

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

На правах рукописи
УДК 567.95:551.73 (470.57)

ГОЛУБЕВ
Валерий Константинович

**ПЕРМСКИЕ ХРОНИОЗУХИИ
И БИОСТРАТИГРАФИЯ
ВЕРХНЕТАТАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ
ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ
ПО НАЗЕМНЫМ ПОЗВОНОЧНЫМ**

04.00.09 Палеонтология и стратиграфия

А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
кандидата геолого-минералогических наук

Москва, 1997

Работа выполнена в Палеонтологическом институте Российской Академии наук

Научный руководитель - доктор биологических наук, с.н.с
Ивахненко М.Ф.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, с.н.с.
Шишкин М.А.

доктор геолого-минералогических наук,
проф. Лозовский В.Р.

Ведущая организация: Московский Государственный Университет
им. М.В. Ломоносова, кафедра палеонтологии

Защита состоится "21" мая 1997 года в 14⁰⁰ час.
на заседании диссертационного совета Д.002.47.01 при Палеонтологическом институте РАН (Москва, Профсоюзная ул., 123)

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Ленинский пр., 33)

Автореферат разослан "....."1997 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета

Е.Л.Дмитриева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Восточная Европа - стратотипический регион пермской системы. Однако пермские отложения здесь в значительной части представлены континентальными фациями, что сильно затрудняет проведение не только межрегиональных корреляций. В отношении корреляции местных схем и сопоставления многих разрезов здесь также существует еще много нерешенных вопросов. В верхних горизонтах перми Восточной Европы (казанский и татарский ярусы) относительно широко распространены остатки наземных позвоночных. Эта группа пермских животных характеризуется большим таксономическим разнообразием и быстрыми темпами эволюции. Остатки тетрапод морфологически очень разнообразны и достаточно диагностичны. Все это определяет повышенный стратиграфический интерес к данной группе, тем более, что наземные позвоночные являются основой существующих стратиграфических схем вышележащих триасовых континентальных отложений. Попытки расчленения и корреляции верхней перми по тетраподам предпринимались неоднократно (Ефремов, 1952; Игнатъев, 1962; Твердохлебова, 1975; Чудинов, 1987; Hartmann-Weinberg, 1937), однако детальная стратиграфическая схема не была разработана.

Одним из наиболее характерных элементов позднетатарской фауны тетрапод являются хронизухии, своеобразная группа реликтовых антракозавров. Их остатки известны из более чем 75% местонахождений данного возраста. Высокие темпы эволюции хронизухий, хорошая диагностичность и широкое распространение их остатков свидетельствуют о большом стратиграфическом значении этой группы. Однако, в целом хронизухии еще недостаточно изучены. Этой группе посвящено не более десятка большей частью описательных работ, из которых последняя появилась семнадцать лет назад (Ивахненко, Твердохлебова, 1980). За эти годы в результате полевых исследований был накоплен обильный коллекционный материал по верхнепермским и триасовым хронизухиям из разных районов Восточной Европы. Изучению и ревизии материала по пермским хронизухиям и посвящена предлагаемая работа.

Цель и задачи исследования. Целью настоящей работы являлись ревизия верхнетатарских хронизухий и разработка детальной провинциальной биостратиграфической схемы по наземным позвоночным. Для достижения этой цели были поставлены и решались следующие задачи: 1) изучение морфологии хронизухий и выявление системати-

чески значимых признаков; 2) ревизия подотряда Chroniosuchia; 3) выявление особенностей эволюции хрониюзухий; 4) уточнение этапов развития позднеатарской фауны тетрапод, ревизия схемы фаунистических комплексов; 5) изучение разрезов верхнеатарских отложений и распространения в них остатков тетрапод; 6) сопоставление филоценогенетической и стратиграфической последовательностей позднеатарских фаунистических комплексов наземных позвоночных.

Научная новизна. Проведена ревизия подотряда Chroniosuchia, в ходе которой описано три новых рода и три новых вида. Составлены диагнозы всех таксонов видового, родового и семейственного ранга. Установлены тенденции эволюции хрониюзухид, реконструированы их филогенетические отношения. Уточнен систематический состав позднеатарских фаунистических комплексов наземных позвоночных, дана подробная их характеристика. Выявлены основные события в истории развития татарской фауны тетрапод. Впервые для верхнеатарских отложений Восточно-Европейской платформы разработана детальная зональная биостратиграфическая схема. В верхнеатарских отложениях выделено четыре провинциальные зоны: зона *Deltavjatia vjatkensis* (нижняя часть северодвинского горизонта), зона *Proelginia permiana* (верхняя часть северодвинского горизонта), зона *Scutosaurus karpinskii* (нижняя часть вятского горизонта) и зона *Archosaurus rossicus* (верхняя часть вятского горизонта). На основании данных по хрониюзухиям выделены две подзоны в составе зоны *Proelginia permiana* (подзона *Chroniosaurus dongusensis* и подзона *Chroniosaurus levis*) и две подзоны в составе зоны *Scutosaurus karpinskii* (подзона *Jarilinus mirabilis* и подзона *Chroniosuchus paradoxus*).

Практическое значение. Высокие темпы эволюции позднеатарских наземных позвоночных, и хрониюзухий, в частности, широкое распространение их остатков в верхнеатарских отложениях позволяют использовать их в биостратиграфических целях. В результате изучения позднеатарских тетрапод Восточной Европы выделены руководящие комплексы для дробных стратиграфических подразделений. Разработанный методический подход к изучению разрозненных панцирных щитков, наиболее часто встречаемых остатков хрониюзухий, а также выявленные особенности эволюции этой части скелета позволяет более объективно проводить диагностику видов хрониюзухий по изолированным остаткам, оценивать их эволюционный уровень, а на основе последнего определять относительный возраст вмещающих отложений с высокой стратиграфической точностью.

Апробация работы. В процессе подготовки работы ее результаты

докладывались на всероссийском совещании "Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии" (Москва, 1992); на заседании секции верхней перми и триаса РМСК (Нижний Новгород, 1992); на VII палинологической конференции (Саратов, 1993); на конференции молодых ученых при Московском университете (Москва, 1994); на XXXV конференции молодых палеонтологов секции палеонтологии Московского общества испытателей природы (Москва, 1995); на заседании секции верхней перми и триаса РМСК (Москва, 1995); на международном симпозиуме "Эволюция экосистем" (Москва, 1995); на всероссийском совещании "Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии" (Москва, 1995); на заседании секции палеонтологии Московского общества испытателей природы, посвященной проблемам стратиграфии континентальных отложений перми и триаса (Москва, 1996). По теме диссертации опубликовано двенадцать работ и три находятся в печати.

Материал. Материалом исследования послужили коллекции по хронизоухиям, хранящиеся в ПИН РАН. Основную часть материала составляют сборы отдельных исследователей и экспедиций, начиная с начала этого века: В.П. Амалицкого, А.П. Гартман-Вейнберг, Б.П. Вьюшкова, Н.Н. Каландадзе, Ю.М. Губина, Д.Л. Сумина, А.Ю. Хлюпина, Н.А. Пахтусовой, А.Н. Орлова, М.П. Арефьева, В.Л. Машина и др., а также личные сборы автора с р. Сухона. Г.И. Твердохлебовой были любезно переданы для изучения в ПИН РАН коллекции остатков хронизоухий и других наземных позвоночных, собранные сотрудниками Саратовского государственного университета и НИИ Геологии при СГУ начиная с 1960-х гг.

Объем работы. Диссертация состоит из следующих разделов: Введение. Список материалов. Глава 1. История изучения хронизоухий. Глава 2. Морфология и принципы систематики хронизоухий. Глава 3. Систематическая часть. Глава 4. Фаунистические комплексы пермских наземных позвоночных. Глава 5. Стратиграфическое распространение остатков позднеатарских тетрапод. Глава 6. Зональная биостратиграфическая схема верхнетатарских отложений по тетраподам. Заключение. Список литературы. Приложение ("Каталог местонахождений остатков позднеатарских наземных позвоночных Восточной Европы", "Описание разрезов верхнетатарского подъяруса р. Сухона и Мал. Сев. Двина"). Объем работы 184 страниц машинописного текста, 47 рисунков и 6 фототаблиц. Список литературы включает 165 наименования, из них 34 на иностранных языках.

Основные защищаемые положения.

1. Ревизованная система хронизухий.
2. Стратиграфическое обоснование филоценогенетической последовательности пермских фаунистических тетраподных комплексов М.Ф. Ивахненко.
3. Провинциальная биостратиграфическая схема верхнетатарских отложений Восточно-Европейской платформы по наземным позвоночным.

