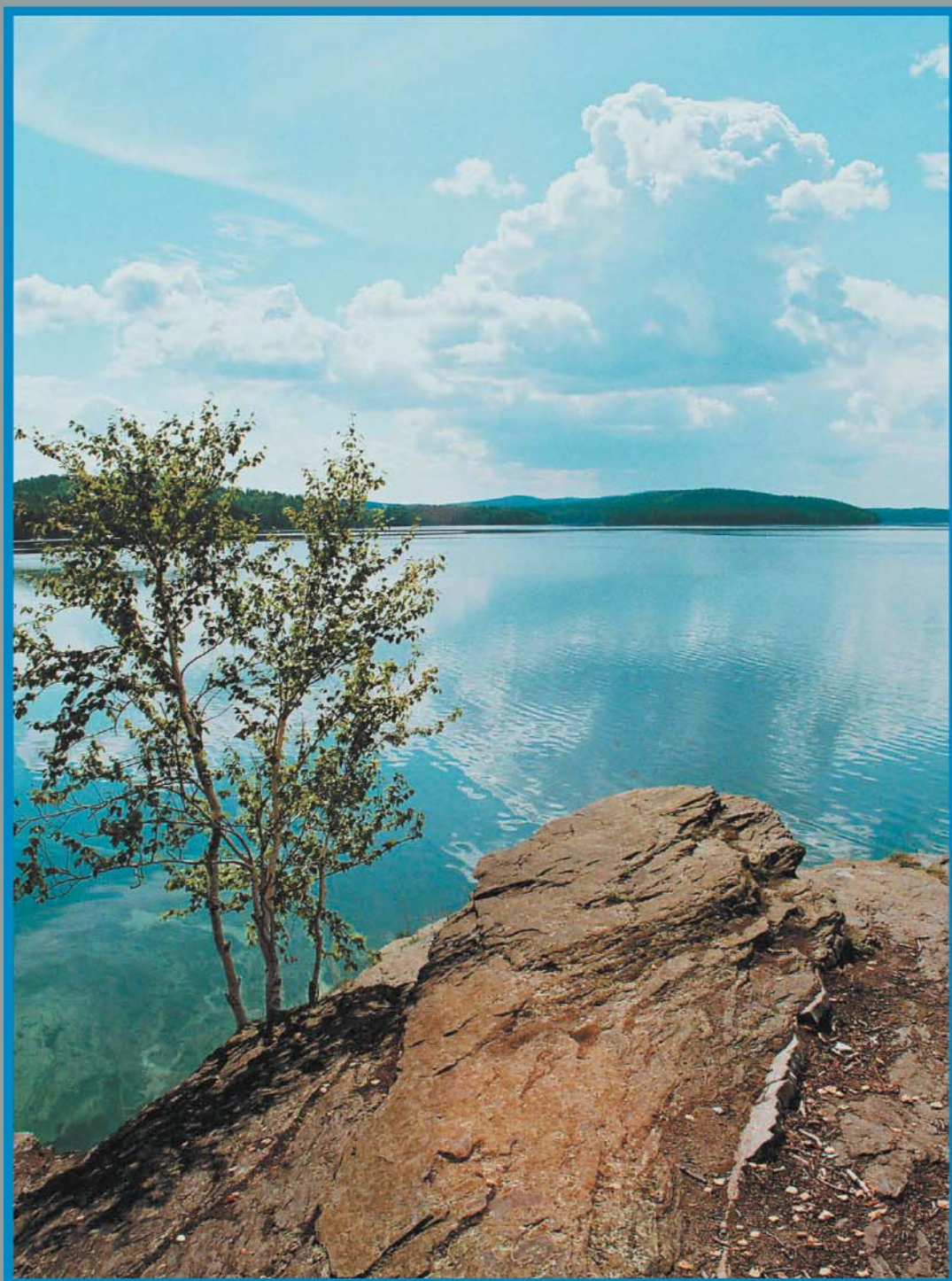


ПРИРОДА

7 06



ПАЛЕОБИОТА НА РУБЕЖЕ ДВУХ ЭР

История органического мира Земли — это непрерывная цепь чередований: за длительными периодами стабильности наземных и водных экосистем следовали кратковременные этапы, в которые биота претерпевала радикальные изменения и рост разнообразия организмов прерывался массовыми вымираниями. В их числе и пермско-триасовое. После этой катастрофы разнообразие начало расти, фауна и флора приобрели новый — мезозойский — облик.

Какие же причины могли вызвать биотический кризис? Ответ на этот вопрос стараются отыскать и отдельные ученые, и крупные исследовательские группы палеонтологов и геологов широкого профиля. Климатические, биотические и палеогеографические события на границе перми и триаса в последние годы привлекли самое пристальное внимание специалистов. Авторы представленных здесь публикаций — одни из тех, кто пытается раскрыть тайны пермско-триасового кризиса, ориентируясь на особенности флоры и фауны, существовавшие в конце пермского периода.

