Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.А. БОРИСЯКА
РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК



на правах рукописи

Новиков Игорь Витальевич

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

Специальность 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

Диссертация
на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант:
доктор биологических наук
Шишкин Михаил Александрович

Москва - 2017

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ …… 4
Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ…… 11
Глава 2. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ…… 35
Подкласс Batrachomorpha…… 35
Надотряд Temnospondyli…… 35
Отряд Capitosauromorpha…… 35
Надсемейство Capitosauroidea…… 35
Семейство Capitosauridae…… 35
Семейство Lydekkerinidae…… 58
Надсемейство Trematosauroidea…… 59
Семейство Benthosuchidae…… 59
Семейство Qantasidae…… 74
Семейство Yarengiidae…… 76
Семейство Trematosauridae…… 80
Семейство Lonchorhynchidae…… 115
Отряд Rhytidostea…… 121
Надсемейство Rhytidosteoidea…… 121
Семейство Rhytidosteidae…… 121
Отряд Trimerorhachomorpha…… 123
Надсемейство Brachyopoidea…… 123
Семейство Tupilakosauridae…… 123
Семейство «Brachyopidae»…… 126
Отряд Plagiosauria…… 128
Надсемейство Plagiosauroidea…… 128
Семейство Plagiosauridae…… 128
Подкласс Batrachosauria…… 129
Отряд Anthracosauromorpha…… 129
Подотряд Chroniosuchia…… 129
Семейство Bystrowianidae…… 129
Глава 3. ГРУППОВОЙ СОСТАВ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ И РОДСТВЕННЫЕ ОТНОШЕНИЯ ВНУТРИ ДОМИНАНТНЫХ ГРУПП 137
3.1. Капитозавроиды…… 137
3.1.1. Капитозавриды…… 138
3.1.2. Лидеккериниды…… 140
3.2. Трематозавроиды…… 143
3.2.1. Бентозухиды…… 144
3.2.2. Яренгииды…… 147
3.2.3. Трематозавриды…… 149

3.2.4. Квонтасиды…… 154
3.2.5. Лонхоринхиды…… 155
3.3. Ритидостеоиды…… 157
3.4. Брахиопоиды…… 157
3.5. Плагиозавроиды…… 159
3.6. Хрониозухии…… 161
3.6.1. Быстровианиды…… 162
Глава 4. ЭТАПЫ СМЕНЫ АМФИБИЙНЫХ СООБЩЕСТВ В ИСТОРИИ РАННЕТРИАСОВЫХ ТЕТРАПОДНЫХ ФАУН ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ…… 165
4.1. Фауна Tupilakosaurus…… 178
4.2. Фауна Selenocara-Syrtosuchus…… 179
4.3. Фауна Benthosuchus…… 181
4.3.1. Группировка Benthosuchus gusevae…… 181
4.3.2. Группировка Benthosuchus sushkini…… 182
4.4. Фауна Wetlugasaurus…… 184
4.4.1. Группировка Wetlugasaurus angustifrons…… 184
4.4.2. Группировка Wetlugasaurus malachovi…… 185
4.5. Фауна Parotosuchus…… 187
4.5.1. Группировка Inflectosaurus…… 188
4.5.2. Группировка Trematosaurus…… 189
Глава 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ В СОСТАВЕ РАННЕТРИАСОВЫХ ТЕТРАПОДНЫХ ФАУН …… 194
Глава 6. СТРАТИГРАФИЯ НИЖНЕГО ТРИАСА ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (КРАТКИЙ ОЧЕРК)…… 204
6.1. Московская и Мезенская синеклизы, Волго-Уральская и Воронежская антеклизы, Прикаспийская впадина Восточно-Европейской платформы и Южное Приуралье…… 206
6.2. Припятский прогиб Восточно-Европейской платформы…… 226
6.3. Печорская синеклиза Восточно-Европейской платформы…… 227
6.4. Северное Приуралье…… 228
6.4.1. Большесынинская и Верхнепечорская впадины…… 228
6.4.2. Коротаихинская впадина…… 229
6.4.3. Гряда Чернышева…… 230
ЗАКЛЮЧЕНИЕ…… 232
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ…… 236
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ…… 239
ПРИЛОЖЕНИЕ…… 267
КАТАЛОГ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ…… 268
ОБЪЯСНЕНИЯ ФОТОТАБЛИЦ…… 339
ФОТОТАБЛИЦЫ…… 344

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 темноспондилов, 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, 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 Восточной Европы − Восточно-Европейской платформы 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 Восточной Европы: изучении их разнообразия, истории развития доминантных групп, их распространения во времени и пространстве и детализации на этой основе ранних событий в восстановлении тетраподной фауны Восточной Европы после пермо-триасового кризиса. Достижение этой цели обусловило постановку и решение следующих конкретных задач:

1) Анализ известных находок раннетриасовых амфибий Восточной Европы, 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 Восточной Европы;

4) Уточнение истории восстановления раннетриасовой тетраподной фауны Восточной Европы 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 Восточной Европы 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 территории всей Восточной Европы М.В. Баярунаса, 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, Н.Н. Каландадзе, М.Ф. Ивахненко и И.В. Морковина. Отдельные образцы были получены ПИН РАН в разные годы от А.А. Малахова, М.Г. Миних, Н.В. Енокян, Ю.Н. Приходько, В.А. Жаркова, В.А. Молина, Н.И. Строка, И.З. Калантар, Е.Д. Мораховской, А.Н. Орлова, А.Ю. Садекова, Д.В. Варенова, Л.В. Гусевой, В.П. Морова и В.К. Константинова. 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), Музей Федерального государственного унитарного геологического предприятия “Волгагеология” (Нижний Новгород), Музей естественной истории центральной России при Московском детском эколого-биологическом центре (Москва), Объединенный музей Свято-Алексиевской пустыни (Ярославская область), Рыбинский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник (Рыбинск), Региональный музей Землеведения СГУ (Саратов), Самарский областной историко-краеведческий музей (Самара), ЦНИГР Музей им. Н.Ф. Чернышева (Санкт-Петербург), Геологический музей им. проф. А.Н. Иванова ЯГПУ (Ярославль) и зарубежья (Australian Museum (Сидней, Австралия), Western Australian Museum (Перт, Australia) и British Museum of Natural History (Лондон, Великобритания)).

При обработке материала использовались общеупотребительные 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 Восточно-Европейской платформы 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 Восточной Европы, где суммируются и ревизуются современные данные по ее таксономическому разнообразию, происхождению и путям диверсификации доминирующих в ней 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 доминантых групп, установлено присутствие ряда таксонов, ранее известных

только за пределами Восточной Европы, 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 Восточной Европы 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 Восточной Европы 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 Восточной Европы существенно возросло.

Основные защищаемые положения:

1. Выявленный начальный этап в становлении лавразийских капитозаврид (позднеиндское подсемейство Selenocarinae) подтверждает ранее высказанное мнение [Очев, 1966; Maryanska, Shishkin, 1996; Shishkin, Rubidge, Hancox, Welman, 2004] об их независимом развитии по отношению к гондванским представителям группы. Это подсемейство рассматривается как исходное для двух позднейших эволюционных линий, представленных подсемействами Wetlugasaurinae 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 аберрантных вариантов относится монотипичное семейство Qantasidae, сохраняющее некоторые архаичные черты, редкие среди триасовых Temnospondyli.

3. В раннем становлении бентозухид – одной из регионально доминирующих групп раннетриасовых темноспондилов – 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 Восточной Европы, включает наиболее примитивные морфотипы и объединяет представителей четырех раннетриасовых подсемейств: Thoosuchinae Getmanov, Platysteginae Schoch et Milner,

Lyrocephaliscinae Kuhn и Trematosaurinae Watson. Остальные подсемейства, известные в основном за пределами Восточной Европы (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 Восточной Европы включает пять крупных этапов, обозначаемых по доминантным родам темноспондильных амфибий как фауны Tupilakosaurus, Selenocara-Syrtosuchus, Benthosuchus, Wetlugasaurus и Parotosuchus. Фауна Tupilakosaurus характеризует вохминский горизонт Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья. 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья, 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья, где она подразделяется соответственно на группировки Inflectosaurus и Trematosaurus. Отдельные ее элементы также отмечены в одновозрастных 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 Восточной Европы позволил впервые выделить здесь три региона, характеризующихся как особенностями зоогеографических связей, так и палеогеографической спецификой: (1) *северный*, включающий центральные и северо-восточные районы Восточно-Европейской платформы 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 Восточной Европы, а также процесса восстановления наземной биоты после позднепермского вымирания. Детализация основных этапов смены пионерных раннетриасовых тетраподных сообществ позволила модифицировать биостратиграфическую схему нижнего триаса Восточной Европы 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 07.04.2011 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-го Всемирного Герпетологического конгресса (Прага, Чехия, 1997); Международного симпозиума «Epicontinental Triassic» (Галле, Германия, 1998); II-й конференции Европейской ассоциации палеонтологии позвоночных (Брно, Чехия, 2004); VII-х 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.

Структура и объем работы. Диссертация изложена на 365 страницах и состоит из введения, шести глав, заключения, списка сокращений, 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 выполнены художниками В.Л. Могилевским, В.Д. Колгановым, И.С. Сергеенковой, Д.В. Жаровым, Е.В. Морковиной. Особую благодарность автор выражает руководителям ПИН РАН академикам 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.).

В работе упоминаются следующие сокращения организаций и учреждений:

ВНИГРИ – Всероссийский научно-исследовательский геологоразведочный институт (Санкт-Петербург);

ГГМ – Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского (Москва);

ИГ КНЦ – Институт геологии Коми научного центра Уральского отделения РАН (Сыктывкар);

МВГ – Музей Федерального государственного унитарного геологического предприятия «Волгагеология» (Нижний Новгород);

МЕИЦР – Музей естественной истории центральной России при Московском детском эколого-биологическом центре (Москва);

ОМ САП – Объединенный музей Свято-Алексиевской пустыни (Ярославская область);

ПИН – Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН (Москва);

РМЗ – Рыбинский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник (Рыбинск);

СГУ – Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского (Саратов);

СГУ РМЗ – Региональный музей Землеведения СГУ (Саратов);

СОИКМ – Самарский областной историко-краеведческий музей (Самара);.

ЦНИГР – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. Ф.Н. Чернышева (Санкт-Петербург);

ЯГПУ – Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского, геологический музей им. проф. А.Н. Иванова (Ярославль);

AM – Австралийский музей (Сидней);

BMNH – Британский музей естественной истории (Лондон);

WAM – Музей Западной Австралии (Перт).

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Первые находки амфибий в достоверно триасовых отложениях Восточной Европы были сделаны геологом И.Б. Ауэрбахом, изучавшим геологическое строение г. Большое Богдо в Прикаспии (Ауэрбах, 1871; Стародубцева, Новиков, 2012). В известняках и переслаивающихся с ними глинах верхней части разреза горы, относимой в настоящее время к богдинской свите нижнего триаса, им были обнаружены зубы лабиринтодонтного типа, которые он отнес к темноспондильным амфибиям рода Mastodonsaurus (Ауэрбах, 1871). Строение найденных зубов были изучены под микроскопом. И.Б. Ауэрбах писал: “Хотя два маленькие обломочка, найденные мною при промывке глин горы Богдо, не давали возможности судить о форме целого зуба и тем точнее определить вид, к которому их следует отнести, но микроскопические из них препараты не оставляют ни малейшего сомнения, что они принадлежат ящеру из семейства лабиринтодонтов, столь отличительного для триаса” (Ауэрбах, 1871, с. 55).

Позднее С.Н. Никитин (1883), основываясь на находках у д. Б. Слудка на р. Ветлуге лабиринтодонтов триасового облика, а также зубов двоякодышащих рыб рода Gnathorhiza (описанных им как Ceratodus wetlugae), впервые обосновал присутствие фаунистически охарактеризованных континентальных триасовых отложений («яруса пестрых мергелей») в северных районах Восточной Европы. В более поздних работах, посвященных описанию 56 и 71 листов десятиверстной карты Европейской России, С.Н. Никитин (1884, 1885) приводит данные о находках раннетриасовых наземных позвоночных (в том числе темноспондильных амфибий) на реках Унже (с. Ухтубуж) и Волге (с. Красные Пожни). Е.С. Федоров при описании 89 листа десятиверстной карты указывает на находки наземных позвоночных у с. Зубовское в среднем течении р. Ветлуги, а Л.И. Лутугин, проводивший геологические исследования Волжско-Северодвинских водоразделов, обнаружил несколько местонахождений амфибий в отложениях «яруса пестрых мергелей» на р. Лузе (Лутугин, 1892; Блом, 1969).

В начале XX века пестроцветные отложения бассейнов рек Сысолы и Лузы, относимые в настоящее время к нижнему триасу, изучались В.Г. Хименковым, который указывает на находки здесь остатков “ящеров”. Однако возраст вмещающих отложений был им ошибочно определен как пермский (Хименков, 1915).

Особое значение как для обоснования присутствия на территории северных регионов Восточной Европы триасовых континентальных отложений, так и для выяснения систематической принадлежности встреченных в них остатков наземных позвоночных (в том числе амфибий) имеет статья Н. Н. Яковлева, посвященная описанию фауны позвоночных из отложений так называемого татарского яруса Вологодской и Костромской губерний (Яковлев, 1916). В этой статье были описаны зубная пластинка двоякодышащих рыб (Gnathorhiza pusilla Cope), «позвонок динозавра» Thecodontosaurus sp. (отнесенный позднее А.Г. Сенниковым (1990) к рауизухидному текодонту Tsylmosuchus sp.) и черепные остатки темноспондильных амфибий. Последние были отнесены к

южноафриканскому роду Rhinesuchus и послужили основой для выделения нового вида R. wolgodwinensis, который стал первой формой триасовых амфибий, описанной с территории Восточной Европы. Материалом для описания Rhinesuchus wolgo-dwinensis послужили сборы В.Г. Хименкова на местонахождении Вахнево на р. Шарженге, А. Н. Рябинина и А.М. Жирмунского на местонахождении Большая Слудка на р. Ветлуге), Л. И. Лутугина в бассейне р. Луза, а также неуказанного в статье исследователя на местонахождении Зубовское на р. Ветлуге. Впоследствии было установлено, что наиболее хорошо диагностируемые из этих фрагментов − фрагмент неба (Яковлев, 1916, табл. II, фиг. 3), и задняя часть правой половины черепа (Яковлев, 1916, фиг. 1) − принадлежат двум позднее установленным родам – Benthosuchus и Wetlugasaurus соответственно (Очев, 1966). После детального изучения всего оригинального материала, послужившего основой для описания Rhinesuchus wolgo-dwinensis, нами дополнительно было установлено, что: 1) к Benthosuchus также относится фрагмент симфизной части нижней челюсти из местонахождения Большая Слудка (Яковлев, 1916, табл. I, фиг. 5), 2) указанный выше фрагмент неба из местонахождения Вахнево принадлежит Benthosuchus sushkini (который позднее был описан именно из этого местонахождения) и 3) передний конец нижней челюсти из местонахождения Зубовское (Яковлев, 1916, табл. I, фиг. 4) неотличим от соответствующей части скелета примитивных трематозаврид – тоозухин (Новиков, 2012б).

В 1927 г. академик П. П. Сушкин приводит описание фрагментов двух крупных черепов темноспондильных амфибий из морского нижнего триаса г. Большое Богдо, обращая особое внимание на строение их мозговых коробок (Sushkin, 1927). Эти образцы были собраны в 1912 г. М.В. Баярунасом (а не И.Б. Ауэрбахом, как указывает В. Г. Очев (1966)) и отнесены П.П. Сушкиным к родам Capitosaurus и Trematosaurus.

Второй новой формой раннетриасовых амфибий, описанной с территории Восточной Европы, является Thoosuchus yakovlevi, первоначально предположительно отнесенный к южноафриканскому роду Trematosuchus (Рябинин, 1927). Этот вид был выделен по переднему концу морды, найденному в раннетриасовых отложениях окрестностей г. Рыбинска.

В 1929 г. И.А. Ефремов опубликовал статью с предварительным описанием нового рода раннетриасовых темноспондильных амфибий Benthosaurus (с типовым видом B. sushkini) из бассейна р. Юг (местонахождение Вахнево на р. Шарженге) (Efremov, 1929), отметив его переходный характер между рахитомами (ринезухидами) и стереоспондилами (трематозавридами, мастодонзавридами и капитозавридами). Этот род стал позднее основой для выделения самостоятельного семейства Benthosauridae (Ефремов, Кузьмин, 1932). В состав последнего также были включены Rhinesuchus wolgo-dwinensis, Trematosuchus ? yakovlevi, и описанный А. Н. Рябининым из пестроцветов бассейна р. Ветлуги (местонахождения Зубовское и Большая Слудка) новый род Wetlugasaurus (с типовым видом W. angustifrons), первоначально отнесенный к семейству Rhinesuchidae (Рябинин, 1930). Позднее род Benthosaurus был переименован в Benthosuchus, а семейство − в Benthosuchidae (Ефремов, 1937б).

В 1932 г. И.А. Ефремов описывает новые находки лабиринтодонтов из триаса горы Большое Богдо. Наибольший интерес здесь представляет отпечаток крыши черепа, предположительно отнесенный им к Trematosaurus brauni, и передняя половина правой (а не левой, как указывает автор) ветви нижней челюсти, определенная как Capitosaurus sp. (Ефремов, 1932, табл. II, фиг. 1, 1а). В этой же работе И. А. Ефремов отнес описанный П.П. Сушкиным (Sushkin, 1927) фрагмент черепа трематозавра к типовому виду − T. brauni и сделал попытку отделить посткраниальные остатки капитозаврид и трематозаврид, основываясь на значительные размеры и массивность первых, что, однако, было недостаточным и привело к ошибкам при определении. Так, В. Г. Очевым (1972) была обоснована принадлежность вышеуказанного фрагмента нижней челюсти к трематозавриду Inflectosaurus, впервые описанному из этого же местонахождения (Шишкин, 1960б).