Диссертация выполнена в лаборатории Палеонтологического института РАН под руководством заведующего лабораторией доктора биологических наук М.Ф. Ивахненко, которому автор выражает глубокую и искреннюю благодарность за постоянное внимание и всестороннюю помощь в процессе работы и подготовки диссертации. Автор сердечно признателен Ю.М. Губину, Н.Н. Каландадзе, В.Р. Лозовскому, А.С. Раутиану, Г.И. Твердохлебовой, М.Н. Шелеховой, М.А. Шишкину за ценные консультации, критические замечания и внимание к этой работе, а также за многочисленные плодотворные доброжелательные дискуссии, результатами которых являются представления автора, излагаемые в диссертации.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. История изучения хронизухий

В главе подробно излагается сложная, запутанная история формирования современных взглядов о хронизухиях как особой группе пермских реликтовых антракозавроморфных амфибий. Проблемами систематики, морфологии, гистологии, стратиграфического распространения хронизухий в разное время занимались такие исследователи как А.П. Гартман-Вейнберг, А.Н. Рябинин, Б.П. Выюшков, М.А. Шишкин, Е.Д. Конжукова, Г.И. Твердохлебова, В.Г. Борхвардт, Л.П. Татаринов, М.Ф. Ивахненко.

Первая достоверная находка остатков хронизухий (фрагмент панциря) происходит из сборов В.П. Амалицкого 1900-1916 гг. в местонахождении Соколки (р. Малая Северная Двина). Изучение этого материала привело А.П. Гартман-Вейнберг (1935) к выводу, что он принадлежит сеймуриаморфу *Kotlassia prima*. Впоследствии, вплоть до конца 1970-х гг., фрагменты панцирей хронизухий постоянно будут приписываться сеймуриаморфным парарептилиям, хотя последние в дейст-

твительности не имеют кожных окостенений.

Первые хронизоухии *Chroniosuchus paradoxus*, *Chr. mirabilis* и *Bystrowiana permira* были описаны Б.П. Вьюшковым в 1957 г. Первые две формы, описанные по черепным фрагментам, были выделены в особое сем. *Chroniosuchidae* и сближались с эмболомерными антракозаврами. *Bystrowiana*, описанная по позвонкам и панцирным щиткам, выделена в сем. *Bystrowianidae* и сближалась с котлассиоморфами (сеймуриаморфами). Значительно ранее, в 1938 г., А.Н. Рябиным по остаткам нижних челюстей с р. Мал. Сев. Двина был описан лабиринтодонт *Jugosuchus licharevi*. Однако это первоописание было опубликовано М.А. Шишкиным только в 1962 г. (Рябинин, Шишкин, 1962), тем не менее, это название в качестве *nomen nudum* попадает в различные сводки по наземным позвоночным перми Восточной Европы (Ефремов, 1941, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955; Efremov, 1940; Huene, 1956; Olson, 1957). М.А. Шишкин относит югозуха к мелозавридным, а В.Г. Очев (1966) - к ринезухидным лабиринтодонтам. Несколько позже М.А. Шишкин установит его принадлежность к хронизоухидам, что окончательно будет обосновано Г.И. Твердохлебовой (1968), включившей эту форму в состав рода *Chroniosuchus*. В 1967 г. Г.И. Твердохлебова описывает *Chroniosuchus vjuschkovi* из Завражья (р. Мал. Сев. Двина), который уже в 1968 г. рассматривается ею в качестве возможного младшего синонима *Chroniosuchus licharevi*. Несколько позже Г.И. Твердохлебова (1972) по остаткам мелких хронизоухид описывает новый род и вид *Chroniosaurus dongusensis*.

Хронизоухий обычно сближали с сеймуриаморфами (Вьюшков, 1957; Конжукова, 1964; Татаринов, 1964; Carroll, 1988; Kuhn, 1965; Tatarinov, 1972). Л.П. Татаринов (1972) противопоставил хронизоухид сеймуриаморфам, выделяя их в самостоятельный подотряд *Chroniosuchida*. Окончательное отделение хронизоухий от сеймуриаморфных парарептилий было обосновано М.Ф. Ивахненко (Ивахненко, Твердохлебова, 1980; Ивахненко, 1987).

В ревизиующей работе (Ивахненко, Твердохлебова, 1980) хронизоухиды объединяются с быстровианидами в подотряд *Chroniosuchia*, сближаемый с антракозаврами. Указывается на принадлежность всех панцирных фрагментов, описанных ранее как принадлежащие сеймуриаморфам, хронизоухиям. В составе сем. *Chroniosuchidae* рассматриваются роды *Chroniosaurus* и *Chroniosuchus*, а в сем. *Bystrowianidae* - роды *Jugosuchus* и *Bystrowiana*. Описывается три новых вида: *Chroniosuchus uralensis* Tverdochlebova, *Jugosuchus boreus* Ivachnenko и *J. hartmanni* Ivachnenko. *Chroniosuchus vjuschkovi* рассматривается как

младший синоним *Jugosuchus licharevi*.

Наличие в триасе остатков хронизухий отмечалось неоднократно (Блом, 1968; Очев В.Г. и др., 1979; Шишкин, Очев, 1967). В 1992 г. были описаны первые раннетриасовые быстровианиды *Axitectum vjuschkovi* и *A. blomi* (Шишкин, Новиков, 1992). Отмечается широкое распространение быстровианид в триасе (Новиков, 1994; Novikov, Shishkin, 1995).

В серии работ автора была проведена ревизия хронизухий и обоснованы представления о системе хронизухий, их эволюции, стратиграфическом значении, которые излагаются в защищаемой диссертации.

Глава 2. Морфология и принципы систематики хронизухий

Общая характеристика группы. Хронизухии - средних размеров животные внешне напоминающие крокодилов. Череп удлинненно-треугольной формы. Его дорсальная поверхность у хронизухий, в отличие от других антракозавров, не несет никаких следов каналов боковой линии. Крыша черепа имеет подвижный контакт со щекой. Тело относительно короткое - число предкрестцовых позвонков не превышает 25. Хорошо развитые центры позвонков в два-три раза крупнее интерцентров. Характерно наблюдаемое в той или иной степени окостенение межпозвонкового хряща. Невральная дуга у взрослых форм всегда сростается с центром позвонка. Имеется спинной панцирь, состоящий из подвижно сочлененных щитков. Щитки прямоугольной формы, за исключением самого первого щитка, который имеет форму полукруга или полуэллипса. Щитки располагаются в один ряд вдоль осевой линии тела. Их количество соответствует количеству позвонков перекрываемого участка тела. В строении щитков выделяется осевая часть, тело щитка, и латеральные горизонтальные пластины, крылья щитка. С вентральной стороны тела щитка располагается замок - сложно устроенная структура для сочленения соседних щитков. В его строении выделяются пара передних и пара задних сочленовных отростков. Вдоль медиальной линии располагается нисходящий вентральный отросток, который сростался с остистым отростком позвонка или соединялся с последним посредством связок. По степени развития крыльев выделяются узкие (крылья отсутствуют или их ширина меньше длины) и широкие (ширина крыльев равна или превышает длину) щитки.

Bystrowianidae. Позднепермские и триасовые хронизухии с длиной черепа до 20 см. Ось, перпендикулярная плоскости орбиты, направлена

дорсально. Между крышей черепа и щекой располагается узкое височное окно. Задний край щеки располагается примерно на уровне затылочных мышцелков. Скуловая кость формирует большую часть дорсального края щеки. Короткая чешуйчатая кость не имеет контакта с заглазничной. Нижний край квадратно-скуловой кости слабо изогнут вверх с направленным вниз и вперед отростком в задней части. Птеригоидные фланги хорошо выражены и резко опущены вниз. Щитки узкого типа. Их дорсальная поверхность покрыта ячеистой скульптурой. Крылья щитков, если имеются, налегают друг на друга спереди назад, в результате вдоль переднего края дорсальной поверхности крыльев располагается полоса, лишенная скульптуры - место налегания крыла предыдущего щитка. Вентральный отросток щитка занимает постеромедиальную часть вентральной поверхности тела. Его длина по осевой линии в два и более раз меньше длины всего щитка. Во фронтальном сечении он имеет форму эллипса, длинная, медиальная, ось которого в 1,5-3 раза превышает короткую. Вентральный отросток щитка всегда сростается с остистым отростком позвонка, нарастая на него сверху со всех сторон. С торцевых сторон невральная дуга несет многочисленные глубокие ямки, иногда переходящие в каналы, направленные спереди назад. Интерцентры кольцевидной или дисковидной формы.