Вязниковская фауна: черты экологического кризиса

А.Г.Сенников, В.К.Голубев

В истории биосферы Земли с периодами кардинальных преобразований связаны массовые вымирания организмов, когда за короткое в геологических масштабах время (несколько тысяч или десятков тысяч лет) исчезали многие процветавшие ранее группы животных и растений. Пожалуй, самое известное неспециалистам вымирание произошло на границе мезозойской и кайнозойской эр, около 65 млн лет назад. Тогда с лица Земли среди прочих животных исчезли и динозавры. Однако значительно более серьезный кризис разразился около 250 млн лет назад, на гра-

нице пермского периода палеозойской эры и триасового периода мезозойской эры. Несомненно, это было самое крупное вымирание в истории нашей планеты. Только в морских экосистемах исчезли животные 90% видов, 55% родов и 28% семейств, 20 отрядов, двух классов и двух подклассов [1]. Значительным изменениям подверглась и наземная фауна. В позднепермскую эпоху процветали зверообразные ящеры (родственные млекопитающим) и были широко распространены другие, более примитивные рептилии. Большинство этих палеозойских групп тетрапод (четвероногих) вымерли на рубеже палеозойской и мезозой-

ской эр. В мезозое вместо зверообразных рептилий господствующее положение на суше заняли архозавры, в том числе динозавры.

К сожалению, преобразования, затронувшие наземные экосистемы, исследованы существенно менее детально, чем морские, и по вполне объективным причинам. Континентальные отложения пермского и триасового периодов развиты на всех материках, но во многих районах пласты осадочных пород, соответствующие переходу от одного периода к другому, либо не сохранились, либо не образовывались вовсе (как говорят геологи, на границе перми и триаса присутствует пере-

рыв в осадконакоплении). Поэтому и нельзя сказать, как менялись наземные экосистемы в таких районах. К счастью, теперь это положение можно исправить, если судить по результатам геологических и палеонтологических исследований, проведенных в последние годы в Вязниках.

Находки и породы

Громадное поле выходов пермских и триасовых континентальных отложений располагается на востоке Европейской России: от Каспийского моря на юге до Белого и Баренцева на севере и от Москвы на западе до Урала на востоке. Эти отложения богаты ископаемыми остатками разных наземных и пресноводных организмов. Их изучением на протяжении уже более двух столетий занималось множество специалистов. В результате удалось установить непрерывную последовательность биотических комплексов: более девяти — в поздней перми, не менее шести — в раннем триасе, не менее двух — в среднем. Столь полной последовательности, основанной на периодизации развития и смены в первую очередь фауны тетрапод, не известно нигде в мире [2, 3].

До недавнего времени самым поздним пермским биотическим комплексом Восточной Европы считался соколовский (названный по местонахождению Соколки на берегу Северной Двины). Его составляли амфибии и крупные специализированные рептилии, главным образом зверообразные (хищные саблезубые горгонопии) и растительноядные дицинодонты (из одноименного семейства), а также растительноядные парарептилии — парейазавры [2]. Комплексами, сходными с соколовским, во всем мире заканчивается история пермских наземных сообществ. В результате массового вымирания в начале триасового перио-



Андрей Герасимович Сенников, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Палеонтологического института РАН. Область научных интересов — палеогерпетология, функциональная морфология позвоночных, палеоэкология, палеоихнология и биостратиграфия.



Валерий Константинович Голубев, кандидат геолого-минералогических наук, старший научный сотрудник того же института. Научные интересы связаны с палеогерпетологией, тафономией и палеогеографией позднего палеозоя и раннего мезозоя.

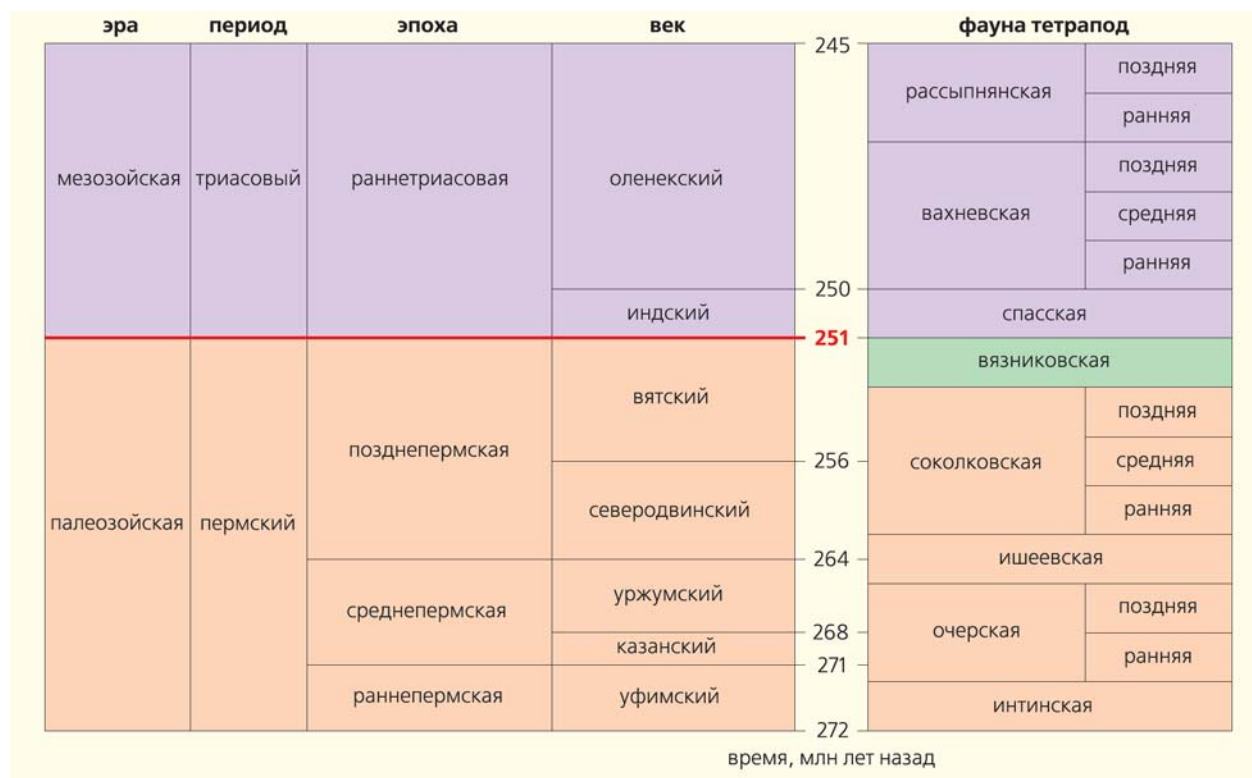
да повсеместно, в том числе и в Восточной Европе, фауна позвоночных оказалась обедненной. Теперь это были мелкие, часто слабо специализированные формы, среди которых преобладали первые архозавры — примитивные хищные текодонты (из семейства протерозухид) и растительноядные дицинодонты (из семейства листрозаврид).

