


Российская академия наук
Отделение биологических наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН



Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография

Материалы конференции,
посвященной 80-летию со дня рождения
Виталия Георгиевича Очева
(1931–2004)

6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва

Среднепермское событие в истории фауны тетрапод Восточной Европы

В.К. Голубев, А.Г. Сенников

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

Middle Permian event in the history of tetrapod fauna of Eastern Europe

V.K. Golubev, A.G. Sennikov

Крупнейший биотический кризис в истории жизни на Земле произошел на границе перми и триаса. Однако в филоценогенезе сообщества тетрапод пермо-триасовому вымиранию предшествовало не менее яркое событие в конце среднепермской (гваделупской) эпохи. Это событие характеризуется вымиранием диноцефаловой фауны и знаменует начало развала тероморфного палеозойского сообщества, приведшего в конце концов, к формированию диапсидного мезозойского сообщества и переходу тероморф из доминантного положения в сообществе в субдоминантное, что в свою очередь стало причиной маммализации терапсид, появления млекопитающих и вымирания терапсид.

В отличие от пермо-триасового, среднепермскому кризису уделяется значительно меньше внимания, хотя в Восточной Европе именно с ним связана самая значительная перестройка в сообществе тетрапод: смена ишеевской диноцефаловой фауны соколковской териодонтовой (рис. 1). Если между терминальным пермским (взяниковским) и раннетриасовым (спасским) комплексами присутствует хотя бы слабая преемственность (границу пересекает два семейства – *Proterosuchidae* и *Bystrowianidae*), то на рубеже средней и поздней перми состав фауны тетрапод меняется кардинально: между ишеевской фауной, с одной стороны, и котельничской и ильинской фаунами, с другой, нет ни одного общего семейства (Голубев, 2000).

Значительные различия в эволюционном уровне диноцефаловой и териодонтовой (=парейазавровой (Ефремов, 1952)) фаунами и отсутствие переходного, смешанного комплекса, в свое время послужили основой для предположения, сделанного И.А. Ефремовым, что между диноцефаловыми и парейазавровыми слоями присутствует стратиграфический перерыв. Этот, возможно, отсутствующий интервал разреза был выделен в качестве особой III биостратиграфической зоны, расположенной между II зоной (слои с диноцефаловой фауной) и IV зоной (слои с парейазавровой фауной). Ефремов считал нерациональным объединять диноцефаловые и парейазавровые слои в один татарский ярус, предлагая называть татарским только парейазавровый интервал разреза, а диноцефаловый интервал отнести к казанскому ярусу. Если же переходные слои со смешанной фауной тетрапод будут обнаружены в будущем, то их, по мнению Ефремова, следует выделить в качестве самостоятельного яруса (Ефремов, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955).

Последующими стратиграфическими работами подтвердить наличие перерыва между диноцефаловыми и парейазавровыми слоями не удалось. Однако столь резкая биостратиграфическая граница внутри татарского яруса не могла не найти своего отражения в стратиграфической шкале. Е.И. Тихвинская (1948) предлагала татарский ярус разделить на горьковский и северодвинский ярусы, проведя границу между ними по смене диноцефаловых слоев парейазавровыми. В схеме В.И. Игнатьева (1962) этой границе соответствует граница горьковского и северодвинского подъярусов татарского яруса. Впоследствии она была утверждена сначала в качестве границы нижнего и верхнего подъярусов татарского яруса (Решения..., 1965), а затем границы биармийского и татарского отделов (уржумского и северодвинского ярусов) пермской системы (Комиссия..., 2006; Постановление..., 2006).

В процессе биостратиграфических исследований было установлено, что на Восточно-Европейской платформе в середине татарского века изменения коснулись практически всей биоты, а не только сообщества тетрапод. Исходно было принято допущение, что все сколько-нибудь значимые среднетатарские геосторические события: смена геомагнитной полярности, перестройка фаун остракод, двустворчатых моллюсков, рыб и тетрапод, смена растительности, – синхронны (Молостовский и др., 2001). На протяжении многих десятилетий данных, противоречащих этому допущению, не было. В результате стратиграфическую границу, отвечающую крупнейшей перестройке восточноевропейской биоты, зафиксировали не по тетраподам, а по смене комплексов наиболее широко распространенной в пермских континентальных отложениях группы – остракод. В настоящее время эта граница проведена по подошве остракодовой зоны *Suchonellina inornata* – *Prasuchonella nasalis* (Комиссия..., 2006; Постановление..., 2006). Однако современные биостра-