В справочнике К. Циттеля, вышедшем в 1932 г., в разделе по амфибиям, редактированном А. Вурвардом, и Benthosaurus, и Wetlugasaurus были включены в семейство Rhinesuchidae (Zittel, 1932). В этой же работе А. Вудвардом по образцу (мозговая коробка) из морского нижнего триаса горы Большое Богдо, описанному П.П. Сушкиным (Sushkin, 1927), был выделен новый вид рода Capitosaurus – C. bogdoanus − без приведения конкретного диагноза. Позднее, помимо голотипа к этому виду (уже в составе рода с преоккупированным названием Parotosaurus) В. Г. Очевым, отнесен и фрагмент черепа (экз. ПИН, № 2242/23) из типового местонахождения (Очев, 1966, 1972). Однако, по нашему мнению, оба этих образца не обладают какими-либо диагностичными признаками, указывающими на их видовую обособленность (Новиков, 1994).

Массовый материал по Benthosuchus sushkini явился основой для детальных исследований А.П. Быстрова черепной крыши темноспондильных амфибий и реконструкций их мягких тканей. В результате он впервые вводит понятие о зонах интенсивного роста и классифицирует черепа лабиринтодонтов по этому признаку, выделяя группы по количеству таких зон, а внутри групп – типы по характеру расположения этих зон, а также отмечает связь расположения сенсорных каналов с центрами окостенения отдельных элементов черепа (Быстров, 1935; Bystrow, 1935). При реконструкции неврокраниума, нервной и кровеносной систем позднепермского Dvinosaurus и Benthosuchus Быстров находит большое сходство этих лабиринтодонтов с Urodela (Bystrow, 1939). Параллельно он детально изучает микроструктуру зубов Benthosuchus sushkini (Bystrow, 1938).

В развитие представления А. П. Быстрова о зонах интенсивного роста Г. Сэве Сёдерберг более подробно их классифицирует и вводит данные по ним в диагнозы выделенных им подотрядов и надсемейств (Säve-Söderbergh, 1937). В результате он вслед за И.А. Ефремовым помещает Benthosuchus в отдельное семейство Benthosuchidae надсемейства Capitosauroidea и ставит вопрос о его родственных связях с Mastodonsaurus, хотя первоначально (Säve-Söderbergh, 1935) включил Benthosaurus (=Benthosuchus) в подсемейство Lyrocephalinae семейства Trematosauridae.

В 1937 году И.А. Ефремов публикует первый вариант схемы стратиграфического расчленения пермских и триасовых отложений по позвоночным (Ефремов, 1937б). В основу этой схемы была положена этапность развития фауны тетрапод. Выделенные этапы, обозначавшиеся как зоны и пронумерованные в восходящем порядке, отличались составом фаун на родовом или более высоком таксономическом уровне. В составе позднепермских и триасовых отложений выделяются шесть зон, верхние две из которых (зоны V и VI) относились к триасу и были выделены, главным образом, по темноспондильным амфибиям.

Во второй половине 1930-х годов в литературе вспыхивает дискуссия между И.А. Ефремовым, с одной стороны, и А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым – с другой, о систематическом положении и филогении раннетриасовых темноспондильных амфибий СССР. Она сопровождается публикациями обеими сторонами с описанием как новых, так и результатами переизучения ранее выделенных форм, обоснованием их систематического положения и интерпретацией родственных связей. Материалом для описания новых форм послужили образцы, собранные как отдельными геологами, так и специально организованными экспедициями. К последним относится и Унженская экспедиция, сведения о которой довольно скудны, а собранный материал частично был обработан относительно недавно (Гетманов, 1989). Дискуссия завершается фундаментальными работами А. П. Быстрова и И. А. Ефремова, содержащими важные данные и выводы по морфологии, систематике и эволюции раннетриасовых темноспондильных амфибий, не потерявшие свою актуальность и в настоящее время (Быстров, Ефремов, 1940; Ефремов, 1940).

В статье по результатам дополнительного изучения позднепермского Melosaurus, описанного из медистых песчаников Башкирии Г. Мейером (Meyer, 1857), И.А. Ефремов приходит к выводу о близости этого рода к южноафриканским родам Rhinesuchus, Laccocephalus, Gondwanosaurus и Lydekkerina, восточноевропейским Wetlugasaurus и Benthosaurus (=Benthosuchus) и западноевропейскому Mastodonsaurus, рассматривая эти роды в составе “одного филогенетического ряда, но различно адаптированного”, причем род Melosaurus, по его мнению, наиболее близок с Mastodonsaurus, а Benthosaurus составляет промежуточное звено между ними (Ефремов, 1937а). Более того, Melosaurus совместно с Rhinesuchus, Gondwanosaurus, Wetlugasaurus и Benthosaurus включается И.А. Ефремовым в новую группу “неорахитомов”, предковую для группы триасовых родов, включающей Trematosaurus, Capitosaurus и Mastodonsaurus.

В свою очередь А. П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым была опубликована серия работ с описанием раннетриасовых темноспондильных амфибий бассейна Верхней Волги. Ими по фрагментам черепов были описаны капитозаврид Capitosaurus volgensis (синонимичный по их же мнению с Wetlugasaurus angustifrons), а также Trematosuchus weidenbaumi, Rasaurus, Volgasaurus kalajevi и Lyrocephalus acutirostris, включенные совместно с Benthosaurus в состав семейства Trematosauridae (Кузьмин, 1935, 1938; Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936; Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936; Kusmin, 1937). При обосновании систематического положения новых форм эти исследователи исходили

из ошибочных представлений о том, что семейственные признаки у низших тетрапод связаны со строением неба, родовые − затылочной области, а видовые – с формой черепа. В этих же работах А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым выделяется фаунистический комплекс лабиринтодонтов (Capitosaurus, Trematosuchus и Lyrocephalus), характеризующий нижний триас Европейской части СССР и близкий к раннетриасовой ассоциации лабиринтодонтов Западной Европы и Южной Африки. Присутствие Lyrocephalus также позволило говорить о корреляции вмещающих отложений с нижним триасом Шпицбергена и Восточной Гренландии.

В 1939 г. А.П. Гартман-Вейнберг публикует результаты переизучения Melosaurus, отнеся его к семейству Archegosauridae. Она обращает внимание на некорректность реконструкции этого рода, выполненной Ефремовым, в которой, по ее мнению, искусственно усилено сходство с Benthosuchus (Гартман-Вейнберг, 1939).

В 1940 г. выходит монография, посвященная Benthosuchus sushkini и остающаяся одной из наиболее содержательных работ по морфологии темноспондильных амфибий вообще (Быстров, Ефремов, 1940). В ней приводится детальное описание морфологии черепа и костей посткраниального скелета этого темноспондила с введением латинских названий для новых морфологических структур, результаты изучения индивидуальной и возрастной изменчивости его элементов скелета, а также анализ родственных связей. В монографии обосновывается включение Benthosuchus (совместно с Wetlugasaurus) в выделенное ранее Ефремовым семейство Benthosuchidae (а не в семейство Trematosauridae, на чем настаивали А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьмин). Этот вывод основывался, главным образом, на большом сходстве черепов молодых особей Benthosuchus и Wetlugasaurus. В монографии ближайшей родственной и предковой для Benthosuchus (а также и для Wetlugasaurus) позднепермской формой рассматривается уже не Melosaurus, а южноафриканский Rhinesuchus, однако существование определенных родственных связей Melosaurus с Benthosuchus и Mastodonsaurus не отрицается. В этой же монографии впервые упоминается новый род Thoosuchus, занимающий промежуточное положение между бентозухидами (Benthosuchus) и трематозавридами (Trematosaurus). Рассуждая о происхождении стереоспондильных позвонков авторы монографии приходят к выводу, что они проходят неорахитомную стадию сопровождающуюся редукцией плевроцентров и разрастанием гипоцентра. А.П. Быстров и И.А.Ефремов также подвергают критике систему темноспондильных амфибий Г. Сэве-Сёдерберга по зонам интенсивного роста черепа (Säve-Söderbergh, 1937), полагая, что эти зоны являются результатами адаптации к условиям существования. Однако авторы не стали вносить какие-либо изменения в существовавшую тогда систематику темноспондильных амфибий, остановившись лишь на частных вопросах. В конце монографии приводятся данные по тафономии местонахождений бентозухид. Все они по характеру вмещающих отложений подразделяются на две группы – южную и северную, причем северные местонахождения, содержащие остатки Benthosuchus, по мнению И.А. Ефремова имеют относительно более древний возраст, чем южные, характеризующиеся присутствием Wetlugasaurus.

В другой своей работе И.А. Ефремов (1940) приводит результаты ревизии некоторых ранее описанных форм раннетриасовых темноспондилов (Lyrocephalus acutirostris, Trematosuchus (?) yakovlevi, Trematosuchus weidenbaumi и Capitosaurus volgensis), а также описывает новые находки из бассейна Верхней Волги (окрестности д. Семигорье и г. Плес) и Притиманья. В результате переизучения черепа, послужившего основой для выделения Lyrocephalus acutirostris (Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936), он выделяет новый род Thoosuchus семейства Benthosuchidae, отметив его сходство с трематозавридами. К этому же роду были также отнесены все описанные ранее из нижнего триаса СССР виды рода Trematosuchus (T. (?) yakovlevi и T. weidenbaumi) и фрагмент черепа из местонахождения Вахнево. Capitosaurus volgensis был отнесен к роду Wetlugasaurus, а из нижнего триаса окрестностей г. Плес описан новый род Volgosuchus (V. cornutus) семейства Benthosuchidae. Важным также является заключение автора о невозможности совместного нахождения неорахитомов со стереоспондилами, которых он в своей стратиграфической схеме помещает в различные фаунистические зоны (Ефремов, 1937б). Особое значение для биостратиграфии и палеозоогеографии раннего триаса представляет первое описание остатков тетрапод из девяти местонахождений бассейнов рр. Мезени и Цильмы. Остатки темноспондильных амфибий отсюда были отнесены И.А. Ефремовым к двум родам – Benthosuchus и Wetlugasaurus. Однако в дальнейшем, при переизучении этих находок, присутствие первого из этих родов не подтвердилось (Новиков, 1994).

Итоги более чем 15-летнего изучения И.А. Ефремовым фауны пермотриасовых позвоночных Европейской части СССР были опубликованы в виде отдельной обобщающей статьи (Ефремов, 1941). В ней приводится ревизованный список форм амфибий и рептилий в стратиграфической последовательности по шести выделенным ранее (Ефремов, 1937б) фаунистическим зонам. В родовой состав фаун темноспондильных амфибий отнесенных к триасу зон вошли Benthosuchus (B. sushkini), Wetlugasaurus (W. angustifrons и W. volgensis), Thoosuchus (T. acutirostris, T. weidenbaumi, T. sp.), Volgosuchus (V. cornutus) для V-й зоны и Trematosaurus (T. brauni) и Capitosaurus (C. sp.) − для VI-ой. В результате ревизии был несколько изменен и видовой состав триасовых темноспондилов. Так, форма, описанная как Rhinesuchus wolgo-dwinensis, была сведена в синонимику Wetlugasaurus angustifrons, Trematosuchus yakovlevi указан как синонимичный Thoosuchus acutirostris, а описанный А. Вудвардом вид Capitosaurus (C. bogdoanus) признан не валидным. В общей сложности полный список видов пермотриасовых тетрапод, опубликованный И.А. Ефремовым, включал около 50 названий.

Таким образом, вторая половина 1930-х годов характеризуется серьезными успехами в изучении морфологии, систематике и филогении раннетриасовых темноспондильных амфибий Европейской части СССР, а также разработкой первой схемы расчленения континентальных пермских и триасовых отложений по наземным позвоночным.

В дальнейшем до конца 1950-х годов новые публикации по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы отсутствовали, хотя их систематическое положение,

родственные связи и вопросы биологии активно обсуждались. Так, в сводной работе Е. Кейза (Case, 1946) семейство Benthosuchidae (в новом объеме, без Wetlugasaurus) включено в состав рахитомов, а Wetlugasaurus помещен в отдельное семейство, условно отнесенное к стереоспондилам. В фундаментальной сводке А. Ромера (Romer, 1947) бентозухиды (включающие Benthosuchus (=Rasaurus), Volgasaurus (=Thoosuchus), Wetlugasaurus, Volgosuchus, индийских Gondwanosaurus и Pachygonia, шпицбергенского Sassenisaurus и австралийского "Bathriceps" major), с одной стороны, составляют вместе с капитозавридами надсемейство Capitosauroidea, а, с другой, − совместно с ринезухоидами включены в группу "неорахитомов", которую он рассматривает в качестве эволюционного уровня, а не систематического подразделения.

В 1947 г. А.П. Быстров публикует статью, в которой по степени развития кожного дыхания разделяет лабиринтодонтов на ксерофильных и гидрофильных, относя к последним и бентозухид (Bystrow, 1947).

Е.Д. Конжукова, изучив новые материалы по мелозавридам, снова считает их предками бентозухид, отмечая, что описанный ей новый род мелозаврид Tryphosuchus по строению нижней челюсти очень сходен с Benthosuchus (Конжукова, 1955). В этой же работе Е.Д. Конжукова из триасовых отложений Приуралья по фрагменту черепа описывает новый монотипичный род Plagiorophus (P. paraboliceps), отнеся его к брахиопидам и рассматривая вмещающие отложения как раннетриасовые (V зона биостратиграфической схемы И.А. Ефремова). Впоследствии и систематическое положение, и возраст находки были пересмотрены, и в настоящее время она относится к среднетриасовому плагиозавру Plagiosternum (Шишкин, 1986, 1987).

Подводя итоги полувековому изучению местонахождений фауны наземных позвоночных в красноцветах СССР и учитывая важность встреченных в них остатков тетрапод для расчленения и корреляции вмещающих отложений, в середине 1950-х годов И.А. Ефремов публикует две обобщающие работы. В первой (Ефремов, 1952) он совершенствует свою биостратиграфическую схему, выделив для всех зон перми и триаса фаунистические комплексы, названные по наиболее характерным группам тетрапод. В итоге V зоне стал соответствовать лабиринтодонтово-архозавровый, VI зоне – нижний лабиринтодонтово-дицинодонтовый, а новой, среднетриасовой VII зоне – верхний лабиринтодонтово-дицинодонтовый. Второй сводкой стал "Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР", опубликованный совместно с Б.П. Вьюшковым (Ефремов, Вьюшков, 1955). В него вошли данные (географическое и стратиграфическое положение, состав фауны, условия захоронения) по 175 известным на то время местонахождениям Восточной Европы, Сибири и Казахстана, а также приведены практические указания по поиску и изъятию остатков позвоночных из континентальных отложениях. Общее число видов пермотриасовых тетрапод увеличилось по сравнению с первой сводкой И.А. Ефремова (1941) до 80.

Новый этап изучения раннетриасовых амфибий связан с исследованиями В.Г. Очева и М.А. Шишкина, работы которых по морфологии, систематике и филогении ископаемых амфибий стали классическими и получили международное признание.

Благодаря этим работам значительно расширился круг представленных в нижнем триасе Восточной Европы групп амфибий, а также возросла их роль для целей стратиграфии и корреляции вмещающих отложений (в том числе с морскими разрезами). Последнее обстоятельство нашло отражение в усовершенствованной биостратиграфической схеме триаса по тетраподам. Во многом этим достижениям способствовали результаты геолого-съемочных и обширных буровых работ, проводившимися в 1950 − 1970-е годы в различных регионах Восточно-Европейской платформы и Приуралья сотрудниками Саратовского Государственного университета (В.А. Гаряинов, В.П. Твердохлебов, М.Г. Миних), Казанского Государственного Университета (И.С. Муравьев, В.И. Игнатьев), Московского геологоразведочного института (В.Р. Лозовский), Средне-Волжской комплексной геологоразведочной экспедиции, г. Горький (Г.И. Блом), Института геологии КНЦ УрО АН СССР, г. Сыктывкар (В.И. Чалышев, В.А Молин), ПГО "Центргеология", г. Москва (Н.И. Строк, Т.Е. Горбаткина) и многими другими.

В 1958 г. В.Г. Очев из низов триаса Оренбургской области описывает новый род бентозухид − Parabenthosuchus (с типовым видом P. uralensis), считая его предковой формой для Benthosuchus (Очев, 1958). Основанием для такого заключения послужило сильное окостенение мозговой коробки у новой формы. В этой же работе В.Г. Очев предлагает разделить семейство Benthosuchidae на два подсемейства – Benthosuchinae (в составе Benthosuchus, Parabenthosuchus и Thoosuchus) и Wetlugasaurinae (Wetlugasaurus и Volgosuchus).

В 1960 г. выходят две статьи М.А. Шишкина с описанием новых форм темноспондильных амфибий, происходящих из верхней части нижнего триаса Европейской части СССР. В них М.А. Шишкиным для обоснования систематических выводов и выяснения родственных связей темноспондилов использовались и особенности базикраниальных структур. В первой статье (Шишкин, 1960а) характеризуется завершающий этап в развитии бентозухид, представленный новым семейством Yarengiidae. В состав последнего помимо нового монотипичного рода, установленного по фрагменту крупного черепа из верхов нижнего триаса бассейна р. Яренги (Yarengia perplexa), включена и форма, первоначально описанная как Cyclotosaurus randalli из среднего триаса (формация Мэнкопи) Аризоны (США), для которой было предложено новое родовое название Moenkopisaurus.

