

*На правах рукописи*



**НОВИКОВ Игорь Витальевич**

**РАННЕТРИАСОВЫЕ АМФИБИИ  
ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ: ЭВОЛЮЦИЯ ДОМИНАНТНЫХ  
ГРУПП И ОСОБЕННОСТИ СМЕНЫ СООБЩЕСТВ**

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

Москва – 2017

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

**Научный консультант: Шишкин Михаил Александрович**, доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории палеогерпетологии  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук

**Официальные оппоненты:**

**Северцов Алексей Сергеевич**, доктор биологических наук, профессор кафедры биологической эволюции  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова»

**Смирнов Сергей Васильевич**, доктор биологических наук, зав. лабораторией проблем эволюционной морфологии  
Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук

**Садовников Геннадий Николаевич**, доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры исторической геологии, седиментологии и палеонтологии  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Российский государственный геологоразведочный университет имени Серго Орджоникидзе»

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования «Санкт-Петербургский государственный университет»

Защита состоится 04 октября 2017 г. в 14 час. 00 мин. на заседании диссертационного совета Д 002.212.01 на базе ФГБУН Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН по адресу: 117 647, Москва, Профсоюзная ул., 123

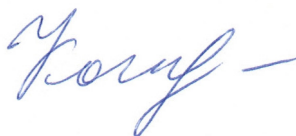
С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения биологических наук РАН (Москва, Ленинский пр-т, 33) и на официальном сайте ПИН РАН <http://www.paleo.ru/upload/medialibrary/572/572cca14c2bc85cfe405e54b16e0c647.pdf>

Отзывы в 2-х экземплярах направлять по адресу: г. Москва, 117 647, ул. Профсоюзная, 123, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, ученому секретарю диссертационного совета

Автореферат разослан «...»

2017 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета  
к. г.-м. н.



В.А. Коновалова

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность работы.** Ранний триас был начальной эпохой в восстановлении тетраподных сообществ после пермо-триасового кризиса. Для темноспондильных амфибий это было время новой диверсификации и повторной экспансии на всех континентах. В результате уже в самом начале этого процесса появились и получили широкое распространение новые группы темноспондиллов, заменившие позднепалеозойских доминантов и географически имеющие различное происхождение. В то же время на этом фоне продолжали существовать и немногочисленные палеозойские реликтовые группы амфибий. Эта ситуация характеризовала как гондванские, так и лавразийские области, включая и территорию Восточной Европы (ВЕ), где амфибии доминировали в тетраподных сообществах. Именно для этого региона раннетриасовая история амфибий документирована наилучшим образом, что предоставляет редкую возможность решить некоторые проблемы, связанные с систематикой и филогенией отдельных групп, а также установить здесь несколько последовательных эволюционных этапов в восстановлении тетраподной фауны после позднепермского вымирания. Более того, уникальные по сохранности и многочисленные остатки амфибий являются основой для расчленения и корреляции континентального триаса двух основных структур ВЕ – Восточно-Европейской платформы (ВЕП) и Предуральского краевого прогиба. При этом присутствие отдельных характерных родов амфибий в прибрежно-морских отложениях с фауной аммонитов позволяет непосредственно сопоставлять вмещающие отложения с подразделениями Международной стратиграфической шкалы.

**Цель и задачи работы.** Главная цель работы состояла в характеристике раннетриасового этапа эволюции амфибий на территории ВЕ: изучении их разнообразия, истории развития доминантных групп, их распространения во времени и пространстве и детализации на этой основе ранних событий в восстановлении тетраподной фауны ВЕ после пермо-триасового кризиса. Достижение этой цели обусловило постановку и решение следующих конкретных задач:

1) Анализ известных находок раннетриасовых амфибий ВЕ, включающий ревизию их систематической принадлежности, стратиграфического и географического распространения;

2) Описание новых материалов по раннетриасовым амфибиям этого региона;

3) Анализ становления и диверсификации основных групп раннетриасовых амфибий на территории ВЕ;

4) Уточнение истории восстановления раннетриасовой тетраподной фауны ВЕ после пермо-триасового кризиса и датировки каждого из выделенного в ней этапа;

5) Анализ пространственной дифференциации восточноевропейских тетраподных сообществ в течение раннего триаса;

6) Корреляция региональных стратиграфических схем нижнего триаса ВЕ на основе данных по тетраподам и уточнение возраста установленных в каждом регионе стратонов.

**Материал и методы.** Основой работы послужили коллекции Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН, собранные автором в 1984-2016 гг. в нижнем триасе Северного и Южного Приуралья (ЮП), Московской и Печорской синеклиз, юго-восточного склона Воронежской антеклизы (бассейн р. Дон), Бузулукской и Прикаспийской впадин, а также сборы различных годов из одновозрастных отложений на всей территории ВЕ И.А. Ефремова, Ф.М. Кузьмина, А.П. Гартман-Вейнберг, А.П. Быстрова, Б.П. Вьюшкова, Г.И. Блома, В.Г. Очева, В.П. Твердохлебова, М.Г. Миниха и А.В. Миних, М.А. Шишкина, В.Р. Лозовского, С.Н. Гетманова, А.Г. Сенникова, И.В. Морковина и др. Кроме того, были изучены коллекции по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы, хранящиеся в других организациях России (ВНИГРИ (Санкт-Петербург), ГГМ им. В.И. Вернадского (Москва), Институт геологии КНЦ (Сыктывкар), Рыбинский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник (Рыбинск), СГУ им. Н.Г. Чернышевского (Саратов), СОИКМ им. П.В. Алабина (Самара), ЦНИГР Музей им. Н.Ф. Чернышева (Санкт-Петербург) и др.) и зарубежья (Australian Museum (Сидней, Австралия) и British Museum of Natural History (Лондон, Великобритания)).

При обработке материала использовались общепотребительные методы, при этом при его препарировании предпочтение отдавалось химическому методу (растворение вмещающей карбонатсодержащей породы в слабом растворе уксусной кислоты).

**Личный авторский вклад в работу.** Автором определена цель и поставлены задачи, направленные на решение самостоятельно сформулированных научных проблем. В основу диссертации положены авторские исследования, проводившиеся в течение более 30 лет. Значительная часть материалов была собрана автором в 1984-2016 гг. в различных регионах ВЕП и Приуральского краевого прогиба. Химическое и механическое препарирование образцов, а также иллюстрации к работе частично выполнены автором.

**Научная новизна работы.** Работа представляет собой первое обобщающее исследование по фауне раннетриасовых амфибий ВЕ, где суммируются и ревизуются современные данные по ее таксономическому разнообразию, происхождению и путям диверсификации доминирующих групп, а также их стратиграфическому и географическому распространению. Автором высказаны новые идеи о филогенетических связях отдельных таксонов, выявлены и охарактеризованы этапы становления и начальной радиации доминантных групп, установлено присутствие ряда таксонов, ранее известных только за пределами ВЕ, а также впервые описаны (в соавторстве) некоторые палеозойские реликты. Результаты исследования позволили детализировать историю развития восточноевропейских раннетриасовых тетрапод, известную как наиболее полно документированную в мире для этого времени. На этой основе внесены существенные изменения в биостратиграфическую схему континентального нижнего триаса ВЕ по тетраподам, что, в свою очередь, позволило уточнить или впервые обосновать возраст ряда ранее выделенных здесь раннетриасовых стратонов. Проведенный автором совместно с коллегами анализ пространственной дифференциации тетраподных фаун в раннем триасе на территории ВЕ позволил впервые выделить здесь три самостоятельных биогеографических региона, показывающих местные различия в составе тетраподных сообществ, а также установить причины этих различий. Автором в соавторстве или самостоятельно описано 19 новых видов, установлено 9 новых родов, 4 новых подсемейств и одно семейство. Тем самым известное таксономическое разнообразие раннетриасовых амфибий ВЕ существенно возросло.

**Основные защищаемые положения:**

1. Выявленный начальный этап в становлении лавразийских капитозаврид (позднеиндское подсемейство *Selenosaurinae*) подтверждает ранее высказанное мнение [Очев, 1966; Maryańska, Shishkin, 1996; Shishkin et al., 2004] об их независимом развитии по отношению к гондванским представителям группы. Это подсемейство рассматривается как исходное для двух позднейших эволюционных линий, представленных подсемействами *Wetlugosaurinae* и *Parotosuchinae*. Таким образом для типичных паротозухин впервые установлены более близкие предки, чем единственный ранее известный восточноевропейский предшественник этих амфибий (*Wetlugasaurus*).

2. Надсемейство *Trematosauroidea* включает пять групп (*Benthosuchidae*, *Yarengiidae*, *Trematosauridae*, *Lonchorhynchidae* и новое семейство *Qantasidae*), показывающих различные варианты мозаичного сочетания продвинутых

трематозавридных черт и более примитивных особенностей различного эволюционного уровня. К числу наиболее aberrantных вариантов относится монотипичное семейство Qantasidae, сохраняющее некоторые архаичные черты, редкие среди триасовых Temnospondyli.

3. В раннем становлении бентозухид – одной из регионально доминирующих групп раннетриасовых темноспондиллов – установлен прежде не известный позднеиндский этап, представленный новым монотипичным подсемейством Syrtosuchinae. Эта примитивная группа вместе с типичными бентозухидами (подсемейство Benthosuchinae) представляют одну из двух самостоятельных ветвей, разошедшихся на уровне, близком к их общему капитозавроидному предку. В ветви, представленной сыртозухинами, типично трематозавроидные признаки выражены намного слабее, чем у бентозухин.

4. В историческом развитии трематозаврид выделяются две линии, одна из которых, наиболее полно представленная в нижнем триасе BE, включает наиболее примитивные морфотипы и объединяет представителей четырех раннетриасовых подсемейств: Thoosuchinae Getmanov, Platysteginae Schoch et Milner, Lygocephaliscinae Kuhn и Trematosaurinae Watson. Остальные подсемейства, известные в основном за пределами BE (раннетриасовое Tertremoidinae Novikov, subfam. nov., ранне-позднетриасовое Tertreminae Schoch et Milner и среднетриасовое Bukobajinae Otschev), образуют обособленное эволюционное направление.

5. Детализированная в процессе исследования история смены пионерных раннетриасовых тетраподных сообществ BE включает пять крупных этапов, обозначаемых по доминантным родам темноспондилльных амфибий как фауны Tupilakosaurus, Selenocara-Syrtosuchus, Benthosuchus, Wetlugasaurus и Parotosuchus. Фауна Tupilakosaurus характеризует вохминский горизонт ВЕП и ЮП и датируется ранним индом (грисбахом). Фауна Selenocara-Syrtosuchus достоверно известна только из Бузулукской впадины, где она приурочена к заплавненскому горизонту, имеющему скорее всего позднеиндский (динерский) возраст. Раннеоленекская фауна Benthosuchus типична для рыбинского горизонта ВЕП и ЮП. В Бузулукской впадине она может быть разделена на две группировки – *B. gusevae* (ранняя) и *B. sushkini*. Фауна Wetlugasaurus, также имеющая раннеоленекский возраст, характеризует слудкинский и устьмыльский горизонты ВЕП и ЮП, наряду с их аналогами в Печорской синеклизе и Северном Приуралье. В ее составе выделяются группировки *W. angustifrons* (слудкинский горизонт) и *W. malachovi* (устьмыльский горизонт). Позднеоленекская фауна Parotosuchus типична для федоровского и гамского горизонтов ВЕП и ЮП, где она подразделяется

соответственно на группировки *Infectosaurus* и *Trematosaurus*. Отдельные ее элементы также отмечены в разновозрастных отложениях Припятского прогиба, Северного Приуралья и, вероятно, Печорской синеклизы.

6. Проведенный (совместно с М.А. Шишкиным и А.Г. Сенниковым) анализ пространственной дифференциации тетраподных фаун в раннем триасе на территории ВЕ позволил впервые выделить здесь три региона, характеризующихся как особенностями зоогеографических связей, так и палеогеографической спецификой: 1) *северный*, включающий центральные и северо-восточные районы ВЕП и Северное Приуралье, 2) *южноприуральский*, охватывающий Общей Сырт и Южное Приуралье, и 3) *прикаспийский*, включающий территорию юго-восточного склона Воронежской антеклизы и юго-запада Прикаспийской впадины.

**Теоретическое и практическое значение.** Результаты исследований вносят вклад в изучение эволюции биологического разнообразия, морфологии и филогении амфибий – доминирующей группы в раннетриасовой фауне тетрапод ВЕ, а также процесса восстановления наземной биоты после позднепермского вымирания. Детализация основных этапов смены пионерных раннетриасовых тетраподных сообществ позволила модифицировать биостратиграфическую схему нижнего триаса ВЕ по тетраподам, широко используемую геологами для расчленения и корреляции континентальных толщ соответствующего возраста. В процессе исследований уточнен возраст ряда раннетриасовых местонахождений и тетраподных комплексов, некоторые из которых являются реперными для биостратиграфических построений и межрегиональных корреляций. Результаты исследований отражены в уточненной стратиграфической схемы триасовых отложений Северного Приуралья (принята IV Уральским стратиграфическим совещанием 28.11.1991), в актуализированной стратиграфической схеме триасовых отложений Прикаспийского региона (утверждена МСК России 16.04.2015) и легли в основу унифицированной субрегиональной стратиграфической схемы триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (принята МСК России 07.04.201 г.).

**Апробация работы и публикации.** Основные результаты работы были представлены и опубликованы в материалах всероссийских и международных совещаний и конференций: научных конференциях профессорско-преподавательского состава Московского геологоразведочного института (Москва, 1991, 1992); Международной конференции по окраинам Арктики (Анкоридж, США, 1992); международных конференций «Новые идеи в науках о Земле» (Москва, 1993, 1995, 1997, 2001); Международного симпозиума

«Nonmarine Triassic» (Альбукерке, США, 1993); Всероссийской геологической конференции «Геология и минерально-сырьевые ресурсы европейского северо-востока России» (Сыктывкар, 1994); международных конференциях «Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии» (Москва, 1995, 2002, 2010), международных симпозиумах «Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota» (Пекин, Китай, 1995; Теруэль, Испания, 2009), ежегодных международных конференций Общества палеонтологии позвоночных США (Annual Meetings of Society of Vertebrate Paleontology, 1995, 1999); III Всемирного Герпетологического конгресса (Прага, Чехия, 1997); Международного симпозиума «Epicontinental Triassic» (Галле, Германия, 1998); II конференции Европейской ассоциации палеонтологии позвоночных (Брно, Чехия, 2004); VII научных чтениях, посвященных памяти профессора М.В. Муратова (Москва, 2010); всероссийских научных конференций памяти В.Г. Очева (Москва, 2011; Саратов 2012, 2014, 2016); годичных собраний (научных конференций «Палеострат») секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества (Москва, 2012, 2014, 2015, 2016); Всероссийской научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора Б.А. Можаровского (Саратов, 2013); Всероссийского совещания «Состояние стратиграфической базы центра и юго-востока Восточно-Европейской платформы» (Москва, 2015) и российско-британского круглого стола “The main biotic events in the Phanerozoic history of the Earth“ (Москва, 2016).