МСШ		ОСШ			РСШ		Магнито- стратиграфическая шкала	Кировская область, свита / пачка	Вологодская и юг Архангельской области, свита / пачка	Зона по остракодам (Молостовский и др., 2001)	Зона по тетраподам		Комплекс тетрапод		
Отдел	Ярус	Отдел	Ярус	Подъярус	Горизонт	Подгоризонт					(Ефремов, 1952)	(Голубев, 2000, с изменениями)			
Гваделупский	Лопинский	Чансин- ский	Татарский	Вятский	Верхний	Неф. Жук.	R ₃ P	Вятская	Саларёвская	Комарицкая	Wjatkellina fragiloides - Suchonella typica	IV	Archosaurus rossicus	Вязниковский	
										Нижне- федосовская					Wjatkellina fragilina - Dvinella cyrta
					Ровдинская	Eрогодская	Janlinus mirabilis								
		Калининская		Кичугская					Пуртовинская	Исадская	Proelginia permiana		Chroniosaurus levis		Chroniosaurus dongusensis
					Полдарская	Стреленская	Suchonellina inornata - Prasuchonella stelmachovi								
		Сухонская		Микулинская					Устьполдарская	Ulemosaurus svijagensis	Диноцефаловый				
	Юрпаловская		Нюксеницкая		Suchonellina inornata - Prasuchonella nasalis	Ulemosaurus svijagensis	Ишеевский								
		Котельничская		Филинская				Слободская	Ulemosaurus svijagensis	Ишеевский					
	Уржумская		Сырьянская		Нижнеустыинская	Ulemosaurus svijagensis	Ишеевский								
		Кептенский		Северодвинский				Верхний	Путятинский	Нижний	R ₂ P	Котельничская	Юрпаловская	Сухонская	Нюксеницкая
	Вучапинский		Вятский		Нижний	Быков- ский	N ₂ P								
		Биярмийский		Уржумский				Уржумский	Нижний	N ₁ P	Сухонская	Нюксеницкая	Suchonellina inornata - Prasuchonella nasalis	II	Ulemosaurus svijagensis

Рис. 1. Стратиграфическая схема верхнепермских отложений Восточной Европы. Сокращения: Неф. – нефедовский, Жук. – жуковский.

тиграфические данные свидетельствуют, что все отмеченные геологические события не синхронны. Оказалось, что биотическая перестройка растянулась почти на весь северодвинский век (Голубев, 2001, 2002).

Отсутствие переходного, смешанного комплекса между ишеевским и соколковским свидетельствует о том, что перестройка в сообществе тетрапод проходила как минимум в два этапа: сначала вымерла диноцефаловая фауна, затем сформировалась фауна териодонтовая, причем водная составляющая териодонтовой фауны имеет местные корни, тогда как наземная формируется преимущественно переселенцами из Гондваны (Голубев, 1995). Временной промежуток между этими событиями оказался довольно продолжительным. Все немногочисленные ишеевские местонахождения, чей возраст достоверно установлен, приурочены к уржумскому ярусу. Например, Ишеево, одно из таких местонахождений, располагается в самой верхней части уржумского яруса, в непосредственной близости к нижней границе северодвинского яруса (Голубев, Жарков, 2001). Самая ранняя соколковская фауна (котельничский и ильинский субкомплексы) имеет позднесеверодвинский (путятинский) возраст. Для местонахождений тетрапод котельничской и ильинской фаун, расположенных по правому берегу Вятки ниже г. Котельнич, более точное стратиграфическое положение определить пока не представляется возможным. На Сухоне самое древнее местонахождение наземных тетрапод териодонтовой фауны – Устье Стрельны (ильинский субкомплекс) – располагается в верхней части стреленской пачки полдарской свиты, то есть в верхней части путятинского горизонта. Таким образом, большая часть северодвинского яруса, как минимум в объеме его нижнего подъяруса (сухонского горизонта), располагается между слоями с диноцефаловой и териодонтовой фаунами и не охарактеризована определяемыми остатками тетрапод. Формально именно этому интервалу разреза и соответствует III зона И.А. Ефремова (Ефремов, 1952; Вьюшков, Ефремов, 1955).