Во второй работе (Шишкин, 1960б) описывается новый (и монотипичный) род трематозаврид Inflectosaurus (I. amplus) из прибрежно-морских отложений горы Большое Богдо в Прикаспии. Состав семейства Trematosauridae был ограничен М.А Шишкиным родами Trematosaurus, Lyrocephalus, Platystega, Tertrema, Trematosuchus и Inflectosaurus, при этом вслед за И.А. Ефремовым (Быстров, Ефремов, 1940; Efremov, 1933) подвергалось сомнению их общее происхождение с длиннорылыми формами (такими как Aphaneramma, Gonioglyptus, Stoschiosaurus и Wantzosaurus). Выявленные особенности базиптеригоидного сочленения у новой богдинской формы позволили более четко обособить трематозавридную линию развития темпоспондилов от капитозавридной. Следует отметить, что большинство из указанных М.А. Шишкиным диагностичных

для Inflectosaurus признаков на самом деле оказались связанными с возрастной изменчивостью (например, округлые и маленькие орбиты, расположение челюстных мыщелков позади затылочных, сильная сжатость тела парасфеноида в средней части, вогнутые края черепа впереди хоан). Валидность этого рода была позднее подтверждена нами в результате изучения как нового, так и переизучения ранее полученного из типового местонахождения материала (Новиков, 2007).

Несколько позднее на основании находки, сделанной Б.П. Вьюшковым в базальном триасе бассейна р. Ветлуги, М.А. Шишкин (1961) описал череп нового вида рода Tupilakosaurus (T. wetlugensis), установленного первоначально в прибрежно-морском нижнем триасе Восточной Гренландии (Nielsen, 1954). Результаты изучения этой находки впервые позволили уточнить систематическое положение этого рода, и отнести его к брахиопоидным темноспондилам (в составе нового семейства Tupilakosauridae), а не ихтиозаврам, как полагалось ранее (Nielsen, 1954; Huene, 1956; Kuhn, 1957).

В это же время выходит статья Ж. Лемана с описанием новых видов Benthosuchus (B. madagascarensis) и Wetlugasaurus (W. milotti) из нижнего триаса Мадагаскара (Lehman, 1961). Сходство новых форм с восточноевропейскими родами в основном ограничивалось общим очертанием черепа и формой постфенестрального зубного ряда. Эта работа имела большой биогеографический интерес, подразумевая наличие фаунистических связей Восточной Европы с Гренландией (откуда уже ранее (Säve-Söderbergh, 1935) был описан новый вид Wetlugasaurus – W. groenlandicus) и Мадагаскаром. Однако в дальнейшем была доказана синонимичность этих двух мадагаскарских форм (Warren, Hutchinson, 1988; Steyer, 2003) и их отличие как от Benthosuchus, так и от Wetlugasaurus, что послужило основой для выделения нового рода Edingerella (Schoch, Milner, 2000).

Проводимые в 1950-х годах интенсивные геологические исследования на территории Оренбургского Приуралья и юга Общего Сырта привели к открытию большого числа новых местонахождений тетрапод (в основном темноспондильных амфибий) в пермских и, главным образом, триасовых отложениях. Полученные новые данные по стратиграфическому положение и составу фауны в этих местонахождениях были опубликованы в виде каталога (Гаряинов, Очев, 1962), который существенно дополнил сводку И.А. Ефремова и Б.П. Вьюшкова (1955).

В 1964 г. выходит том “Основ палеонтологии” по земноводным, пресмыкающимся и птицам, в котором раздел по стереоспондилам (в ранге надотряда) был написан М.А. Шишкиным. Все известные на тот момент раннетриасовые амфибии Европейской части СССР были включены им в состав трех надсемейств: Capitosauroidea, Trematosauroidea и Brachyopoidea, причем только в первом из них родственные связи между отдельными семейства представлялись более или менее ясными. В состав капитозавроидов, были включены семейства Rhinesuchidae (впервые), Benthosuchidae, Capitosauridae, Mastodonsauridae, Yarengiidae и новое семейство Cyclotosauridae. Были расширены и составы самих семейств Rhinesuchidae и Benthosuchidae. Так, в первое из них были включены ранее выделенные (Watson, 1919) лидеккериниды, а к бентозухидам помимо родов, указанных А. Ромером (Romer, 1947), отнесены Parabenthosuchus и

южноафриканский Kestrosaurus, причем не исключалась синонимичность первого из них с Benthosuchus. Определенный интерес представляет и сведение М.А. Шишкиным в синонимику рода Wetlugasaurus родов Volgasaurus и Volgosuchus и утверждение о принадлежности к этому роду форм, описанных ранее как Rhinesuchus wolgodwinensis (Яковлев, 1916) и Capitosaurus volgensis (Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936). Состав семейства Yarengiidae дополнился родом Rhadalognathus из среднего триаса Аризоны (США). Надсемейство Trematosauroidea рассматривалось в объеме трех семейств: Trematosauridae (Trematosaurus, Inflectosaurus, Trematosuchus, Tertrema, Lyrocephalus, Platystega, Aphaneramma, Wantzosaurus, Gonioglyptus и Stoschiosaurus), Rhytidosteidae и Peltostegidae. В этой работе М.А. Шишкин высказывает сомнение о принадлежности богдинского представителя Trematosaurus к типовому виду. К надсемейству Brachyopoidea были отнесены Brachyopidae, Metoposauridae и Tupilakosauridae, причем к типовому роду последнего семейства помимо двух видов, описанных из Восточной Гренландии и Восточной Европы, М.А. Шишкин относит посткраниальные остатки из нижнего триаса Индии, изображенные Т. Гексли (Huxley, 1865).

В 1965 г. Е.В. Конжукова из нижнего триаса бассейна р. Урал описывает прекрасно сохранившийся череп и нижнюю челюсть капитозаврида (Конжукова, 1965). Она относит эти остатки к новому виду рода Parotosaurus (P. orenburgensis), выделенного О. Иекелем (Jaekel, 1922) из состава триасовых капитозаврид, объединявшихся в течение долгого времени под общим родовым названием “Capitosaurus”. В этом же году выходит монография С. Велеса и Д. Косгрифа (Welles, Cosgriff, 1965) с результатами ревизии семейства Capitosauridae, в которой было подчеркнуто капитозавроидное происхождение Benthosuchus, а род Wetlugasaurus сведен в синонимику Parotosaurus.

В 1966 и 1972 гг. В.Г. Очев публикует материалы своей докторской диссертации в двух монографиях, посвященных морфологии, систематике, филогении, истории развития капитозавроидных темноспондильных амфибий. В первой монографии (Очев, 1966) приводятся данные по истории изучения капитозавроидов (в том числе известных из нижнего триаса Восточной Европы), излагаются принципы их систематики и филогении, обосновывается новая система и филогения этой группы и, как итог, предлагается своя версия ее истории. В составе Capitosauroidea В.Г. Очев выделяет восемь семейств − Rhinesuchidae, Uranocenthrodontidae, Lydekkerinidae, два новых семейства Rhinecepidae и Bukobajidae, Mastodonsauridae, Capitosauridae и Benthosuchidae - и обосновывает происхождение четырех последних европейских семейств от ринезухид. Все на тот момент известные раннетриасовые капитозавроиды Восточной Европы вошли в состав капитозаврид и бентозухид, причем Benthosuchus и Wetlugasaurus были помещены в разные семейства (Benthosuchidae и Capitosauridae соответственно). Семейство Capitosauridae было разделено на три подсемейства: ранне- и среднетриасовое Wetlugasaurinae и два новых, по мнению В.Г. Очева, происходящих от него, – средне- и позднетриасовые Cyclotosaurinae и Paracyclotosaurinae, а также высказано мнение о принадлежности трех североамериканских родов Stenocephalosaurus, Rhadalognathus и выделенного М.А. Шишкиным (1960a) Moenkopisaurus к особому подсемейству среди капитозаврид.

В отличие от М.А. Шишкина (Шишкин, 1964), к роду Wetlugasaurus, помимо типового вида и W. groenlandicus, был отнесен W. volgensis (= Capitosaurus volgensis), а также описан новый вид W. kzilsajensis. В состав рода Parotosaurus включены западноевропейские P. nasutus, P. fronto и P. helgolandie, а также четыре восточноевропейских вида − P. orenburgensis, P. bogdoanus (=Capitosaurus bogdoanus) и новые P. orientalis и P. panteleevi. К семейству Benthosuchidae В.Г. Очев относит только род Benthosuchus, куда помимо типового вида включен B. uralensis, первоначально выделявшийся в самостоятельный род Parabenthosuchus (Очев, 1958). Род Thoosuchus был исключен из Benthosuchidae на основании мнения М.А. Шишкина о принадлежности его к Trematosauridae. Что же касается выделенного М.А. Шишкиным (Шишкин, 1960а) семейства Yarengiidae, то его типовой род, по мнению В.Г. Очева, следует рассматривать в составе бентозухид, тогда как остальные роды (Moenkopisaurus и Rhadalognathus), включенные М.А. Шишкиным в состав этого семейства (Шишкин, 1964), как уже указывалось выше, были отнесены к капитозавридам.

Во второй монографии (Очев, 1972) приведено описание остатков триасовых капитозавроидов из разновозрастных местонахождений Южного Приуралья, Общего Сырта, Прикаспия (гора Большое Богдо) и бассейна р. Дон (местонахождение Донская Лука). В этой монографии впервые детально описываются представители фауны темноспондильных амфибий из среднетриасовой донгузской серии (роды Eryosuchus и Bukobaja). Среди описаний раннетриасовых форм наибольший интерес представляют данные по морфологии черепа и посткраниального скелета новых видов Wetlugasaurus (W. kzilsajensis), Parotosaurus (P. orientalis, P. panteleevi) и Benthosuchus (B. bashkirikus), а также ранее выделенных Parotosaurus bogdoanus и Benthosuchus uralensis.

В 1966 г. М.А. Шишкин публикует описание первого достоверного восточноевропейского брахиопида[1], происходящего из верхов нижнего триаса Московской синеклизы, и относит его к новому роду и виду Batrachosuchoides lacer (Шишкин, 1966). В этой работе также подвергается сомнению отнесение к брахиопидам остатков, ранее описанных из триаса Восточной Европы как Brachyopidae gen. indet.[2] и Plagiorophus paraboliceps (Конжукова. 1955; Очев, 1962). Оценивая родственные связи брахиопид, он подчеркивает отсутствие близкого их родства с плагиозаврами и метопозавридами и приводит новые доказательства тесного родства с позднепермским Dvinosaurus и раннетриасовым Tupilakosaurus.

Еще одним шагом в познании разнообразия раннетриасовых амфибий на территории Восточной Европы было открытие здесь наиболее древних представителей плагиозавров. По фрагментарным остаткам, происходящим из одновозрастных отложений верхов нижнего триаса бассейнов рек Вятки и Яренги, М.А. Шишкиным

---

[1] В настоящее время брахиопиды понимаются только в объеме их гондванских представителей (Шишкин, 2011; Shishkin, 2013).

[2] По нашему мнению, этот материал (фрагмент правой ветви нижней челюсти, экз. ПИН, № 2394/1) относится к трематозавроидам.

(1967) был описан новый монотипичный род Melanopelta (M. antiqua). В этой же статье высказывается мнение о принадлежности к плагиозаврам Plagiorophus paraboliceps и о его среднетриасовом возрасте. Сходство покровной скульптуры и строения области челюстного сустава у Melanopelta и Plagiosternum из среднего триаса Германии позднее (Шишкин, 1986) послужит основой для выделения среди плагиозаврид нового подсемейства Plagiosterninae в составе этих двух родов.

Появившиеся в результате широко масштабных геолого-съемочных работ новые данные по составу фауны триасовых тетрапод (главным образом темноспондильных амфибий) и их точного стратиграфического положения, а также открытие большого количества новых триасовых костеносных точек на территории Восточной-Европейской платформы и Приуралья позволили М.А. Шишкину и В.Г. Очеву (1967) произвести дальнейшее усовершенствование триасовой части стратиграфической схемы И.А. Ефремова (более подробно см. главу 4). В этой работе впервые упоминается в качестве nomen nudum новый род Prothoosuchus, который с тех пор неоднократно использовался в специальной литературе (например, Блом, 1968; Гетманов, 1982) и был описан значительно позднее (Гетманов, 1989).

Конец 1960-х и начало 1970-х годов ознаменовался выходом из печати серии работ М.А. Шишкина по морфологии скелета, хрящевого черепа, нервной и артериальной систем батрахоморфных лабиринтодонтов, основанных на результатах исследования как позднепермских, так и раннетриасовых форм (Шишкин, Очев, 1966; Шишкин, 1967б; Shishkin, 1968). Эта серия завершилась крупной монографией по позднепермским и раннетриасовым брахиопоидам (Шишкин, 1973).

В статье 1968 г. по реконструкции артериальной системы головы лабиринтодонтов М.А. Шишкиным (Shishkin, 1968) на ископаемом материале (в том числе по раннетриасовым Benthosuchus, Thoosuchus, Wetlugasaurus, Trematosaurus, Inflectosaurus и Yarengia) показывается, что в противовес мнению А.П. Быстрова (Bystrow, 1939; Быстров, Ефремов, 1940), кровеносная система примитивных батрахоморфов сходна с таковой современных бесхвостых амфибий, причем даже в большей степени, чем это предполагалось ранее Г. Сэве-Сёдербергом (Säve-Söderbergh, 1936). В этой же работе М.А. Шишкин впервые высказывает мнение о принадлежности родов Benthosuchus, Thoosuchus и Yarengia к трематозавроидам.

Последняя точка зрения нашла отражение и в вышедшем в 1968 году новом каталоге пермских и триасовых тетрапод СССР (Каландадзе и др., 1968). В этой сводке в отличие от предыдущих (Ефремов, 1941; Ефремов, Вьюшков, 1955) авторы придерживались строгой систематической последовательности с указанием всех принятых систематических категорий, причем принятая авторами классификация порой отличалась от принятой в “Основах палеонтологии”. Так, семейство Benthosuchidae с родами Benthosuchus и Thoosuchus было включено в надсемейство Trematosauroidea, а Yarengia отнесена к трематозавридам. В составе капитозавроидов вновь реанимируется семейство Wetlugasauridae, выделенное ранее Г. Сэве-Сёдербергом (Säve-Söderbergh, 1935), и предлагается новое родовое название (Parotosuchus) вместо преоккупированного

Parotosaurus. В состав рода Benthosuchus помимо типового вида и B. uralensis был включен в качестве nomen nudum новый вид B. bashkyricus из верхов ветлужского серии Южного Приуралья, описание и изображение материала по которому будет опубликовано несколько позднее (Очев, 1972). В каталоге высказывается мнение о возможной синонимичности трех видов Wetlugasaurus (W. (=Capitosaurus) volgensis, W. (=Volgasaurus) kalajevi и W. (= Volgosuchus) cornutus) и всех описанных видов рода Thoosuchus, а также о более широком распространении рода Trematosaurus (помимо Прикаспия в бассейнах рек Дона, Вятки и в Южном Приуралье) и присутствии формы, близкой к гренландскому Wetlugasaurus groenlandicus, в триасе Общего Сырта.

К мнению М.А. Шишкина о синонимичности выделенных видов Thoosuchus также присоединился М.Ф. Ивахненко в результате изучения нового материала из раннетриасового местонахождения Тихвинское в бассейне Верхней Волги (Ивахненко, 1971, 1972). Из этого же местонахождения М.Ф. Ивахненко был описан новый вид Benthosuchus – B. korobkovi (Ивахненко, 1972).

В обобщающей монографии по позднепермским и раннетриасовым брахиопоидам (Шишкин, 1973) рассматриваются основные особенности строения скелета и мягких тканей темноспондилов. Материалом для исследований послужили краниальные остатки трех родов позднепермских (Dvinosaurus) и раннетриасовых (Tupilakosaurus и Batrachosuchoides) брахиопоидов, а также привлечены данные по раннетриасовым трематозавроидам и капитозавроидам. В монографии восстанавливается строение эндокрания рахитомов, их небно-квадратного хряща, нервной и артериальной систем головы, реконструируются типичные для рахитомов особенности морфогенеза черепа, среднего уха и сосудистой системы, указывающие на их прямое родство с современными бесхвостыми амфибиями, причем прямое родство батрахоморфов (рахитомов и Anura) с Urodela и Apoda исключается. Рассматривая проблему эволюции среднего уха у низших тетрапод, М.А. Шишкин выводит тип среднего уха у современных рептилий непосредственно из темноспондильного (лабиринтодонтового) и частично пересматривает гомологизацию отделов слуховой косточки у низших четвероногих.

В 1974 г. выходит статья В.Г. Очева по морфологии нижней челюсти некоторых триасовых темноспондилов (Очев, 1974). В ней он приходит к выводу о существенном отличии нижних челюстей у таксонов высокого таксономического ранга (подотряды, семейства) и ненадежности выделения по ним новых родов, причем допускает использование этой части скелета для родовой диагностики и определения возраста вмещающих отложений в регионах с хорошо изученным составом и распространением темноспондильной фауны.

В 1980 г. М.А. Шишкин из нижнего триаса бассейна р. Лузы описывает новый род темноспондилов Luzocephalus (с типовым видом L. blomi), с которым были отождествлены гренландские формы, первоначально (Säve-Söderbergh, 1935) отнесенные к роду Lyrocephalus. На основе этого рода выделяется особое семейство Luzocephalidae, рассматриваемое в качестве аберрантной ветви ранних капитозавроидов, при этом было отмечено наибольшее его сходство с лидеккеринидами. Пересмотрен и состав

трематозавроидов, куда включены раннетриасовые Benthosuchidae, Trematosauridae и новое среднетриасовое семейство Heylerosauridae. Обсуждая происхождение трематозавроидов, не исключается в целом их дифилетичность, при этом отмечается, что типичные трематозавриды происходят от капитозавроидов, а промежуточное положение между ними занимает семейство Benthosuchidae, в котором род Thoosuchus рассматривается как промежуточная форма между Benthosuchus и типичными трематозавридами (Шишкин, 1980).