Большинство геологов до сих пор считает, что на границе перми и триаса на территории Европейской России был перерыв в отложении осадков, и этот регион мало пригоден для реконструкции пермско-триасового биотического кризиса. Итоги длящихся шесть лет геологических и палеонтологических исследований на правом берегу р.Клязьмы в окрестностях г.Вязники Владимирской обл. позволяют оспорить данную, ставшую уже традиционной точку зрения. Здесь было открыто множество местонахождений ископаемых растений и животных того комплекса, который существовал позже соколовс-

кого. По имени города новый биотический комплекс получил название вязниковского.

Верхнепермские отложения в низовьях Клязьмы были открыты еще в начале XIX в. [4]. Во время обследования обнажений в Вязниках английский геолог Р.И.Мурчисон обнаружил в пестроцветных песках и глинах остатки двустворчатых моллюсков и раковинных рачков (остракод). Первые ископаемые остатки позвоночных — «чешуйки *Ralaeoniscus*» (палеониски — надотряд лучеперых рыб) — нашел в Вязниках геолог Н.М.Сибирцев в начале 90-х годов XIX в. [5].

Вязники как местонахождение позвоночных открыто в 1951 г., и в последующие несколько лет изучалось экспедициями Палеонтологического института АН СССР под руководством Б.П.Вьюшкова. В результате раскопок и обнаружена новая фауна позвоночных, живших в конце пермского периода. Впоследствии оказалось, что это самый молодой пермский фаунистический комплекс позвоночных в Вос-



Геохронологическое положение вязниковского комплекса (зоны *Archosaurus rossicus*).

точной Европе [2, 6—8]. Затем долгие годы новых находок в Вязниках сделать не удалось, и возобладало мнение, что местонахождение, как таковое, уже не существует.

С 1999 г. экспедиционные работы в Вязниках возобновились. В ходе работ началось изучение геологического строения района Вязников. Были открыты вновь или переоткрыты многие местонахождения ископаемых животных и растений, получены новые интересные материалы. В первый же год в толще косослоистых песков местонахождения Быковка один из авторов — А.Г.Сенников — нашел остатки рыб, амфибий и рептилий, а также окаменевшие экскременты древних животных (копролиты). Через четыре года В.В.Буланов и оба автора статьи обнаружили другую костеносную точку — Соковку — и собрали остатки остракод, двусторчатых моллюсков, рыб, амфибий и рептилий, в частности

древнейшего текодонта *Archosaurus rossicus*. Впервые в районе Вязников эти же исследователи в 2003 г. открыли несколько богатых местонахождений флоры (Балымотиху, Соковку и др.). Остатки растений обнаружены в слоях старичных или старично-озерных глин, а в Соковке — в одном разрезе с позвоночными [9, 10]. 2004 год принес еще одну удачу: в старичных глинах с растительными остатками Д.Е.Щербаков, А.Г.Сенников, Е.Д.Лукашевич и Е.И.Родинова открыли ископаемых насекомых. Через год в Соковке и Балымотихе были найдены новые отпечатки насекомых. Таким образом, Вязники оказались местом с богатым и разнообразным пермским биотическим комплексом. Хотя полевое изучение и научная обработка полученных материалов далеко еще не закончены, уже первые результаты позволяют существенно дополнить, а иногда и пересмотреть представления о ру-

беже палеозоя и мезозоя на территории Европейской России.

В районе Вязников верхнепермские отложения — это мощная толща песков и глин. Породы выходят на поверхность в многочисленных обнажениях на обширной территории в самом городе и его окрестностях. Средняя часть геологического разреза сложена темно-серыми и красноватыми тонкослоистыми глинами (3—7 м мощностью), в которых содержатся многочисленные остатки растений, рыб, отпечатки беспозвоночных животных, значительное количество органического детрита, а также кристаллы и конкреции пирита. Подобные глинистые отложения типичны для стариц и старичных озер. Поверх глин залегают косослоистые полимиктовые (т.е. полиминеральные, состоящие из обломков разных минералов) пески (15—20 м мощностью). В их толще встречаются прослои и линзы песчаников,



Верхнепермские красноцветные отложения — алевриты, глины и косослоистые пески в местонахождении Быковка (Вязники II).