Основные результаты исследования опубликованы в 86 работах, в том числе четырех монографиях (включая одну персональную и три коллективных), 62 статьях (из них 34 – в журналах из перечня ВАК) и 20 тезисах докладов.

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 365 страницах и состоит из введения, шести глав, заключения, списка условных обозначений, списка литературы из 424 наименований (из них 171 на иностранных языках), 46 рисунков и приложения. Приложение включает «Каталог местонахождений раннетриасовых амфибий Восточной Европы», содержащий данные (местоположение, систематический состав, принадлежность к выделенным фаунистическим комплексам, стратиграфическая привязка) по 279 местонахождениям, 22 фототаблицы и объяснения к ним.

**Благодарности.** Работа выполнена в лаборатории палеогерпетологии Палеонтологического института им. А.А. Борисяка РАН. Автор сердечно благодарен М.А. Шишкину за ценные консультации, полезные советы на всех этапах исследования и обсуждение рукописи. Особую признательность автор выражает В.Р. Лозовскому за постоянное внимание к работе и ряд



важных замечаний. С глубокой благодарностью автор вспоминает покойных В.Г. Очева и М.А. Ивахненко за интересные дискуссии по биостратиграфии триаса и филогении триасовых темноспондильных амфибий. За обсуждение отдельных положений работы и ценные замечания автор благодарен сотрудникам ПИН РАН А.С. Алексееву, И.С. Барскову, А.Г. Сенникову, В.К. Голубеву, Ю.М. Губину и А.Ф. Банникову. В процессе подготовки работы неоценимую помощь автору оказывали сотрудники СГУ им. Н.Г. Чернышевского В.П. Твердохлебов, М.Г. Миних и А.В. Миних. За многолетнюю помощь в проведении полевых исследований автор благодарен ОАО «Самараэнерго» и ОАО «Оренбургэнерго», а также А.Г. Сенникову, А.Г. Прусакову, Д.В. Богину, Г.А. Новиковой, И.В. Морковину, Б.И. Морковину, А.Н. Калянсу, А.В. Лаврову, Д.В. Варенову, В.П. Морову, Л.В. Гусевой, Т.М. Козинцевой, а за техническую помощь – М.Б. Борисоглебской, М.К. Емельяновой и С.В. Багирову. Большая часть рисунков к работе выполнена художниками В.Л. Могилевским, В.Д. Колгановым, И.С. Сергеевской, Д.В. Жаровым, Е.В. Морковиной. Особую благодарность автор выражает руководителям ПИН РАН академиком А.В. Лопатину, А.Ю. Розанову и С.В. Рожнову за стимулирование завершения настоящей работы.

Работа выполнена при поддержке следующих грантов и программ: гранты РФФИ №№ 04-05-64741, 07-05-00069а, 10-05-00611а, 13-05-00274, 16-05-00711, грант Президента РФ на поддержку научных школ НШ-1840.2003.4, Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (2004-2007 гг.), «Проблемы происхождения жизни и становления биосферы» (направление IV «Эволюция экологической структуры биосферы Земли») (2012-2013 гг.), «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (2014-2016 гг.), Американского общества палеонтологии позвоночных (Patterson Award, 1991), Американского палеонтологического общества PalSIRP Sepkoski Grant (2006, 2009, 2012, 2014 гг.).

## Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Глава содержит данные по истории находок, эволюции взглядов на объем, состав и родственные связи известных с территории ВЕ групп раннетриасовых амфибий, краткие сведения об использовании остатков триасовых тетрапод для биостратиграфических и других целей, а также методам их исследования.

## Глава 2. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Представлены ревизованные диагнозы видов и более высоких таксонов до подсемейства включительно (а в большинстве случаев – до семейства) доминирующих групп раннетриасовых амфибий ВЕ – капитозаврид и их трематозавроидных дериватов – бентозухид, яренгиид и трематозаврид, а также реликтовых антракозавров – хронизухий, впервые отмеченных в триасе именно ВЕ. Детальное описание (в открытой номенклатуре) дается только для остатков лонхоринхид ввиду их исключительной редкости и важности любой информации по морфологии скелета этого, вероятно, не однородного семейства. Для остальных групп (лидеккериниды, ритидостейды, брахиопоиды и плагиозавры) приведены либо ревизованные диагнозы видов, либо указаны ссылки на литературу с подробной характеристикой соответствующих таксонов.

Ниже приводится список раннетриасовых амфибий ВЕ:

- |   |   |
|---|---|
| Подкласс <i>Batrachomorpha</i>                    | <i>P. komiensis</i> Novikov, 1986                   |
| Надотряд <i>Temnospondyli</i>                     | Род <i>Poryolosuchus</i> Novikov et                 |
| Отряд <i>Capitosauromorpha</i>                    | Shishkin, gen. nov.                                 |
| Надсемейство <i>Capitosauroidea</i>               | <i>P. longicornis</i> Novikov et Shishkin, sp. nov. |
| Watson, 1919                                      | Семейство <i>Lydekkerinidae</i> Watson, 1919        |
| Семейство <i>Capitosauridae</i> Watson, 1919      | Род <i>Luzocephalus</i> Shishkin, 1980              |
| Подсемейство <i>Wetlugasaurinae</i>               | <i>L. blomi</i> Shishkin, 1980                      |
| <i>Säve-Söderbergh</i> , 1935                     | Надсемейство <i>Trematosauroidea</i>                |
| Род <i>Wetlugasaurus</i> Riabinin, 1930           | Watson, 1919  |
| <i>W. angustifrons</i> Riabinin, 1930             | Семейство <i>Benthosuchidae</i> Efremov, 1937       |
| <i>W. malachovi</i> Novikov, 1990                 | Подсемейство <i>Benthosuchinae</i>                  |
| Род <i>Vladlenosaurus</i> Novikov, 2000           | Efremov, 1937                                       |
| <i>V. alexeyevi</i> Novikov, 2000                 | Род <i>Benthosuchus</i> Efremov, 1937               |
| Подсемейство <i>Selenocarinae</i>                 | <i>B. sushkini</i> (Efremov, 1929)                  |
| Novikov, 2016                                     | <i>B. korobkovi</i> Ivachnenko, 1972                |
| Род <i>Selenocara</i> Bjerring, 1997              | <i>B. bashkiricus</i> Otschev, 1972                 |
| <i>S. rossica</i> Novikov, 2016                   | <i>B. gusevae</i> Novikov, 2012                     |
| Род <i>Samarabatrachus</i> Novikov, 2016          | Подсемейство <i>Syrtosuchinae</i>                   |
| <i>S. bjerringi</i> Novikov, 2016                 | Novikov, 2016                                       |
| Подсемейство <i>Parotosuchinae</i> Schoch et      | Род <i>Syrtosuchus</i> Novikov, 2016                |
| Werneburg, 1998                                   | <i>S. samarensis</i> (Sennikov, 1981)               |
| Род <i>Parotosuchus</i> Otschev et Shishkin, 1968 | <i>S. morkovini</i> Novikov, 2016                   |
| <i>P. orenburgensis</i> (Konzhukova, 1965)        | Семейство <i>Qantasidae</i> Novikov, 2012           |
| <i>P. orientalis</i> (Otschev, 1966)              | Род <i>Qantas</i> Novikov, 2012                     |
| <i>P. pantelevi</i> (Otschev, 1966)               | <i>Q. samarensis</i> Novikov, 2012                  |

- Семейство Yarengiidae Shishkin, 1960  
 Род Yarengia Shishkin, 1960  
*Y. perplexa* Shishkin, 1960  
 Род Vyborosaurus Novikov, 1990  
*V. mirus* Novikov, 1990
- Семейство Trematosauridae Watson, 1919  
 Подсемейство Thoosuchinae  
 Getmanov, 1982  
 Род Thoosuchus Efremov, 1940  
*T. yakovlevi* (Riabinin, 1927)  
*T. tardus* Getmanov, 1989  
*T. tuberculatus* Getmanov, 1989  
 Род Prothoosuchus Getmanov, 1989  
*P. blomi* Getmanov, 1989  
*P. samariensis* Getmanov, 1989  
 Подсемейство Platysteginae  
 Milner et Schoch, 2000  
 Род Angusaurus Getmanov, 1989  
*A. dentatus* Getmanov, 1989  
*A. succedaneus* Getmanov, 1989  
*A. weidenbaumi* (Kuzmin, 1935)  
*A. tsylmensis* Novikov, 1990  
 Род Trematotegmen Getmanov, 1982  
*T. otschevi* Getmanov, 1982  
 Подсемейство Trematosaurinae  
 Watson, 1919  
 Род Inflectosaurus Shishkin, 1960  
*I. amplus* Shishkin, 1960  
 Род Trematosaurus Burmeister, 1849  
*T. galae* Novikov, 2010
- Семейство Lonchorhynchidae Säve–  
 Söderbergh, 1935  
 Род Stoschiosaurus Säve–Söderbergh, 1935  
*S. (?)* sp.
- Подсемейство Cosgriffiinae Shishkin, 2002  
 Cosgriffiinae gen. indet.  
 Отряд Rhytidostea
- Надсемейство Rhytidosteoidea Huene, 1920  
 Семейство Rhytidosteoidea Huene, 1920  
 Род Rhytidosteus Owen, 1884  
*R. uralensis* Shishkin, 1994  
 Отряд Trimerorhachomorpha
- Надсемейство «Brachyopoidea»  
 Lydekker, 1885
- Семейство Tupilakosauridae Kuhn, 1960  
 Род Tupilakosaurus Nielsen, 1954  
*T. wetlugensis* Shishkin, 1961  
 Семейство «Brachyopidae»  
 Lydekker, 1885  
 Род Batrachosuchoides Shishkin, 1966  
*B. lacer* Shishkin, 1966  
*B. impressus* Novikov et Shishkin, 1994  
*B. ochevi* Novikov et Shishkin, sp. nov.
- Отряд Plagiosauria  
 Надсемейство Plagiosaurioidea Abel, 1919  
 Семейство Plagiosauridae Abel, 1919  
 Подсемейство Plagiosterninae  
 Shishkin, 1986  
 Род Melanopelta Shishkin, 1967  
*M. antiqua* Shishkin, 1967  
 Подкласс Batrachosauria  
 (=Reptiliomorpha)
- Отряд Anthracosauromorpha  
 Подотряд Chroniosuchia  
 Семейство Bystrowianidae  
 Vjuschkov, 1957  
 Подсемейство Bystrowianinae  
 Vjuschkov, 1957  
 Род Vyushkoviana Shishkin, Novikov  
 et Fortuny, 2014.  
*V. operata* Shishkin, Novikov  
 et Fortuny, 2014
- Подсемейство Dromotectinae Shishkin,  
 Novikov et Fortuny, 2014  
 Род Dromotectum Novikov et Shishkin, 2000  
*D. spinosum* Novikov et Shishkin, 2000  
*D. abditum* Shishkin, Novikov  
 et Fortuny, 2014
- Подсемейство Aхitectinae Shishkin,  
 Novikov et Fortuny, 2014  
 Род Aхitectum Shishkin et Novikov, 1992  
*A. vjushkovi* Shishkin et Novikov, 1992  
*A. georgi* Novikov et Shishkin, 2000

### Глава 3. ГРУППОВОЙ СОСТАВ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ ДОМИНАНТНЫХ ГРУПП

Амфибии в раннем триасе ВЕ представлены редкими реликтовыми рептилиоморфами-антракозаврами из группы *Chroniosuchia* и батрахоморфами из группы *Temnospondyli*, резко доминирующими во всех последовательных тетраподных сообществах. Общей тенденцией в современных взглядах на родственные отношения внутри мезозойских представителей последней группы, основанных на результатах кладистического анализа, является включение их в единую «кладу» *Stereospondyli* с признанием единства происхождения от ринезухоподобных предков [Yates, Warren, 2000; Schoch, 2008, 2013 и др.]. Согласно альтернативной точке зрения [Шишкин, 2017], принимаемой нами, мезозойская «клада» *Stereospondyli* включает скорее всего четыре независимые линии, разошедшиеся глубоко в палеозое: *Capitosauromorpha*, *Rhytidostea*, *Trimerorhachomorpha* и *Plagiosauria*, каждая из которых в той или иной степени представлена в нижнем триасе ВЕ.

В главе приводятся имеющиеся на сегодняшний день данные (как известные по литературным источникам, так и полученные в ходе исследований диссертанта) по становлению, родственным связям и путям диверсификации основных групп раннетриасовых амфибий ВЕ, доминантами среди которых являлись капитозавроморфы - *Capitosauroidea* и их трематозавроидные дериваты.

**Капитозавроиды** в нашем понимании включают большинство триасовых таксонов, помещаемых обычно в группу *Capitosauroidea* или *Mastodonsauroidea* [Schoch, Milner, 2000; Damiani, 2001; Shishkin et al., 2004; Shishkin, Sulej, 2009]. Они противопоставляются гондванскому и преимущественно позднепермскому семейству *Rhinesuchidae*, вместе с которым и со своими дериватами (*Trematosauroidea*) входят в состав капитозавроморф. Раннетриасовый этап развития капитозавроидов наиболее полно известен именно на территории ВЕ, где они представлены двумя семействами – *Capitosauridae* и *Lydekkerinidae*, происхождение которых, как правило, связывают с ринезухидами или ринезухоподобными формами.