В конце 1970-х годов М.А. Шишкин и В.Г. Очев, используя новую информацию о стратиграфическом положении как старых, так и новых находок тетрапод (прежде всего темноспондильных амфибий), совершенствуют свою биостратиграфическую схему расчленения триасовых отложений Восточной Европы по тетраподам, которая легла в основу унификикации местных стратиграфических схем нижнего триаса пяти структурно-фациальных районов (западная и центральная части Московской синеклизы, восточная часть Московской синеклизы, Яренская впадина и Сафоновский прогиб Мезенской синеклиз юго-восточный склон Волго-Уральской антеклизы) платформы (Решение…, 1982). Для каждой из выделенных ранее (Шишкин, Очев, 1967) группировок в составе неорахитомной фауны был уточнен состав характерных форм (Шишкин, Очев, 1985), а сами группировки (как и более поздняя фауна Parotosuchus) были использованы для выделения региональных стратиграфических подразделений – горизонтов в составе нижнего триаса (Решение…, 1982). Более того, было показано, что раннетриасовые фауны (неорахитомная и фауна Parotosuchus) позволяют непосредственно коррелировать вмещающие отложения с подразделениями общей стратиграфической шкалы. Помимо ранее известных находок элементов этих фаун в прибрежно-морских отложениях Восточной Гренландии (Tupilakosaurus и Luzocephalus в индском ярусе) и Прикаспия (Parotosuchus в верхнеоленекском подъярусе г. Большое Богдо) для такого сопоставления были учтены и новые данные (Parotosuchus sequester в верхнеоленекском подъярусе полуострова Мангышлак (Лозовский, Шишкин, 1974) и Benthosphenus lozovskii (Шишкин, Лозовский, 1979) в нижнеоленекском подъярусе Южного Приморья). В итоге возраст тупилакозавровой группировки, характеризующей вохминский горизонт, был определен как индский, бентозуховая и ветлугазавровая группировки, типичные соответственно для рыбинского и слудкинского горизонтов, датированы ранним оленеком, а паротозуховая фауна была отнесена к верхнему оленеку (Решение…, 1982; Шишкин, Очев, 1985).

Детальному изучению представителей семейства Benthosuchidae посвящена серия работ С.Н. Гетманова, опубликованных в течение десятилетия начиная с конца 1970-х годов. В одной из первых его публикаций (Гетманов, 1979) приводится описание строения нижней челюсти Thoosuchus (T. yakovlevi), Benthosuchus (B. korobkovi и B. sushkini) и Wetlugasaurus (W. angustifrons). Отмечается значительное сходство нижней челюсти Thoosuchus с таковой представителей семейства Trematosauridae и делается вывод о происхождении этого рода и типичных трематозаврид от “более фетализированных форм, чем Benthosuchus и капитозавроидные лабиринтодонты” (Гетманов, 1979, с. 113).

В результате изучения нижних челюстей указанных трех родов С.Н. Гетманов пришел к мнению, противоположному ранее высказанному В.Г. Очевым (1974), о возможности использования этой части скелета для родовых определений. Следующая статья (Гетманов, 1981) посвящена выяснению закономерностей роста черепа у бентозухид. В 1982 г. С.Н. Гетманов разделяет семейство Benthosuchidae на два подсемейства – Benthosuchinae и новое Thoosuchinae (Гетманов, 1982). Первое из них рассматривается только в составе рода Benthosuchus, тогда как в подсемейство Thoosuchinae помимо Thoosuchus были включены Prothoosuchus (в качестве nomen nudum) и новый монотипичный род Trematotegmen (T. otschevi), занимающий, по мнению С.Н. Гетманова, промежуточное положение между Thoosuchus и Trematosaurus. Особый интерес представляет статья по результатам изучения индивидуальной изменчивости черепа бентозухид (Гетманов, 1986). В ней на массовом материале по Benthosuchus korobkovi, B. sushkini и Thoosuchus yakovlevi показано, что наиболее часто встречающиеся варианты изменчивости структур черепа у бентозухид относятся к признакам, отличающим капитозавроидов от трематозавроидов, и показывают пути становления плана организации трематозаврид.

В обобщающей монографии (Гетманов, 1989) приводится новый вариант системы бентозухид в составе трематозавроидов, детальное описание их краниальной морфологии и анализируются эволюционные тенденции группы в целом. Объем обоих подсемейств существенно расширен. В Benthosuchinae вслед за М.А. Шишкиным (Шишкин, Лозовский, 1979) был включен род Benthosphenus, а в составе типового рода помимо типового вида и ранее известных Benthosuchus uralensis, B. korobkovi и B. bashkiricus описывается еще один, новый вид (B. bystrowi). Объем подсемейства Thoosuchinae расширен за счет двух новых родов − Angusaurus (с двумя новыми видами A. dentatus и A. succedaneus, а также формой, описанной ранее (Кузьмин, 1935) как Trematosuchus weidenbaumi) и неоднократно ранее упоминавшегося Prothoosuchus (с двумя новыми видами P. blomi и P. samariensis). Два новых вида описаны и в составе типового рода тоозухин – Thoosuchus tardus и T. tuberculatus. При описании морфологии бентозухид, основанном главным образом на серийном материале по Thoosuchus (T. yakovlevi) и Benthosuchus (B. korobkovi и B. sushkini), особое внимание было уделено строению черепа – наиболее диагностируемой части скелета, причем новые (прежде всего химический) методы препарирования позволили выявить ранее неизвестные морфологические детали. На основе разработанной методики описания аллометрического роста черепа также были изучены возрастные изменения у указанных трех форм, сформулированы закономерности и проведен сравнительный анализ роста их черепов. В монографии разработано представление об “онтогенетическом архетипе” черепа лабиринтодонтов, отражающем типичную последовательность стадий формирования покровных структур.

В 1980-е годы выходит несколько статей, посвященных раннетриасовым капитозавридам Восточной Европы. А.Г. Сенников публикует результаты ревизии рода Wetlugasaurus (Сенников, 1981). В состав этого рода помимо типового вида он включает W. cornutus, W. kzilsajensis, W. groenlandicus и новый архаичный вид (W. samarensis), ранее упоминавшийся в литературе (Блом, 1968; Каландадзе и др., 1968) как W. cf.

groenlandicus. Capitosaurus volgensis и Volgasaurus kalajevi рассматриваются как младшие синонимы W. angustifrons и высказывается мнение о принадлежности к Wetlugasaurus шпицбергенского Sassenisaurus spitzbergensis.

Диссертант из верхов нижнего триаса бассейна р. Вычегды по фрагменту черепной крыши описывает новый вид Parotosushus − P. komiensis, диагноз которого позднее дополняется данными по строению нижней челюсти (Новиков, 1986, 1994).

Ю.М. Губин, изучив ядро черепа и отпечаток нижней челюсти крупного лабиринтодонта, впервые описанного А.Н. Рябининым как Melosaurus uralensis (Рябинин, 1916), приходит к выводу о его принадлежности к новому виду ветлугазавра – W. vjatkensis (Губин, 1987). Однако позднее, в результате переизучения оригинального материала нами (Новиков, 1994) было установлено, что большинство указанных для этой формы диагностических признаков или известно в виде вариаций у W. angustifrons, либо вообще указаны не верно. В итоге было подтверждена принадлежность ее к роду Wetlugasaurus, однако видовая обособленность подверглась сомнению.

Массовый материал по раннетриасовым темноспондилам Восточной Европы, характеризующийся нередко уникальной сохранностью, позволил разработать новые методы изучения ископаемых тетрапод. Так, А.Н. Орлов в 1990 г. предложил математический метод, основанный на изучении взаиморасположения костей и отверстий в конструкциях неподвижно скрепленных костей (таких как, череп, панцирь, нижняя челюсть), не подверженных деформациями (Орлов, 1990). Согласно этому методу на горизонтальной проекции объекта исследования центры окостенения соседних костей и центры отверстий соединяются прямыми линиями. Полученная в результате геометрическая сетка состоит из треугольников, все углы в которых измеряются и используются как признаки. В качестве эталонной сетки черепа и нижней челюсти была выбрана сетка, созданная на Benthosuchus sushkini.

В 1992 году выходит первая публикация с описание достоверных остатков реликтовых антракозавров – хрониозухий (Шишкин, Новиков, 1992), присутствие которых в триасовых отложениях впервые было установлено М.А. Шишкиным и неоднократно отмечалось в литературе (Olson, 1965, Шишкин, Очев, 1967; Блом, 1968). По остаткам посткраниального скелета (щитки, отдельные позвонки) из низов триаса (вохминский горизонт) Вятско-Ветлужского междуречья был выделен новый род Axitectum (с видами A. vjushkovi и A. blomi), включенный в семейство Bystrowianidae. До этой публикации предположительно батрахозавровые остатки были описаны (Очев, Рыков, 1984) в качестве нового рода Aenigmatosuchus (A. levis) из верхов нижнего триаса (ныне – гамский горизонт) бассейна р. Дон, однако недавно показана их принадлежность к двоякодышащим рыбам (Новиков и др., 2009).

В 1993 г. М.А. Шишкин и В.Г. Очев впервые упоминают о присутствии в нижнем триасе Восточной Европы длиннорылых трематозавроидов – лонхоринхид. Находка их представителя, схожего, по мнению этих авторов, с индийским Gonioglyptus, приурочена к базальному триасу Южного Приуралья (Shishkin, Ochev, 1993). В дальнейшем эта форма и североамериканский Cosgriffius были выделены в новое семейство Cosgriffiidae,

которое противопоставлялось типичным трематозавридам и “лонхоринхинам” типа Aphaneramma. и рассматривалось как реликт палеозойских архегозавроидов (Шишкин, 2002; Shishkin, 2002). Детальное морфологическое описание этой формы, а также других находок раннетриасовых лонхоринхид, известных с территории Восточно-Европейской платформы, было опубликовано позднее диссертантом (Новиков, 2013).

В конце 1980-х и начале 1990-х годов автором проводилось изучение триасовых отложений Тимано-Североуральского региона. В результате предпринятых целенаправленных поисков остатков позвоночных в обнажениях нижнего и среднего триаса этого региона, а также изучения геологами (И.З. Калантар, Е.Д. Мораховская и др.) керна пробуренных на нефть скважин было открыто несколько десятков новых местонахождений позвоночных в этом регионе (Новиков, 1994). Описанию остатков тетрапод из этих местонахождений посвящена серия статей автора (Новиков, 1990, 1991б; Новиков, Орлов, 1992; Новиков, Шишкин, 1992; Novikov, Shishkin, 1995, 2000), А.Г. Сенникова (1990) и М.В. Суркова (1999). В статье, посвященной раннетриасовым темноспондильным амфибиям Среднего Притиманья, были описаны новые виды Wetlugasaurus (W. malachovi) и Angusaurus (A. tsylmensis), а также новый монотипичный род Vyborosaurus (V. mirus), отнесенный к бентозухидам (Новиков, 1990). В филогенетическом плане наибольший интерес из описанных новых форм представляет последняя форма, которая, как было показано, по сумме признаков занимает промежуточное положение между родами Benthosuchus и Yarengia.

Новые данные по фауне позвоночных Тимано-Североуральского региона позволили выделить шесть последовательных фаунистических комплексов тетрапод, первые четыре из которых были отнесены к нижнему триасу (Novikov, 1993b; Новиков, 1994). В составе раннетриасовых комплексов только I-й, II-й и IV-й были сопоставлены с фаунистическими подразделениями схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева. III-й комплекс, известный в литературе, как “цильменский” (Новиков, 1988, 1989, 1990, 1994; Новиков и др., 1990; Новиков, Орлов, 1992; Novikov, 1993a, b), рассматривается в качестве нового, самостоятельного этапа в развитии раннетриасовой фауны позвоночных, носящего промежуточный характер между неорахитомной и паротозуховой фаунами. Последнее обстоятельство позволило автору детализировать нижнетриасовую часть биостратиграфической схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева (более подробно см. главу 4).

Все эти новые данные нашли отражение в обобщающей монографии автора по биостратиграфии триаса Тимано-Североуральльского региона (Новиков, 1994). В этой работе также была монографически описана фауна темноспондильных амфибий и проколофонов этой области. Среди первых совместно с М.А. Шишкиным был описан новый вид Batrachosuchoides – B. impressus из нижнего триаса Северного Приуралья, а также приведены результаты ревизии рода Wetlugasaurus, в составе которого признавались валидными четыре вида: W. samarensis, W. groenlandicus, W. angustifrons и W. malachovi.

В 1994 г. М.А. Шишкин установил присутствие южноафриканского рода Rhytidosteus в верхах нижнего триаса Южного Приуралья (Шишкин, 1994). По

фрагментарным остаткам, происходящим из двух одновозрастных местонахождений бассейна р. Бурти, был описан новый вид R. uralensis. Это была первая находка типичных ритидостеид в Европе. Таким образом, состав раннетриасовой фауны амфибий Восточной Европы пополнился еще одной группой темноспондилов – Rhytidosteoidea. В статье также подробно рассмотрены родственные связи внутри этого надсемейства.

В 1995 году выходит сводка по характеристике триаса южноприуральского разреза, включающая систематизированные и объединенные в результате новейших исследований данные по истории накопления триасовых осадков, их стратиграфии, палеонтологической и палеомагнитной характеристикам (Шишкин и др., 1995). Раздел по амфибиям в этой монографии, написанный М.А. Шишкиным, по сравнению с ранее опубликованными сводками и статьями практически не содержат никаких изменений в составе и системе раннетриасовых темноспондильных амфибий, которые представлены в этом регионе семью семействами: Tupilakosauridae (Tupilakosaurus sp.), Benthosuchidae (Benthosuchus uralensis, B. cf. sushkini, B. bashkirikus), Capitosauridae (Wetlugasaurus angustifrons, W. kzilsajensis, Parotosuchus orenburgensis, P. orientalis), Yarengiidae (Y. sp.), Brachyopidae (Batrachosuchoides sp.), Plagiosauridae (Melanopelta sp.) и Rhytidosteidae (Rhytidosteus uralensis).

В 1997 г. выходит очередная сводка по тетраподам Восточной Европы, подготовленная коллективом авторов из Палеонтологического института РАН (Ивахненко и др., 1997). Причиной, побудившей к ее подготовке, послужило большое количество устаревших данных, неверных определений и ошибок по отдельным формам, группам и локальным фаунам Восточной Европы, накопившееся в литературе за более чем за 150-летнию историю изучения пермских и триасовых тетрапод этого региона. Разделы по раннетриасовым амфибиям и биостратиграфии триаса в этой монографии были написаны диссертантом. Подсемейство Thoosuchinae в ней было включено в состав трематозаврид, род Luzocephalus, согласно изменившемуся мнению М.А. Шишкина (Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996), отнесен к лидеккеринидам, а также подтверждено присутствие рода Trematosaurus в бассейне р. Дон. Биостратиграфический очерк пермских и триасовых отложений был сопровожден ревизованным списком состава встреченных в них фаунистических комплексов, а также каталогом типовых и наиболее значимых местонахождений.

В 2000 г. выходят две новые сводки, содержащие данные по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы. В первой из них, посвященной стереоспондильным лабиринтодонтам (Schoch, Milner, 2000), приведены результаты ревизии и представлен новый вариант их системы. Совершенно неожиданно семейство Wetlugasauridae (в составе Wetlugasaurus и Sassenisaurus) отнесено к трематозавроидам, причем в состав Wetlugasaurus помимо видов, указанных нами (Новиков, 1994), был включен и W. vjatkensis (Губин, 1987). Еще большее возражение вызывало включение рода Inflectosaurus совместно со шпицбергенской Platystega в особое, новое семейство трематозавроидов Platystegidae, т.к. некоторые приведенные Р. Шохом и А. Милнером признаки, явившиеся основанием для такого объединения, по нашему мнению, не выходят за пределы возрастных изменений

(например, маленькие и узкие орбиты (и соответственно, широкие заднелобные кости), вогнутые края черепа в районе хоан, округлый передний конец морды, сильно вогнутые очертания птериго-парасфеноидного шва). В состав семейства Benthosuchidae помимо типового рода и Vyborosaurus был включен и род Yarengia. Род Benthosuchus рассматривался в составе четырех видов − B sushkini, B. bystrowi, B. korobkovi. и B. uralensis, в то время как B. bashkirikus вслед за С.Н. Гетмановым (1989) отнесен к этому рода предположительно. Ранг тоозухин в объеме, принятом ранее С.Н. Гетмановым (1989), был повышен до уровня семейства, причем роды Thoosuchus и Prothoosuchus признаны монотипичными (только в составе типовых видов). Род Parotosuchus вместе с южноафриканским Kestrosaurus включены в семейство Parotosuchidae, выделенное ранее Р. Шохом и Р. Вернебургом (Schoch, Werneburg, 1998). Среди восточноевропейских видов Parotosuchus валидными признаны только два − P. orenburgensis и P. orientalis, а единственный описанный восточноевропейский ритидостеид Rhytidosteus uralensis сведен в синонимику типового вида рода.

В другой сводке, также вышедшей на английском языке, приводятся краткие сведения (диагнозы надсемейств, семейств и родов) всех известных с территории России пермских и триасовых темноспондильных амфибий (Shishkin et al., 2000a). В этой сводке, в отличие от двух предыдущих, тоозухины рассматриваются в составе семейства Benthosuchidae. Родовой состав бентозухид и видовой состав родов Thoosuchus, Prothoosuchus, Parotosuchus и Rhytidosteus сохранены в объемах, предложенных в работах российских исследователей (Гетманов, 1989; Новиков, 1990, 1994;Ивахненко и др., 1997; Шишкин, 1994). Также была подтверждена принадлежность рода Inflectosaurus к трематозавридам и валидность семейства Yarengiidae.