Chroniosuchidae. Череп длиной до 50-55 см. Дорсальная поверхность покрыта пустулярной (бугорчатой: Шишкин, 1987), пектинатной (пектены - прямые или извилистые гребешки с несколькими высокими вздутиями-бугорками; пектены образуются в результате слияния оснований нескольких последовательно расположенных бугорков), кристатной (кресты - прямые или извилистые гребешки с ровным апикальным краем) или ячеистой скульптурой. На крыше черепа могут присутствовать одна или две пары хорошо выраженных скульптурных гребней. Ось, перпендикулярная плоскости орбиты, направлена дорсолатерально. На границе предчелюстных костей с дорсальной стороны сразу позади симфиза находится небольшое округлое сквозное отверстие, переходящее назад в длинную, щелевидную фонтанель. Между скуловой, предлобной, слезной и верхнечелюстной костями располагается крупное, вытянутое спереди назад преорбитальное окно. Впереди от преорбитального окна антеро-дорсальная поверхность верхнечелюстной кости, подстилающая слезную кость, представляет собой широкую и длинную площадку, покрытую мелкими параллельными друг другу и латеральному краю площадки гребешками. Данные гребешки являются местом прикрепления связок, соединявших слезную и верхнечелюстную кости и обеспечивавших определенную подвижность

рассмотренных костей относительно друг друга. Щека относительно длинная, ее задний край располагается значительно каудальнее затылочных мышцелков. Характерно отсутствие межвисочной кости. Чешуйчатая кость длинная, образует контакт с заглазничной. Нижний край квадратно-скуловой кости прямой или слабо изогнут вниз. Птеригоидные фланги располагаются почти в плоскости неба.

Осевой скелет. Спинной панцирь состоит из тридцати подвижно сочлененных, перекрывающих друг друга сзади вперед щитков. Туловищные щитки с хорошо выраженными, обычно широкими крыльями. Хвостовые щитки быстро сужаются по направлению кзади, при этом самые задние из них вообще не имеют крыльев. Дорсальная поверхность щитков покрыта пустулярной, пектинатной, кристатной или ячеистой скульптурой. Вентральный отросток имеет вид вертикальной пластины, сильно сплюсненной с боков (его длина в 8-10 раз превышает ширину), с заостренными передним и задним краями. Его длина значительно превышает длину тела щитка, поэтому передняя и задняя части отростка заметно выступают вперед и назад относительно соответствующих краев тела щитка. В сочлененном состоянии вентральные отростки соседних щитков прилегают сбоку друг к другу. Вентральный отросток у первого щитка не достигает его переднего края. В сагиттальной плоскости вентральный отросток имеет П-образную форму. Образованная в центральной части высокая вырезка служит местом, куда входит остистый отросток позвонка. Передний и задний края последнего несут глубокие борозды, в которые помещались передняя и задняя части вентрального отростка соответственно. Вентральный отросток обычно связан с остистым отростком посредством связок. У поздних хронизухид эти два элемента могут срастаться, при этом вентральный отросток оказывается вклинившимся внутрь остистого отростка. Сочленение щитков в панцире хронизухид носит весьма сложный характер, что сильно ограничивает смещения щитков относительно друг друга. Тем не менее, возможные незначительные смещения двух соседних щитков позволяет изогнуть весь панцирь в горизонтальной плоскости с углом сектора близким к прямому. Однако характер сочленения щитков полностью исключает возможность изгибать тело в вертикальной плоскости. По характеру покровного орнамента выделяются следующие типы щитков, образующие единый морфологический ряд: 1 - пустулярный (преобладающим элементом скульптуры являются бугорки); 2 - пектинатный (пустулярно-пектинатная или пектинатная скульптура, хорошо выражены два-пять продольных валикоподобных гребня); 3 - кристатный (поперечные и продольные

крысты основной элемент орнамента); 4 - ячеистый (ячеистая скульптура: ячеи правильной, изометричной, или неправильной формы).

Интерцентры у хронизухид изменяются от кольцевидной (у молодых особей) до шарообразной (у взрослых особей) формы.

Изменчивость. *А. Размерозависимая (возрастная)*. Хронизухиды - морфологически очень однообразная группа. Наблюдаемая изменчивость большинства признаков является размерозависимой. С увеличением размеров наблюдается изменение пропорций черепа. Относительный рост частей черепа у хронизухид, как и у других низших тетрапод, происходит по линейному закону. Ниже описаны основные закономерности изменения пропорций различных участков черепа с увеличением его размера. В качестве меры размера черепа рассматривается ширина посторбитального отдела его крыши: целые черепа хронизухид большая редкость, а посторбитальный отдел присутствует у большинства краниальных фрагментов. С увеличением размера происходит относительное удлинение преорбитальной части, расширение интерорбитального промежутка, расширение щек, смещение назад челюстных мышц и теменного отверстия. У *Chroniosaurus* наблюдается изменение характера покровного орнамента с размером от пустылярного к кристатному и кристатно-ячеистому. Мелкие представители *Chroniosuchus* часто характеризуются присутствием пары рельефных скульптурных гребней на теменных костях; у крупных форм данные гребни не обнаружены. Для мелких хронизухид характерны кольцевидные интерцентры и отсутствие срастания невральных дуг и тел позвонков. С увеличением размера интерцентры приобретают сначала дисковидную, а затем и двояко-выпуклую, часто шарообразную форму. Этот явление свидетельствует о прогрессивном окостенении у хронизухид межпозвоночного хряща с возрастом.

Б. Размеронезависимая изменчивость. Среди признаков, которые отличаются заметной вариабельностью не связанной с размером, можно отметить положение теменного отверстия относительно уровня заднего края орбиты, длины табулярных "рогов", положение и рельефность скульптурных гребней крыши черепа, покровный орнамент щитков. Последний признак отличается незначительным размахом вариаций, которые не превышают размера различий между рассмотренными выше основными скульптурными типами щитков и включают промежуточные формы от типичного для конкретного местонахождения морфологического типа к соседним типам. Например, если в конкретном местонахождении преобладают щитки пектинатного типа, то крайними уклоняющимися вариациями здесь будут щитки пустылярно-

пектинатного и пектинатно-кристатного типов. Щитки типичного пустулярного и кристатного, тем более ячеистого типа здесь будут отсутствовать.

В. Групповая изменчивость (таксономические различия). Признаки, которые позволяют достоверно различать хронизухид и могут быть использованы в целях систематики, немногочисленны: 1) форма туловищных щитков; 2) скульптурный тип щитков; 3) тип покровного орнамента крыши черепа; 4) наличие и характер скульптурных гребней на крыше черепа; 5) относительная величина интерорбитального промежутка (этот признак, изменяясь с размером, тем не менее позволяет уверенно отличать разные таксономические группы хронизухид); 6) размер взрослых особей. Эти признаки, проявляясь в комплексе, определяют морфотипы конкретных родов и видов, а их изменение во времени отражает направление эволюции хронизухид. В качестве признака видового ранга рассматривается характер покровного орнамента щитков панциря, отличающийся наиболее быстрыми темпами эволюции. Остальные признаки меняются значительно медленнее и рассматриваются в качестве родовых.

Общее направление морфологической эволюции хронизухид проявлялось в увеличении размеров взрослых особей, изменении покровного орнамента черепа и панцирных щитков от пустулярного к ячеистому типу, исчезновении скульптурных гребней на посторбитальной части крыши черепа, уменьшении интерорбитального промежутка, расширении спинного панциря на ранних стадиях филогенеза и начале его редукции на поздних стадиях. Известные хронизухиды выстраиваются в следующий морфологический ряд: *Suchonica vladimiri* - *Chroniosaurus dongusensis* - *Chroniosaurus levis* - *Jarilinus mirabilis* - *Chroniosuchus paradoxus* и *Chroniosuchus licharevi* - *Uralerpeton tverdochlebovae*. Этот ряд является также палеонтологическим: остатки более примитивных форм распространены в более древних отложениях, - и, вероятно, в значительной части филогенетическим (данные таксоны характеризуются плавными морфологическими переходами, известны только с территории Восточной Европы, имеют перекрывающиеся ареалы и обособлены друг от друга только временем), т.е. родственные взаимоотношения большей части известных хронизухидных таксонов определяются отношением предок-потомок. Исключение составляет *Suchonica vladimiri*, которая характеризуется общими примитивными признаками. Однако у этой формы дорсальная поверхность щитков покрыта не пустулярной, а более прогрессивной пектинатной скульптурой, что затрудняет рассматривать данный вид в качестве предково-

го для *Chroniosaurus dongusensis*. Остаются неясными также филогенетические отношения между *C. paradoxus* и *C. licharevi*, т.к. каждая из этих форм может рассматриваться как переходная от *Jarilinus mirabilis* к *Uralerpeton tverdochlebovae*.