Фото В.В.Буланова

гравелитов и конгломератов с глиняным гравием и галькой. Здесь попадаются разрозненные кости позвоночных, остатки беспозвоночных животных и растений. Эта песчаная толща, очевидно представляющая собой отложения русла большой реки, вверху переходит в пачку

(3—5 м мощностью) переслаивания пестроцветных, преимущественно красноцветных, алевритов и глин отмельного и пойменного происхождения. Завершает разрез одно-двухметровый слой красноцветной, с голубоватыми пятнами, комковатой глины, в которой иногда видны многочисленные полости от корней древних растений. Эти отложения, видимо, сформировались на верхней пойме и являют собой слой погребенной палеопочвы.

По характеру верхнепермских пород можно судить о внешних (абиотических) условиях в конце перми в районе нынешних Вязников. Три основные пачки — нижняя глинистая (старичная), средняя песчаная (русловая) и верхняя глинисто-алевритистая (отмельно-пойменная) — составляют толщу позднепермских пород больших мощности и протяженности. Все это свидетельствует о стабильности, длительном существовании и обширности бассейна осадконакопления, т.е. речной долины или равнины. В то время здесь текла с востока на запад крупная, очень извилистая река. На такой ход речного стока указывает направле-

ние падения косых слоев в русловых песчаных отложениях. Свое начало река брала на Уральских горах, откуда и сносился обломочный песчаный материал, чем и объясняется, в частности, полиминеральный состав русловых песков. Большая мощность глинистых отложений нижней пачки, их мелко-ритмичная слоистость, наличие конкреций пирита говорят об относительной глубине, значительных размерах и длительности существования старичных озер, в которых накапливались осадки и в глубоких придонных частях которых временами возникали застойные восстановительные условия. Формированием пойменных отложений с палеопочвами завершился цикл аллювиального (речного) осадконакопления в данном районе. Таким образом, и характер отложений, и реконструируемые по ним условия осадконакопления служат доводом в пользу стабильности, обширности и многоводности водоемов, т.е. довольно влажных — гумидных — условиях в данном регионе в конце пермского периода.

Состав вязниковского фаунистического комплекса оказался весьма богатым и необычным [2, 10]. Среди четвероногих в нем к настоящему времени определены представители нескольких групп рептилий и амфибий. И теперь, сравнив составы соколовской и вязниковской фаун, можно проследить за их изменениями.

Своеобразие фауны

Из хищных рептилий в вязниковском комплексе доминировали крупные текодонты, такие как *Archosaurus rossicus*. Их остатки найдены только в двух позднепермских местонахождениях центральной части России — в Вязниках и Пурлах (Нижегородская обл.). Появление архозавров было самым значимым событием в истории фауны



Только что найденный отпечаток членистостебельного растения *Neocalamites cf. mansfeldicus*. Июль 2004 г., местонахождение Соковка.

Фото Д.Е.Щербакова



Кости черепа, шейные позвонки и реконструкция черепа древнейшего текодонта *Archosaurus rossicus*. Местонахождение Вязники. Этот архозавр был самым крупным и опасным хищником конца пермского периода в Восточной Европе. Острые зазубренные зубы этого ящера были прекрасно приспособлены для разрывания и разрезания крупной добычи. Верхняя челюсть, загнута вниз, как клюв, служила также для более надежного удержания жертвы.

Фото Е.А.Сенниковой

наземных позвоночных на рубеже палеозойской и мезозойской эр. Архозавры сменили доминировавших в перми звероящеров и стали господствующей группой в мезозое. Во всем мире первые примитивные архозавры из группы текодонтов известны лишь с начала триаса, и только в вязниковском комплексе обнаружены более древние, позднепермские. В этом наиболее ярко сказывается связь вязниковской фауны с последующими раннетриасовыми и отличие от предшествующей — позднепермской соколковской. Именно благодаря находкам древнейших архозавров вязниковская фауна стала известна палеонтологам всего мира.

В вязниковское время исчез целый отряд хищных зверообразных рептилий — саблезубые горгонопии, бывшие характернейшим элементом соколковской фауны. Зато другой отряд этих рептилий — тероцефалы — сохранился, но уже с новыми родовыми таксонами, представители которых сильно различались размерами и специализацией. Некоторые из таких тероцефалов, возможно, стали всеядными, а другие — ядовитыми.

Оставались многочисленными растительноядные зверо-

ящеры — дицинодонты (из семейства дицинодонтид), бывшие одной из доминирующих групп и в предшествующем соколковском комплексе. Однако исчезли парейазавры — типичная для него группа крупных специализированных растительноядных парарептилий. В вязниковской фауне обычным элементом становятся родст-

венники парейазавров — мелкие элгинииды (обирковии). По единичным находкам они известны также из верхнепермских горизонтов Восточной Европы, Шотландии и Марокко.

В числе вязниковских амфибий оказались хронизухии — крупные крокодилообразные панцирные хищники. Одни из них, чисто водные животные



Череп хищной зверообразной рептилии — тероцефала *Moschowhaitia vjuschkovii*. Местонахождение Вязники. Судя по строению зубов, этот звероящер был, вероятно, не самым эффективным хищником в составе вязниковской фауны — основным орудием для удержания добычи у него служили небольшие конические клыки.