Параллельно с этими сводками в 2000 г. выходят еще три статьи с результатами изучения раннетриасовых амфибий Восточной Европы. В первой из них (Gubin, Novikov, Morales, 2000) приводится обзор данных по развитию дополнительных окостенений в черепной крыши темноспондильных амфибий эриопоидной линии развития (эриопоиды, капитозавроиды и трематозавроиды), а также бранхиозавров. Изученные в этом отношении образцы включали массовый материал по раннетриасовым темпоспондилам − Wetlugasaurus angustifrons (14 образцов), Benthosuchus sushkini (16), Benthosuchus korobkovi (56), Thoosuchus yakovlevi (91). В результате этих исследований было отмечено, что большинство дополнительных окостенений имеет место у относительно небольших (молодых) особей и приурочено к срединной линии черепа между носовыми, лобными, теменными и заднетеменными костями и среди группировок этих костей.

В двух других публикациях (Novikov, Shishkin, 2000; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000) приводятся новые данные по морфологии и систематическому составу триасовых хониозухий Восточной Европы. По типу строения туловищных щитков, наличию шовного соединения их с невральными дугами и присутствию на торцовых поверхностях последних параневральных ямок и каналов все они были включены в семейство Bystrowianidae. Строение наиболее значимых в систематическом отношении и наиболее часто встречаемых элементов скелета − туловищных щитков и характер их

сочленения между собой стали основой для выделения нескольких таксонов триасовых быстровианид. Для этих целей была выработана стандартная терминология для главных структурных элементов щитков быстровианид, которая впоследствии была принята и другими исследователями (Witzmann, Schoch, Maisch, 2008), а также выделено три типа межщитковых сочленений. В итоге были описаны новые монотипичные роды триасовых хрониозухий – раннетриасовый Dromotectum (D. spinosum) и среднетриасовый Synesuchus (S. muravjevi), каждый из которых ранее (Novikov, Shishkin, 1995) был упомянут в качестве nomen nudum, а также установлена синонимичность ранее выделенных (Шишкин, Новиков, 1992) видов рода Axitectum (A. vjushkovi и A. blomi) и описан новый его вид A. georgi (Novikov, Shishkin, 2000). Проведенная нами совместно с М.А. Шишкиным гомологизация элементов дермальных окостенений у быстровианид и хрониозухид показала, что: 1) осевое сочленение между щитками в обеих линиях построено однотипно и 2) быстровианидный тип щитка легко выводится из хрониозухидного, соответствуя лишь его центральной части (Novikov, Shishkin, 2000). Последний вывод противоречит мнению В.К. Голубева (1998) о независимом возникновении дермального панциря в этих двух семействах хрониозухий.

Новые данные в пользу преемственности планов строения остеодерм у хрониозухид и быстровианид были приведены в новой статье М.А. Шишкина и автора, написанной совместно с Ж. Фортуни (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014). В этой публикации также были описаны две новые формы быстровианид (Vyushkoviana operta и Dromotectum abditum), приуроченные к гамскому горизонту бассейнов рек Малая Северная Двина и Дон. По характеру и особенностям межщиткового сочленения быстровианиды были разделены на три подсемейства – Bystrowianinae (восточноевропейские Bystrowiana, Vjushkoviana, Synesuchus и западноевропейский род Bystrowiella) и монотипичные Dromotectinae и Axitectinae. Проведенный авторами анализ путей 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 с расширенными передними крыльями (т.е. характеризуется широкой параксиальной зоной межщиткового сочленения), а для второго, документируемого подсемействами Dromotectinae и Axitectinae, характерна тенденция к утрате параксиальной зоны сочленения и сужению остеодерм на фоне нарастающей редукции их передних крыльев.

В результате очередных исследований раннетриасовых отложений бассейна р. Лузы, проведенных геологом И.В. Морковиным в конце XX века, было открыто несколько новых местонахождений тетрапод (Морковин, 1999). Собранный из них массовых материал по темноспондильным амфибиям позволил автору (Морковин, Новиков, 2000) описать новый монотипичный род капитозаврид Vladlenosaurus (V. alexeyevi), приуроченный к самым верхам ветлужского надгоризонта (устьмыльскому горизонту).

В конце XX и начале XXI вопрос систематического положения и родственных связей семейства Benthosuchidae sensu lato (включая Thoosuchinae) неоднократно затрагивался в работах многих зарубежных исследователей (Morales, Kamphausen, 1984; Warren, Black, 1985; Kamphausen, 1989; Milner, 1990; Schoch, 2000; Schoch, Milner, 2000; Yates, Warren, 2000; Steyer, 2002; Damiani, Yates, 2003) в связи с вопросом происхождения трематозаврид. В большинстве случаев (особенно в последних публикациях) это семейство рассматривают как базальную группу трематозавроидов. Краткий обзор результатов этих исследований приведен в статье Р. Дамиани и М. Ятеса (Damiani, Yates, 2003). В этой же статье (впервые в англоязычной литературе) приводится описание черепа Thoosuchus yakovlevi на основании двух образцов, хранящихся в Австралийском музее (Australian Museum, Сидней) и Западном Австралийском музее (Western Australian Museum, Перт). Проведенный этими авторами кладистический анализ не подтвердил высказанную ранее (Быстров, Ефремов, 1940; Шишкин, 1964, 1980; Welles, 1993) гипотезу дифилетического происхождения трематозаврид, но показал принадлежность Benthosuchus к базальным трематозавроидам.

Также следует отметить результаты кладистического анализа трематозаврид, проведенного С. Стейером (Steyer, 2002). Они, с одной стороны, не подтвердили принадлежность Inflectosaurus к этому семейству, а, с другой, − позволили отнести Luzocephalus к трематозавринам. Новое обоснование принадлежности Inflectosaurus к трематозавридам приведено в статье диссертанта (Новиков, 2007), который отнес к этому роду все краниальные остатки трематозаврид из типового местонахождения (в том числе описанные ранее П.П. Сушкиным (Sushkin, 1927) как Trematosaurus sp.), а также отметил промежуточное положение Inflectosaurus между Angusaurus и Trematosaurus.

Уникальная сохранность и тонкое химическое препарирование черепных остатков представителей некоторых групп раннетриасовых темноспондильных амфибий Восточной Европы (капитозавриды, трематозавроиды) позволили реконструировать хрящевые структуры их этмоидального отдела эндокрания (Roček, 1991) и даже описать один из древнейших случаев злокачественной опухоли у тетрапод (Губин и др., 2001).

В начале 2000-х годов выходит несколько публикаций (Новиков и др., 2002; Сенников, Новиков, 2002; Novikov, Sennikov, 2004, 2006; Шишкин и др., 2006) с результатами изучения особенностей пространственного распределение раннетриасовых тетрапод на территории Восточной Европы. М.А. Шишкиным, А.Г. Сенниковым и автором (Шишкин и др., 2006) было показано, что в Восточной Европе восстановление фауны тетрапод (в том числе сообщества амфибий) после пермского вымирания характеризовалось внутрирегиональной неоднородностью. Местные различия, наблюдаемые среди одновозрастных тетраподных комплексов позволили им выделить на этой территории три зоогеографических региона (более подробно см. главу 5).

Долговременные раскопки на уникальном местонахождение раннетриасовых тетрапод Донская Лука (Новиков и др., 2001, 2002; Novikov, 2006) в итоге позволили автору подтвердить присутствие на территории Восточной Европы западноевропейского

рода Trematosaurus и описать по фрагментарным остаткам черепа его новый вид – Trematosaurus galae (Новиков, 2010б).

Особый импульс изучению раннетриасовых амфибий придали экспедиции ПИН РАН по комплексному изучению триасовых отложений Общего Сырта и Южного Приуралья, организованные при поддержке различных ведомственных организаций (прежде всего ОАО «Оренбургэнерго» и ОАО «Самараэнерго») и проводившиеся периодически совместно с Самарским областным историко-краеведческим музеем им. П.В. Алабина начиная с 1995 г. В результате этих исследований из ранее известных или впервые открытых местонахождений тетрапод был получен обширный материал по раннетриасовым темноспондильным амфибиям, который позволил уточнить их систематический состав для каждого из этих регионов и интервалы стратиграфического распространения отдельных таксонов (Новиков, 2011а, 2012а, б, в, 2013, 2016; Новиков и др., 2012; Новиков, Сенников, 2012а, б; 2014а, б; Козинцева и др., 2013; Сенников, Новиков, 2012, 2014, 2015).

Полученные новые сведения о составе раннетриасовых темноспондилов Общего Сырта в первую очередь касаются капитозаврид и их дериватов – трематозавроидов. Так, по остаткам преимущественно нижних челюстей был описан новый род и вид последних – Qantas samarensis (Новиков, 2012а). Эта форма характеризуется уникальным мозаичным сочетанием типично бентозухидных и трематозавридных признаков, что позволило выделить новое монтипичное подсемейство Qantasinae, характеризующее обособленную ветвь развития бентозухид.

Новые находки представителей Benthosuchus выявили необходимость ревизии этого рода, которая и была проведена автором (Новиков, 2012б). В результате ревизии был уточнен диагноз рода, в составе которого выделяются ранее установленные B. sushkini, B. korobkovi, B. bashkiricus, а также описывается новый архаичный вид B. gusevae, вероятно, структурно наиболее близкий к исходному капитозавроидному морфотипу. Переизучение типового материала по B. uralensis показало, что он является младшим синонимом B. sushkini, характеризующего рыбинский горизонт Восточной Европы, при этом была аргументирована наиболее вероятная приуроченность голотипа B. uralensis именно к этому стратиграфическому интервалу, а не к более древнему, вохминскому уровню, как полагалось ранее (Шишкин, 1995).

Позднее диссертантом (Новиков, 2016а) был ревизован весь материал по широко известной из базального триаса Общего Сырта форме, ранее (Сенников, 1981) описанной как Wetlugasaurus samarensis. В результате ревизии было установлено, что эта форма включает представителей трех разных и отличных от Wetlugasaurus родов – гренландского рода Selenocara и двух новых − Samarabatrachus и Syrtosuchus. Роды Selenocara и Samarabatrachus, стоящие, по мнению автора статьи, в основании радиации триасовых капитозаврид, были объединены в новое подсемейство последних Selenocarinae, в то время как род Syrtosuchus, показывающий некоторые типичные черты бентозухид, был выделен в отдельное их подсемейство Syrtosuchinae (Новиков, 2016а). В этой же публикации диссертантом впервые описывается особый комплекс раннетриасовых

тетрапод (фауна Selenocara-Syrtosuchus) позднеиндского возраста, в качестве ведущих элементов которого рассматриваются все три вышеперечисленные роды. В дальнейшем (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016) фауна Selenocara-Syrtosuchus стала одним из основных критериев для выделения в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы нового, заплавненского горизонта, промежуточного между вохминским (с фауной Tupilakosaurus) и рыбинским (с фауной Benthosuchus).

В целом новые данные по темноспондилам Общего Сырта позволили скорректировать представления о путях диверсификации этой группы в раннем триасе, а также о становлении и распространении основных ее линий в начале мезозоя. Учитывая географию наиболее древних находок и тот факт, что максимум структурной диверсификации бентозухид и трематозаврид приходится на территорию Общего Сырта, диссертантом было высказано мнение, что именно этот регион может рассматриваться в качестве центра происхождения этих двух близко родственных доминантных ветвей раннетриасовых темноспондилов (Новиков, 2011, 2016а).

В начале 2000-х годов выходит серия публикаций М.А. Шишкина, посвященных начальной диверсификации амфибийных сообществ после пермо-триасового кризиса (Шишкин, 2010, 2017; Shishkin, 2007, 2009). В этих статьях им впервые высказывается предположение о лавразийском происхождении тупилакозаврид, а также вновь подчеркивается сходное географическое происхождение для трематозаврид. Тем самым была показана несостоятельность высказанной ранее А. Милнером (Milner, 1990) гипотезы, согласно которой главным источником раннемезозойской радиации темноспондильных амфибий являлась гондванская суша.

В двух других публикациях, вышедших несколько позднее, М.А. Шишкин рассматривает происхождение и родственные связи тупилакозаврид, а также вопрос об их месте формирования (Шишкин, 2011; Shishkin, 2013). Это семейство он относит к тримерорахоморфам (вместе с палеозойскими тримерорахидами, эобрахиопидами, двинозавридами и мезозойскими брахиопидами и метопозавридами) и при этом допускает прямые родственные связи между тупилакозавридами и восточноевропейским брахиопоидом Batrachosuchoides. Последний род совместно с североамериканским Hadrokkosaurus и азиатскими Sinobrachyops и Gobiops был включен в неформальную группу «лавразиатских брахиопоидов», представляющих обособленную ветвь потомков евроамериканских тримерорахоидов, берущую начало от близких к позднепермскому Dvinosaurus форм, и противопоставляющихся «типичным» гондванским брахиопидам.

Изучением индивидуального развития, симметрией черепных структур, преобразования покровного орнамента, возрастной и индивидуальной изменчивости у раннетриасовых капитозавроморф в последние несколько лет активно занимается Б.И. Морковин. Этим вопросам посвящена целая серия работ (Морковин, 2011а, б, 2012, 2015а, б, 2016а, б), материалами для которых послужили как старые, так и недавние сборы остатков капитозаврид (Wetlugasaurus, Vladlenosaurus), бентозухид (Benthosuchus) и трематозаврид (Thoosuchus).

Подводя итоги почти 100-летнего изучения раннетриасовых амфибий Восточной Европы следует отметить, что данные по ним разбросаны по многочисленным статьям и монографиям, посвященным, как правило, отдельным таксономическим единицам. В то же время объем этих таксонов и филогенетические связи между отдельными группами различными авторами понимались не одинаково, что вместе с дефицитом информации по их стратиграфическому распространению порой приводило к противоречиям в датировках вмещающих отложений. В связи с этим возникла необходимость суммирования и ревизии всех современных данных по таксономическому разнообразию, происхождению, путям диверсификации, стратиграфическому и географическому распространению представленных на этой территории групп раннетриасовых амфибий, а также детализации на этой основе ранних событий в восстановлении тетраподной фауны Восточной Европы после позднепермского вымирания.

Глава 2. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

В нижеприведенных диагнозах используются следующие характеристики-индексы (рис. 1): chl – удлинение хоаны (v/w), cta – выраженность cornua tabularia (r/s), fmpl – удлинение заднего меккелева отверстия (A/B), io – межорбитальное расстояние (t/u), ipv – удлинение межптеригоидных ям (x/y), ll – удлинение lacrimale (n/o), lw – удлинение черепа (a/b), or – удлинение орбиты (l/m), po – посторбитальное удлинение крыши черепа (c/d), por – удлинение postorbitale (e/f), pra – удлинение ретроартикулярного отростка (E/H), prn – пренариальное удлинение крыши черепа (g/h), pro – преорбитальное удлинение крыши черепа (k/a), ps – расширенность тела parasphenoideum (i/z), sl – симфизеальное удлинение (G/R), stl – удлинение supratemporale (p/q), t – удлинение cornua tabularia (r/b).

Подкласс Batrachomorpha

Надотряд Temnospondyli

Отряд Capitosauromorpha

Надсемейство Capitosauroidea Watson, 1919

Семейство Capitosauridae Watson, 1919

Подсемейство Wetlugasaurinae Säve-Söderbergh, 1935

Т и п о в о й р о д – Wetlugasaurus Riabinin, 1930.

Д и а г н о з. Череп длиной до 30 см. Индексы: pro – 0.72-0.74; ipv – 2.8-3.4. Межорбитальная впадина относительно глубокая. Frontale не участвует в крае орбиты. Шов supratemporale и tabulare располагается на уровне вершины ушной вырезки. Постфенестральные зубные ряды сходятся под прямым или тупым углом. Хоаны удлиненно овальные. Вершины межптеригоидных окон располагаются несколько позади уровня задних краев хоан. Fodina vomeralis, как правило, не выражена. Зубы на эктоптеригоидах увеличены незначительно. В зубных рядах на palatinum около 12 (включая клыки), а на ectopterygoideum – 21-23 (включая 2-3 увеличенных) зубов. Шагрень на небе развита слабо; небольшое ее поле постоянно имеется на теле парасфеноида и его мечевидном отростке. Crista obliqua круто ориентирована в затылочном плане, с заостренным верхним краем. Депрессорная часть восходящей пластины поперечно выпуклая. Crista falciformis на quadratojugale хорошо выражена. Basioccipitale окостеневает слабо. Желобки сенсорных органов отчетливые. Flexura lacrimalis Z-образная. Скульптура дорсальной поверхности крыши черепа и нижней челюсти ямчато-бороздчатая, с гладкими разделяющими гребнями.

Нижняя челюсть без дополнительного ряда зубов в области симфиза; индекс pra – 1.0-1.6. Зубы на coronoideum отсутствуют.

Р о д о в о й с о с т а в. Кроме типового рода, Vladlenosaurus Novikov, 2000 и, вероятно, Sassenisaurus Nilsson, 1942.