*Капитозавроиды.* Нами принимается концепция Т. Марианьской и М.А. Шишкина [Maryńska, Shishkin, 1996], согласно которой в развитии этого семейства выделяются две основные параллельные радиации – лавразийская и гондванская. Первая из них включает три преимущественно

восточноевропейских подсемейства *Selenocarinae*, *Wetlugasaurinae* и *Parotosuchinae*.

Впервые выделенные нами позднеиндские селенокарины включают два рода – *Selenocara* и *Samarabatrachus*, характеризующихся наиболее примитивной морфологией среди капитозаврид. Ряд структурных особенностей этого подсемейства (общих или мозаично выступающих у того или иного из двух его родов) являются уникальным для капитозавроидов в целом и сближает его с древнейшими капитозавроморфами-ринезухидами, а также с другими палеозойскими темноспондилами (слабое развитие преорбитального отдела черепной крыши, примитивное положение заднего края *supratemporale*, сильное развитие шагрени на небной поверхности, наличие пре- и посторбитальных продольных валиков на дорсальной поверхности крыши черепа, рудиментарность ретроартикулярного отростка нижней челюсти и др.). С другой стороны, селенокарины резко противопоставляются наиболее ранним гондванским представителям семейства (род *Rewanobatrachus*) по строению *crista obliqua* птеригоида (низко расположенный, притупленный гребень – у селенокарин и высокий, заостренный – у *Rewanobatrachus*), подтверждая мнение [Очев, 1966; Maryańska, Shishkin, 1996; Shishkin et al., 2004] о наличии двух независимых линий в развитии капитозаврид.

Одновременно на этом фоне ряд других признаков внутри подсемейства обнаруживает альтернативные варианты развития, соответствующие нормальным морфотипам более поздних лавразийских капитозавридных линий, т. е. либо подсемейству *Wetlugasaurinae*, либо *Parotosuchinae* (например, характерные для *Selenocara* отсутствие *fodina vomeralis* и исключение *frontale* из края орбиты – у ветлугазаврин и противоположные модальности этих признаков, типичные для *Samarabatrachus*, – у паротозухин). В сумме это позволяет заключить, что названные две линии обособились очень рано, выделившись из базального круга форм, непосредственно близких к селенокаринам (рисунок 1).

«Ветлугазавринная» ветвь капитозаврид обнаруживает далее дифференциацию в двух направлениях, отличающихся, главным образом, степенью выраженности «трематозавровых» особенностей и представленных родами *Wetlugasaurus* и *Vladlenosaurus*. Наиболее аберрантное из этих направлений (*Vladlenosaurus*) характеризуется типично трематозавроидными признаками, приобретенными параллельно настоящими *Trematosauroida*.

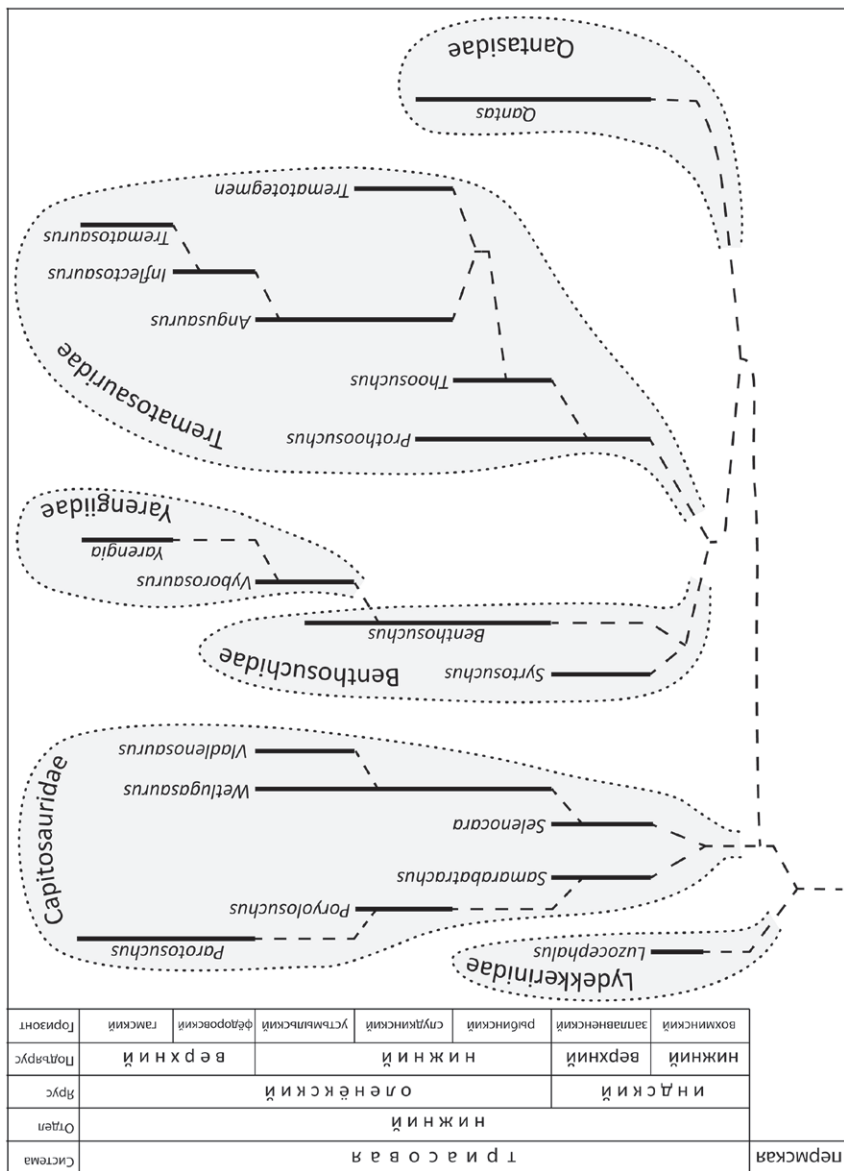


Рисунок 1 — Схема предполагаемых филогенетических связей и стратиграфического распространения родов доминантных групп раннетриасовых темнопондильных амфибий Восточной Европы

Другая поздняя ветвь восточноевропейских капитозавридов (выделяемая нами в подсемейство *Parotosuchinae*) включает раннетриасовые роды *Pogyolosuchus*, *Parotosuchus* и среднетриасовый *Egyosuchus*. Эти формы, как и большинство капитозавроидов, отличаются от ветлугазаврин прежде всего участием *frontale* в крае орбиты, наличием в норме *fovea vomeralis*, утратой шагрени на небной поверхности черепа, конфигурацией (прямой или слабо дугообразно изогнутой) межхоанального зубного ряда. На фоне этих продвинутых черт наиболее ранний (предположительно слудкинский) из известных паротозухин (*Pogyolosuchus*) обнаруживает ряд примитивных особенностей, общих с селенокаринами (положение заднего края *suratemporalis*, наличие пре- и посторбитальных валиков на крыше черепа, строение «рогов» таблитчатых костей).

*Лидеккериниды* представляют собой эфемерную группу небольших, преимущественно педоморфных форм, имевших в начале триаса почти космополитное распространение. Их происхождение чаще всего связывают с ринезухидами непосредственно [Romer, 1947; Cosgriff, 1984; Hewison, 2007] или с «ринезухоподными» предками [Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996], или допускаются их общие корни с ринезухидами [Очев, 1966]. Проведенные недавно ревизия и анализ лидеккеридных родов показали обособленность единственного лавразийского представителя семейства – рода *Luzocephalus* – от других родов [Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996; Yates, Warren, 2000].

Появившись в Южной Гондване (скорее всего в Южной Африке), лидеккериниды уже в самом начале индского века проникли на север Западной Лавразии, вероятно, через прибрежные пограничные биотопы. Об этом свидетельствуют гренландские находки *Luzocephalus* в отложениях с аммонитовой фауной грисбахского времени.

**Трематозавроиды.** Включаемые нами в это надсемейство *Benthosuchidae*, *Yarengiidae*, *Qantasidae*, *Trematosauridae* и *Lonchorhynchidae* в большинстве своем хорошо представлены в нижнем триасе ВЕ. При этом первые два (или три) из указанных семейств не известны за пределами этой территории. Относимые ранее [Шишкин, 1980; Гетманов, 1989; Новиков, 1992] к трематозавроидам хейлерозавриды рассматриваются нами как самостоятельная линия развития капитозавроидных дериватов, характеризующаяся мозаичным сочетанием исходных капитозавроидных и отдельных трематозавроидных черт, и заслуживают выделения в самостоятельное надсемейство. Вопрос о происхождении трематозавроидов как группы в целом до сих пор не решен окончательно, хотя их лавразийские корни не вызывают сомнения.

*Бентозухиды*, несомненно, имеют капитозавроидное происхождение [Шишкин, 1980, Гетманов, 1989; Новиков, 2012б и др.] и характеризуются сочетанием типично капитозавроидных и трематозавроидных черт.

В развитии бентозухид нами выделяются две ветви, происходящие, вероятно, от общего капитозавроидного предка, морфотип которого близок к таковому *Selenosaga*. Первая представлена архаичным позднеиндским подсемейством *Syrtosuchinae*, у которого некоторые типично трематозавроидные признаки (например, парность переднего небного отверстия, смещение супраорбитального канала на *lacrimale*) выражены еще относительно слабо. Другая ветвь (подсемейство *Benthosuchinae*) типична для раннего оленека и была исходной для сем. *Yarengiidae*.

Трематозавроидные черты у бентозухин (целиком представленных в ВЕ видами рода *Benthosuchus*), проявляются намного отчетливее и полнее чем у сыртозухин. Они включают тенденцию к разделению переднего небного отверстия (вплоть до образования полной срединной перегородки), хорошую выраженность желобков сенсорных каналов и более продольную ориентацию постфенестральных зубных рядов. При этом виды *Benthosuchus* характеризуются разной степенью проявления как предковых, капитозавроидных, так и приобретенных, трематозавроидных признаков. Наиболее архаичный из них (*B. gusevae*) обладает рядом наиболее полно выраженных капитозавроидных черт (параболическая форма черепа, расширенные и уплощенные задние отростки сошников, расположение межхоанального ряда в виде широкого клина, укороченный симфизеальный отдел нижней челюсти) подобно селенокаринам и ветлугазавринам. С другой стороны, типовой вид (*B. sushkini*) отличается от *B. gusevae* и *B. korobkovi* наибольшей выраженностью признаков трематозаврового плана строения (большая степень удлинения пренариального отдела и, соответственно, симфизного отдела, высокие в сечении заднемедиальные отростки сошников, уменьшение угла между постфенестральными зубными рядами, тенденции к редукции зубов на передних короноидах и к разделению переднего небного отверстия).

*Яренгииды*. Это эндемичное семейство показывает специфический вариант сочетания бентозухидных и трематозавроидных признаков. Его происхождение от бентозухид не вызывает сомнения [Шишкин, 1960а; Новиков, 1990]. Наиболее ранний (устымыльский) яренгиид *Vyborosaurus* по сумме признаков, относящихся в основном к основанию черепа, занимает промежуточное положение между поздневетлужским (раннеоленецким)



Benthosuchus и яренской (позднеоленекской) Yarengia. При этом наиболее ярко трематозавровые черты проявляются у Vyborosaurus в строении нижней челюсти. Собственно род Yarengia, достоверно установленный только из гамского горизонта, по сравнению с Vyborosaurus показывает дальнейшее отклонение в сторону трематозавровой организации в строении основания черепа (тело парасфеноида вытянуто продольно, виднев канал частично закрыт дорсально, основания exoccipitalia сильно удлинены, квадратные ветви птеригоида укорочены).

*Трематозавриды*, несомненно, являются монофилетичной группой и имеют лавразийское происхождение [Shishkin, 2007]. В историческом развитии этого семейства выделяется две радиации (рисунок 2). Одна из них, известная в основном из нижнего триаса ВЕ (и обозначаемая для этой территории как радиация Prothoosuchus-Trematosaurus), включает в числе других наиболее примитивные морфотипы и объединяет подсемейства Thoosuchinae Getmanov, Platysteginae Schoch et Milner, Lyrocephaliscinae Kuhn и Trematosaurinae Watson. Другое направление в эволюции трематозаврид представлено новым подсемейством Tertremoidinae Novikov, subfam. nov., а также ранее выделенными и известными в основном за пределами ВЕ подсемействами Tertreminae Schoch et Milner и Bukobajinae Otschev.