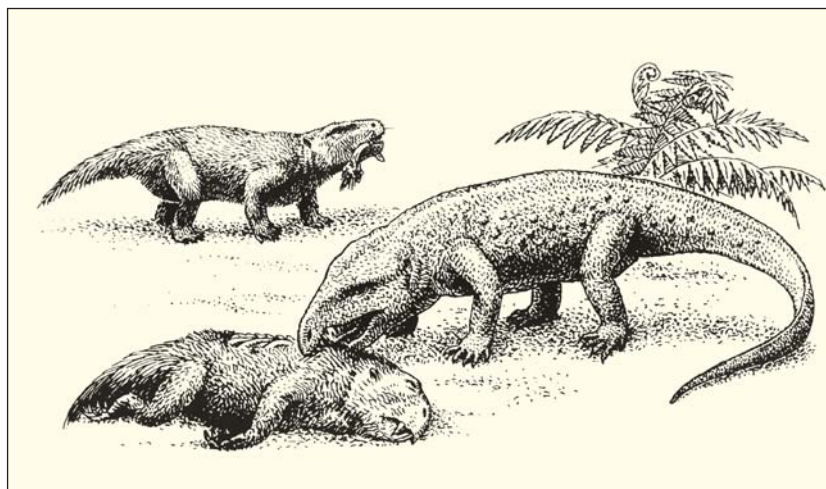
Фото Е.А.Сенниковой



Клыки растительноядных зверообразных рептилий — дицинодонт. Зубы дицинодонт, за исключением двух больших клыков в верхней челюсти, редуцировались, зато образовался мощный роговой клюв, как у современных черепах. Клювом эти ящеры могли срезать и откусывать растительную пищу, даже весьма жесткую. Концы функционирующих клыков сточены, на них видны площадки стирания. Вероятно, дицинодонты, подобно кабанам, клыками выкапывали корневища растений. Местонахождение Вязники.

семейства хронизухид (например, уралерпетон), были типичными и для соколовской фауны. Другие появились впервые, как, например, новое семейство хронизухий — быстровианиды, вероятно, ведшие амфибиотический образ жизни. Их при-

сутствие в вязниковской фауне сближает ее с более молодыми, триасовыми, фаунами Восточной Европы, где быстровианиды изредка встречаются в отложениях раннего и среднего триаса. Следует отметить, что своеобразные панцирные хро-



Реконструкция текодонта *Archosaurus* (справа) и тероцефала *Moschowhatsia*, поедающих небольшого дицинодонта.

Рисунок В.Д.Колганова

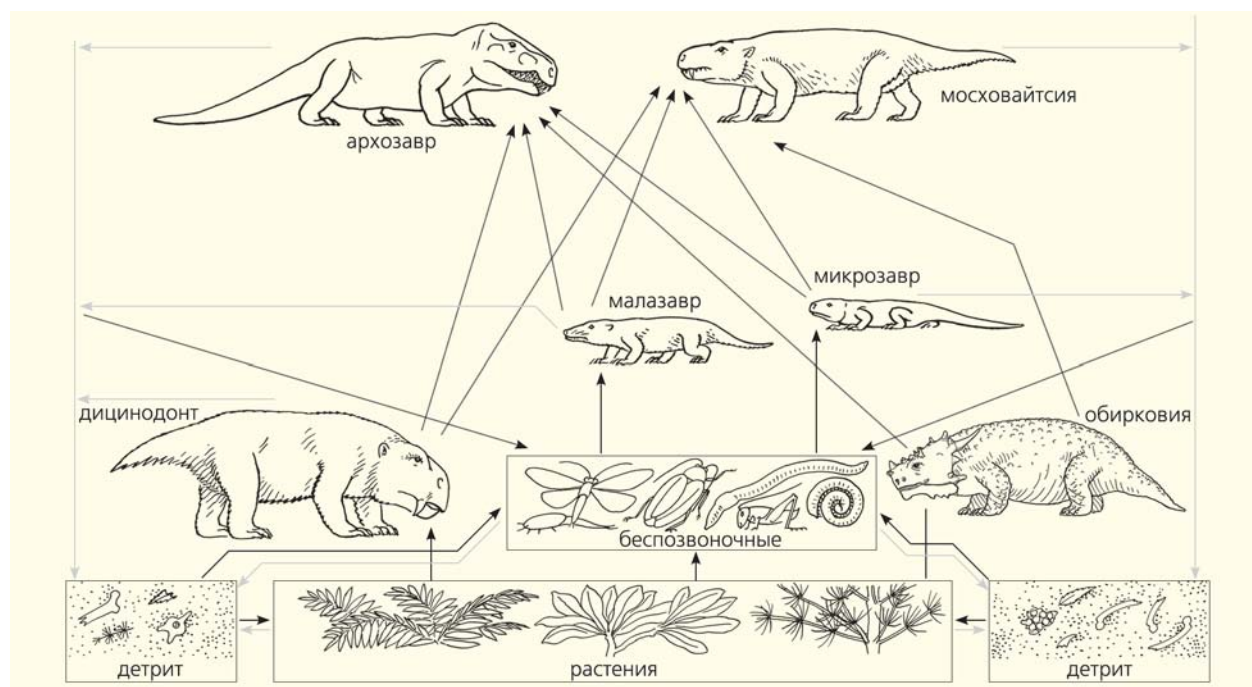
ниозухии относятся к группе антракозавров, которые были широко распространены только в каменноугольном и первой половине пермского периода. В конце перми, а тем более в раннем и среднем триасе, хронизухии стали уже реликтовой группой. Их широкое распространение было эндемичной особенностью Восточной Европы.