В 2010 г. в местонахождении Сундырь-1, расположенном на южном берегу Чебоксарского водохранилища возле устья р. Сундырь, была обнаружена новая фауна тетрапод, переходная между ишеевской и соколковской (Голубев, Куркин, Сенников, Березин, 2011). Само местонахождение было открыто А.Ю. Березиным в 1997 г., но долгое время из-за недостатка материала фауна его относилась к ишеевскому комплексу. В 2010 г. были проведены раскопки данного местонахождения и собрана представительная коллекция остатков тетрапод. К настоящему времени в местонахождении обнаружены диноцефалы (тапиноцефалы aff. *Ulemosauridae*, антеозавриды cf. *Titanophoneus*, сиодонтиды cf. *Syodon*), аномодонты (? галеопиды aff. *Suminia*), тероцефалы, горгонопиды (иктидориниды cf. *Ustia*), диапсиды (? озухии), антракозавры (хрониозухиды *Suchonica vladimiri* Golubev и энзухиды aff. *Enosuchus*), котлассиоморфы (котлассиины *Microphon exiguus* Ivachnenko и лепторофины *Leptoropha* aff. *talophora*) и батрахоморфы (*Dvinosaurus* sp.) (Голубев, Куркин, Сенников, 2011; Буланов, Голубев, 2011).

Выявленная в местонахождении ассоциация тетрапод указывает на переходный облик сундырского комплекса. Сундырское доминантное сообщество образовано исключительно диноцефалами и в этом отношении практически не отличается от более древнего, ишеевского сообщества. Субдоминантное сообщество имеет смешанный облик. Здесь присутствуют формы известные только в диноцефаловой фауне (энзухиды), только в териодонтовой (иктидориниды, галеопиды) или в обеих фаунах (тероцефалы и диапсиды). В водном сообществе доминируют группы, типичные для териодонтовой фауны, – хрониозухиды, котлассиины и двинозавры.

По биостратиграфическим данным (остракоды, тетраподы) сундырский комплекс имеет раннепутятинский возраст (нижняя часть верхнесеверодвинского подъяруса) (Голубев, Куркин, Сенников, 2011). Это означает, что на территории Восточной Европы доминантное диноцефаловое сообщество не исчезло в конце уржумского века, как предполагалось ранее, но просуществовало большую часть северодвинского времени.

Новые данные по сундырскому комплексу позволяют значительно детализировать сценарий экологического кризиса в сообществе тетрапод Восточной Европы в конце среднепермской (гваделупской) эпохи. Перестройка сообщества началась с водного блока: исчезли типичные для диноцефаловой фауны архегозавроидные темноспондилы и лантанозухи, и на смену им пришли хрониозухиды, котлассиины и двинозавры, а также казанские реликты лепторофины. Отсутствие местонахождений со смешанной фауной позволяют сделать предположение, что это замещение произошло не путем конкурентного вытеснения. Судя по всему, новое водное сообщество формируется на уже освободившемся месте. Таким образом, перестройка водного блока проходила в два этапа. Пока остается неясным, что стало причиной распада ишеевского водного сообщества, но этот распад выглядит вполне закономерным на фоне неуклонного обеднения водного сообщества на протяжении всего диноцефалового времени (Буланов, Голубев, 2011).

Следующая стадия – развал диноцефалового доминантного сообщества. В результате диноцефалы, игравшие ключевую роль в сообществах тетрапод в среднепермское время, навсег-

да исчезают из геологической летописи. Заключительная стадия – инвазия на территорию Восточной Европы гондванской фауны тетрапод и формирование нового доминантного сообщества из гондванских иммигрантов. Стратиграфические данные свидетельствуют, что четвёртая стадия отделена от третьей весьма непродолжительным временным интервалом. Эти события стратиграфически почти синхронны. Однако отсутствие местонахождений со смешанной фауной, а также общий облик представителей новой фауны позволяют сделать предположение, что новое сообщество не вытесняло конкурентным образом предыдущее, но сформировалось на свободном экологическом пространстве.

Таким образом, в конце среднепермской (гваделупской) эпохи крупный экологический кризис приводит к распаду диноцефалового сообщества тетрапод, господствовавшего на территории Восточной Европы в течение среднепермской эпохи. В настоящее время может быть выделено четыре стадии этого кризиса. Причины столь масштабного кризиса пока не установлены.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ №№ 09-05-01009, 10-05-00611, 11-04-01055, 11-05-00252, 12-05-00862 и 12-05-00262, а также Программы фундаментальных исследований Президиума РАН № 15 «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», Подпрограмма II.