Наиболее примитивным и ранним в радиации Prothoosuchus-Trematosaurus и трематозаврид в целом является эндемичное подсемейство Thoosuchinae (роды Prothoosuchus и Thoosuchus), первое появление представителей которого (Prothoosuchus) датируется поздним индом. Чертами примитивности тоозухин являются слабо развитая посторбитальная зона роста черепной крыши, большое (до 12) количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, слабое продольное удлинение тела парасфеноида и хорошая выраженность его lamina posterior, наличие lamina praeotica на птеригоиде, неразвитость медиального отростка supraangulare нижней челюсти, относительно короткий ее ретроартикулярный отросток, слабое каудальное распространение praearticulare в область последнего. Prothoosuchus обнаруживает целый ряд пedomорфных черт (маленькие размеры, относительно крупные орбиты, расположенные на уровне середины длины черепа, слабое удлинение преорбитального отдела, приближенность пинеального отверстия к уровню задних краев орбит, наличие эктоптеригоидных клыков, вхождение наружных крыловидных костей в края межптеригоидных ям и др.) в сочетании с типично взрослыми (окастеневавшие плевроцентры). Thoosuchus показывает заметное отклонение

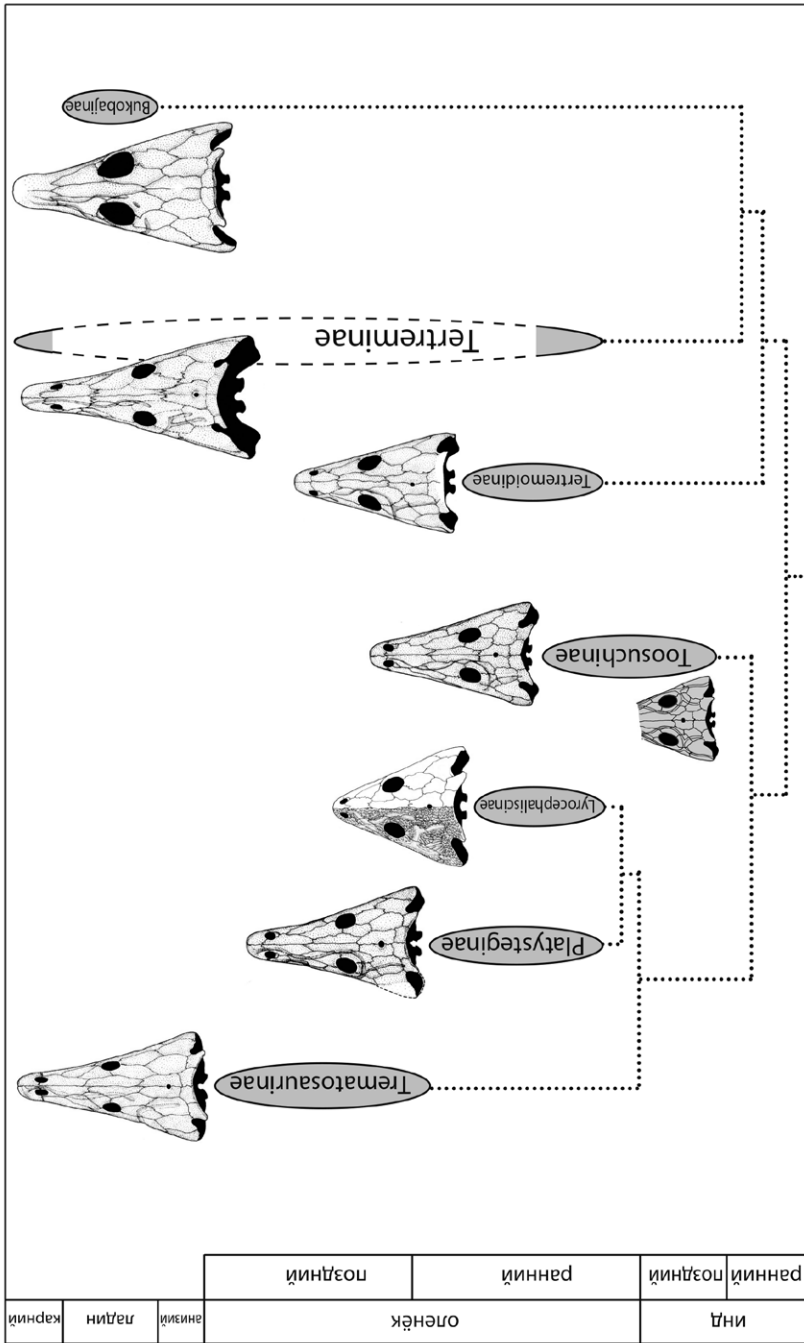


Рисунок 2 – Схема радиации Trematosauridae

в трематозавровом направлении (посторбитальная область черепа удлиняется, уменьшается число зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, формируется лезвиевидный *processus cultriformis*, утрачиваются зубы на *intercoronoideum*), при этом его отдельные виды так же, как и в случае с *Benthosuchus*, обнаруживают различную степень выраженности типичных трематозавровых признаков [Гетманов, 1989].

Платистегины продолжают схожую с тоозухинами тенденцию морфологических преобразований на пути становления трематозаврового морфотипа, показывая более развитую, чем у тоозухин, посторбитальную зону роста, полную (*Platystega*) или частичную (*Angusaurus*) редукцию постфенестральных зубных рядов, сокращение количества зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, частичную редукцию *lamina posterior* парасфеноида и продольное удлинение его тела. Наиболее продвинутым среди плагистегин является монотипичный *Trematotegmen*, что выражается в его более высоком затылке, строении *exoccipitale* (редукция нижеушного отростка и его субпродольная ориентация), слабом развитии *crista falciformis*, вращении видиева канала в тело парасфеноида и в особенностях системы боковой линии (полное развитие, очень широкие и глубокие желобки, отсутствие *flexura lacrimalis*). Вместе с тем, этот род обнаруживает ряд особенностей (сильная укороченность костей постпариетального ряда), отличающих его как от остальных примитивных трематозаврид (тоозухины, *Angusaurus* и *Platystega*), так и от собственно трематозаврин и указывающих на отклонение от магистрального пути становления трематозаврового морфотипа.

Конечный этап развития раннетриасовых трематозаврид ВЕ представлен подсемейством *Trematosaurinae*, автохтонное происхождение которого от тоозухин (через платистегин) очевидно и неоднократно подчеркивалось в литературе [Шишкин, Очев, 1985; Новиков, 1992а, 1994, 2007; Шишкин, 2002].

Основные аутапоморфии трематозаврин, впервые наиболее полно отмеченные М.А. Шишкиным (1960б, 1964) у *Infectosaurus* и позднее прослеженные нами у типового рода, затрагивают строение основания черепа (разрастание вперед *lamina anterior* птеригоида, редукция мускульных гребней и *lamina posterior* парасфеноида, значительное удлинение его тела и костного дна полости среднего уха, сильная редукция нижеушных отростков *exoccipitalia* и др.) и черепной крыши (дальнейшее удлинение посторбитального отдела, каудальное распространение лобных костей за уровень задних краев орбит).

Отличия между двумя разновозрастными родами восточноевропейских трематозаврин (*Inflectosaurus* и *Trematosaurus*) незначительны и преимущественно связаны с преобразованиями в рамках трендов, обозначившихся уже на более ранних стадиях формирования семейства (удлинение посторбитального отделов черепной крыши и симфизеального отдела нижней челюсти, развитие системы боковой линии).

*Квонтасиды*. Типовой род этого монотипичного подсемейства (*Qantas*) по особенностям своей морфологии является выражением «архаического многообразия», характерного для начального этапа дифференциации надсемейства *Trematosauroidea*. Мозаичность организации *Qantas* заключается здесь в специфическом сочетании бентозухидных и трематозавридных черт (отмеченном из-за характера сохранности материала, главным образом, в строении нижней челюсти), к которым добавляется и ряд архаичных особенностей, необычных для триасовых *Temnospondyli* (присутствие шагрени и мелких зубов на всех короноидах и округлая форма оснований челюстных зубов). Это своеобразие квонтасид выделяет их среди других трематозавроидов и затрудняет выяснение их родственных связей. Вероятно, предки первых рано отделились от основного ствола трематозавроидов и развивались параллельно с другими группами надсемейства, показывая иной порядок преобразований в сторону трематозавридной организации. С учетом вероятной принадлежности к семейству плохо известного *Tirraturhinus* из низов триаса Австралии, вполне допустимо гондванское происхождение группы.

*Лонхоринхиды* являются наиболее аберрантной ветвью трематозавроидов, отличающуюся, в первую очередь, сильно удлиненным ростром и округлыми в сечении основаниями зубов. В нижнем триасе ВЕ эта группа представлена не определимыми до рода косгриффиинами (характеризующимися сильным удлинением предчелюстных костей) и (предположительно) гренландским родом *Stoschiosaurus*, для которого также не исключается принадлежность к косгриффиинам.

Общее происхождение лонхоринхид с другими трематозавроидами большинством исследователей подвергается сомнению. Более того, сама по себе эта группа не однородна, причем косгриффиины, известные также из Северной Америки, возможно, являются потомками палеозойских архегозавроидов [Шишкин, 2002]. Широкое распространение остатков лонхоринхид в отложениях прибрежно-морского генезиса указывает на возможность расселения лонхоринхид вдоль материковых окраин по эпиконтинентальным морским бассейнам.

Вопрос о происхождении **ритидостеоидов** остается неясным. Одни исследователи предполагают для них общее происхождение с капитозавроидами [Nilsson, 1946; Cosgriff, 1965, Cosgriff, Zawiskie, 1979; Schoch, Milner, 2000 и др.], другие считают их дериватами трематозавров [Lehman, 1966, 1967] либо сестринской группой последних [Warren, Black, 1985], или же рассматривают их как сестринскую группу гипотетического брахиопидно-хигутизавридного ствола [Warren, Hutchinson, 1983]. Допускается также родство ритидостеоидов с палеозойскими затрахидами и обособленность от всех остальных триасовых темноспондиллов [Шишкин, 1987, 2017]. Современные филогенетические анализы [Dias-da-Silva, Marsicano, 2011; Schoch, 2013] привели ряд авторов к заключению, что ритидостеоиды являются полифилетической группой.

В нижнем триасе ВЕ эта группа представлена гондванским родом *Rhytidosteus* и неопределимыми до рода остатками, приуроченными исключительно к отложениям позднеолечекского возраста (яренский надгоризонт).

Первичным очагом экспансии ритидостеоидов, несомненно, является Гондвана, откуда известен их наиболее ранний род (*Trucheosaurus* из терминальной перми Австралии), а также подавляющее большинство триасовых представителей. При этом находки ритидостеоидов в отложениях прибрежно-морского генезиса свидетельствует, как и в случаях с трематозавридами и лонхоринхидами, об их определенной толерантности к солоноватой воде и о возможности распространения в северное полушарие через прибрежные биотопы вдоль материковых окраин.

**Брахиопиды.** Согласно нынешним представлениям М.А. Шишкина, под этим названием фактически объединяются несколько самостоятельных ветвей мезозойских потомков тримерорахоморф, включающих аберрантных *Tupilakosauridae* и номинативное семейство *Brachyopidae*. Последнее объединяет как минимум две параллельные радиации – монофилетичную гондванскую (собственно брахиопиды) и северную (так называемые лавразийские брахиопиды), причем последняя скорее всего так же имеет гетерогенное происхождение [Шишкин, 2011; Shishkin, 2013].

Наиболее общие тенденции в развитии мезозойских короткоголовых тримерорахоморф связаны с 1) редукцией тела парасфеноида, 2) расширением контакта затылочной дуги и птеригоида и 3) сокращением числа зубов небного ряда. В случае с «лавразийскими брахиопидами» юрского возраста (*Sinobrachyops*, *Gobiops*, *Ferganobatrachus*), отражающими поздний этап

развития этой группы, мы видим крайнюю степень выраженности первых двух тенденций. Все эти три эволюционных тренда прослеживаются в эволюции единственного известного рода «лавразиатских брахиопид» в Восточной Европе – раннетриасового *Batrachosuchoides*, как показывает сравнение двух его преемственных видов – *B. lacer* и *B. ochevi*. Указанный род, с одной стороны, близко напоминает по ряду признаков настоящих брахиопид (отсутствие парахоанальных зубных рядов, сильная удлиненность посторбитального отдела черепной крыши и др.), а с другой, сходен с тупилакозавридам [Шишкин, 2011].

Вопрос о происхождении и родственных связях *тупилакозаврид*, имеющих глобальное распространение, остается дискуссионным. Мы согласны с мнением М.А. Шишкина [Shishkin, 2013], что присутствие элемента, описываемого как «*palatolacrimale*» у тупилакозаврид и *Batrachosuchoides*, может указывать на их прямые родственные связи. Имеющиеся на сегодняшний день данные указывают на лавразийское происхождение тупилакозаврид.

**Плагิโอзавриды** – группа дискуссионного происхождения с вероятными палеозойскими корнями (*Peltobatrachus* из верхней перми Восточной Африки), в типичном виде известная лишь из триаса (семейство *Plagiosauridae*) и предположительно родственная пермским диссорофидам [Romer, 1968; Milner, 1990] или затрахидами [Шишкин, 1987]. Плагิโอзавриды рассматриваются обычно как монофилетичная группа [Шишкин, 1987; Hellrung, 2003; Schoch, 2013; Schoch, Milner, Witzmann, 2014]. Выделяемые в их составе три подсемейства (*Plagiosterninae*, *Plagiosaurinae*, *Plagiosuchinae*), известные преимущественно из среднего и верхнего триаса лавразиатских областей (Европа, Гренландия и юго-восточная Азия), соответствуют трем дивергентным линиям [Schoch, Milner, Witzmann, 2014]. Единственный раннетриасовый восточноевропейский род плагิโอзаврид – плагиостернин *Melanopelta*, характеризующийся неустойчивым характером покровного орнамента [Шишкин, 1967, 1987].

Учитывая вероятные гондванские корни (*Peltobatrachus*), ограниченность ареала распространения средне- и позднетриасовых форм (Европа, Шпицберген, Гренландия, Таиланд), а также приуроченность многих местонахождений этого возраста к отложениям эпиконтинентальных морских бассейнов, представляется, что расселение плагิโอзавров из Гондваны, как и в случае с ритидостеоидами, происходило вдоль северного побережья Тетиса через прибрежно-морские биотопы [Shishkin, 2007].

Рептилиоморфные амфибии представлены в нижнем триасе ВЕ редкими реликтами палеозойских антракозавров – **хрониозухиями**. Эта группа известна лишь в пределах Евразии, причем наиболее раннее присутствие обеих ее семейств (*Chroniosuchidae* и *Bystrowianidae*) отмечено в среднепермской дейноцефаловой фауне северо-западного Китая [Li, Cheng, 1999]. Основная часть сведений о триасовом этапе ее существования относится к ВЕ, где она представлена для этого времени только *быстровианидами*.

Проведенный диссертантом совместно с М.А. Шишкиным и Ж. Фортунни [Шишкин, Новиков, Фортунни, 2014] анализ путей эволюционных преобразований в строении быстровианидных остеодерм (единственной части скелета, известной для всех достоверных представителей этого семейства) и их межщиткового сочленения показал, что в историческом развитии быстровианид выделяются два альтернативных направления. Первое, представленное подсемейством *Bystrowianinae*, в основном сохраняет консервативный тип остеодерм, т. е. характеризуется широкой параксиальной зоной межщиткового сочленения. Для второго направления, документируемого подсемействами *Dromotectinae* и *Axitectinae*, характерна тенденция к утрате параксиальной зоны сочленения и сужению остеодерм.

Указанные три группы быстровианид (*Bystrowianinae*, *Dromotectinae* и *Axitectinae*), вероятно, разделились еще в перми, поскольку наиболее aberrantный среди них план строения остеодерм, демонстрируемый *Axitectinae*, достиг своей крайней специализации уже к началу раннего триаса (к вохминскому времени).

#### Глава 4. ЭТАПЫ СМЕНЫ АМФИБИЙНЫХ СООБЩЕСТВ В ИСТОРИИ РАННЕТРИАСОВЫХ ТЕТРАПОДНЫХ ФАУН ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В начале главы приводятся сведения по истории создания биоистратиграфической схемы континентального нижнего триаса ВЕ, основанной на этапности развития сообществ наземных позвоночных (прежде всего амфибийных).