Из других крупных хищных амфибий в Вязниках найдены остатки двинозавров. Эти неотенические (или личиночные, т.е. сохранявшие жабры всю жизнь) водные животные, принадлежавшие к группе брахиоподидных лабиринтодонт (древнейших амфибий), входили в состав и предшествующего соколовского комплекса. В Вязниках же появился новый, более специализированный вид двинозавра.

Котласиоморфные парарептилии, которые преимущественно жили в воде, также были общими компонентами вязниковской и соколовской фауны.

В вязниковском комплексе оказались микрозавры — загадочные мелкие земноводные. Это большая неожиданность, так как микрозавры жили гораздо раньше — в каменноугольном и в начале пермского периода, а затем исчезли из геологической летописи. В конце перми вязниковские микрозавры уже были «живыми ископаемыми».

В экологическом аспекте своеобразие вязниковской фауны позвоночных как переходной от пермских к триасовым становится еще ярче [8]. В соколовской фауне доминировали и хищные звероящеры горгонопии, и крупные растительноядные парейазавры (скутозавры), вместе составлявшие взаимно приспособленную пару хищник—жертва. В вязниковском сообществе новый высокоэффективный хищник архозавр занял вершину пищевой пирамиды, оттеснив хуже приспособленных хищных звероящеров тероцефалов и сформировав



Вязниковское наземное сообщество. Его пищевую пирамиду составляли консументы разных порядков. Первичными консументами, потреблявшими растительную пищу, были дицинодонты и элгинииды (обирковии); вторичными, которые питались в основном беспозвоночными, — микрозавры и мелкие тероцефалы (малазавры). Вершину пищевой пирамиды занимали консументы высших порядков — крупные хищники: текодонты (архозавр) и тероцефалы (мосховайтсия, гексацинодон и другие). Стрелками указаны пищевые связи: черными — в пастбищной пищевой цепи, серыми — в детритной.

Рисунок В.Д.Колганова

ровал с растительными дицинодонтами новую пару хищник—жертва, типичную для триасового времени. Иными словами, вязниковское наземное сообщество позвоночных характеризовалось неустойчивостью и распадом трофических связей, существовавших в перми (при господстве зверообразных рептилий), и формированием структуры пищевых связей нового сообщества триасового типа (с доминированием архозавров).

Из рыб в Вязниках обнаружены остатки разнообразных палеонисков, а также заурихтисов (хрящевых ганоидов из другой группы лучеперых рыб) и гибодонтных акул [3]. По мнению палеоихтиолога А.В.Миних из Саратовского государственного университета, палеониски типичны для вятского горизонта верхней перми, а заурихтисы

и акулы — для триасовых отложений Европейской России.

Итак, особенности вязниковского комплекса позвоночных составляют:

- некоторое обеднение таксономического разнообразия (в первую очередь за счет вымирания наиболее специализированных, доминировавших прежде форм);

- увеличение роли менее специализированных, второстепенных групп;

- появление и распространение реликтовых групп, «живых ископаемых»;

- экологическая инверсия — смена групп, господствовавших по численности, разнообразию и положению в пищевой пирамиде;

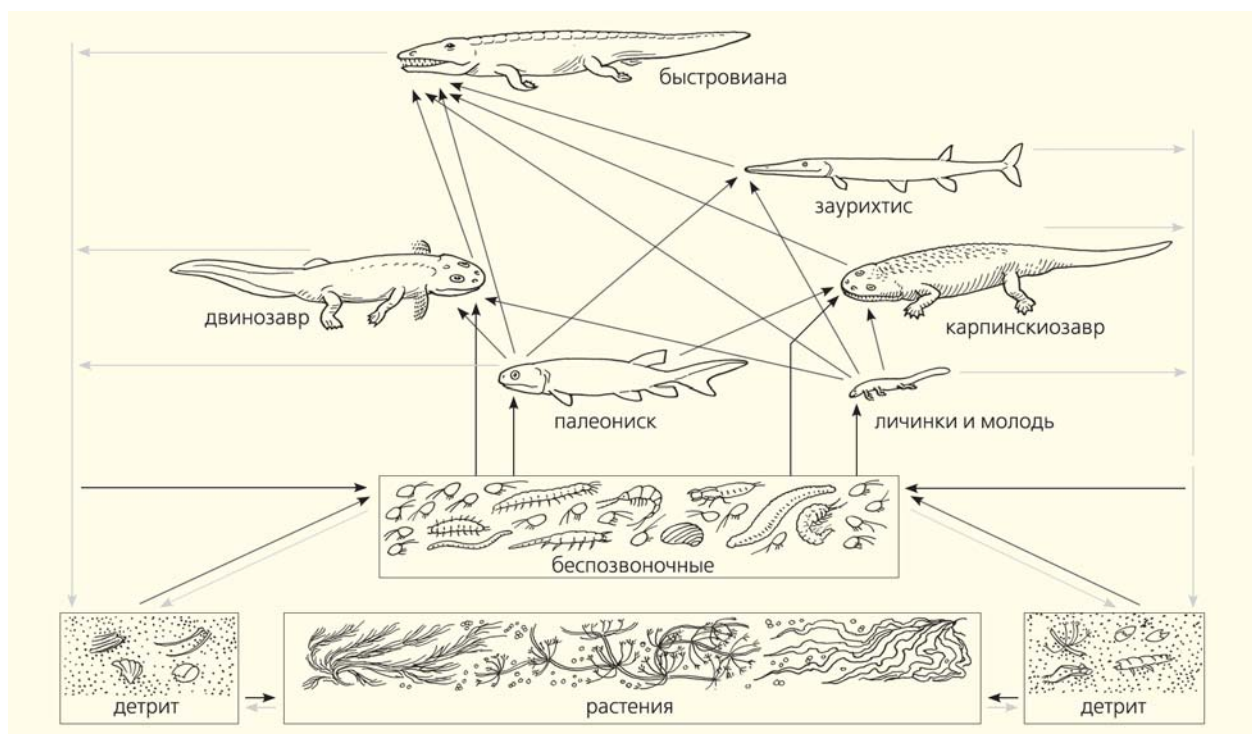
- появление отдельных представителей новых групп, которые станут доминировать на следующем этапе развития;