Материал по хрониюзухидам позволяет наблюдать непрерывную эволюцию данной группы. Между известными видами хрониюзухид выделяется большое количество форм, которые обладают промежуточными морфотипами, определяющимися, главным образом, скульптурными типами щитков. Это сильно затрудняет проведение видовой диагностики переходных форм. Однако данное явление имеет большое стратиграфическое значение. Быстрый плавный направленный филогенез характера покровного орнамента панцирных щитков позволяет оценивать эволюционные уровни хрониюзухид из разных местонахождений, и на основе этого определять их относительный возраст, а, следовательно, и возраст вмещающих отложений.

Глава 3. Систематическая часть

Хрониюзухии рассматриваются в качестве подотряда внутри отряда *Anthracosauromorpha*, класс *Amphibia* (Ивахненко, Твердохлебова, 1980). В состав подотряда входят два семейства: *Chroniosuchidae* и *Bystrowianidae*. В главе приведены диагнозы семейств, а также всех родов и видов пермских хрониюзухий Восточной Европы. Защищаемый вариант системы приведен ниже.

КЛАСС AMPHIBIA

ОТРЯД ANTHRACOSAUFOMORPHA

ПОДОТРЯД CHRONIOSUCHIA

СЕМЕЙСТВО CHRONIOSUCHIDAE VJUSCHKOV, 1957

Chroniosuchus Vjuschkov, 1957

(=*Jugosuchus* Riabinin, 1962)

Chr. paradoxus Vjuschkov, 1957

(=*Chroniosuchus uralensis* Tverdochlebova, 1980)

Chr. licharevi (Riabinin, 1962)

(=*Chroniosuchus vjuschkovi* Tverdochlebova, 1967)

Chroniosaurus Tverdochlebova, 1972

Chr. dongusensis Tverdochlebova, 1972

(=*Jugosuchus boreus* Ivachnenko, 1980)

(=*Jugosuchus hartmanni* Ivachnenko, 1980)

Chr. levis Golubev (in press)

Jarilinus Golubev (in press)

J. mirabilis (Vjuschkov, 1957)

Uralerpeton Golubev (in press)

Ur. tverdochlebovae Golubev (in press)

Suchonica Golubev (in press)

S. vladimiri Golubev (in press)

СЕМЕЙСТВО BYSTROWIANIDAE VJUSCHKOV, 1957

Bystrowiana Vjuschkov, 1957

B. permira Vjuschkov, 1957

Axitectum Shishkin et Novikov, 1992

A. vjuschkovi Shishkin et Novikov, 1992

A. blomi Shishkin et Novikov, 1992

Глава 4. Фаунистические комплексы пермских наземных позвоночных

Первая схема фаунистических комплексов была разработана И.А. Ефремовым (1937, 1939), выделившим на территории Восточной Европы четыре последовательно сменявшие друг друга позднепермские тетраподные фауны. Эти фауны И.А. Ефремов рассматривает как зоны, вкладывая в них большой стратиграфический смысл. Зона I (*Rhopalodon*), зона II (*Titanophoneus*) и зона III (пеликозавровая), последовательно сменяя друг друга, характеризуют, по мнению И.А. Ефремова, кунгурский (уфимский ярус по современной схеме) и казанский ярусы. Зона IV (парейзавровая) отвечает татарскому ярусу. В дальнейшем И.А. Ефремов (1940, 1941, 1944, 1952) неоднократно пересматривал и уточнял количество зон и их стратиграфическое положение. В последнем варианте схемы (Ефремов, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955) параллельно с зонами выделяются фаунистические комплексы, отражающие экологическую дифференциацию фауны тетрапод. Последующие исследователи в своих работах отказываются от зональной схемы Ефремова, заменяя ее схемой фаунистических комплексов (Каландадзе и др., 1968; Очев, 1976; Чудинов, 1969, 1983, 1987), выделяя очерский (казанский), ишеевский (раннетатарский) и северодвинский (позднетатарский) комплексы. Очерский и ишеевский комплексы в совокупности соответствуют I-III зонам, а северодвинская - IV зоне Ефремова. Схема фаунистических комплексов была существенно дополнена и детализирована М.Ф. Ивахненко (1990, 1992, 1994, 1995, 1996). В пределах Восточной Европы было выделено шесть последовательно сменяющих друг друга фаунистических комплексов пермских тетрапод (от самого древнего к молодому): интинский, очерский (в со-

стае голюшерминского, очерского и мезенского субкомплексов), ишеевский (в составе ишеевского и малокинельского субкомплексов), котельничский, соколовский (в составе ильинского и соколовского субкомплексов) и вязниковский. Последние три комплекса отвечают северодвинскому комплексу предшествующих исследователей. Позже мною было предложено объединить рассмотренные комплексы в три суперкомплекса, отражающих крупные этапы развития фауны тетрапод Восточной Европы (Голубев, 1995, 1996): эрипоидный (интинский комплекс), диноцефаловый (= дейноцефаловая фауна - Ефремов, 1939, 1952; дейноцефаловый этап - Очев, 1976) - очерский и ишеевский комплексы, и териодонтовый (парейазавровая фауна - Ефремов, 1939, 1952; парейазаврово-горгонопсовый этап - Очев, 1976) - котельничский, соколовский и вязниковский комплексы.

В настоящее время в составе фауны тетрапод Восточной Европы выделяются группы разного порядка - суперкомплексы, комплексы и субкомплексы (рис. 1). Суперкомплексы отличаются друг от друга во всех блоках сообщества наземных позвоночных (доминантный, субдоминантный, водный: Olson, 1966, 1984; Сенников, 1995) на уровне таксонов высокого (обычно выше семейства) ранга. Переход от одного суперкомплекса к другому отражает крупные кризисные этапы в развитии фауны. Главные различия между комплексами проявляются в составе доминантного блока: в разных комплексах его формируют разные крупные (не ниже отрядов) систематические группы. Субдоминантный блок отличается в разных комплексах на уровне таксонов семейственного и более низкого ранга. Неизменен только облик водной фауны: наблюдаемая здесь смена происходит на уровне родов и видов. Субкомплексы отличаются общим изменением состава всей фауны на уровне таксонов родового и видового уровней и отражают относительно плавную эволюцию сообщества.

I. Эрипоидный суперкомплекс. Эрипоидная фауна известна только по водному и субдоминантному блокам. Доминантный блок не известен; возможно, он был представлен пеликозаврами. Водный блок характеризуется доминированием эдопиформных эрипоидных батрахоморфов. Обычны также эмболомерные антракозавры. В состав субдоминантного блока входят капторинорморфы (капториниды и болозавры) и гефиростегидные антракозавроморфы. Облик фауны сохраняет черты, унаследованные от каменноугольных фаун Северной Америки и Западной Европы, проявляя наибольшее сходство с первой (Губин, 1985; Ивахненко, 1990; Каландадзе, Раутиан, 1983). Это позволяет предположить, что наиболее тесные контакты территориями Печоры и Притиманья в каменноугольное время имела именно с Северной Америкой, а не с Западной Европой. Однако отсутствие многих доминирующих раннепермских групп Северной Америки, ра-

вно как и Западной Европы свидетельствуют об изоляции эрипоидной фауны тетрапод от фаун Евразии и Северной Америки в раннепермское время. Время существования суперкомплекса: ранняя пермь - уфимский век. В составе суперкомплекса выделяется интинский комплекс.

II. Диноцефаловый суперкомплекс характеризуется широким распространением эдопиформных батрахоморфов (архегозавроиды), разнообразных мелких парарептилий (батрахозавры, никтеролетерины), примитивных терапсид (эотериодонтов и диноцефалов). Появляются первые немногочисленные териодонты. Характерны также примитивные анодонты. Типичным является присутствие групп, обычных для карбона и ранней перми Европы и Северной Америки: диссорофиды, антракозавроморфы, капториноморфы, пеликозавры. Наличие североамериканских форм, очевидно, опосредованно через эрипоидный суперкомплекс. Пеликозавры представлены самыми примитивными группами: казеидами и варанопсеидами. Появление терапсид, сходных с таковыми Южной Африки, свидетельствуют о фаунистическом обмене с Гондваной. Доминантные блоки диноцефаловой фауны сформированы в основном таксонами гондванского происхождения (исключение составляет мезенский комплекс, в котором принимают участие также местные элементы - пеликозавры). Тетраподы водных блоков имеют западноевропейское происхождение. Субдоминанты наиболее разнообразны: среди них имеются как местные, так и гондванские и западноевропейские группы. Время существования суперкомплекса: конец уфимского века - раннетатарский век. В составе суперкомплекса выделяются мезенский, очерский и ишеевский комплексы. Наиболее примитивный мезенский комплекс характеризует фауну тетрапод, населявшей территории, прилегающие к Балтийскому щиту и находившейся в изоляции от других тетраподных фаун Евразии в диноцефаловое время. В ее составе представлены только группы западноевропейского (пеликозавры, парарептилии) и гондванского (терапсиды) происхождения. Очерский (эотериодонтовый) и ишеевский (диноцефаловый) комплексы отражают историю развития Приуральской фауны. В составе очерского комплекса выделяются субкомплексы: голюшерминский (парабрадизавровый) и очерский (эстемменозуховый). Более молодой ишеевский комплекс представлен, вероятно, тафономически разобщенными ишеевским (титанофонный) и малокинельским (деутерозавровый) субкомплексами.