В детализированной проведенными исследованиями раннетриасовой истории смены пионерных тетраподных сообществ ВЕ выделяются пять основных этапов – фаун, обозначенных по доминирующим родам темносpondильных амфибий как (в восходящем порядке): *Tupilakosaurus*, *Selenocara-Syrtosuchus*, *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus* и *Parotosuchus*, в составе последних трех из которых в отдельных районах ВЕП выделяются по две группировки (рисунок 3).

ярус	подъярус	горизонт	фауна	группировка	ТЕТРАПОДЫ		
оленёкские	верхний	тамкский	фауна	Trematosaurus	АМФИБИИ	РЕПТИЛИИ	
					Parotosuchus	Parotosuchus orenburgensis, P. panteleevi, P. komiensis, Trematosaurus galae, Yarengia perplexa, Batrachosuchoides impressus, B. ochevi sp.nov., Rhytidosteus uraltensis, Rhytidosteidae gen. indet., Melanopelta antiqua, Dromotectum abdutum, Yushkoviiana aperta	Капес amaeuus, K. majmesculae, Macrodon komiensis, Orenburgia enigmatica, Siphedosuchus orenburgensis, Augustaburiana vatajini, Vritraminosaurus dzerzhinskii, Scythosuchus basilens, Garjania triplicostata, Jaikosuchus magnus, Gamosaurus bozovskii, Tsyimosuchus domensis, Bystrowsiuschus fletovi, Panosaurus kalandadzei, Putillosaurus semnikovi, Coelodontognathus donensis, C. rivicovi, Vitalia grata, Doniceps lipovensis
	нижний	фелоровский	Parotosuchus	Inflectosaurus	Parotosuchus orientalis, P. sp., Inflectosaurus amplus, Batrachosuchoides lacer, Rhytidosteus uraltensis, Axitectum georgii, Melanopelta antiqua, Yarengiidae (?) gen. indet.	Tichvinskia vjatkensis, Burtensia burtensis, Tsyimosuchus sp., Garjania prima, Augustaburiana (?) sp., Galesauridae gen. indet., Theriodontia gen. indet.	
				Wetugasaurus malachovi	Wetugasaurus malachovi, Vladenosaurus alexeyevi, Angusaurus dentatus, A. succedaneus, A. tsylmensis, Vyborosaurus mirus	Timanophon raridentatus, Orenburgia bruma, Lestanshorlia massiva, Boreopricea tunerea, Tsyimosuchus jakovlevi, Chasmatosuchus sp., Microcnemus sp., Scalopognathidae gen. indet.	
	нижний	елуэ-кинский	Wetugasaurus	Wetugasaurus angustifrons	Wetugasaurus angustifrons, Poryosuchus longicornis gen. et sp. nov., Benthosuchus sp., Angusaurus weidenbaumi, A. succedaneus, Qantas samarensis, Prothosuchus blomi, Trematotegmen otchevi	Tichvinskia sp., Insulophon morachovskayae, Tsyimosuchus sp., Exillistuchus tubercularis, Chasmatosuchus sp., Microcnemus sp., Blomosaurus ivachenkoi	
				Benthosuchus sushkini	Benthosuchus sushkini, B. korobkovi, Prothosuchus samariensis, P. blomi, Thosuchus yakovlevi, T. tuberculatus, T. tardus, Qantas samarensis, Wetugasaurus angustifrons, Tupilakosaurus sp., Dromotectum spinosum	Tsyimosuchus samariensis, Chasmatosuchus rossicus, Tichvinskia jugensis, Microcnemus efremovi, Scharshengia enigmatica, Cymatosauridae gen. indet.	
	нижний	верхний	рыбницкий	Benthosuchus	Benthosuchus gusevae	Benthosuchus gusevae, B. aff. gusevae, Qantas sp., Syrtosuchinae (?) gen. indet.	Chasmatosuchus sp., Samaria concinna
					Selenocara-Syrtosuchus	Selenocara rossica, Samarabatrachus bjerringi, Syrtosuchus samarensis, S. morkovini, Qantas sp., Prothosuchus sp., Tupilakosaurus sp., Stoschosaurus (?) sp., Cosgriffinae gen. indet., Bystroniamidae gen. indet.	Microcnemus (?) sp., Scalopognathus multituberculatus
		вожнинский	пикнинский	Tupilakosaurus	не выделены	Tupilakosaurus wetlugensis, Luzosephalus blomi, Axitectum vjushkovi	Lystrosaurus georgii, Lystrosauridae gen. indet., Conitrosaurus simus, C. convector, Phaantostaurus ignatjevi, Blomosaurus ivachenkoi, Microcnemus sp., Vonhuenia friedrichi, Blomosuchus georgii, Eosuchia fam. indet.

Рисунок 3 – Биостратиграфическая схема нижнего триаса и систематический состав раннетриасовых комплексов тетрапод Восточной Европы



**Фауна *Tupilakosaurus*** приурочена к вохминскому горизонту ВЕП и ЮП. В целом элементы фауны образуют резко обедненное посткризисное сообщество, включающее тетрапод мелкого размерного класса. Состав амфибий обеднен и представлен формами, принадлежащими двум глобально распространенным темноспондильным группам – тупилакозавридам (*Tupilakosaurus*) и лидеккеринидам (*Luzocephalus*, *Lydekkerinidae* gen. indet.), а также редким палеозойским реликтам среди антракозавров (хрониозухии – быстровианиды из подсемейства *Axitectinae*).

Возраст фауны *Tupilakosaurus* определяется, прежде всего, на основе присутствия ее руководящих родов *Tupilakosaurus* и *Luzocephalus* в прибрежно-морском нижнем инде (в интервале местных аммонитовых зон *Ophiceras commune* – *Bukkenites rosenkrantzi*) мыса Стош Восточной Гренландии.

**Фауна *Selenocara-Syrtosuchus*** характеризует заплавненский горизонт ВЕП и достоверно известна только из Бузулукской впадины. Амфибии здесь характеризуются возросшим разнообразием и в большинстве принадлежат впервые появляющимся темноспондильным группам, включая дальнейших раннетриасовых доминантов – *Capitosauridae* (селенокарины *Selenocara* и *Samarobatrachus*) и *Benthosuchidae* (сыртозухин *Syrtosuchus*), а также ряд трематозавроидных линий – квонтасид (*Qantas*), трематозавридтоозухин (*Prothoosuchus*) и лонхоринхид (*Stoschiosaurus* (?) и *Cosgriffiinae* gen. indet.).

Схожая ассоциация темноспондильных амфибий известна из миалиновых слоев (нижняя часть зоны *Anodontophora fassaensis*) формации Уорди Крик Восточной Гренландии, имеющих динерский (позднеиндский) возраст [Vjerager et al., 2006]. Чертами, сближающими эти два комплекса, являются присутствие родов *Selenocara* (достоверное для обоих комплексов) и, возможно, *Stoschiosaurus* (описанного из гренландского комплекса и предположительно присутствующего в восточноевропейском) при редкости (а в гренландском сообществе – при полном отсутствии) остатков *Tupilakosaurus*. Показательно, что в гренландском разрезе последний род встречен ниже миалиновых слоев с *Selenocara* – в интервале местных аммонитовых зон *Ophiceras commune* – *Bukkenites rosenkrantzi*, датируемом ранним индом. Эти параллели имели решающее значение в установлении позднеиндского возраста и для фауны *Selenocara-Syrtosuchus*.

**Фауна *Benthosuchus*** типична для рыбинского горизонта ВЕП и ЮП и может быть локально (в Бузулукской впадине) подразделена на две

группировки – *B. gusevae* (раннюю) и *B. sushkini*. Различия между ними заключается в присутствии различных по эволюционному уровню видов доминирующего рода *Benthosuchus*, представляющего типичных бентозухид (подсемейство *Benthosuchinae*). Помимо бентозухин в сообществе амфибий ведущую роль играют примитивные трематозавриды – тоозухины, а в составе капитозаврид появляются первые ветлугазаврины.

Руководящая форма группировки *Benthosuchus gusevae* представлена одноименным архаичным видом. В нескольких местонахождениях совместно с ним отмечены реликтовые сыртозухины (*Syrtosuchinae* gen. indet.) и квонтасиды (*Qantas* sp.). Выявление аналогов группировки в других регионах ВЕ пока затруднительно в виду отсутствия здесь достоверных находок архаичных представителей *Benthosuchus*.

Группировка *Benthosuchus sushkini* характеризуется присутствием более продвинутых видов рода *Benthosuchus* – *B. sushkini* и *B. korobkovi*. Квонтасиды (*Qantas samarensis*), тупилакозавриды (*Tupilakosaurus* sp.) и неопределимые до рода лонхоринхиды, перешедшие из предыдущей фауны, довольно редки. Заметную роль начинают играть примитивные трематозавриды – тоозухины, наиболее разнообразны на Общем Сырте, где они представлены обоими родами этого подсемейства (*Prothoosuchus* и *Thoosuchus*). В более северных регионах (Московская и Мезенская синеклизы ВЕП) из них присутствует лишь *Thoosuchus* (*T. yakovlevi*). Примечательным является также первое редкое появление капитозаврид-ветлугазаврин (*Wetlugasaurus angustifrons*), достоверно известных только из западной части Московской синеклизы. Реликтовые антракозавры-хрониозухии представлены быстровианидами – дромотектинами (*Dromotectum spinosum*) в Бузулукской впадине и Московской синеклизе.

Фауна *Benthosuchus* датируется ранним оленеком благодаря находкам в Южном Приморье близкого к *Benthosuchus* рода *Benthosphenus* (*B. lozovskii*) в местной раннеоленекской аммонитовой зоне *Anasibirites nevolini* [Шишкин, Лозовский, 1979].

**Фауна *Wetlugasaurus*** приурочена к слудкинскому и устьмыльскому горизонтам ВЕП и ЮП, а также к их возрастным аналогам в Печорской синеклизе, Северном Приуралье и на архипелаге Новая Земля. Помимо руководящего рода *Wetlugasaurus*, среди капитозаврид здесь отмечен еще один ветлугазаврин *Vladlenosaurus*, а также, видимо, первый представитель партозухин (*Poryolosuchus*) – группы, типичной для более позднего (яренского) времени. Преобладанию в этом сообществе капитозаврид

сопутствует снижению роли представителей трематозавроидных линий. В составе фауны выделяются группировки *Wetlugasaurus angustifrons* (слудкинский горизонт) и *W. malachovi* (устьмыльский горизонт).

Группировка *Wetlugasaurus angustifrons* характеризуется широким распространением одноименного вида как на северных (Московская и Мезенская синеклизы, Вятско-Камская впадина), так и южных (Бузулукская впадина, ЮП) территориях. С большой долей вероятности другой формой капитозаврид этой ассоциации является ранний паротозухин *Pogyolosuchus longicornis* gen. et sp. nov. Остатки бентозухид (*Benthosuchus bashkiricus* и *B. sp.*) редки. Трематозавриды включают платистегин *Angusaurus* (*A. succedaneus*, *A. sp.*) и *Trematotegmen* (*T. otschevi*), а также реликтовых тоозухин *Prothoosuchus* (*P. blomi*); основная часть их разнообразия, включая присутствие двух последних родов, приходится на Бузулукскую впадину. Находки квантасид (*Qantas samarensis*) единичны.

Ведущими элементами группировки *Wetlugasaurus malachovi* являются две близкие по эволюционному уровню формы ветлугазаврин – поздний вид *Wetlugasaurus* (*W. malachovi*) из Московской, Мезенской, Печорской синеклиз и Бузулукской впадины, и *Vladlenosaurus alexeyevi*, имеющий ограниченный ареал распространения в пределах Московской синеклизы (бассейны Верхней Волги, Лузы и Кобры). В типовых местонахождениях группировки (в Печорской и Мезенской синеклизах) среди темноспондиллов также присутствуют ранний яренгиид *Vyborosaurus* (*V. mirus*) и платистегин *Angusaurus* (*A. tsylmensis*). В более южных районах ВЕП (в Московской синеклизе и Бузулукской впадина) амфибийный комплекс значительно обеднен и включает помимо ведущих элементов только представителей рода *Angusaurus* (*A. dentatus*, *A. succedaneus*, *A. sp.*).

Раннеоленекский возраст фауны *Wetlugasaurus* доказываем данными палинологического анализа костеносных отложений в стратотипическом разрезе устьмыльского горизонта [Ильина, Новиков, 1994].

**Фауна *Parotosuchus*** типична для федоровского и гамского горизонтов ВЕП и ЮП. Отдельные амфибийные элементы фауны также отмечены в разновозрастных отложениях Припятского прогиба ВЕП, Северного Приуралья и, вероятно, Печорской синеклизы.

Автохтонное происхождение большинства элементов паротозуховой фауны не вызывает сомнений. Ведущий элемент фауны – паротозухин *Parotosuchus*, вероятно, имеет близкие родственные связи с позднеиндскими

селенокаринами и раннеоленекским партозухином *Poryolosuchus*. Характерные для двух ее возрастных уровней (федоровского и гамского) типичные трематозавриды *Inflectosaurus* и *Trematosaurus* образуют совместно с представителями тоозухин и платистегин из предшествующих фаун морфологический ряд: *Thoosuchus* (рыбинский горизонт) – *Angusaurus* (слудкинский и устьмыльский горизонты) – *Inflectosaurus* (федоровский горизонт) – *Trematosaurus* (гамский горизонт). Потомки бентозухид представлены в гамском горизонте типовым родом яренгиид (*Yarengia*), близко родственным устьмыльскому *Vyborosaurus* из ветлугазавровой фауны. Следует также отметить первое появление эндемичных «лавразийских брахиопид» (*Batrachosuchoides*), разделяющих ряд специфических признаков с более древним родом *Tupilakosaurus* и, видимо, имеющих с ним прямые родственные связи.

Гондванское влияние документировано, прежде всего, присутствием среди темноспондиллов ритидостеид (*Rhytidosteus*, известный первоначально только из Южной Африки) и, вероятно, плагиозаврид, а среди рептилий – эритрозухид (*Gatjainia*). С другой стороны, имеются указания на близость с центральноевропейской тетраподной фауной, которая проявляется среди амфибийного компонента в присутствии общих родов темноспондиллов – *Trematosaurus*, *Parotosuchus* и *Batrachosuchoides*, известных также из среднего пестрого песчаника Германского бассейна (первые два рода) и карстовых заполнений Южной Польши (последние два).