— перестройка пищевой сети, формирование новой структуры сообщества.

Все эти особенности характерны для максимума экологического кризиса и смены биоты [11].

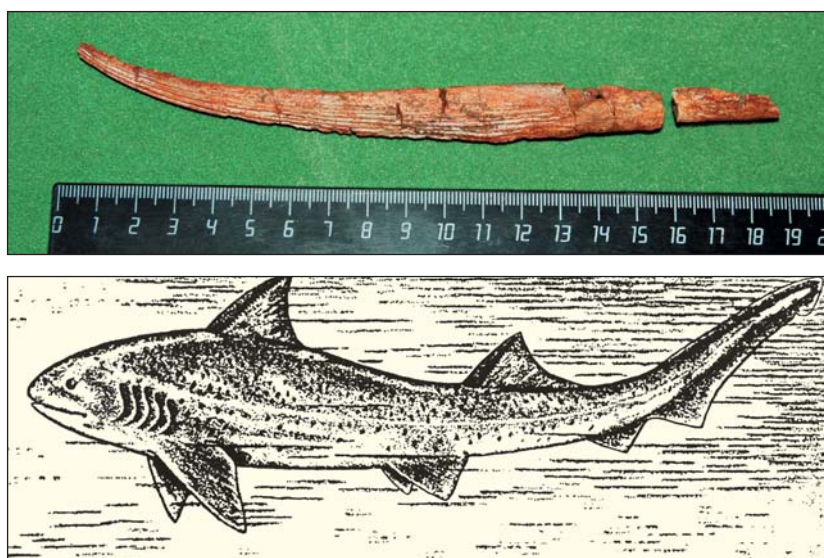
Интересно, что водные позвоночные (рыбы, земноводные) в вязниковской фауне весьма многочисленны и разнообразны. Эти консументы различных порядков зачастую были крупными и специализированными. Такие животные могли существовать только в процветающих сообществах, где продуцируется значительная биомасса, т.е. в стабильных и обширных водоемах. Это вполне согласуется с нашей реконструкцией абиотических условий по геологическим данным.

Находки насекомых в Вязниках пока немногочисленны (всего в двух местах — Соковке и Ба-



Вязниковское водное сообщество. Водные растения служили пищей беспозвоночным, которые и были консументами первого порядка, а их потребляли вторичные консументы — видимо, палеониски, гибодонтные акулы, личинки и молодь водных тетрапод. Консументами следующих порядков могли быть придонные брахиоподные лабиринтодонты (двинозавр), а также котлассиоморфы (карпинскиозавр), питавшиеся, вероятно, беспозвоночными, рыбами и личинками водных тетрапод. К консументам третьего порядка относились активно плавающие хищные ганоиды (заурихтис). Завершали пирамиду водные или амфибиотические храниозухи (быстровиана, уралерпетон). Стрелками указаны пищевые связи: черными — в пастбищной пищевой цепи, серыми — в детритной.

Рисунок В.Д.Колганова



Плавниковый шип и реконструкция внешнего вида гибодонтной акулы. Местонахождение Соковка.

Фото Е.А.Сенниковой

лымотихе), но вызывают большой интерес. По определениям, выполненным палеознтомологами нашего института (А.Г.Пономаренко, Д.С.Аристовым и Д.Е.Щербаковым), в Балымотихе, как почти во всех верхнеказанских и татарских местонахождениях насекомых Европейской России, доминируют тараканы. В Соковке они редки, но здесь найден экземпляр тараканосверчков рода *Chauliodites*. Эти насекомые встречались в предшествующее — позднеатарское — время, а в начале триаса стали обычными. В Вязниках обнаружены также протэлитроптеры (предки ухверток), лофионевриды (группа, переходная от сеноедов к трипсам), некоторые цикадки и скорпионницы. Все они близки к насекомым из

верхней перми Австралии (в Бельмонте). Вязниковские жуки — это только пермосиниды, которые характерны для вятских и бельмонтских комплексов. Вероятно, вязниковские насекомые — самый молодой из известных татарских комплексов Восточной Европы.

Фауна раковинных рачков (остракод) в Вязниках богата и разнообразна. По мнению И.И.Молостовской из Саратовского государственного университета здесь еще есть пермские (вятские) элементы, но в целом ее облик — триасовый.