III. Териодонтовый суперкомплекс (рис. 2) характеризуется широким распространением крупных (парейзавры) и относительно мелких (батрахозавры) парарептилий, колостеиформных батрахоморфов, хронизухий, анодонтов и териодонтов. Типичные для ранней перми группы полностью отсутствуют, но появляются группы, проходящие в триас: быстровиан-

ниды, диапсиды, дицинодонты, цинодонты, проколофоны. Териодонтовую и диноцефаловую фауны объединяют семейства Burnetiidae, Leptorophidae, Nycteroleteridae, Rhypaeosauridae. Однако все они, за исключением Leptorophidae, если и пользуются широким распространением, то только в одном из рассматриваемых суперкомплексов, а в другом являются редкими элементами фауны. В диноцефаловой фауне все эти семейства известны только из очерского комплекса, но не встречены в ишеевском, что приводит к еще большему контрасту ишеевской и котельничской фаун. Ранняя териодонтовая фауна в своем составе имеет большое количество элементов, широко распространенных в фауне Гондваны, но не известных в диноцефаловых комплексах: парейзавры, большинство териодонтов, галеопиды и дицинодонты. На протяжении всего позднеатарского времени наблюдается возрастание провинциализма териодонтовой фауны, вплоть до границы перми и триаса, когда происходит не менее резкие изменения в ее составе. Это может свидетельствовать о наличии кратковременного контакта тетраподных фаун Гондваны и Евразии непосредственно перед котельничским временем. Гондванские элементы формируют доминантный (парейзавры, дицинодонты, горгонопсы и тероцефалы) и значительную часть субдоминантного блоков (тероцефалы, цинодонты, галеопиды). Водная фауна представлена формами, вероятно, местного происхождения (колостеиформные батрахоморфы, хронизухии, батрахозавры). Время существования суперкомплекса: позднеатарский век. Выделяется доминантный блок формируют парейзавры, дицинодонты, горгонопсы и тероцефалы. В вязниковском комплексе отсутствуют парейзавры и горгонопсы, но впервые появляется быстроходные хищные текодонты. Соколовский комплекс подразделяется на котельничский, ильинский и соколовский субкомплексы, отражающих этапы развития парейзавро-горгонопсовой фауны. Семейственный состав комплексов териодонтовой фауны приведен на рис. 2.

Позднеатарскую териодонтовую фауну сменяет раннетриасовая протерозуховая фауна, характеризующаяся практически полным отсутствием доминантного блока. Субдоминантный блок представлен евразийскими группами: быстровианиды, проколофоны, текодонты (протерозухиды, эритрозухиды, рауизухиды), пролацертиды. Водное сообщество в ранней протерозуховой фауне формируют брахиоподы, а в поздней - капитозавроиды, трематозавроиды и более редкие плагиозавроиды и брахиоподы. Капитозавроиды и трематозавроиды, а также ринезухиды и ритедостейды, вероятно, единственные гондванские элементы в протерозуховой фауне.

Глава 5. Стратиграфическое распространение остатков позднетатарских тетрапод

Схема фаунистических комплексов позднепермских наземных позвоночных основана, главным образом, на представлениях об общих эволюционных уровнях различных позднепермских тетраподных фаун. Поскольку ареалы большинства комплексов перекрываются, эволюционные уровни комплексов могут свидетельствовать об их относительном возрасте. Реконструируемая филоценогенетическая последовательность комплексов имеет следующий вид: интинский комплекс -> голюшерминский субкомплекс -> очерский субкомплекс -> ишеевский комплекс -> котельничский субкомплекс -> ильинский субкомплекс -> соколовский субкомплекс -> вязниковский комплекс. Для терридонтовой фауны эта последовательность подтверждается относительным стратиграфическим расположением местонахождений разных комплексов, наблюдаемым в разрезах верхнетатарского подъяруса на р. Вятка у г. Котельнич и в бассейне рр. Сухона, Мал. Сев. Двина и Сев. Двина.

Разрез верхнетатарских отложений на р. Вятка у г. Котельнич. Вопрос о стратиграфическом положении данных слоев остается нерешенным. Большинство исследователей относит эти отложения к средней или верхней части северодвинского горизонта (Голубев, 1996; Гоманьков, 1996; Есин, 1995; Ивахненко В.М., 1992; Игнатъев, 1962; Строк, 1987; Шелехова, Голубев, 1995). Остатки наземных позвоночных котельничского субкомплекса *Deltavjatia vjatkensis*, *Emeroleter levis*, *Viatkosuchus sumini*, *Karenites ornamentatus*, *Perplexisaurus foveatus*, *Suminia getmanovi*, *Gorgonopidae* gen. indet. встречены здесь в толще красных мергелей и алевролитов в основании разреза (местонахождение Котельнич). В 25-30 м выше по разрезу располагаются крупные линзы полимиктовых песчаников с остатками тетрапод ильинского субкомплекса *Chroniosaurus levis*, *Proelginia* cf. *permiana*, *Proburnetia viatkensis*, *Dvinosaurus primus* (местонахождения Агафоново, Соколя Гора).

Разрез верхнетатарского подъяруса рр. Сухона, Мал. Сев. Двина и Сев. Двина. Среди разрезов верхнетатарского подъяруса наиболее представительным является разрез по р. Сухона. Хорошая обнаженность и моноклиальное залегание слоев позволяют наблюдать здесь практически весь разрез подъяруса, а также подстилающие отложения. Перекрывающие триасовые отложения выходят на поверхность в отдельных обнажениях по берегам Сев. Двины. Верхнетатарские образо-

вания р. Сухона богаты ископаемыми остатками всех стратиграфически значимых групп. Остатки наземных позвоночных встречены здесь на различных уровнях и характеризуют все фаунистические комплексы териодонтовой фауны. Это позволяет использовать сухонский разрез в качестве опорного для проведения корреляций верхнетатарских отложений по фауне тетрапод. История изучения сухонского разреза связана с именами таких исследователей, как А. Кейзерлинг, А. фон Мейендорф, Н. Барбот-де-Марни, В.П. Амалицкий, М.Б. Едемский, Е.М. Люткевич, А.И. Зоричева, Б.К. Лихарев, А.Н. Мазарович, М.А. Плотников, А.Н. Храмов, Н.Н. Форш, В.И. Игнатъев, Н.А. Пахтусова, А.А. Буслович, Н.И. Строк, А.Г. Олферьев, Э.А. Молостовский, И.И. Молостовская, А.В. и М.Г. Миних, Г.И. Твердохлебова, А.К. Гусев, А.В. Гоманьков, Н.Н. Верзилин, М.А. Арефьев и др. Основа местной стратиграфической схемы татарских отложений бассейна р. Сухона заложена Е.М. Люткевичем (1931, 1935, 1939), выделившим здесь три свиты (снизу вверх): нижеустьинскую, сухонскую и северодвинскую. Эта схема была значительно детализирована М.А. Плотниковым (1948, 1950, 1960), расчленившим эти отложения на 16 пачек. Н.А. Пахтусова (1966; Пахтусова, Станковский, 1967) уточнила объем пачек М.А. Плотникова и выделила несколько новых. Все пачки получили географические названия и были объединены в более крупные стратоны - слои с географическим названием, которые, по мнению Н.А. Пахтусовой, отражают цикличность строения татарских отложений рассматриваемого района. Наши исследования показали, что схема М.А. Плотникова более точно отражает геологическое строение данного района: дополнительные пачки, выделенные Н.А. Пахтусовой, в действительности являются частичными или полными стратиграфическими аналогами пачек М.А. Плотникова, а выделенные слои с географическими названиями не являются последовательно выделенными циклитами. Существуют и другие варианты местной стратиграфической схемы (Мазарович, 1946; Молостовский и др., 1979; Строк, 1985), но все они менее детальны чем схема Плотникова-Пахтусовой, полный вариант которой однако не был опубликован. Согласно решениям МРСС по среднему и верхнему палеозою Русской платформы (Ленинград, 1988) северодвинская свита была разбита на две самостоятельные свиты - полдарскую и саларевскую. Решением секции верхней перми и нижнего триаса РМСК (Москва, 1995) граница верхнетатарского подъяруса проведена в основании нюксеницкой пачки сухонской свиты.