Литература

- Буланов В.В., Голубев В.К., 2011. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: сб. материалов Междунар. науч. конф., посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сент. 2011 г., Пермь). Пермь: Перм. гос. ун-т. С. 47–55.
- Голубев В.К., 1995. Главные этапы позднепермской истории развития фауны наземных позвоночных Восточной Европы // Палеонтология и стратиграфия континентальных отложений перми и триаса Северной Евразии. Тез. докл. совещания. Москва, 13–14 декабря 1995 г. М.: изд-во Палеонтол. ин-та. С. 6–7.
- Голубев В.К., 2000. Пермские и триасовые хронозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 276. С. 1–174.
- Голубев В.К., 2001. Пограничные отложения нижне- и верхнетатарского подъярусов Русской плиты: биостратиграфия и корреляция с отложениями тетической области // Проблемные вопросы региональной и местной стратиграфии фанерозоя Поволжья и Прикамья (Материалы региональной научно-практической стратиграфической конференции. Саратов, 9–12 октября 2001). Саратов. С. 24–25.
- Голубев В.К., 2002. Стратиграфия пограничных отложений средней и верхней перми (средняя часть татарского яруса) Русской плиты // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всероссийская конференция (Москва, 4–5 апреля 2002 г.). Автореф. докл. М.: Палеонтол. ин-т РАН. С. 41.
- Голубев В.К., Жарков И.Я., 2001. Результаты палеомагнитного анализа отложений татарского яруса разреза Ишеево (Татарстан) // Бюлл. РМСК по Центру и Югу Русской платформы. Вып. 3. С. 105–113.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., 2011. О возрасте сундырского комплекса пермских тетрапод Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы: сб. материалов Междунар. науч. конф., посвященной 170-летию со дня открытия пермской системы (5–9 сент. 2011 г., Пермь). Пермь: Перм. гос. ун-т. С. 299–302.
- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г., Березин А.Ю., 2011. Новая фауна пермских тетрапод Восточной Европы // Палеострат-2011. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 24–26 января 2011 г.). М.: ПИН РАН. С. 30–32.
- Ефремов И.А., 1952. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 6. С. 49–75.
- 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. С. 3–185.
- Игнатьев В.И., 1962. Татарский ярус Центральных и Восточных областей Русской платформы. Часть I. Стратиграфия. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 334 с.
- Комиссия по пермской системе. Решение о модернизации верхнего отдела системы. Заседание 14–15 июля 2004 г. (Казань, КГУ) // Постановление Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. 2006. С. 22–30.
- Молостовский Э.А., Молостовская И.И., Миних М.Г., Миних А.В., 2001. К вопросу о трехчленном подразделении пермской системы и номенклатуре Восточно-Европейской стратиграфической шкалы // Бюлл. РМСК по Центру и Югу Русской платформы. Вып. 3. С. 52–60.
- Постановление о модернизации верхнего отдела пермской системы общей (Восточно-Европейской) стратиграфической шкалы // Постановление Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 36. Санкт-Петербург: Изд-во ВСЕГЕИ. 2006. С. 14–16.
- Решения Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем верхнего докембрия и палеозоя Русской платформы, 1962 г. Л.: ВСЕГЕИ. 1965. 80 с.
- Тихвинская Е.И., 1948. Стратиграфия красноцветных пермских отложений Востока Русской платформы (К столетию пермской системы 1841–1941 гг.). Т. 1 // Уч. зап. Казан. гос. ун-та. Год 1946. Т. 106. Кн. 4. Геология. Вып. 16. С. 3–354.

Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). Москва: Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН. 2011. 63 с.

Сборник содержит материалы докладов конференции, проходившей в Москве, в Палеонтологическом институте им. А.А. Борисяка РАН, 6 ноября 2011 г. Доклады посвящены различным проблемам палеонтологии позднепалеозойских и мезозойских тетрапод и исторической геологии перми и мезозоя Евразии.

Редакторы: М.А. Шишкин, В.К. Голубев, И.В. Новиков, А.Г. Сенников.

Издано при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований,
грант № 11-05-06117-г



ШАРЛЫК

МЕЛЕУЗ

Белага

Бекясово

ТАШЛА

ОКТЯБРЬСКОЕ

ТРОИЦКОЕ

Марьевка

Нов. Сакутак

Спасское

Сакмара

ОРЕШБУРГ

Камешно-Озерное

Вязовка

Урал

Алабаитгал