Другие раковинные рачки — конхостраки — представлены в Вязниках двумя семействами, несколькими родами и видами. По данным Н.И.Новожилова (сотрудника нашего института), этот комплекс конхострак, видимо, сходен с тем, который существовал в поздней перми, в северодвинское время.

Двустворчатые моллюски из Вязников также разнообразны. Такой набор в целом был типичен для вятского времени Восточно-Европейской платформы, как полагает В.В.Силантьев из Казанского государственного университета.

Причины кризиса

Исследования геологического строения окрестностей Вязников и вязниковского биотического комплекса еще далеки от завершения. Но можно уже утверждать, что открыт не известный до сих пор этап в геологической и палеонтологической летописи Восточно-Европейской платформы. Новые открытия заполняют белое пятно в истории континентальной биоты Восточной Европы на рубеже перми и триаса, палеозойской и мезозойской эр. Растения, большинство беспозвоночных и позвоночные представляют собой комплексы, переходные между пермскими и триасовыми. Так, фауна остракод больше похожа на триасовую, но двуствор-



Отпечатки насекомых — крыльев тараканосверчка *Chauliodites* (вверху) и лофионевриды (здесь видны и остатки раковинных рачков — остракод). Местонахождение Соковка.

Фото Д.Е.Щербакова



Ядра раковин двустворчатых моллюсков *Palaeomutela concavocarinata*. Местонахождение Соковка.

Фото Е.А.Сенниковой

чатые моллюски и конхостраки — исключительно позднепермские формы.

Судя по составу фауны и флоры, вязниковские отложения — самые молодые, заключительные пермские, предтриасовые образования. Это противоречит традиционным представлениям о наличии на Русской плите регионального перерыва на границе перми и триаса. Новые материалы не подтверждают также гипотезу о резкой аридизации климата в то время в данном регионе. По геологическим и палеонтологическим данным климат скорее был субгумидным, сезонно влажным. На обширной аллювиальной равнине с полноводными речными потоками и большими старичными озерами процветали богатые и разнообразные сообщества животных и растений.

Вновь открытый вязниковский комплекс флоры и фауны конечной перми — это результат

последнего этапа биотического кризиса на суше. Переход от палеозоя к мезозою в континентальных сообществах был сложным, многоступенчатым, поскольку разные группы организмов сменяли друг друга неравномерно и не вполне одновременно. Завершился этот переход биотическим кризисом на границе перми и триаса. Какие причины были способны вызвать кризис — внешние, абиотические (климат и другие факторы) или внутренние, биотические? Первые могли лишь вносить некоторые особенности в сам процесс на том или ином континенте, на том или ином этапе кризиса, влиять на отдельные группы организмов или структуру сообществ. Абиотические факторы скорее всего служили «спусковым механизмом» для развития кризиса и его углубления. Но основные причины и своеобразие протекания кризиса кроются, очевидно, во внутренних, био-

тических и биоценологических закономерностях. Это подтверждается длительной предысторией (сложным, ступенчатым характером вымирания и смены фаун в поздней перми) и последствием кризисных явлений — постепенным, поэтапным восстановлением разнообразия биоты в раннем триасе, происходившим в целом синхронно в разных группах организмов как на суше, так и в море [1, 12]. Описанные биотические преобразования на рубеже палеозоя и мезозоя хорошо укладываются в эвристическую модель сопряженной эволюции сообщества и биоты, предложенную Н.Н.Каландадзе и А.С.Раутианом [13] и разработанную В.В.Жерихиным [11].

Таким образом, в экологическом кризисе на границе перми и триаса выявляются наиболее характерные черты глобальных кризисов в истории жизни на Земле. ■

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты 05-05-65146, 04-05-64741), Научной школой академика Л.П.Татарина (НШ-6228.2006.4) и комплексной программой Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы (подпрограмма II)».

Литература

1. Невеская Л.А. Пермо-триасовый и мел-палеогеновый кризисы биоты: различие и сходство // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Вып.6 / Ред. И.С.Барсков, Т.Б.Леонова, А.Г.Пономаренко. М., 2004. С.51—56.
2. Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М., 1997.
3. Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы / Отв. ред. В.Р.Лозовский, Н.К.Есаулова. М., 1998.
4. Мурчисон Р.И., Вернелъ Э., Кейзерлинг А. Геологическое описание Европейской России и хребта Уральского. СПб., 1849. Ч.1, 2.
5. Сибирцев Н.М. // Тр. Геологического комитета. Т.XV. №.2. СПб., 1896.
6. Шишкин М.А. // Бюлл. МОИП. Отд.геол. 1990. Т.65. Вып.2. С.117.
7. Ивахненко М.Ф. // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1990. Т.65. Вып.6. С.55—59.
8. Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М., 1995.
9. Сенников А.Г. // Палеострат-2004. Программа и тезисы докладов годичного собрания секции палеонтологии МОИП. М., 2004. С.30—31.
10. Голубев В.К. // Тез. докл. Всероссийского совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань, 2004. С.19—21.
11. Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М., 2003.
12. Сенников А.Г. // Тез. докл. Всероссийского совещания «Структура и статус Восточно-Европейской стратиграфической шкалы пермской системы, усовершенствование ярусного расчленения верхнего отдела пермской системы общей стратиграфической шкалы». Казань, 2004. С.60—63.
13. Каландадзе Н.Н., Раутиан А.С. Эвристическая модель эволюции сообщества и его таксономического и экологического разнообразия // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб., 1992. С.65—80.