Автором были подробно описаны и скоррелированы все основные

разрезы верхнетатарского подъяруса по берегам р. Сухона. Это позволило уточнить местную стратиграфическую схему Плотникова-Пахтусовой и привязать к ней все известные местонахождения наземных позвоночных. В верхнетатарских отложениях здесь выделяются следующие местные стратоны (снизу вверх, рис. 3): верхняя часть сухонской свиты (нюксеницкая пачка - 14 м), полдарсская свита (микулинская пачка - 5-6,5 м; стреленская пачка - 13 м; исадская пачка - 8,5-11 м; пуртовинская пачка - 18-20 м; кичугская пачка - 9 м; каликинская пачка - 6-8 м; ерогодская пачка - 11-12 м) и саларевская свита (ровдинская пачка - 30 м; саларевская пачка - 10-12 м; нижефедосовская пачка - 2-3 м; комарицкая пачка - видимая мощность 9 м). Остатки тетрапод встречены по всему разрезу. В верхах нюксеницкой пачки (местонахождение Полдарса) встречены остатки самого примитивного хронизухида *Suchonica vladimiri*. По фаунистическим и стратиграфическим данным эта форма включается в состав котельничского субкомплекса. Остатки тетрапод ильинского субкомплекса обнаружены в полдаресской свите: местонахождения Устье Стрельны (стреленская пачка), Микулино (пуртовинская пачка), Марьюшкина Слуда-С и Мутовино (кичугская пачка), Потеряха, Кочевала, Наволоки - *Chroniosaurus dongusensis*, *Suminia* sp., *Proelginia* sp., *Sauroctonus* aff. *progressus*, *Raphanodon tverdochlebovae*, *Niuksenitia sukhonensis*, *Dvinosaurus* sp., *Cynodontia* fam. indet. К саларевской свите приурочены местонахождения тетрапод соколковского субкомплекса: Климово-1 и Саларево (ровдинская пачка), Аристово (саларевская пачка), Соколки, Горка, Завражье, Савватий и Медведково (комарицкая пачка) - *Chroniosuchus licharevi*, *Scutosaurus tuberculatus*, *S. karpinskii*, *Inostrancevia alexandri*, *I. latifrons*, *Pravoslavlevia parva*, *Dicynodon trautscholdi*, *Annatherapsidus petri*, *Kotlassia prima*, *Karpinskiosaurus secundus*, *Dvinia prima*, *Dvinosaurus primus*, *Suchonosaurus minimus*.

Местонахождения соколковского и вязниковского комплексов в одном разрезе не встречены. Однако повсеместно на Восточно-Европейской платформе слои с вязниковской фауной тетрапод непосредственно подстилают триасовые отложения, что косвенно подтверждает их более молодой возраст.

Глава 6. Зональная биостратиграфическая схема верхнетатарских отложений по тетраподам

В результате изучения позднеатарской фауны наземных позвоночных, и хронизухий в частности, нами впервые разработана детальная провин-

циальная зональная биостратиграфическая схема верхнетатарских отложений Восточно-Европейской платформы (рис. 4). Стратиграфическая схема верхнетатарского подъяруса принимается в соответствии с решениями МРСС по среднему и верхнему палеозою Русской платформы (Ленинград, 1988), согласно которым верхнетатарские отложения представлены северодвинским и вятским горизонтами. В составе верхнетатарского подъяруса Восточной Европы по тетраподам выделяется четыре комплексные провинциальные зоны (снизу вверх): зона *Deltavjatia vjatkensis*, зона *Proelginia permiana*, зона *Scutosaurus karpinskii* и зона *Archosaurus rossicus* (рис. 4). Основу зональных комплексов составляют в основном таксоны родового и семейственного ранга. Это связано с тем, что остатки тетрапод отличаются большими морфологическим разнообразием, и их точную видовую принадлежность часто бывает сложно определить. С другой стороны, для пермских наземных позвоночных характерен высокий темп эволюции, поэтому они представлены в основном короткоживущими родами и семействами. Тем не менее, многие таксоны пользуются относительно широким стратиграфическим распространением и могут встречаться в разных зонах. Однако максимальной частоты встречаемости обычно они достигают только в определенных зонах. Такие таксоны также включаются в состав зональных комплексов (в списках таксонов зональных комплексов они выделены шрифтом Univers). Каждая зона получила название по виду самого характерного семейства доминантного блока (по возможности фитофага).

Быстрые темпы эволюции хронизухид и широкое распространение их остатков в верхнетатарских отложениях позволяют детализировать зональную схему и выделить по этой группе тетрапод четыре подзоны (филозоны): в составе зоны *Proelginia permiana* подзону *Chroniosaurus dongusensis* и подзону *Chroniosaurus levis*, а в составе зоны *Scutosaurus karpinskii* подзону *Jarilinus mirabilis* и подзону *Chroniosuchus paradoxus*.

1. Провинциальная зона *Deltavjatia vjatkensis*.

Зону характеризует котельничский субкомплекс тетрапод.

Зональный комплекс - *Deltavjatia vjatkensis*, *Suchonica vladimiri*, *Ictidosuchidae*, *Gorgonopidae*, *Suminia*, *Leptorophidae*, *Nycteroleteridae*, *Moschowhaitsiidae*.

Зона характеризует нижнюю половину северодвинского горизонта верхнетатарского подъяруса. В разрезе татарского яруса р. Сухона зоне отвечает нюксеницкая пачка сухонской свиты, микулинская и нижняя часть стреленской пачки полдаресской свиты.

Зона соответствует верхней части биостратиграфической зоны *Amblyp-*

terina costata надзоны *Platysomus* (Есин, 1995) и характеризуется палино-комплексом (ПК) 5 *Vesicaspora-Vitreisporites* (Шелехова, 1995).

2. Провинциальная зона *Proelginia permiana*.

Зону характеризует ильинским субкомплексом тетрапод.

Зональный комплекс - *Proelginia* (*P. permiana*), *Chroniosaurus*, *Raphanodon tverdochlebovae*, *Burnetiidae*, *Oudenodon*, *Gorgonopidae*, *Dvinosaurus primus*, *Suminia*.

Зона занимает верхнюю часть северодвинского горизонта верхнетатарского подъяруса. В состав зоны входят: Сухона - полдарская свита (верхняя часть стреленской пачки, исадская, пуртовинская, кичугская, каликинская и ерогодская пачки); Казанское Поволжье - нижняя часть свиты V; Оренбуржье - малокинельская свита.

Зона соответствует биостратиграфической зоне *Amblypterina pectinata* и нижней части биостратиграфической зоны *Amblypterina grandicostata* надзоны *Toyemia* (Есин, 1995) и характеризуется ПК 5 *Vesicaspora-Vitreisporites* (Шелехова, 1995).

В составе зоны выделяется две подзоны (филозоны) по хронизухидам: нижняя, подзона *Chroniosaurus dongusensis* (аналог зоны *Amblypterina pectinata*) и верхняя, подзона *Chroniosaurus levis* (аналог нижней части зоны *Amblypterina grandicostata*).

3. Провинциальная зона *Scutosaurus karpinskii*.

Зону характеризует соколковский субкомплекс тетрапод.

Зональный комплекс - *Scutosaurus* (*S. karpinskii*, *S. tuberculatus*), *Chroniosuchus*, *Inostrancevia*, *Annatherapsididae*, *Karpinskiosauridae*, *Cynodontia*, *Dicynodon*, *Dvinosaurus primus*.

Зона характеризует среднюю часть вятского горизонта верхнетатарского подъяруса. Ее нижняя граница в сухонском разрезе условно проведена в основании саларевской свиты.

Зона соответствует средней части биостратиграфической зоны *Amblypterina grandicostata* надзоны *Toyemia* (Есин, 1995).

В составе зоны выделяется две подзоны (филозоны) по хронизухидам: подзона *Jarilinus mirabilis* и подзона *Chroniosuchus paradoxus*. Подзона *Chroniosuchus paradoxus* охватывающая отложения с остатки всех представителей рода *Chroniosuchus*: *Chr. paradoxus* и *Chr. licharevi*. В бассейне р. Сухона граница между подзонами, вероятно, проходит в верхней части ровдинской пачки. Подзона *Jarilinus mirabilis*, вероятно, характеризуется ПК 6 *Vittatina subsaccata f. connectivalis-Protohaploxypinus amplus*, a

подзона *Chroniosuchus paradoxus* - ПК 7 *Cedripites priscus-Lueckisporites* (Шелехова, 1995).

4. Провинциальная зона *Archosaurus rossicus*.

Зону характеризует вязниковский комплекс наземных позвоночных.

Зональный комплекс - *Archosaurus* (*A. rossicus*), *Uralerpeton*, *Dvinosaurus egregius*, *Whaitsiidae*, *Moschowhaiiidae*, *Dicynodon*, *Karpinskiosauridae*.