Фауна *Parotosuchus* подразделяется на две последовательные группировки – *Inflectosaurus* и *Trematosaurus*, отвечающие двум этапам развития типичных трематозаврид и характеризующие федоровский и гамский горизонты соответственно.

Группировка *Inflectosaurus*. Среди темноспондиллов помимо ведущего элемента – трематозаврида *Inflectosaurus* (*I. amplus*) и аллохтонного ритидостеида *Rhytidosteus* (*R. uralensis* и *R. sp.*) для группировки характерно присутствие ранних видов *Parotosuchus*, отнесенных М.А. Шишкиным и В.Г. Очевым [Очев и др., 2004] к “helgolandiae-типу” (*P. sp.* из федоровской свиты Московской синеклизы и богдинской свиты Прикаспийской впадины; *P. orientalis* из низов петропавловской свиты ЮП). Другие амфибийные элементы представлены ранним видом *Batrachosuchoides* (*B. lacer*), а также переходящим в последующую группировку плагиозавридом *Melanopelta antiqua* и редкими лонхоринхидами. Среди антракозавров-быстроновианид отмечен поздний вид *Axitectum* (*A. georgi*).

В группировке *Trematosaurus* род *Parotosuchus* характеризуется поздними видами, относимыми к “*nasutus*-типу” (*P. orenburgensis*, *P. pantelevi* и *P. komiensis*). Род *Batrachosuchoides* представлен двумя видами – *B. impressus* и прогрессивным *B. ochevi* sp. nov. Руководящая форма группировки – трематозаврин *Trematosaurus* – известна по многочисленным находкам в липовской свите (бассейн р. Дон; юго-восточный склон Воронежской антеклизы) и единичным – в гамской (бассейн р. Вычегда; Мезенская синеклиза) и петропавловской (ЮП). Типичные яренгииды (*Yarengia replexa*) достоверно встречены лишь в Яренской впадине, а перешедшие из предыдущего комплекса ритидостеиды – в Бузулукской впадине (*Rhytidosteus uralensis*) и в бассейне р. Дон (*Rhytidosteidae* gen. indet.). Хрониозухии включают роды *Vyushkoviana* (*V. operta*) и *Dromotectum* (*D. abditum*).

Фауна *Parotosuchus* несомненно имеет позднеоленинский возраст. Такая датировка доказывается прежде всего присутствием ее доминирующего рода *Parotosuchus* в морском верхнем оленеке Прикаспия (дорикранитовые слои горы Большое Богдо и слои с *Columbites*-*Dinarites* Мангышлака).

## Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В СОСТАВЕ РАННЕТРИАСОВЫХ ТЕТРАПОДНЫХ ФАУН

Эволюция раннетриасовых тетраподных сообществ на территории ВЕ сопровождалась общей локальной дифференциацией, но ее динамика у амфибий имела на этом фоне свои особенности. Местные различия, наблюдаемые в развитии этих сообществ, позволили (совместно с М.А. Шишкиным и А.Г. Сенниковым) выделить здесь три самостоятельных биогеографических региона: 1) *северный*, включающий центральные и северо-восточные районы ВЕП и Северное Приуралье, 2) *южноприуральский*, охватывающий Общей Сырт и ЮП, и 3) *прикаспийский*, включающий территорию юго-восточного склона Воронежской антеклизы и юго-запада Прикаспийской впадины. Среди причин, обусловивших эту пространственную неоднородность рассматриваемых тетраподных сообществ, наиболее отчетливо проявляются биогеографические особенности, связанные с влиянием региональных биот, существовавших за пределами ВЕ, а также их приуроченность к специфическим биотопам. Так, южноприуральский регион на протяжении почти всего раннего триаса выделяется сохранением отчетливых фаунистических связей с гондванскими областями. Своеобразие

прикаспийского региона в позднеоленекское время, с одной стороны, обусловлено связью с Германским бассейном и более западными областями Евразии, а с другой – с расположением его на западном побережье северного залива Тетиса. Для северного региона в раннеиндское время очевидна высокая степень фаунистической общности с северным шельфом Гренландии, а в позднеоленекское время – присутствие отдельных связей с Северной Америкой.

Результаты анализа пространственной дифференциации тетраподных фаун, в целом, и амфибийных сообществ, в частности, в течение раннего триаса на территории ВЕ освящены в рамках трех временных интервалов – индского, раннеоленекского и позднеоленекского, отвечающих наиболее крупным этапам в развитии раннетриасовых тетрапод региона.

## Глава 6. СТРАТИГРАФИЯ НИЖНЕГО ТРИАСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (КРАТКИЙ ОЧЕРК)

В главе приводятся краткие характеристики (литология, мощность, данные палеомагнитного анализа, выверенные списки позвоночных, обоснование возраста) раннетриасовых стратонов, выделенных в различных структурах региона (включая впервые установленные диссертантом совместно с коллегами устьмыльский и заплавненский горизонты ВЕП) и охарактеризованных остатками тетрапод, являющимися основой для расчленения и корреляции континентального триаса ВЕ. При этом утвержденная для запада, центра и севера ВЕП [Лозовский и др., 2011] и ее Прикаспийского региона [Кухтинов и др., 2016] региональная шкала нижнего триаса принята в работе и для ЮП, откуда получены новые данные по наземным позвоночным.

В составе нижнего триаса **Московской и Мезенской синеклиз, Волго-Уральской и Воронежской антеклиз, Прикаспийской впадины Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья** выделяются или оба надгоризонта – ветлужский и яренский (Московская, Мезенская синеклизы, Волго-Уральская антеклиза, Прикаспийская впадина и ЮП) или только один – яренский (юго-восточный склон Воронежской антеклизы).

**Ветлужский надгоризонт** охарактеризован фаунами *Tupilakosaurus*, *Selenocara-Syrtosuchus*, *Benthosuchus* и *Wetlugasaurus*, и подразделяется на пять горизонтов (снизу вверх): вохминский, заплавненский, рыбинский, слудкинский и устьмыльский, последний из которых также прослеживается

в Печорской синеклизе, а заплавненский уверенно выделяется только в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы.

**Вохминский горизонт** содержит фауну *Tupilakosaurus* и представлен большей частью одноименной свиты в Московской синеклизе, целиком вохминской свитой в Вятско-Камской впадине Волго-Уральской антеклизы, нижнесухореченской подсвитой в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы, нижней подсвитой красноборской свиты в Мезенской синеклизе, бугринской свитой юго-западной части Прикаспийской впадины и низами копанской свитой ЮП. Сопоставляется с нижеиндским подъярусом.

**Заплавненский горизонт** характеризуется фауной *Selenosaurus* *Syrtosuchus*, имеющей скорее всего позднеиндский возраст и известной пока только из верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины. В пределах Московской синеклизы к горизонту условно (по палеомагнитным данным) отнесены верхи анисимовской пачки вохминской свиты, пока еще слабо охарактеризованные остатками позвоночных. Представляется вероятным присутствие горизонта в ЮП (средняя часть копанской свиты).

**Рыбинский горизонт** объединяет отложения, охарактеризованные раннеоленинской фауной *Benthosuchus*. В западной и центральной частях Московской синеклизы горизонту соответствует одноименная свита, а в восточной – шилихинская свита. В Яренской впадине Мезенской синеклизы горизонт представлен верхней подсвитой красноборской свиты, а в Сафоновском прогибе – ларкинской свитой. В Волго-Уральской антеклизе рыбинскому горизонту отвечает шилихинская (в Вятско-Камской впадине) и каменнаярская (в Бузулукской впадине) свиты, в юго-западной части Прикаспийской впадины – нижняя часть ахтубинской свиты, а в ЮП – верхняя часть копанской свиты и старицкая свита.

**Слудкинский горизонт** охватывает отложения, содержащие группировку *Wetlugasaurus angustifrons* раннеоленинской фауны *Wetlugasaurus*; представлен одноименной свитой в центральной и восточной частях Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине, низами юрьевецкой свиты – на западе Московской синеклизы, нижней частью вашкинской свиты и чучепальской свитой – в Яренской впадине и в Сафоновской прогибе Мезенской синеклизы соответственно, мечетинской свитой Бузулукской впадины, кзылсайской – в ЮП и, вероятно, средней частью ахтубинской свиты в Прикаспийской впадине.

**Устьмыльский горизонт** содержит группировку *Wetlugasaurus malachovi* фауны *Wetlugasaurus*; представлен беззиковской свитой на востоке

Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине, верхами юрьевцевской свиты в западной части Московской синеклизы, верхней частью вашкинской свиты в Яренской впадине и пижмомезенской свитой в Сафоновском прогибе, гостевской свитой в Бузулукской впадине и, вероятно, верхней частью (за исключение самих верхов) ахтубинской свиты в Прикаспийской впадине, а также прослежен в Печорской синеклизе, где ему соответствует верхняя часть чаркабожской свиты. Вполне вероятно присутствие горизонта в ЮП, где ему могут соответствовать самые верхи кзылсайской свиты.

**Яренский надгоризонт** объединяет отложения, содержащие фауну *Parotosuchus*, и подразделяется на два горизонта – федоровский и гамский.

**Федоровский горизонт** характеризуется группировкой *Inflexosaurus* позднеоленекской фауны *Parotosuchus* и представлен одноименной свитой на востоке Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине, первушинской свитой в центральной части Московской синеклизы, лопатинской свитой в Яренской впадине, самыми верхами ахтубинской свиты и богдинской свитой в юго-западной части Прикаспийской впадины, а также большей, нижней частью нижней подсвиты петропавловской свиты в Бузулукской впадине и нижней частью этой же свиты в ЮП.

**Гамский горизонт** объединяет отложения, содержащие группировку *Trematosaurus* фауны *Parotosuchus*. Представлен одноименной свитой в Вятско-Камской и Яренской впадинах, верхами нижней подсвиты и верхней подсвитой петропавловской свиты в Бузулукской впадине и верхней частью одноименной свиты в ЮП, липовской свитой юго-восточного склона Воронежской антеклизы и, вероятно, енотаевской свитой в юго-западной части Прикаспийской впадины.

**В Припятском прогибе** остатки тетрапод (*Parotosuchus* sp.) известны только из верхней подсвиты *мозырской* свиты.

Нижний триас **Печорской синеклизы** расчленен на *чаркабожскую* и *харалейскую* свиты. Нижняя подсвита первой из них охарактеризована остатками териодонта *Scalopognathus multituberculatus*, вероятно, одновозрастного фауне *Selenocara-Syrtosuchus*, а верхнечаркабожская подсвита – элементами фаун *Benthosuchus* и *Wetlugasaurus*. Харалейская свита содержит редкие остатки неопределимых до рода темноспондильных амфибий позднеоленекского облика.

В пределах **Северного Приуралья** раннетриасовые отложения, содержащие остатки тетрапод, известны в Большесынинской и Коротайхинской впадинах, а также на гряде Чернышева. В **Большесынинской**



**впадине** к нижнему триасу отнесены глинисто-песчаная толща (ранее – устьберезовская свита: Объяснительная записка..., 1980) и бызовская свита. *Глинисто-песчаная толща* плохо охарактеризована остатками тетрапод (*Prolacertilia* (?) gen. indet.). *Бызовская свита* в нижней части содержит элементы группировки *Wetlugasaurus angustifrons*, а в верхней – паротозуховой фауны. В **Коротайхинской впадине** нижний триас представлен только *нижнелестанишорской* подсвитой, нижняя часть которой содержит элементы обеих группировок фауны *Wetlugasaurus*, а верхняя – паротозуховой фауны. В пределах **горы Чернышева** остатки тетрапод (ближе не определяемые трематозавроподобные темпоспондилы позднеоленекского облика) встречаются только в *пачке зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин*, выделяемой в южной части структуры.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Исследование таксономического разнообразия фауны раннетриасовых амфибий ВЕ показало, что она включает не менее 44 видов, относящихся к двум подклассам, пяти отрядам, 12 семействам и 26 родам. В их числе диссертантом выделено и описано (лично или в соавторстве) одно семейство, четыре подсемейства, 9 родов и 19 видов. В результате ревизии родов *Wetlugasaurus* и *Benthosuchus*, наиболее распространенных в нижнем триасе региона, установлено, что в составе первого валидны только *W. angustifrons* и *W. malachovi*, а второго – *Benthosuchus sushkini*, *B. korobkovi*, *B. bashkiricus* и новый архаичный вид *B. gusevae*. Показано, что материал, относимый к форме, ранее известной как *Wetlugasaurus samarensis*, принадлежит трем таксонам – гренландскому роду *Selenocara* и двум новым эндемичным родам *Samarabatrachus* и *Syrtosuchus*. Из подсемейства *Thoosuchinae* в подсемейство *Platysteginae* перенесены роды *Angusaurus* и *Trematotegmen*, причем обе эти группы включены в состав *Trematosauridae*. Подтверждена принадлежность *Inflectosaurus* к трематозавридам (а не платистегинам). Впервые для региона установлено присутствие родов *Selenocara*, (?)*Stoschiosaurus* и *Trematosaurus*, ранее известных из Восточной Гренландии (первые два) или Западной Европы, а также aberrantных трематозавроподобных, выделенных в семейство *Qantasidae*. Выявлены возможные ранние представители *Yarengiidae* (*Vyborosaurus*) и типичных капитозавридов (*Pogyolosuchus*), связывающие эти группы, соответственно, с семейством *Benthosuchidae* и новым подсемейством *Selenocarinae*. Установлены представители поздних этапов

в развитии «лавразийского брахиопида» *Batrachosuchooides* (*B. ochevi*), а также капитозавридных родов *Wetlugasaurus* (*W. malachovi*) и *Parotosuchus* (*P. komiensis*).

2. Выявлен начальный этап в развитии лавразийских капитозаврид, охарактеризованный позднеиндским подсемейством *Selenocaginae*. Обосновано его анцестральное положение по отношению к двум линиям европейских капитозаврид, представленных подсемействами *Wetlugasaurinae* и *Parotosuchinae*. При этом «ветлугазавринная» ветвь обнаруживает дифференциацию в двух направлениях, одно из которых (род *Vladlenosaurus*) отличается высокой степенью приобретения «трематозавроидных» особенностей.

