurus* und über einen Körperlichen erhaltenen Fruchstang von *Archaeopodocarpus germanicus* ant. *Leopoldina*, Bd 6. S. 269-280.
- Werneburg R., 1987. Schadelrest eines sehr grosswuchsigem Eryopiden (Amphibia) aus den Unterrotliegenden (Unterperm) des Thüringer Waldes. *Veroff. Naturhist. Museum Schleusingen*, Bd 2. S. 52-56.
- White T.E., 1939. Osteology of *Seymouria baylorensis* Broili. *Bull. Museum Compar. Zool. Harvard Coll.*, vol. 85, № 5. P. 325-409.
- Williston S.W., 1918. *Cacops*, *Desmospondylus*: new genera of Permian Vertebrates. *Bull. Geol. Soc. America*, vol. 21. P. 249-284.
- Young C.-C., 1979. A new Late Permian fauna from Jiyuan, Honan. *Vertebr. Palasiatica*, vol. 17, № 2. P. 99-113.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
<i>Глава 1. ПАЛЕОГЕОГРАФИЯ РЕГИОНА В ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ТЕТРАПОД</i>	6
<i>Глава 2. ИСТОРИЧЕСКИЙ ОЧЕРК</i>	16
<i>Глава 3. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ КАТАЛОГ ТЕТРАПОД ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА</i>	27
<i>Глава 4. ОРИКТОКОМПЛЕКСЫ ТЕТРАПОД</i>	132
<i>Глава 5. ЭКОБИОМОРФЫ ТЕТРАПОД И ФАУНИСТИЧЕСКИЕ КОМПЛЕКСЫ</i>	144
<i>Глава 6. ЭТАПЫ РАЗВИТИЯ ФАУН ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО ПЛАККАТА</i>	163
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	179
ЛИТЕРАТУРА	183

Ивахненко Михаил Федосеевич

**Тетраподы Восточно-Европейского плакката - позднепалеозойского
территориально-природного комплекса**

Ответственный редактор Новиков И.В.

Художник Ивахненко М.Ф.

Компьютерная верстка Емельянова М.К.

Ответственный за выпуск Николасва Ю. В.

Научное издание

Формат 70x100 1/16. Гарнитура «Times New Roman». Печать офсетная. Бумага ВХИ. Усл.печ.л.12.

Уч.-изд.л.10. Тираж 1000 экз.

Отпечатано в ООО «Тнпография «Книга». Заказ №1065

Пермь, 614045, ул. Коммунистическая, 57