Зона характеризует самую верхнюю часть вятского горизонта верхнетатарского подъяруса. В состав зоны входят: бассейн рр. Сухона, Мал. Сев. Двина и Сев. Двина - верхняя часть саларевской свиты (верхняя часть комаричкой пачки); Волго-Вятский район - верхняя часть нефедовских слоев; Оренбуржье и Самарское Поволжье - верхи кутулукской свиты.

Зона соответствует верхней части биостратиграфической зоны *Amblypterina grandicostata* надзоны *Toyemia* (Есин, 1995) и, вероятно, характеризуется ПК 8 *Gnetaceapollenites-Brevitriletes*, ПК 9 *Lueckisporites-Taeniasporites* и ПК 10 *Vittatina-Guttulapollenites* (Шелехова, 1995).

Выводы

1. В позднеатарской фауне наземных позвоночных были широко распространены хрониозухии - своеобразная группа панцирных ант-ракозавроморфов.

2. Хрониозухии подразделяются на два семейства: *Chroniosuchidae* *Vjuschkov* и *Bystrowianidae* *Vjuschkov*, - четко отличающиеся особенностями морфологии черепа, осевого скелета и спинного панциря. В перми широко были широко распространены главным образом хрониозухиды; только в самом конце позднеатарского времени появляется первый представитель бистровианид - *Bystrowiana*. Это семейство характерно для триаса.

3. Хрониозухиды морфологически очень однообразны. Основная часть изменчивых признаков отражает возрастную (размерозависимую) или индивидуальную (размеронезависимую) изменчивость. Выделены следующие таксономически значимые признаки: 1) форма туловищных щитков; 2) скульптурный тип щитков; 3) тип покровного орнамента крыши черепа; 4) наличие и характер скульптурных гребней на крыше черепа; 5) относительная величина интерорбитального промежутка; 6) размер взрослых особей.

4. Скульптурный тип щитков является наиболее быстро меняющимся признаком и рассматривается как видовой признак. Выделено четыре основных скульптурных типа щитков, отражающих направление

эволюции этой части скелета у хронизоухид: пустулярный (примитивный), пектинатный, кристатный и ячеистый. Между основными типами существует множество промежуточных.

5. На основе выделенных признаков ревизован состав семейства Chroniosuchidae, которое включает пять родов и семь видов: Chroniosuchus (*C. paradoxus* и *C. licharevi*), Chroniosaurus (*C. dongusensis* и *C. levis*), Jarilinus (*J. mirabilis*), Uralerpeton (*U. tverdochlebovae*) и Suchonica (*S. vladimiri*).

6. Таксоны хронизоухид последовательно сменяли друг друга на территории Восточной Европы в позднеатарское время. Они образуют следующий палеонтологический ряд: *Suchonica vladimiri* - *Chroniosaurus dongusensis* - *Chroniosaurus levis* - *Jarilinus mirabilis* - *Chroniosuchus paradoxus* и *Chroniosuchus licharevi* - *Uralerpeton tverdochlebovae*. Ряд *Chroniosaurus* - *Uralerpeton* является филогенетическим.

7. Хронизоухиды характеризуются быстрыми темпами эволюции, направление которой проявилось в увеличении размеров, изменении покровного орнамента черепа и панцирных щитков от пустулярного к ячеистому типу, исчезновении скульптурных гребней на посторбитальной части крыши черепа, уменьшении интерорбитального промежутка, расширении спинного панциря на ранних стадиях филогенеза и начале его редукции на поздних стадиях.

8. Внесены уточнения в схему фаунистических комплексов позднепермских тетрапод Восточной Европы. Выделены суперкомплексы, объединяющие отдельные комплексы и характеризующие крупные этапы развития сообщества наземных позвоночных: эриоподный (интинский комплекс), диноцефаловый (мезенский, очерский и ишеевский комплексы) и териодонтовый (соколковский и вязниковский комплексы). Переход от одного суперкомплекса к другому знаменовали крупные события в истории сообщества, среди которых важное место занимали инвазии из других регионов (Гондвана, Западная Европа), с которыми устанавливались кратковременные контакты.

9. Выявлена основная филоценогенетическая последовательность тетраподных фаун Восточной Европы: интинский комплекс -> голюшерминский субкомплекс -> очерский субкомплекс -> ишеевский комплекс -> котельничский субкомплекс -> ильинский субкомплекс -> соколковский субкомплекс -> вязниковский комплекс, подтвержденная для териодонтовой фауны стратиграфическими данными по разрезам Вятки, Сухоны, Мал. Сев. Двины и Сев. Двины.

10. Детально изучен разрез татарского яруса р. Сухона, уточнена местная стратиграфическая схема Плотникова-Пахтусовой, выявлено

распространение остатков хронизухий и других наземных позвоночных в верхнетатарских отложениях данного разреза. В настоящее время сухонский разрез может использоваться в качестве опорного при региональной корреляции верхнетатарских отложений по фауне наземных позвоночных.

11. Впервые для верхнетатарских отложений Восточно-Европейской платформы разработана детальная биостратиграфическая схема по наземным позвоночным и сопоставлена со схемами по другим группам. Выделено четыре комплексные провинциальные зоны: зона *Deltavjatia vjatensis* (нижняя часть северодвинского горизонта), зона *Proelginia permiana* (верхняя часть северодвинского горизонта), зона *Scutosaurus karpinskii* (нижняя часть вятского горизонта) и зона *Archosaurus rossicus* (верхняя часть вятского горизонта).

12. Высокие темпы эволюции хронизухид, широкое распространение их остатков в верхнетатарских отложениях позволили детализировать биостратиграфическую схему, выделив по этой группе четыре подзоны, представляющих собой филозоны: подзоны *Chroniosaurus dongusensis* и *Chroniosaurus levis* в составе провинциальной зоны *Proelginia permiana*, подзоны *Jarilinus mirabilis* и *Chroniosuchus paradoxus* в составе провинциальной зоны *Scutosaurus karpinskii*.

Список работ автора по теме диссертации

1. Местонахождение нижеказанских тетрапод Голюшерма (Удмуртия) // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1992. Т. 67. Вып. 3. С. 131.
2. Род *Melosaurus* и его стратиграфическое значение // В сб.: Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Автореф. док. совещания, Москва, 14-15 декабря 1992 г. М. 1992. С. 2-3.
3. Раннеказанские палинокомплексы Нижнего Прикамья // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. С. 86-89 (в соавторстве с М.Н. Шелеховой).
4. Палеонтологическая характеристика верхнепермских отложений местонахождения Шихово-Чирки (бассейн р. Вятка) // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. С. 93-96 (в соавторстве с А.В. Гоманьковым, Д.Н. Есиным, В.В. Силантьевым, М.Н. Шелеховой).
5. Палинокомплексы и тетраподы казанских отложений стратотипической области // В сб.: Палинология и проблемы детальной стратиграфии. VII Палинологическая конференция. Саратов: изд-во Саратов.

ун-та. 1993. С. 97-98 (в соавторстве с М.Н. Шелеховой).

6. Новые виды *Melosaurus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из казанских отложений Прикамья // Палеонтол. ж. № 3. С. 86-97.

7. Узловые моменты эволюции сообщества наземных позвоночных в перми Восточной Европы // Эволюция экосистем. Междунар. симп. Москва, 26-30 сентября 1995 г. Тез. док. М.: изд-во Палеонтол. ин-та. С. 35-36.

8. Главные этапы позднепермской истории развития фауны наземных позвоночных Восточной Европы // В сб: Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Автореф. док. Всеросс. сов. Москва, 13-14 декабря 1995 г. М.: изд-во Палеонтол. ин-та РАН. 1995. С. 6-7.

9. Мезенская фауна наземных позвоночных поздней перми Европы // В сб.: Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Совец. Москва, 13-14 декабря 1995 г. Тез. док. М.: изд-во Палеонтол. ин-та. С. 7-8.

10. Палинокомплексы и тетраподы татарского яруса Русской плиты // В сб.: Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Совец. Москва, 13-14 декабря 1995 г. Тез. док. М.: изд-во Палеонтол. ин-та. 1995. С. 40 (в соавторстве с М.Н. Шелеховой).

11. Стратиграфия татарского яруса Восточно-Европейской платформы по фауне наземных позвоночных // Бюлл. МОИП. Отд. геологии. Т. 71. Вып. 3. С. 109.

12. Наземные позвоночные // В кн.: Стратотипы и опорные разрезы верхней перми Поволжья и Прикамья. Казань: Экоцентр. 1996. С. 381-389.

13. Узкопанцирные хронизухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. (в печати).

14. Ревизия позднепермских хронизухий (Amphibia, Anthracosauromorpha) Восточной Европы // Палеонтол. журн. (в печати).