3. Надсемейство *Trematosauroidea* включает пять групп (*Benthosuchidae*, *Yarengiidae*, *Trematosauridae*, *Lonchorhynchidae* и новое семейство *Qantasidae*), показывающих различные варианты мозаичного сочетания продвинутых трематозавридных черт и более примитивных особенностей различного эволюционного уровня. К числу наиболее aberrантных вариантов относится монотипичное семейство *Qantasidae*, сохраняющее некоторые архаичные черты, редкие среди триасовых *Temnospondyli*. Относимое ранее к трематозавроидам семейство *Neyleosauridae* [Гетманов, 1989; Новиков, 1992а; Шишкин, 1980] принадлежит особой линии развития капитозавроидных дериватов и выделяется в самостоятельное надсемейство.

4. В раннем становлении бентозухид – одной из регионально доминирующих групп раннетриасовых темноспондиллов – установлен прежде не известный позднеиндский этап, представленный новым монотипичным подсемейством *Syrtosuchinae*. Эта примитивная группа вместе с типичными бентозухидами (подсемейство *Benthosuchinae*) представляют одну из двух самостоятельных ветвей, разошедшихся на уровне, близком к их общему капитозавроидному предку. В ветви, представленной сыртозухидами, типично трематозавроидные признаки выражены намного слабее, чем у бентозухин.

5. В историческом развитии трематозаврид выделяются две линии, одна из которых, наиболее полно представленная в нижнем триасе BE, включает наиболее примитивные морфотипы и объединяет представителей четырех раннетриасовых подсемейств: *Thoosuchinae* Getmanov, *Platysteginae* Schoch et Milner, *Lygocephaliscinae* Kuhn и *Trematosaurinae* Watson. Остальные подсемейства, известные в основном за пределами BE (раннетриасовое *Tertremoidinae* Novikov, subfam. nov., ранне-позднетриасовое *Tertreminae*

Schoch et Milner и среднетриасовое Bukobajinae Otschev), образуют обособленное эволюционное направление.

6. Совместно с М.А. Шишкиным установлен и проанализирован состав реликтовых антракозавров-хрониозухий, представленных в нижнем триасе ВЕ семейством *Bystrowianidae*. Показано, что их дифференциация определяется строением туловищных щитков и характером их сочленения между собой. Выработана стандартная терминология для структурных элементов щитка, принятая другими исследователями. Гомологизация этих элементов у быстровианид и хрониозухид показала, что осевая зона сочленения между щитками в обеих группах построена однотипно, и что быстровианидный тип щитка выводится из хрониозухидного.

7. Проведенный (совместно с М.А. Шишкиным и Ж. Фортуну) анализ эволюционных преобразований в строении быстровианидных остеодерм и их межщиткового сочленения показал, что в историческом развитии быстровианид выделяются два альтернативных направления. Первое, представленное подсемейством *Bystrowianinae*, в основном сохраняет консервативный тип остеодерм, т. е. характеризуется широкой параксиальной зоной межщиткового сочленения. Для второго направления, документируемого подсемействами *Dromotectinae* и *Axitectinae*, характерна тенденция к утрате этой зоны и сужению остеодерм.

8. Детализированная в процессе исследования история смены пионерных раннетриасовых тетраподных сообществ ВЕ включает пять крупных этапов, обозначаемых по доминантным родам темноспондильных амфибий как фауны *Tupilakosaurus*, *Selenocara-Syrtosuchus*, *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus* и *Parotosuchus*. Фауна *Tupilakosaurus* характеризует вохминский горизонт ВЕП и ЮП и датируется ранним индом (грисбахом). Фауна *Selenocara-Syrtosuchus* достоверно известна только из Бузулукской впадины ВЕП, где она приурочена к заплавненскому горизонту, имеющему скорее всего позднеиндский (динерский) возраст. Раннеоленекская фауна *Benthosuchus* типична для рыбинского горизонта ВЕП и ЮП. В Бузулукской впадине она фауна может быть разделена на две группировки – *B. gusevae* (ранняя) и *B. sushkini*. Фауна *Wetlugasaurus*, также имеющая раннеоленекский возраст, характеризует слудкинский и устьмыльский горизонты ВЕП и ЮП, наряду с их аналогами в Печорской синеклизе и Северном Приуралье. В ее составе выделяются группировки *W. angustifrons* (слудкинский горизонт) и *W. malachovi* (устьмыльский горизонт). Позднеоленекская фауна *Parotosuchus* типична для федоровского и гамского горизонтов ВЕП и ЮП,

где она подразделяется соответственно на группировки *Infectosaurus* и *Trematosaurus*. Отдельные ее элементы также отмечены в разновозрастных отложениях Припятского прогиба, Северного Приуралья и, вероятно, Печорской синеклизы.

9. На протяжении всего раннего триаса территория ВЕ обнаруживает биогеографическую дифференциацию по фауне наземных позвоночных. Для сообществ этого времени выделено (совместно с М.А. Шишкиным и А.Г. Сенниковым) три региона, характеризующихся особенностями своих зоогеографических связей или палеогеографической спецификой: 1) северный (Московская Мезенская, Печорская синеклизы, Вятско-Камская впадина и Северное Приуралье); 2) южноприуральский (Бузулукская впадина и ЮП) и 3) прикаспийский (юго-восточный склон Воронежской антеклизы и Прикаспийская синеклиза). Южноприуральский регион на протяжении почти всего раннего триаса выделяется сохранением фаунистических связей с гондванскими областями. Своеобразие прикаспийского региона в позднеоленекское время обусловлено его связью с Германским бассейном, а также расположением его на западном побережье северного залива Тетиса. Для северного региона в раннеиндское время очевидна высокая степень фаунистической общности с северным шельфом Западной Лавразии (Гренландии), а в позднеоленекское время – присутствие отдельных связей с Северной Америкой.

10. На основе изучения фауны амфибий и сопутствующих данных по тетраподам внесены уточнения в региональные стратиграфические схемы триасовых отложений Мезенской и Московской синеклиз, Волго-Уральской и Воронежской антеклиз ВЕП, а также Приуралья. Верхняя часть поздневетлужских отложений Московской синеклизы и Вятско-Камской впадины (березниковская свита), Мезенской синеклизы (пижмомезенская свита и верхняя часть вашкинской свиты), Бузулукской впадины (гостевская свита), а также ЮП (верхи кзылсайской свиты) выделены в устьмыльский горизонт, охарактеризованный группировкой *Wetlugasaurus malachovi* фауны *Wetlugasaurus*. На основе верхней подсвиты сухореченской подсвиты Бузулукской впадины, содержащей типовые местонахождения фауны *Selenocara-Syrtosuchus*, в нижнем триасе ВЕП установлен новый, заплавненский горизонт, промежуточный между вохминским и рыбинским. Уточнен возрастной диапазон копанской свиты ЮП, которая в нижней своей части содержит раннеиндскую фауну *Tupilakosaurus*, а в верхней – ведущие

элементы группировки *Benthosuchus sushkini* раннеоленекской фауны *Benthosuchus*. Доказан гамский возраст липовской свиты юго-восточного склона Воронежской антеклизы, охарактеризованной группировкой *Trematosaurus* фауны *Parotosuchus*. Установлено широкое распространение яренского надгоризонта в пределах Бузулукской впадины, где он представлен обоими горизонтами с типичными для каждого тетраподными комплексами. Скорректирована верхняя граница нижнего триаса в Коротайхинской и Большесынинской впадинах. В обеих структурах разрез нижнего триаса венчают отложения, охарактеризованные элементами фауны *Parotosuchus*, – нижнелестаншорская подсвита и бызовская свита соответственно, в то время как перекрывающие их породы (верхнелестаншорская подсвита и краснокаменная свита) содержат уже среднетриасовые палинокомплексы [Ильина, 2001] и остатки тетрапод.

## ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### Монографии:

1. *Новиков, И. В.* Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261) / И. В. Новиков – М.: Наука, 1994. – 139 с.
2. *Шишкин, М. А.* Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья / М. А. Шишкин, В. Г. Очев, В. П. Твердохлебов и др. – М.: Наука, 1995. – 205 с.
3. *Ивахненко, М. Ф.* Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268) / М. Ф. Ивахненко, В. К. Голубев, Ю. М. Губин, Н. Н. Каландадзе, И. В. Новиков и др. – М.: ГЕОС, 1997. – 216 с.
4. *Киселев, Д. Н.* Атлас геологических памятников природы Ярославской области / Д. Н. Киселев, В. Н. Баранов, Е. С. Муравин, И. В. Новиков, А. Г. Сенников – Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2003. – 120 с.

### Статьи:

5. *Новиков, И. В.* Новый вид *Parotosuchus* (Amphibia, Labyrinthodontia) из триасовых отложений бассейна р. Вычегды / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 1986. – № 3. – С. 129-131.
6. *Новиков, И. В.* Предварительные данные о новых находках позвоночных в чаркабожской свите (нижний триас) бассейна р. Цильмы / И. В. Новиков // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 1988. – № 3. – С. 112-115.

7. *Новиков, И. В.* О комплексах триасовых тетрапод Тимано-Североуральского региона / И. В. Новиков // Докл. АН СССР. – 1989. – Т. 307. – № 4. – С. 937-939.
8. *Новиков, И. В.* Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Приуралья / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 1990.–№ 1. – С. 86-100.
9. *Новиков, И. В.* Новый горизонт в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы / И. В. Новиков, В. Р. Лозовский, М. А. Шишкин, М. Г. Миних // Докл. АН СССР. – 1990. – Т. 315. – № 2. – С. 453-456.
10. *Новиков, И. В.* О биостратиграфической схеме нижнего триаса Восточной Европы по фауне тетрапод / И. В. Новиков // Докл. АН СССР. – 1991. – Т. 318. – № 2. – С. 433-437.
11. *Ильина, Н. В.* Триасовые отложения Северного Приуралья / Н. В. Ильина, И. В. Новиков – Сыктывкар, 1991. – 25 с. (Коми научный Центр УрО АН СССР)
12. *Новиков, И. В.* Основные этапы развития раннетриасовой фауны тетрапод Восточной Европы и стратиграфическое распространение ее ведущих групп / И. В. Новиков // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Сер. геол. – 1992а. – Т. 67. – Вып. 4. – С. 44-51.
13. *Новиков, И. В.* О номенклатуре триасовых стратонов Большесынинской впадины Северного Приуралья / И. В. Новиков // Изв. вузов. Геол. и разв. – 1992б. – № 3. – С. 26-30.
14. *Новиков, И. В.* Новые данные по триасовым отложениям Большесынинской впадины (Северное Приуралье) / И. В. Новиков, Н. В. Ильина, Г. П. Канев и др. // Докл. АН. – 1992. – Т. 326. – № 2. – С. 318-322.
15. *Новиков, И. В.* Новые данные по раннетриасовым позвоночным о. Колгуев / И. В. Новиков, А. Н. Орлов // Палеонтол. журн. – 1992. – № 1. С. 133-136.
16. *Шишкин, М. А.* Реликтовые антракозавры в раннем мезозое Восточной Европы / М. А. Шишкин, И. В. Новиков // Докл. АН. – 1992. – Т. 325. – № 4. – С. 829-832.
17. *Лозовский, В. Р.* О выделении нового горизонта в нижнем триасе Московской синеклизы / В. Р. Лозовский, И. В. Новиков, М. А. Шишкин // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. – 1992. – Вып.1. С. 91-95.
18. *Novikov, I. V.* On the major stages of Lower Triassic tetrapod faunal development in Eastern Europe / I. V. Novikov // Bull. New Mexico Museum of Natural History and Science. – 1993а. – Vol. 3. – P. 369-370.

19. *Novikov, I. V.* Triassic tetrapod assemblages of the Timan-North Urals region / I. V. Novikov // Bull. New Mexico Museum of Natural History and Science. – 1993b. – Vol. 3. – P. 371-373.

20. *Ильина, Н. В.* Раннеоленинский комплекс миоспор Печорской синеклизы / Н. В. Ильина, И. В. Новиков // Палинология в стратиграфии. – М.: Наука, 1994. – С. 59-62.

21. *Novikov, I.V.* Continental Triassic biostratigraphy of the Bolshaya Synya and Korotaikha depressions, North CisUrals, Russia: Tetrapod and palynological data / I. V. Novikov, N. V. Ilyina // Palaeobotanist. – 1995. – No. 44. – P. 128-138.

22. *Novikov, I. V.* Paleozoic relict in Triassic tetrapod communities: the last anthracosaurian amphibians / I. V. Novikov, M. A. Shishkin // Sixth Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Short Papers. – Beijing: China Ocean Press, 1995. – P. 29-32.

23. *Новиков, И. В.* Новые данные по фауне тетрапод и биостратиграфии триаса Общего Сырта / И. В. Новиков, А. Г. Сенников, М. Моралес // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 1998. – № 5. – С. 22-29.

24. *Novikov, I. V.* Triassic Chroniosuchia (Amphibia, Anthracosauromorpha) and Evolution of Dermal Thoracic Scutes in the Bystrowianidae / I. V. Novikov, M. A. Shishkin // Paleontol. Journal. – 2000. – Vol. 34. – Suppl. 2. – P. 165-178.

25. *Gubin, Y. M.* A review of anomalies in the structure of the skull roof of temnospondylous labyrinthodonts / Y. M. Gubin, I. V. Novikov, M. Morales // Paleontol. Journal. – 2000. – Vol. 34. – Suppl. 2. – P. 154-164.

26. *Novikov, I.V.* Permian and Triassic anthracosaurs from Eastern Europe / I. V. Novikov, M. A. Shishkin, V. K. Golubev // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Editors: M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, E. N. Kurochkin. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. – P. 60-70.

27. *Shishkin, M. A.* Permian and Triassic temnospondyls of Russia / M. A. Shishkin, I. V. Novikov, Yu. M. Gubin // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Editors: M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, E. N. Kurochkin. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. – P. 35-59.

28. *Shishkin, M. A.* Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe / M. A. Shishkin, V. G. Ochev, V. R. Lozovskii, I. V. Novikov // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Editors: M. J. Benton, M. A. Shishkin, D. M. Unwin, E. N. Kurochkin. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. – P. 120-139.