З а м е ч а н и е. К семейству Capitosauridae мы в след за Т. Марианьской и М.А. Шишкиным (Maryańska, Shishkin,1996) относим только представителей лавразиатской

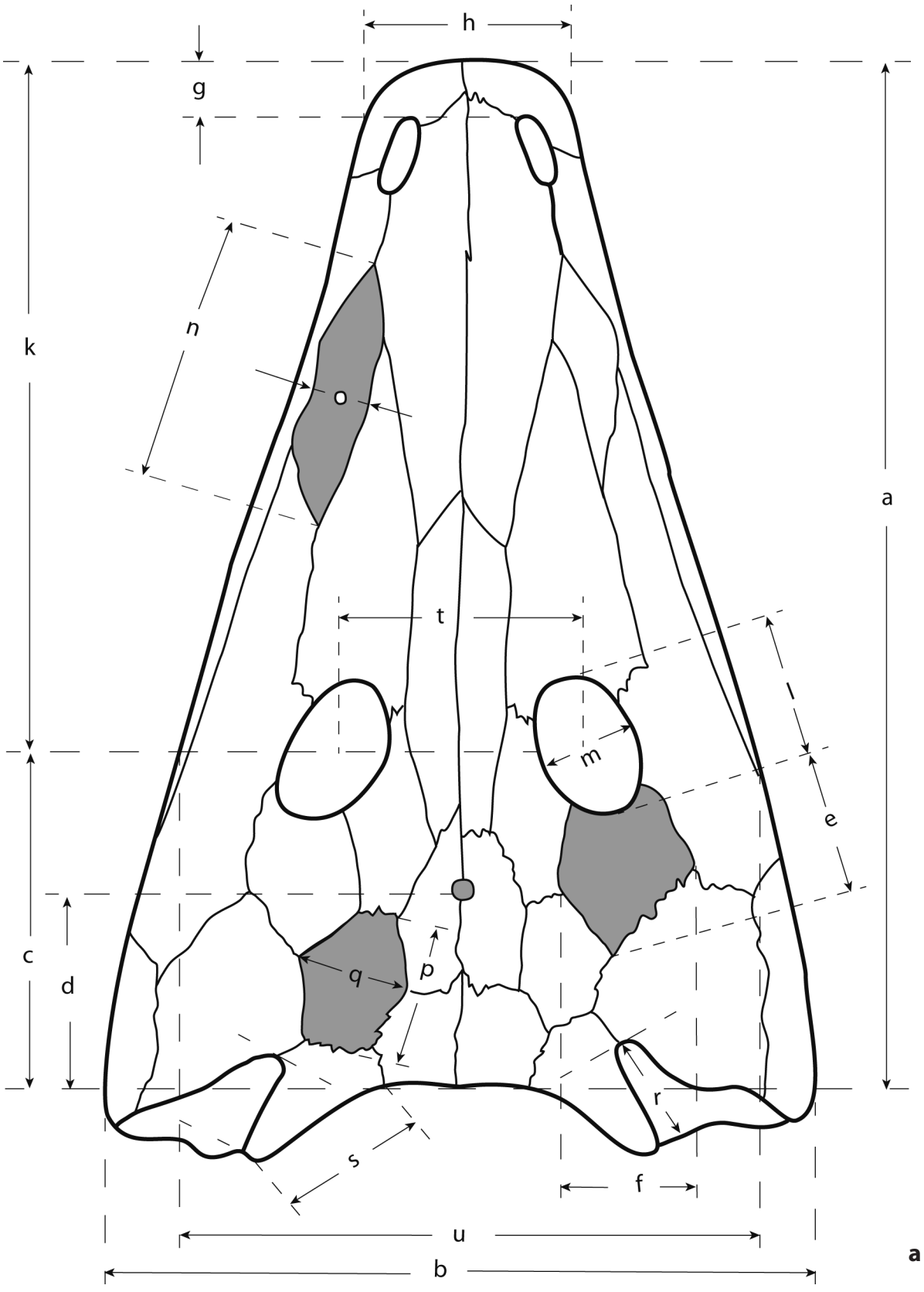


Рис. 1. Схема измерений систематически значимых параметров для вычисления характеристик-индексов: а, б – черепа, в, г – нижней челюсти.

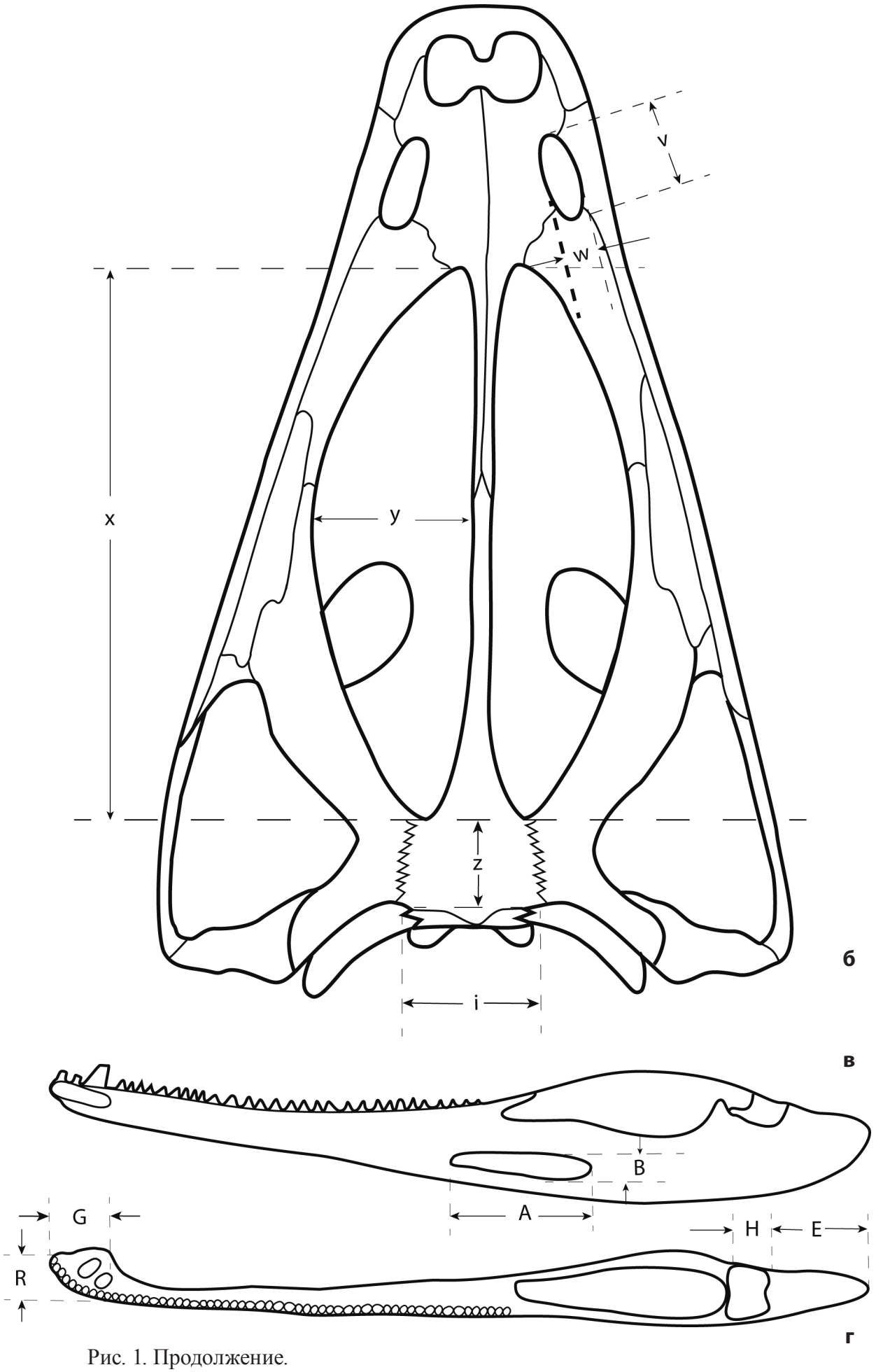


Рис. 1. Продолжение.

линии капитозаврид и включаем в него, помимо ветлугазаврин, Parotosuchinae Schoch et Werneburg и Selenocarinae Novikov (см. ниже).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, нижнеоленекский подъярус архипелага Шпицберген, рыбинский, слудкинский и усть-мыльский горизонты Восточной Европы.

Род Wetlugasaurus Riabinin, 1930

Rhinesuchus: Яковлев, 1916 (part.), с. 158.

Wetlugasaurus: Рябинин, 1930, с. 49; Шишкин, 1964, с. 91; 1995, с. 61; Очев, 1966, с. 116; 1972, с. 5; Сенников, 1981 (part.), с. 144; Новиков, 1994 (part.), с. 33; Новиков в: Ивахненко и др., 1997 (part.), с. 10; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433; Новиков, 2016а, с. 89.

Volgasaurus: Kusmin, 1937, с. 622.

Wetlugosaurus: Быстров, Ефремов, 1940, с. 104; Ефремов, 1940, с. 16.

Volgosuchus: Ефремов, 1940, с. 16.

Parotosaurus: Welles, Cosgriff, 1965 (part.), с. 85.

Т и п о в о й в и д – Wetlugasaurus angustifrons Riabinin, 1930; нижний триас, рыбинский и слудкинский горизонты; Восточная Европа.

Д и а г н о з. Череп параболических очертаний, с почти прямыми боковыми краями. Слезная кость относительно широкая (индекс ll – менее 3.0). Рога tabularia удлиненные (индекс t − 0,21-0.22). Переднее небное отверстие обычно сердцевидное. Индекс chl –около 2.5. Постфенестральные зубные ряды сходятся под углом от 90º до 130º. Парахоанальные зубные ряды прерываются на незначительном промежутке (менее четверти длины хоаны) у контакта vomer и palatinum. Задние отростки сошников хорошо развиты. Мечевидный отросток парасфеноида сильно уплощенный в передней части и наиболее узкий на уровне задней трети длины межптеригоидного окна. Тело парасфеноида прямоугольных очертаний. Степень развития шагрени на небных ветвях птеригоидов варьирует (вплоть до полного ее отсутствия). Crista obliqua хорошо обособлена. Flexura lacrimalis сглаженная.

Ангулярный изгиб нижней челюсти сильный. Индекс pra – 1.0-1.2. Crista arcuata в боковом плане почти горизонтальная. На intercoronoideum и praecoronoideum зубы, как правило, присутствуют (в количестве 2-3).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, W. malachovi Novikov, 1990.

С р а в н е н и е. Отличается от Sassenisaurus более удлиненными хоанами, прерывистостью парахоанальных зубных рядов и наличием задних отростков у сошников.

З а м е ч а н и е. Ревизия оригинального материала, описанного Ю.М. Губиным (1987) как вид Wetlugasaurus vjatkensis, подтвердила его принадлежность к рассматриваемому роду. Однако видовая обособленность этой формы вызывает сомнение (см. Новиков, 1994).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас (рыбинский, слудкинский и устьмыльский горизонты) Восточной Европы.

Wetlugasaurus angustifrons Riabinin, 1930

Табл. I, фиг. 1

Wetlugasaurus angustifrons: Рябинин, 1930, с. 51, рис. 1-8, табл. V-IX; Очев, 1966, с. 121; Сенников, 1981 (part.), с.144, рис. 1 а; Шишкин, 1995, с. 61, рис. 24 в, г; Новиков в: Ивахненко и др., 1997 (part.), с. 10, табл. 15, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000 (part.), с. 46, рис. 3.6; Milner, Schoch, 2000 (part.), с. 100, рис. 73; Damiani, 2001, с. 433, рис. 7 B, 31.

Volgasaurus kalajevi: Kusmin, 1937, с. 622.

Wetlugasaurus latirostris: Кузьмин, 1938, с. 10, табл. 1.

Volgosuchus cornutus: Ефремов, 1940, с. 20, рис. 8, 9.

Wetlugasaurus kzilsajensis: Очев, 1966, с. 123, 1972, с. 5, рис. 2, 3, табл. I, фиг. 1-4, табл. II, фиг. 1-4.

Parotosaurus angustifrons: Welles, Cosgriff, 1965 (part.), с. 85.

Г о л о т и п – ЦНИГР, № 3417/1, неполный череп; Костромская обл., Шарьинский р-н, местонахождение Зубовское; нижний триас, слудкинский горизонт, слудкинская свита.

Д и а г н о з. “Рога” таблитчатых костей умеренно утолщенные, уплощенные. Небная ветвь pterygoideum с узкой полоской шагрени (вдоль края межптеригоидного окна). Crista ascendens на задней поверхности восходящей пластины птеригоида плохо развита. Ретроартикулярный отросток нижней челюсти в плане сужается каудально.

З а м е ч а н и е. Ранее (Новиков, Сенников, 2010; Сенников, 1981; Gubin, Novikov, Morales, 2000) к рассматриваемому виду были отнесены формы, первоначально описанные из нижнего триаса окрестностей с. Семигорье (Верхнее Поволжье) как Capitosaurus volgensis и Volgasaurus kalajevi (Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936; Kusmin, 1937). Переизучение оригинального материала по этим формам показало, что из-за сохранности они могут быть определены только до уровня подсемейства (Wetlugasaurinae gen. indet.).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский и слудкинский горизонты, Европейская Россия.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, затылочная часть черепа (экз. ПИН, № 3997/2), передняя половина левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 3997/3), неполная левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 3997/4) и фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 3997/6) из местонахождения Корнеевка I; задняя часть черепа (экз. ПИН, № 3581/115), задняя половина черепа (экз. ПИН, № 3581/124), задний отдел правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 3581/52), задний отдел левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 3581/101), три фрагмента крыловидных костей (экз. ПИН, №№ 3581/29, 31, 33) из местонахождения Терюхан; неполный череп (экз. ПИН, № 4362/1) из местонахождения Терновый; полный череп (экз. ПИН, № 3200/237), преорбитальная часть черепа (экз. ПИН, № 3200/243), задняя половина черепа (экз. ПИН, № 3200/435) из местонахождения Тихвинское; задняя часть черепа в сочленении с передней частью посткраниального скелета (экз. ЦНИГР, № 3417/2), левый птеригоид (экз. ПИН, № 2253/19), три неполные правые ветви нижней челюсти (экз. ПИН, №№ 2253/46-48), задний отдел правой ветви

нижней челюсти (экз. ПИН, № 2253/54), неполная левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2244/42) и неполный череп (экз. ПИН, № 2253/6) из местонахождения Большая Слудка; неполный череп (экз. ПИН, № 3818/1) из местонахождения Орсъю; преорбитальная часть черепа (экз. ПИН, № 3819/1) из местонахождения Лукинка; посторбитальная часть черепа (экз. ПИН, № 155/2) из местонахождения Плес; левое tabulare (экз. ПИН, № 4339/ 2) и фрагмент правого птеригоида (экз. ПИН, № 4339/ 3) из местонахождения Низьма I; фрагмент левого птеригоида (экз. ПИН, № 3705/12) из местонахождения Кула II; правое tabulare (экз. ПИН, № 4224/11) и фрагмент левого птеригоида (экз. ПИН, № 4224/13) из местонахождения Дремов II; фрагмент правого птеригоида (экз. ПИН, № 4536/5) из местонахождения Великая Охта; посторбитальная часть черепа (экз. ПИН, № 4196/3) из местонахождения Павельев Яр и череп (экз. ПИН, № 2394/59) из местонахождения Кзыл-Оба II.

Wetlugasaurus malachovi Novikov, 1990

Рис. 2

Wetlugasaurus malachovi: Новиков, 1990, с. 87, рис. 1, 1994, с. 34, рис. 2; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 14, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 46; Milner, Schoch, 2000, с. 102; Damiani, 2001, с. 435.

Голотип – ПИН, № 4333/1, задняя часть черепа; Республика Коми, Устьцилемский р-н, местонахождение Цильма I; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

Диагноз. “Рога” tabularia сильно утолщены; большая часть выпуклой скульптированной поверхности рога наклонена под углом 60º в сторону ушной вырезки. На птеригоидах шагрень отсутствует. Crista ascendens на задней поверхности восходящей пластины птеригоида хорошо развита. Ретроартикулярный отросток нижней челюсти в плане слегка расширен каудально.

Сравнение. Отличается от типового вида полным отсутствием шагрени на птеригоидах, формой рогов tabularia, сильно развитой crista ascendens и формой ретроартикулярного отростка нижней челюсти.

Замечание. Некоторые из признаков, указанных в качестве диагностичных для W. malachovi, не являются у него вполне стабилизированными. Так, утрата шагрени на птеригоидах, характерная для взрослых особей (и вообще типичная для более поздних капитозаврид), по-видимому, могла происходить в индивидуальном развитии с разной скоростью, на что указывают вариации по этому признаку (наличие или отсутствие шагрени) у относительно молодых особей.

Распространение. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт; верхи чаркабожской и пижмомезенской свит; Среднее Притиманье (бассейны рр. Мезени и Цильмы), о. Колгуев.