15. Новая узкопанцирная хронизухия (Amphibia, Anthracosauromorpha) из верхней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. (в печати).

Эпоха		ПОЗДНЕПЕРМСКАЯ	
Век		ТАТАРСКИЙ	
Время		КАЗАНСКИЙ	УРЖУМ-СКОЕ
УФИМСКИЙ		КАЗАНСКОЕ	ШЕМИНСКОЕ
ЭРИПО-ИДНЫЙ супер-комплекс		ДИНОЦЕФА-ЛОВЫИ суперкомплекс	
ОЧЕРСКИЙ комплекс		ОЧЕРСКИЙ комплекс	ИШЕЕВСКИЙ комплекс
ГОЛЮШЕРМИНСКИЙ субкомплекс		ОЧЕРСКИЙ субкомплекс	ИШЕЕВСКИЙ субкомплекс
МЕЗЕНСКИЙ комплекс		МЕЗЕНСКИЙ комплекс	МАЛОКИНЕЛЬСКИЙ субкомплекс
КОТЕЛЬНИЧСКИЙ субкомплекс		КОТЕЛЬНИЧСКИЙ субкомплекс	
ИЛЬИНСКИЙ субкомплекс		ИЛЬИНСКИЙ субкомплекс	
СОКОЛКОВСКИЙ субкомплекс		СОКОЛКОВСКИЙ комплекс	
ВЯЗНИКОВСКИЙ комплекс		ВЯЗНИКОВСКИЙ комплекс	
ТЕРИОДОНТОВЫИ суперкомплекс		ВЯТКОЕ	
		СЕВЕРОВЯТИНСКОЕ	УРЖУМ-СКОЕ

Рис. 1. Позднепермские фаунистические комплексы наземных позвоночных Восточной Европы

Суперкомплекс		ТЕРИОДОНТОВЫЙ			
Комплекс		СОКОЛКОВСКИЙ			ВЯЗНИ-КОВСКИЙ
Субкомплекс		КОТЕЛЬ-НИЧСКИЙ	ИЛЬИН-СКИЙ	СОКОЛ-КОВСКИЙ	
AMPHIBIA	Microsauria f.i.
	Dvinosauridae	██████████	██████████	██████████
	Chroniosuchidae	██████████	██████████	██████████	██████████
	Bystrowianidae
PARAREPTILIA	Nycteroleteridae	██████████
	Leptorophidae	██████████	██████████	██████████
	Karpinskiosauridae	██████████	██████████
	Rhipeosauridae
	Elginiidae
	Bradysauridae	██████████
	Pareiasauridae	██████████	██████████
	Procolophonidae
THEROMORPHA	Burnetiidae	██████████
	Galeopidae	██████████	██████████
	Dicynodontidae	██████████	██████████	██████████
	Gorgonopidae	██████████
	Ictidosuchidae	██████████
	Inostranceviidae	██████████
	Whaitsiidae	██████████
	Moschowhaitsiidae	██████████	██████████
	Scylacosauridae
	Annatherapsididae	██████████
	Nanictidopidae	██████████
	Cynodontia f.i.
	Dviniidae
	Galesauridae
	Procynosuchidae
DIAPSIDA	Protorosauridae
	Proterosuchidae	██████████

- часто
 - редко
 - обычно
 - единично

Рис.2. Распространение семейств наземных позвоночных в позднеатарских фаунистических комплексах Восточной Европы

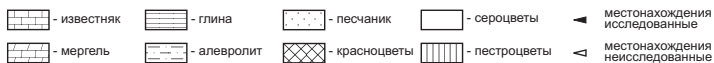
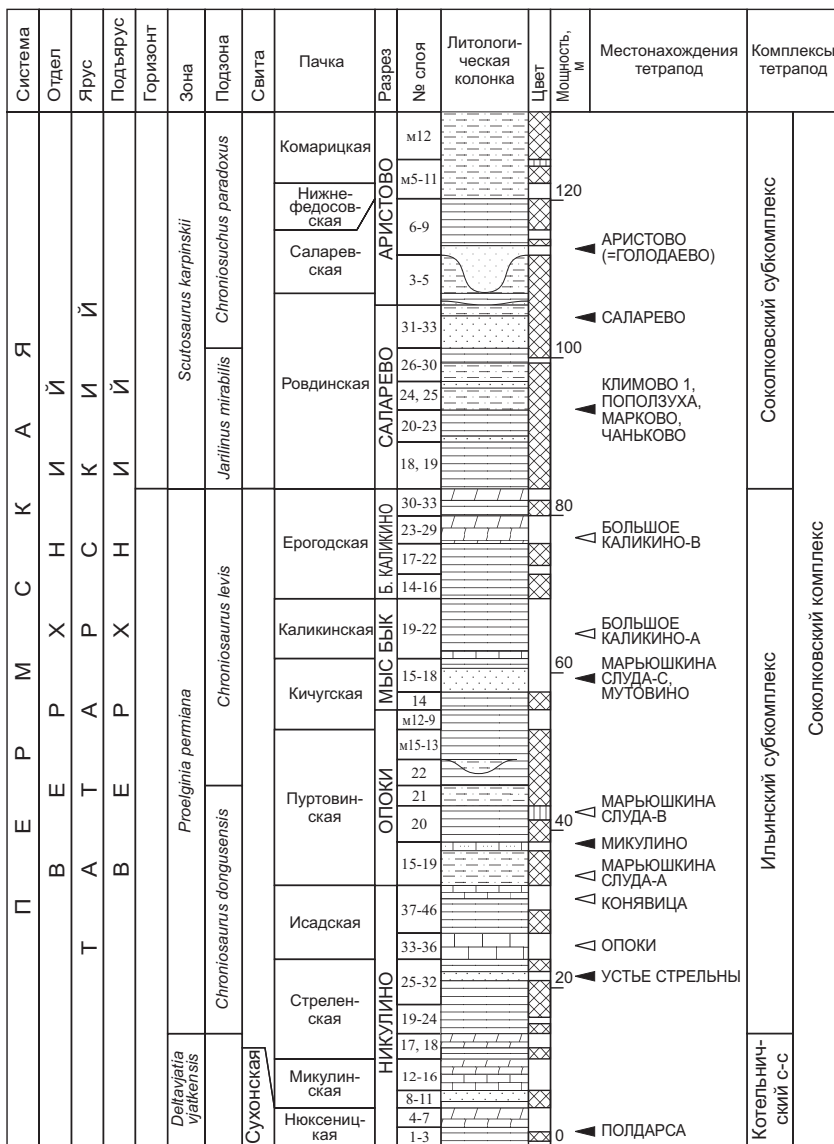


Рис. 3. Составной разрез верхнетатарских отложений р. Сухона (пос. Полдарса - д. Аристово)

Система	П Е Р М С К А Я	Отдел	В Е Р Х Н И Й	Ярус	Т А Т А Р С К И Й	Подъярус	В Е Р Х Н И Й	Горизонт	С Е В Е Р О Д В И Н С К И Й	Лопа	<i>Suchonella futschli</i>	Провинциальные зоны по тетраподам	Зона	<i>Archosaurus rossicus</i>	Подзона		Комплексы хронизоучий	<i>Uralerpeton tverdochlebovae</i> , <i>Bystrorwiana permira</i>	Провинциальные зоны по рыбам (Есин, 1995)	Надзона	<i>Toymia</i>	Зона	<i>Amblyrterina grandicostata</i>	Палино-комплексы (Шелехова, 1995)	ПК 8-10	
								В Я Т С К И Й		<i>Suchonella fragiloides</i>			<i>Archosaurus rossicus</i>			<i>Chroniosuchus paradoxus</i>	<i>Chroniosuchus paradoxus</i> , <i>Chr. licharevi</i>					<i>Amblyrterina grandicostata</i>			ПК 7	
													<i>Scutosaurus karpinskii</i>			<i>Jarilinus mirabilis</i>	<i>Jarilinus mirabilis</i>								ПК 6	
													<i>Proelginia permiana</i>			<i>Chroniosaurus levis</i>	<i>Chroniosaurus levis</i>									
													<i>Deltavjatia vjatzensis</i>			<i>Chroniosaurus dongusensis</i>	<i>Chroniosaurus dongusensis</i>									ПК 5
																	<i>Suchonica vladimiri</i>	<i>Platysomus costata</i>								

Рис.4. Зональная биостратиграфическая схема верхнетатарских отложений Восточно-Европейской платформы по наземным позвоночным

Отзывы, заверенные печатью учреждения, в двух экземплярах просим направлять по адресу: 117647 Москва, Профсоюзная ул., 123, Палеонтологический институт РАН, Ученому секретарю Е.Л. Дмитриевой