29. *Морковин, И. В.* Новый лабиринтодонт из нижнего триаса в бассейне р. Лузы (Республика Коми) / И. В. Морковин, И. В. Новиков // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2000. – № 3. – С. 29-35.
30. *Новиков, И. В.* О возрасте гостевской свиты (нижний триас) Общего Сырта / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. – 2001. Вып. 3. С. 147-150.
31. *Садеков, А. Ю.* Новые находки раннетриасовых позвоночных в окрестностях г. Плес (Ивановская область) / А. Ю. Садеков, И. В. Новиков // Бюлл. РМСК по Центру и Югу Русской платформы. – 2001. – Вып. 3. – С. 144-146.
32. *Новиков, И. В.* Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении «Донская Лука» (Волгоградская область). Статья 1 / И. В. Новиков, А. Г. Сенников, М. Г. Миних и др. // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2001. – № 6. – С. 33-38.
33. *Новиков, И. В.* Новые данные по местонахождению раннетриасовых позвоночных Донская Лука (Волгоградская область). Статья II / И. В. Новиков, А. Г. Сенников, М. Г. Миних и др. // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2002. – № 2. – С. 43-53.
34. *Шишкин, М. А.* Дифференциация тетраподных сообществ и некоторые особенности биотических событий в раннем триасе Восточной Европы / М. А. Шишкин, А. Г. Сенников, И. В. Новиков, Н. В. Ильина // Палеонтол. журн. – 2006. – № 1. – С. 3-12.
35. *Novikov, I. V.* El mayor yacimiento de tetrapodos del Triásico Temprano en Europa Oriental: ciencia y geoturismo / I. V. Novikov // Naturaleza Aragonesa. – 2006. – No. 17. – P. 18-22.
36. *Sennikov, A. G.* La primera comunidad poscrisis diversificada del Triásico lacustre de Europa Oriental / A. G. Sennikov, I. V. Novikov // Naturaleza Aragonesa. – 2007. – No. 19. – P. 10-15.
37. *Новиков, И. В.* Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 1. Род *Infectosaurus* Shishkin, 1960 / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 2007. – № 2. – С. 51-58.
38. *Новиков, И. В.* Новые данные по раннетриасовым саркоптеригиям (Pisces: Actinistia и Dipnoi) Восточной Европы / И. В. Новиков, О. А. Лебедев, Н. И. Крупина // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (Памяти профессора В.Г. Очева). – Саратов: Изд-во «Научная книга», 2009. – С. 158-170.



39. *Новиков, И. В.* Динамика разнообразия трематозавроидных амфибий / И. В. Новиков // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. – М.: РГГРУ, 2010а. – С. 85-87.

40. *Новиков, И. В.* Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 2. *Trematosaurus galae* sp. nov.: морфология черепа / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 2010б. – № 4. – С 94-104.

41. *Новиков, И. В.* Триасовая герпетофауна Ивановского Поволжья / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Мат. научно-практ. конф. «XII чтения». – Иваново: ИД «Референт», 2010. – С. 80-86.

42. *Новиков, И. В.* Новые данные по триасовым темноспондильным амфибиям Общего Сырта / И. В. Новиков // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафномия и палеобиогеография. – М: ПИН РАН, 2011а. – С. 35-37.

43. *Новиков, И. В.* О биостратиграфической схеме нижнего триаса Восточно-Европейской платформы по тетраподам / И. В. Новиков // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2011б. – Т. 86. – Вып. 5. – С. 42-46.

44. *Сенников, А. Г.* Раннетриасовые дицинодонты Восточной Европы / А. Г. Сенников, И. В. Новиков // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2011. – Т. 86. – Вып. 5. – С. 61-64.

45. *Лозовский, В. Р.* Уточненная субрегиональная стратиграфическая схема триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (Польско-Литовская, Московская и Мезенская синеклизы, Вятско-Камская впадина) / В. Р. Лозовский, А. Г. Олферьев, И. В. Новиков и др. – М.: ПИН РАН, 2011. – 32 с.

46. *Новиков, И. В.* Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 3. *Qantas samarensis* gen. et sp. nov. / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 2012а. – № 2. – С. 68-77.

47. *Новиков, И. В.* Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 4. Род *Venthosuchus* Efremov, 1937 / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 2012б. – № 4. – С. 68-79.

48. *Новиков, И. В.* Триасовые амфибии Общего Сырта и их биостратиграфическое значение / И. В. Новиков // Самарский край в истории России. Вып.4. Материалы Межрегион. науч. конф. – Самара: «Изд-во СНЦ РАН», 2012в. – С. 21-25.

49. *Новиков, И. В.* Комплексы триасовых тетрапод Общего Сырта / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. – Саратов: СГТУ, 2012а. – С. 78 – 87.

50. *Новиков, И. В.* Биостратиграфия триаса Общего Сырта по тетраподам / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. – 2012б. – Вып. 5. – С. 89-103.

51. *Стародубцева, И. А.* К истории установления триаса в Европейской России (центральная часть и Прикаспий) / И. А. Стародубцева, И. В. Новиков // Стратиграфия. Геол. корреляция. – 2012. – Т. 20. – № 1. – С. 49-61.

52. *Новиков, И. В.* Лонхоринхиды (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы / И. В. Новиков // Проблемы геологии Европейской России. – Саратов: СГТУ, 2013. – С. 148-155.

53. *Новиков, И. В.* Комплексы раннетриасовых тетрапод Южного Приуралья / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Геология, полезные ископаемые и проблемы геоэкологии Башкортостана, Урала и сопредельных территорий. – Уфа: Дизайн Пресс, 2014а. – С. 72-74.

54. *Лозовский, В. Р.* Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн р. Юг / В. Р. Лозовский, Ю. П. Балабанов, А. Г. Пономаренко, И. В. Новиков и др. // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2014. – Т. 89. – Вып. 2. – С. 62-72.

55. *Новиков, И. В.* Новые данные по стратиграфии и палеонтологической характеристике нижнего триаса южного Приуралья / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. – Саратов: СГТУ, 2014б. – С. 54 – 57.

56. *Шишкин, М. А.* Новые быстроивиандные хронизухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) из триаса России и особенности диверсификации Bystrowianidae / М. А. Шишкин, И. В. Новиков, Ж. Фортуни // Палеонтол. журн. – 2014. – № 5. – С. 60-71.

57. *Новиков, И. В.* О возрасте раннетриасовой фауны Tupilakosaurus Восточной Европы / И. В. Новиков // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2015а. – № 5. – С. 8-13.

58. *Новиков, И. В.* Фауна тетрапод Tupilakosaurus триаса Восточной Европы: систематический состав и возраст / И. В. Новиков // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2015б. – Т. 90. – Вып. 3. – С. 44-49.

59. *Лозовский, В. Р.* Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 2. Бассейны рек Ветлуги

и Унжи / В. Р. Лозовский, Ю. П. Балабанов, И. В. Новиков и др. // Бюлл. Моск. о-ва испытателей природы. Отд. геол. – 2015. – Т. 90. – Вып. 3. – С. 27-43.

60. *Новиков, И. В.* К истории создания биостратиграфической схемы континентального нижнего триаса Восточной Европы по тетраподам / И. В. Новиков, В. Р. Лозовский // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. – 2015. – Вып. 6. – С. 64-75.

61. *Новиков, И. В.* Новые темноспондильные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) / И. В. Новиков // Палеонтол. журн. – 2016а. – № 3. – С. 88-100.

62. *Новиков, И. В.* Комплексы триасовых тетрапод Ярославского, Костромского, Ивановского Поволжья и Унжинско-Костромского Междуречья // XIV Плесские чтения: материалы науч.-практ. конф. – Иваново: Изд-во «Иванов. гос. ун-т», 2016б. – С. 132-139.

63. *Новиков, И. В.* Заплавненский горизонт – новый стратон в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы / И. В. Новиков, В. П. Твердохлебов, В. Р. Лозовский // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2016. – № 3. – С. 12-18.

64. *Лозовский, В. Р.* Терминальная пермь Европейской России: вязниковский горизонт и недубровская пачка и граница перми и триаса / В. Р. Лозовский, Ю. П. Балабанов, Е. В. Карасев, И. В. Новиков и др. // Стратиграфия. Геол. корреляция. – 2016. – Т. 24. – № 4. – С. 38-54.

65. *Лозовский, В. Р.* Стратиграфическая схема триасовых отложений Московской и Мезенской синеклиз: состояние и проблемы / В. Р. Лозовский, И. В. Новиков // Состояние стратиграфической базы центра и юго-востока Восточно-Европейской платформы. Материалы совещания. – М.: ФГБУ «ВНИГНИ», 2016. – С. 80-87.

66. *Миних, М. Г.* Раннетриасовые двоякодышащие рыбы Ивановского Поволжья / М. Г. Миних, И. В. Новиков // Изв. вузов. Геол. и разведка. – 2016. – № 4. – С. 8-15.

#### **Тезисы:**

67. *Новиков, И. В.* Основные этапы развития раннетриасовой фауны тетрапод Восточной Европы / И. В. Новиков // Новые материалы в области наук о Земле. – М: МГРИ, 1991. – С. 9.

68. *Novikov, I. V.* The continental Triassic biostratigraphy of the Timan-North Urals region from the tetrapod data / I. V. Novikov // Abstracts of the International Conference on Arctic Margins. – Anchorage, 1992. – P. 44.

69. *Новиков, И. В.* Триасовые позвоночные Большесынинской впадины (Сев. Приуралье) и их стратиграфическое значение / И. В. Новиков // Геология

и минерально-сырьевые ресурсы европейского северо-востока России. – Сыктывкар, 1994. – Т. II. – С. 57-59.

70. Новиков, И. В. К стратиграфическому распространению антракозавров / И. В. Новиков // Новые идеи в науках о Земле. – М.: МГРИ, 1995. – Т. 1. С.-13.

71. Лозовский, В. Р. О подразделении раннетриасовой фауны *Parotosuchus* Восточной Европы / В.Р. Лозовский, И. В. Новиков, А.Г. Сенников и др. // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. – М.: ПИН РАН, 1995. – С. 20-21.

72. Novikov, I. V. A unique continental Lower Triassic vertebrate locality in the European part of Russia / I. V. Novikov, A. G. Sennikov // Journal of Vertebrate Paleontology. – 1995. – Vol. 15. – Suppl. to No. 3. – P. 47 A.

73. Новиков, И. В. Новые раннетриасовые тетраподы Общего Сырта / И. В. Новиков, А. Г. Сенников, М. Моралес // Новые идеи в науках о Земле. – М.: МГРИ, 1997. – Т. 1. – С. 184.

74. Gubin, Yu. M. Anomalies of Skull Roof Morphology in Some Temnospondyl Amphibians / Yu. M. Gubin, I. V. Novikov, M. Morales // Herpetology'97. Abstracts of the Third World Congress of Herpetology. – Prague, 1997. – P. 87.

75. Ochev, V. G. Early Triassic tetrapod faunal succession of Eastern Europe / V. G. Ochev, M. A. Shishkin, I. V. Novikov, V. R. Lozovsky // Abstracts of Epicontinental Triassic International Symposium, Halle, Germany, September 21-23 1998. – Halle, 1998. – P. 126-127.

76. Gubin, Yu. M. Aberrant skull roof morphology of some temnospondyl amphibians / Yu. M. Gubin, I. V. Novikov, M. Morales // Journal of Vertebrate Paleontology. – 1999. – Vol. 19. – Suppl. to No. 3. – P. 48 A-49 A.

77. Novikov, I. V. New data on the Early Triassic vertebrate locality Donskaya Luka, Russia / I. V. Novikov, A. G. Sennikov, A. V. Minikh, M. G. Minikh // Новые идеи в науках о Земле. – М.: МГГРУ, 2001. – Т. 1. – С. 172.

78. Сенников, А. Г. Нижнетриасовое местонахождение Донская Лука как пример регионального своеобразия фауны позвоночных / А. Г. Сенников, И. В. Новиков // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. – М.: ПИН РАН, 2002. – С. 88

79. Novikov, I. V. The tetrapod assemblage from the Early Triassic locality “Donskaya Luka”, Russia / I. V. Novikov, A. G. Sennikov // Abstracts of 2<sup>nd</sup> EAVP Meeting. – Brno, 2004. – P. 24.

80. *Novikov, I. V.* The regional tetrapod fauna of the Central European type in the Lower Triassic of Eastern Europe / I. V. Novikov, A. G. Sennikov // Bull. New Mexico Museum of Natural History and Science. – 2006. – Vol. 62. – P.171.

81. *Shishkin, M. A.* Scythian tetrapod communities in Eastern Europe: differentiation and concomitant environmental changes / M. A. Shishkin, A. G. Sennikov, I. V. Novikov, N. V. Ilyina // Tenth International Symposium on Mesozoic Terrestrial Ecosystems and Biota, Teruel, 2009, 17-19 September. Abstracts. – Madrid: Universidad Autonoma de Madrid, 2009. – P. 103-104.

82. *Новиков, И. В.* Об объеме и распространении яренского надгоризонта (нижний триас) на Общем Сырте / И. В. Новиков, А. Г. Сенников // Палеострат-2012. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. – М.: ПИН РАН, 2012. – С. 48-49.

83. *Сенников, А. Г.* О находках Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Восточной Европы и возможных пищевых адаптациях представителей этого семейства / А. Г. Сенников, И. В. Новиков // Палеострат-2012. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. – М.: ПИН РАН, 2012. – С. 60-61.

84. *Сенников, А. Г.* К палеонтологической характеристике пограничных отложений перми и триаса в Южном Приуралье и на Общем Сырте / А. Г. Сенников, И. В. Новиков // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. – М.: ПИН РАН, 2014. – С. 61-63.

85. *Сенников, А. Г.* Первая находка Turilakosaurus в раннеоленинском местонахождении Тихвинское (Ярославское Поволжье) / А. Г. Сенников, И. В. Новиков, Р. Ю. Шамаев // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. – М.: ПИН РАН, 2014. – С. 63-64.

86. *Сенников, А. Г.* Редкие элементы в триасовой фауне тетрапод Европейской России / А. Г. Сенников, И. В. Новиков // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. – М.: ПИН РАН, 2015. – С. 65-67.

Отпечатано в ОМТ ПИН РАН  
Москва, Профсоюзная, 123  
Объем 2 усл. п. л.  
Тираж 100 экз.