Материал. Кроме голотипа, правый и левый pterygoidea (экз. ПИН, №№ 4333/2, 3), два фрагмента задних отделов левых ветвей нижних челюстей (экз. ПИН, №№ 4333/11, 12), правое tabulare (экз. ВНИГРИ, № 843/8) из типового местонахождения; фрагмент крыши черепа, включающий tabulare и supratemporale (экз. ВНИГРИ, № 843/1) из

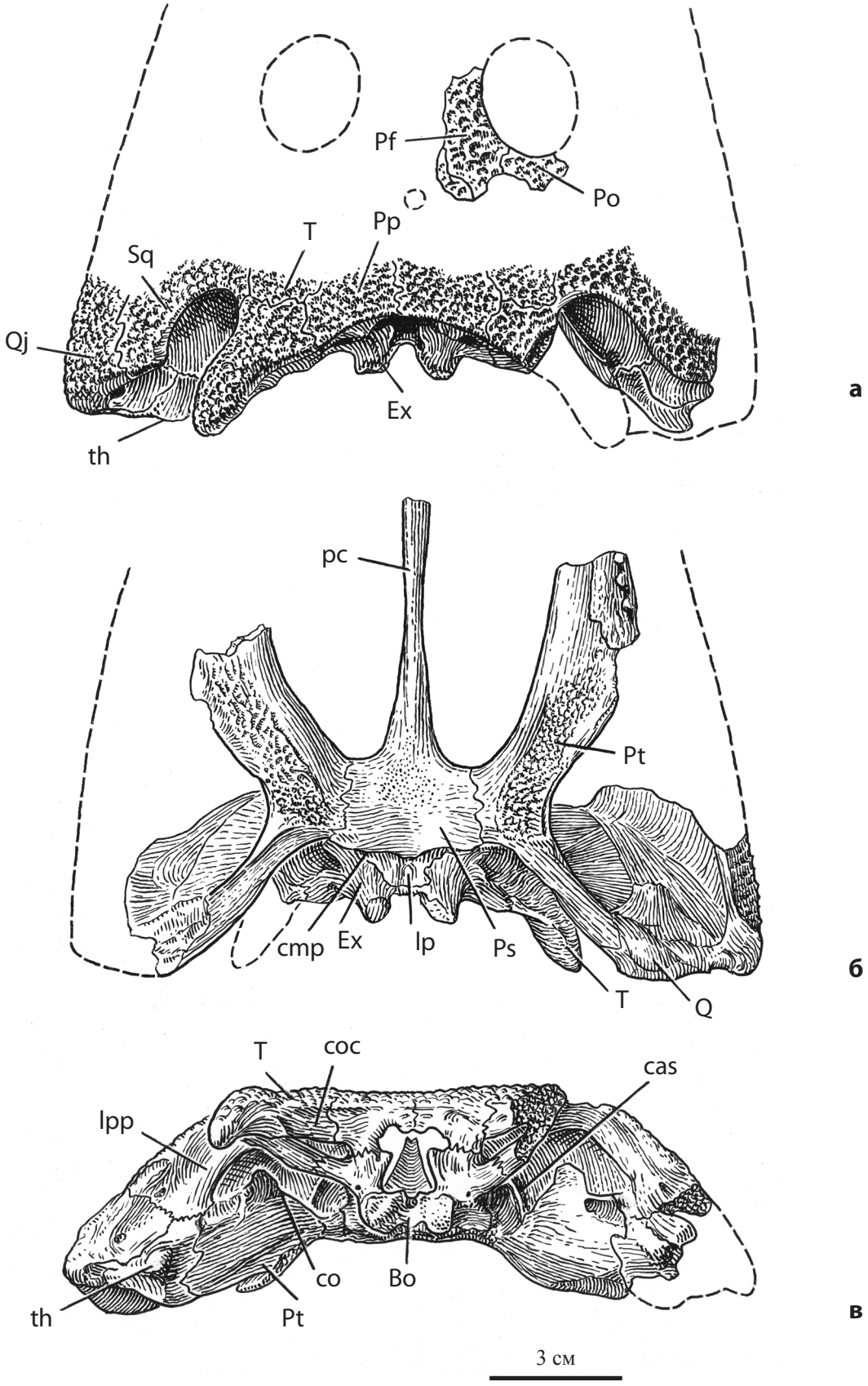


Рис. 2. Wetlugasaurus malachovi Novikov, 1990; реконструкция задней части черепа по голотипу ПИН, № 4333/1: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Республика Коми, бассейн р. Цильмы, местонахождение Цильма-I; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть верхнечаркабожской подсвиты (Новиков, 1990).

местонахождения Черепанка III; левое tabulare и правый pterygoideum (экз. ВНИГРИ, №№ 843/2, 3) из местонахождения Цильма V; правое tabulare и фрагмент левого pterygoideum (экз. ПИН, № 3360/6,7) из местонахождения Выбор II; левый pterygoideum и фрагмент левого tabulare (экз. ВНИГРИ, №№ 842/1, 2) из местонахождения Колгуев III; левое tabulare и фрагмент правого pterygoideum (экз. ПИН, №№ 3359/18, 19) из местонахождения Нижняя Сямуньга V; два фрагмента pterygoidea (экз. ПИН, №№ 3359/20, 21) из местонахождения Нижняя Сямуньга X; левое tabulare (экз. ПИН, № 3359/28) из местонахождения Нижняя Сямуньга IV; два фрагмента заднего отдела правой ветви нижней челюсти (ПИН, №№ 4364/14, 34) и неполный левый птеригоид (ПИН, № 4364/29) из местонахождения Пижма I; левое tabulare (ПИН, № 2424/73) из местонахождения Новая Таволжанка.

Род Vladlenosaurus Novikov, 2000

Vladlenosaurus: Новиков в: Морковин, Новиков, 2000, с. 31.

Т и п о в о й в и д – Vladlenosaurus alexeyevi Novikov, 2000; нижний триас, устьмыльский горизонт; бассейны рек Лузы и Вятки.

Д и а г н о з. Череп клиновидной формы, с относительно узким преорбитальным отделом и прямыми боковыми краями. Слезная кость сильно сужена (индекс ll – более 3.0). Может присутствовать septomaxillare. Рога tabularia относительно короткие (индекс t − 0.16-0.19). Переднее небное отверстие поперечно овальное, с направленным назад срединным выступом предчелюстных костей. Индекс chl – 2.6-3.0. Постфенестральные зубные ряды образуют острый угол (70º-85º). Fodina vomeralis отсутствует. Парахоанальные зубные ряды прерываются на незначительном промежутке у контакта vomer и palatinum. Задние отростки сошников присутствуют. Мечевидный отросток парасфеноида на всем протяжении выпуклый вентрально, незначительно суженный на уровне средней части межптеригоидных окон. Тело парасфеноида трапециевидных очертаний. Шагрень на птеригоидах отсутствует. Crista obliqua слабо обособлена (особенно в проксимальной части). Flexura lacrimalis резко выражена.

Нижняя челюсть с относительно слабым ангулярным изгибом и дугообразно изогнутой вверх crista arcuata. Индекс pra – 1.3-1.6. Зубы на всех костях короноидной серии, как правило, отсутствуют.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от Sassenisaurus и Wetlugasaurus формой переднего небного отверстия, более удлиненными хоанами и меньшим углом схождения постфенестральных зубных рядов. Дополнительными отличиями от Wetlugasaurus являются: форма черепа, менее удлиненные рога таблитчатых костей; более узкие lacrimalia, форма тела парасфеноида и его мечевидного отростка, более резко выраженная flexura lacrimalis, более слабый ангулярный изгиб нижней челюсти, более вытянутый ретроартикулярный отросток, более высокая crista arcuata, отсутствие зубов на передних короноидах и спорадическое присутствие septomaxillare, а от Sassenisaurus – отсутствие fodina vomeralis, прерывистость парахоанальных зубных рядов и наличие задних отростков сошников.

З а м е ч а н и я. Для разграничения родов Wetlugasaurus и Vladlenosaurus могут быть дополнительно использованы результаты изучения асимметрии черепных структур их типовых видов, полученные Б.И. Морковиным (2012). Им установлено, что для Wetlugasaurus angustifrons характерно выдвижение вперед левого parietale относительно правого, в то время как для Vladlenosaurus alexeyevi установлена обратная закономерность.

Помимо материала по типовому виду, остатки Vladlenosaurus (V. sp.) известны из бассейна Верхней Волги (местонахождения Решемка, Коростылево, Шохонка, Клиновец).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, устьмыльский горизонт; бассейны рек Лузы, Вятки и Верхней Волги.

Vladlenosaurus alexeyevi Novikov, 2000

Рис. 3; табл. II, фиг. 1

Vladlenosaurus alexeyevi: Новиков в: Морковин, Новиков, 2000, с. 33, рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 4831/10, череп; Республика Коми, р. Луза, местонахождение Скоба (Микуш); нижний триас, устьмыльский горизонт.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, устьмыльский горизонт; бассейны рек Лузы и Вятки.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, неполные черепа (экз. ПИН, №№ 4831/1, 11-14); фрагмент посторбитальной части крыши черепа (экз. ПИН, № 4831/3), фрагмент левой половины черепа (экз. ПИН, № 4831/2), фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 4831/7), левый pterygoideum (экз. ПИН, № 4831/28) и фрагменты ветвей нижней челюсти (экз. ПИН, №№ 4831/4-6, 15-17, 30, 33, 44) из типового местонахождения; полный череп (экз. ПИН, № 3583/21) из местонахождения Коржа и неполный череп (экз. ПИН, № 4865/1) из местонахождения Малое Выдрицкое I.

Подсемейство Selenocarinae Novikov, 2016

Т и п о в о й р о д − Selenocara Bjerring, 1997.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (длиной до 17 см), параболических очертаний. Индексы: pro – 0.68-0.69; ipv – 2.3–2.75. Межорбитальная впадина слабо выражена. Задний край supratemporale располагается позади уровня вершины ушной вырезки. На дорсальной поверхности quadratojugale имеется продольная впадина. Затылочные фланги postparietalia образуют каудально ориентированные скульптированные выросты треугольной формы. «Рога» таблитчатых костей с сильно выпуклой дорсальной поверхностью, тупо заостренными и слегка загнутыми вентромедиально концами; латеральная часть дорсальной поверхности рога сильно скошена в сторону ушной вырезки. Постфенестральные зубные ряды сходятся под прямым или тупым углом. Хоаны относительно широкие. Парахоанальные зубные ряды у контакта vomer и palatinum прерываются на значительном промежутке (от одной трети до половины длины хоаны). Вершины межптеригоидных окон располагаются на уровне задних краев хоан или несколько впереди его. Количество зубов: на palatinum не более 8 (включая клыки) зубов, на ectopterygoideum – не более 15 (включая несколько увеличенных). Шагрень на

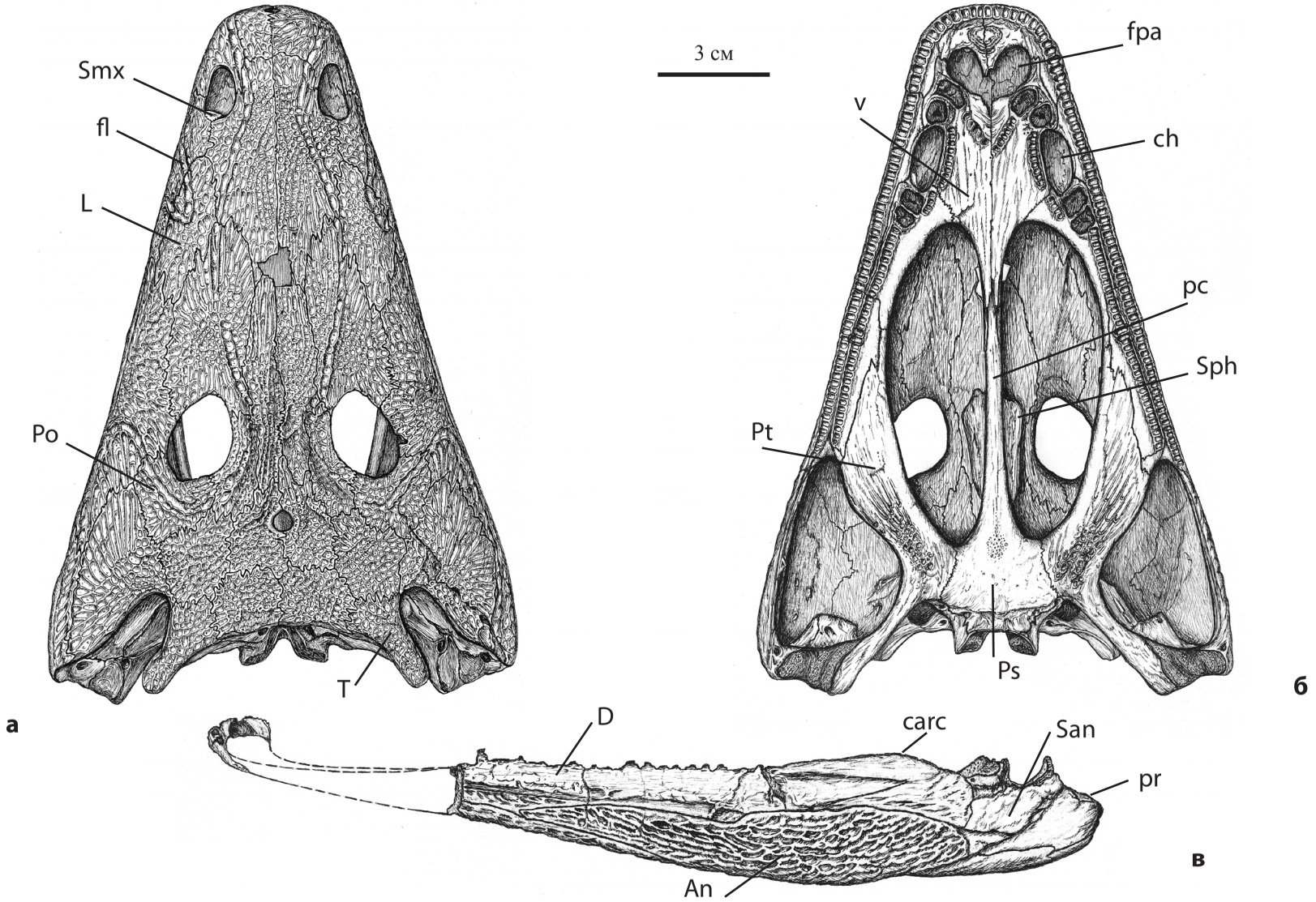


Рис. 3. Vladlenosaurus alexeyevi Novikov, 2000: а, б – череп, голотип ПИН, № 4831/10: а – сверху, б – снизу; в – левая ветвь нижней челюсти с лабиальной стороны, экз. ПИН, № 4831/4; Республика Коми, местонахождение Микуш; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита (Морковин, Новиков, 2000).

небе сильно развита, грубая; на мечевидном отростке она распространяется до уровня середины длины межптеригоидных окон. Crista obliqua птеригоида низко расположена и полого ориентирована в затылочном плане, с округлым в сечении верхним краем. Тело парасфеноида прямоугольное. Поверхность депрессорной части восходящей пластины птеригоида уплощенная. Костное дно полости среднего уха поперечно расширено. Crista tympanica, разделяющая тимпанальную и депрессорную поверхности затылка, резко выражена; тимпанальная часть squamosum составляет около 1/6 длины затылочного фланга этой кости. Crista falciformis в пределах quadratojugale и примыкающей части squamosum не развита. Basioccipitale хорошо окостеневает. Желобки сенсорных органов плохо выражены. Дорсальная поверхность крыши черепа неровная, бугристая, с хорошо развитыми пре- и посторбитальными продольными валиками. Скульптура дорсальной поверхности черепа и нижней челюсти мелкоячеистая, с хорошо выраженными бугорками в местах пересечения гребней.

Р о д о в о й с о с т а в. Кроме типового рода, Samarabatrachus Novikov, 2016.

С р а в н е н и е. Отличается от других подсемейств Capitosauridae более каудальным положением заднего края supratemporale, строением и положением crista obliqua, более коротким преорбитальным отделом (и соответственно, более расширенными межптеригоидными окнами), меньшим количеством зубов на palatinum и ectopterygoideum, сильным развитием полей шагрени на небной поверхности, более передним положением вершин межптеригоидных окон, наличием продольной депрессии на quadratojugale, длинным разрывом парахоанального зубного ряда, более четкой границей тимпанальной и депрессорной поверхностей затылка, более длинной тимпанальной частью затылочного фланга squamosum, отсутствием crista falciformis на латеральном крае депрессорной поверхности затылка, расширенным поперечно костным дном полости среднего уха, сильным окостенением basioccipitale, наличием на дорсальной поверхности черепной крыши бугров и продольных валиков и характером скульптуры дорсальной поверхности. Дополнительным отличием от Wetlugasaurinae является слабая прогнутость крыши черепа между орбитами.

Род Selenocara Bjerring, 1997

Wetlugasaurus: Säve-Söderbergh, 1935 (part.), p. 122; Шишкин, 1964 (part.), с. 91; Сенников, 1981 (part.), с. 144; Губин, 1987 (part.), с. 97; Новиков, 1990 (part.), с. 87, 1994 (part.), с. 33; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433.

Selenocara: Bjerring, 1997, с. 3; Новиков, 2016a, с. 90.

Т и п о в о й в и д – Wetlugasaurus groenlandicus Säve-Söderbergh, 1935; нижний триас, верхний подъярус индского яруса, миалиновый горизонт слоев с Anodontophora fassaensis, формация Уорди Крик; Восточная Гренландия.

Д и а г н о з. Череп уплощенный, с выпуклыми боковыми краями и слабо прогнутым основанием. Шов между nasale и maxillare относительно длинный, превышает половину длины ноздри. Frontale не входит в край орбиты. Переднее небное отверстие расширенно поперечно, бобовидное. Постфенестральные зубные ряды образуют угол в 130º.

Индексы: chl – 3.4; ipv – 2.3; ps − 2.5. Вершины межптеригоидных окон простираются в межхоанальное пространство. Fodina vomeralis не выражена. Помимо птеригоидов и парасфеноида небольшие поля шагрени имеются на небной кости (вдоль латерального края межптеригоидного окна) и эктоптеригоиде; в передней части небной ветви птеригоида шагрень организована в продольные ряды. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида расширена и наклонена под углом 40º к горизонтальной плоскости. Basioccipitale участвует в образовании затылочного мыщелка. Передняя комиссура каналов сенсорной системы не выражена.

Ветви нижней челюсти выпуклые в плане, с относительно маленьким, но сильно удлиненным задним меккелевым отверстием (индекс fmpl – 4.0). Ретроартикулярный отросток слабо развит (индекс pra – около 0.8); дорсальная поверхность отростка скошена лингвально. Депрессорный желобок на лабиальной стороне нижней челюсти отчетливый, относительно узкий. В дорсальном плане foramen chordae tympani располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. На coronoideum зубы отсутствуют; praecoronoideum и intercoronoideum несут по два укрупненных зуба. Поверхность костей короноидной серии ориентирована дорсолингвально. Вентральный контур нижней челюсти позади ангулярного изгиба почти прямолинейный.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, S. rossica Novikov, 2016.

З а м е ч а н и я. Несмотря на разную степень сохранности, основанием для объединения гренландских и российских находок в один род являются такие их общие черты, как форма черепа, слабая прогнутость его основания, сильная поперечная вытянутость тела парасфеноида, значительная расширенность межптеригоидных окон, линейный характер распределения шагрени на небных ветвях птеригоидов и присутствие ее на небных костях. Перечисленные родовые характеристики отмечены на фоне других общих особенностей гренландской и российской форм, принимаемых нами за признаки подсемейственного ранга внутри капитозаврид: строение и положение crista obliqua, укороченность преорбитального отдела, форма рогов таблитчатых костей, положение заднего края supratemporale позади уровня вершины ушной вырезки, сильное развитие полей шагрени на небе, расширенное поперечно костное дно полости среднего уха, наличие продольных посторбитальных валиков на дорсальной поверхности черепной крыши и характер ее скульптуры.

Другие приведенные в родовом диагнозе характеристики выявлены отдельно на гренландском (вхождение лобной кости в край орбиты) и российском материалах (строение нижней челюсти, затылка и неба).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхний подъярус индского яруса Восточной Гренландии и заплавненский горизонт (верхняя подсвита сухореченской свиты) юго-востока (Общий Сырт) Европейской России.

Selenocara rossica Novikov, 2016

Табл. III, фиг. 1, табл. IV, фиг. 1

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981, с. 144 (part.); Новиков в: Ивахненко, 1997, с. 10 (part.); Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 46 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 102 (part.); Damiani, 2001, с. 435 (part.).

Selenocara rossica: Новиков, 2016a, с. 91, рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 5496/6, неполный черепе; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Староалександровка II; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Д и а г н о з. Заглазничная кость укороченная (индекс por – около 0.5). Шов tabulare и squamosum на дорсальной поверхности крыши черепа короткий (его длина менее половины таковой шва tabulare и postparietale), ориентирован продольно. Выросты на затылочных флангах postparietalia хорошо развиты. Sulcus temporalis не выражен.

С р а в н е н и е. В пределах черт, доступных для сравнения, вид отличается от S. gröenlandica (Säve-Söderbergh, 1935) более короткой заглазничной костью, более коротким и продольно ориентированным швом tabulare и squamosum, хорошо развитыми выростами на postparietalia и отсутствием sulcus temporalis.

З а м е ч а н и е. Впервые схожесть этой формы с гренландской была отмечена М.А. Шишкиным, что нашло отражение в его первоначальных определениях находок из местонахождения Заплавное-Сосновое II как Wetlugasaurus cf. gröenlandicus (Блом, 1968).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент левой половины черепа (экз. ПИН, № 2426/1), фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 2426/15), фрагмент правой половины черепа (экз. СОИКМ ВРХ 4008) и левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2426/12) из местонахождения Заплавное-Сосновое II; фрагмент посторбитальной части левой половины черепа (экз. ПИН, № 2426/4) из местонахождения Заплавное-Сосновое III; затылочная часть черепа (экз. ПИН, № 2426/20) из местонахождения Заплавное-Березовое; неполная правая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2426/14) из местонахождения Заплавное I; задняя часть правой половины черепа (экз. СОИКМ ВРХ 4007) из местонахождения Ветляновский II; щечная область правой половины черепа (экз. ПИН, № 4665/9) из местонахождения Бузулукское III; фрагмент правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4522/64) из местонахождения Ветляновский I.

Род Samarabatrachus Novikov, 2016

Wetlugasaurus: Сенников, 1981 (part.) с. 144; Губин, 1987 (part.), с. 97; Новиков, 1990 (part.), с. 87, 1994 (part.), с. 33; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 45; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 100; Damiani, 2001 (part.), с. 433.

Samarabatrachus: Новиков, 2016a, с. 92.

Т и п о в о й в и д – Samarabatrachus bjerringi Novikov, 2016; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Череп относительно высокий, с почти прямыми боковыми краями и сводчатым основанием. Индексы: chl − 3.0; ipv− 2.75; ps – не более 2.0. Контакт nasale и maxillare короткий, не более трети длины ноздри. Frontale входит в край орбиты. Переднее небное отверстие продольно вытянутое, сердцевидное в плане. Постфенестральные зубные ряды сходятся под почти прямым углом. Вершины межптеригоидных окон

располагаются на уровне задних краев хоан. Fodina vomeralis простирается вперед в межхоанальное пространство. Распределение шагрени по площади на небных ветвях птеригоидов и на парасфеноиде равномерное; шагрень на эктоптеригоидах и небных костях отсутствует. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида относительно узкая поперечно, ее поверхность ориентирована под углом 60º к горизонтальной плоскости. Basioccipitale не участвует в образовании затылочного мыщелка. Flexura lacrimalis коленообразная. Commissura anterior хорошо выражена.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от Selenocara более высоким черепом, очертанием его боковых краев, большей прогнутостью неба в основании, более коротким швом между nasalia и maxillaria, вхождением лобной кости в край орбиты, формой переднего небного отверстия, очертанием межхоанального зубного ряда, менее удлиненными хоанами, более вытянутыми межптеригоидными окнами и более задним положением их вершин, наличием fodina vomeralis, равномерным по площади распределением шагрени на небных ветвях птеригоидов и отсутствием ее на небных костях и эктоптеригоидах, более узкой и круто ориентированной депрессорной частью восходящей пластины птеригоида, менее вытянутым поперечно телом парасфеноида, строением затылочного мыщелка, а также наличием передней комиссуры каналов сенсорной системы.

Samarabatrachus bjerringi Novikov, 2016

Табл.V, фиг. 1

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981 (part.), с. 144; Новиков в: Ивахненко, 1997 (part.), с. 10; Shishkin et al., 2000 (part.), с. 46; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 102; Damiani, 2001(part.), с. 435.

Samarabatrachus bjerringi: Новиков, 2016a, с. 93, рис. 2

Г о л о т и п – ПИН, № 2426/16, череп; Самарская обл., Борский р н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, передний конец морды (экз. ПИН, № 2426/2) из типового местонахождения; фрагмент правой половины черепа (экз. ПИН, № 4522/1), передний конец морды (экз. ПИН, № 4522/51) и левая половина черепа (экз. ПИН, № 4522/63) из местонахождения Ветляновский I.

Подсемейство Parotosuchinae Schoch et Werneburg, 1998

(nom. trans. ex Parotosuchidae Schoch et Werneburg, 1998)

Т и п о в о й р о д – Parotosuchus Otschev et Shishkin, 1968.

Д и а г н о з. Череп средних и крупных (до 60 см длиной) размеров, параболических очертаний. Индексы: pro – 0.70-0.78; ipv – 2.6-3.4. Frontale входит в край орбиты. Переднее небное отверстие поперечно овальное, с направленным назад срединным выступом предчелюстных костей. Постфенестральные зубные ряды образуют прямой поперечный

или слабо дугообразно изогнутый ряд. Вершины межптеригоидных окон располагаются позади уровня задних краев хоан. Fodina vomeralis распространяется далеко вперед до уровня хоан. Парахоанальные зубные ряды непрерывные. В зубных рядах на palatinum не менее 14 (включая клыки), а на ectopterygoideum – не менее 30 (одинаковых по размеру) зубов. Шагрень на небе отсутствует. Crista obliqua круто ориентирована в затылочном плане, с заостренным верхним краем. Тело парасфеноида трапециевидное. Crista tympanica плохо выражена. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида выпуклая. Костное дно полости среднего уха слабо удлинено продольно. Crista falciformis на латеральном крае депрессорной части затылочных флангов squamosum и quadratojugale хорошо развита. Basioccipitale окостеневает слабо. Желобки сенсорных органов отчетливые. Flexura lacrimalis Z-образная. Скульптура дорсальной поверхности крыши черепа и нижней челюсти ямчато-бороздчатая, с гладкими разделяющими гребнями.

Р о д о в о й с о с т а в. Кроме типового рода, Eryosuchus Otschev, 1966 и Poryolosuchus Novikov et Shishkin, gen. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от других подсемейств отсутствием шагрени на небной поверхности черепа, большим количеством зубов на небных и наружных крыловидных костях и одинаковым их размером на последних. Дополнительно отличается от Wetlugasaurinae вхождением frontale в край орбиты и наличием в норме fodina vomeralis, от Selenocarinae – более развитым преорбитальным отделом (и, соответственно, более удлиненными межптеригоидными окнами), более каудальным положением вершин межптеригоидных окон, заостренной и высоко расположенной crista obliqua, трапециевидной формой тела парасфеноида, отсутствием продольной депрессии на quadratojugale, менее выраженной границей между тимпанальной и депрессорной поверхностями затылка, наличием crista falciformis на латеральном крае депрессорной поверхности, слабым окостенением basioccipitale, более отчетливыми желобками сенсорных органов и характером покровной скульптуры черепа.

З а м е ч а н и е. Среди паротозухин нижняя челюсть известна только у некоторых видов Parotosuchus и Eryosuchus. Во всех этих случаях она характеризуется: 1) хорошо развитым медиальным отростком supraangulare, 2) дополнительным рядом зубов позади симфизеальных клыков и 3) отсутствием зубов на всех костях короноидной серии. По признакам (1) и (2) указанные два рода паротозухин отличаются от ветлугазаврин Wetlugasaurus и Vladlenosaurus, а также селенокарина Selenocara, а по признаку (3) – от Wetlugasaurus и Selenocara.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхи нижнего триаса Европы и Северной Америки, нижняя часть среднего триаса Южного Приуралья.

Род Parotosuchus Otschev et Shishkin, 1968

Capitosaurus: Meyer, 1858, с. 221.

Parotosaurus: Jackel, 1922, с.1; Шишкин, 1964, с. 95; Конжукова, 1965, с. 97; Очев, 1966, с. 127; 1972; с. 38; Welles, Cosgriff, 1965 (part.), с. 46.

Parotosuchus: Очев, Шишкин в: Каландадзе и др., 1968, с. 78; Шишкин в: Лозовский, Шишкин, 1974, с. 170; Новиков, 1986, с. 130, 1994, с.37; Шишкин 1995, с. 62; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 46; Schoch, Milner, 2000 (part.), с. 139; Damiani, 2001 (part.), с. 414; Shishkin, Sulej, 2009, с. 34.

Archotosaurus: Paton, 1976, с. 415.

Т и п о в о й в и д – Capitosaurus nasutus Meyer, 1858; нижний триас, средний пестрый песчаник Центральной Европы.

Д и а г н о з. Индексы: pro – 0.74-0.78; chl – не менее 4.0; ipv – 2.6-3.4; ps – 1.4-1.7; pra − 1.4-1.8. Орбиты относительно маленькие. Межорбитальная впадина глубокая. Затылочные мыщелки располагаются впереди челюстных. Ушные вырезки широко открыты сзади. Рога таблитчатых костей сужены на концах. Шов supratemporale и tabulare располагается на уровне вершины ушной вырезки. Межхоанальный зубной ряд прямой, скобообразный или слабо дугообразно изогнутый.Crista terminalis таблитчатой кости обычно высокая.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, включает P. helgolandicus (Schroeder, 1913) из среднего пестрого песчаника Центральной Европы, а также P. orenburgensis (Konzhukova, 1965), P. orientalis (Otschev, 1966), P. panteleevi (Otschev, 1966), P. komiensis Novikov, 1986 из яренского надгоризонта Европейской России и Южного Приуралья, P. sequester Shishkin, 1974 из верхнеоленекского подъяруса Прикаспия и P. speleus Shishkin et Sulej, 2009 из позднеоленекских карстовых заполнений Польши.

С р а в н е н и е. Отличается от Eryosuchus более вытянутым преорбитальным отделом, меньшими размерами орбит, большей прогнутостью крыши черепа между орбитами, более передним положением затылочных мыщелков относительно челюстных, широко открытыми ушными вырезками, отсутствием латерального расширения на концах рогов таблитчатых костей, высокой crista terminalis, более узкими хоанами, более короткими птериго-парасфеноидными швами, более расширенным телом парасфеноида, сильно выраженным ангулярным изгибом нижней челюсти и менее удлиненным ее ретроартикулярным отростком.

З а м е ч а н и я. Принадлежность к Parotosuchus формы из формации Вюры (Wióry) Польши, описанной как новый вид P. ptaszynskii (Sulej, Niedzwiedzki, 2013), по нашему мнению, далеко не очевидна из-за невозможности установления у этой формы практически ни одного из апоморфных признаков рода вследствие сохранности оригинального материала. Даже в случае согласия с таким родовым определением достоверность некоторых признаков, указанных для этой формы в качестве видовых (например, более вертикальное положение torus arcuatus, треугольная форма ретроартикулярного отростка, реконструированная форма черепа и межптеригоидных окон и др.), по этой же причине (характер сохранности) опять-таки вызывает сомнение. Единственной особенностью, отличающей польскую форму от видов Parotosuchus с хорошо известным строением задней части нижней челюсти (P. orenburgensis, P. komiensis и P. panteleevi), является необычно короткий ретроартикулярный отросток.

Ревизия материала по Parotosuchus из верхнеоленекского подъяруса г. Б. Богдо (мозговая коробка (экз. ПИН, № 2246/1) и фрагмент черепа (экз. ПИН, № 2246/23)) показала отсутствие у этих образцов каких-либо диагностических особенностей, позволяющих говорить об их видовой обособленности. Поэтому выделение богдинского Parotosuchus в самостоятельный вид P. bogdoanus (см. Очев 1966, 1972) так же представляется не оправданным.

Мнение о принадлежности к рассматриваемому роду форм из среднего триаса Замбии и Индии (см. Chernin, Cosgriff, 1975; Mukherjee, Sengupta, 1998; Schoch, Milner, 2002) нами вслед за М.А. Шишкиным и Т. Сулеем (Shishkin, Sulej, 2009; Sulej, Niedzwiedzki, 2013) не поддерживается.

Неописанный и, по-видимому, новый вид Parotosuchus известен из формации Мэнкопи Северной Америки (Schoch, Milner, 2000; личные наблюдения).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхнеоленекский подъярус и его аналоги; Центральная и Восточная Европа, Южное Приуралье, Прикаспий и Северная Америка.

Parotosuchus orenburgensis (Konzhukova, 1965)

Рис. 4; табл., VI, фиг.1; табл. VII, фиг.1

Parotosaurus orenburgensis: Конжукова, 1965, с. 98, рис. 1-5; Очев, 1966, с. 129.

Parotosuchus orenburgensis: Шишкин, 1995, с. 62, рис. 25 а, б; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 15, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 46, рис. 3, 7; Schoch, Milner, 2000, с. 139, рис. 93; Damiani, 2001, с. 420, рис. 24.

Г о л о т и п – ПИН, № 951/42, череп с нижнй челюстью; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпная; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, верхняя подсвита петропавловской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: pro – 0.74; or – около 1.4; ipv – 2.6; ps – 1.7; pra – около 1.6. Ноздри удлиненные (отношение их длины к максимальной ширине составляет около 2.5). Frontale составляет 1/8 длины края орбиты. Антеролатеральный выступ postorbitale хорошо развит. Рога таблитчатых костей прямые, расширенные (их ширина значительно превосходит таковую ушных вырезок), уплощенные, с округлыми вершинами и высокой crista terminalis. Fodina vomeralis распространяется вперед до уровня задних краев хоан. Постфенестральные зубы образуют прямой поперечный межхоанальный ряд, который отделен от парахоанальных зубных рядов значительным промежутком и образует с ними тупой угол. Шов между сошником и небной костью относительно длинный (вершина межптеригоидного окна располагается на уровне заднего края второго палатинного клыка). Небные ветви птеригоидов расширенные (их ширина в основании в 1.5 раза превышает длину птериго-парасфеноидного шва). Затылочные мыщелки сближены. Скульптура дорсальной поверхности черепной крыши преимущественно мелкоячеистая. Sulcus temporalis присутствует.

Ретроартикулярный отросток нижней челюсти относительно широкий (его длина в полтора раза превосходит ширину), прямоугольный в плане; crista muscularis и c. medialis на его дорсальной поверхности сильно дивергируют. Angulare распространяется каудально в область ретроартикулярного отростка приблизительно до уровня середины

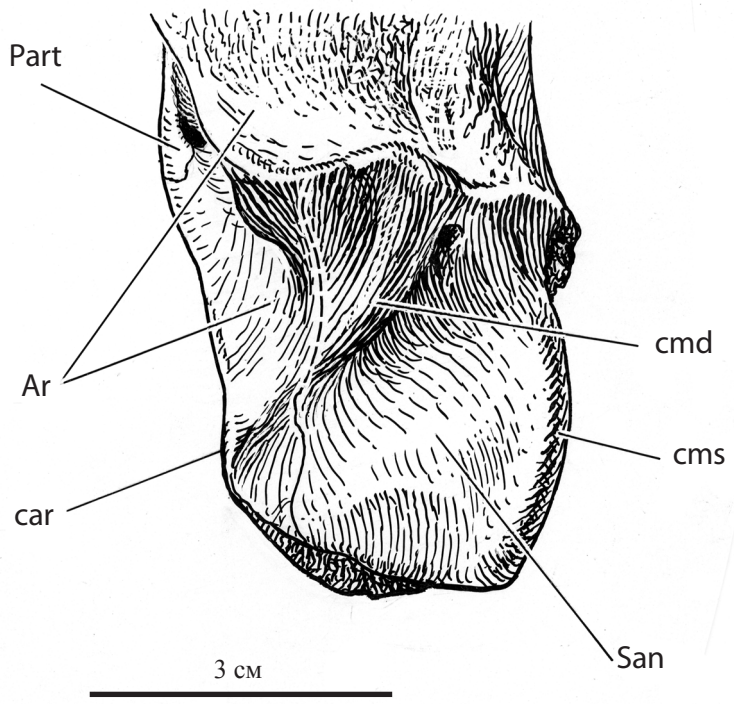


Рис. 4. Parotosuchus orenburgensis (Konzhukova, 1965); экз. ПИН, № 951/42, ретроартикулярный отросток правой ветви нижней челюсти сверху; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпная; нижний триас, гамский горизонт, верхняя подсвита петропавловской свиты (Новиков, Шишкин, 1992).

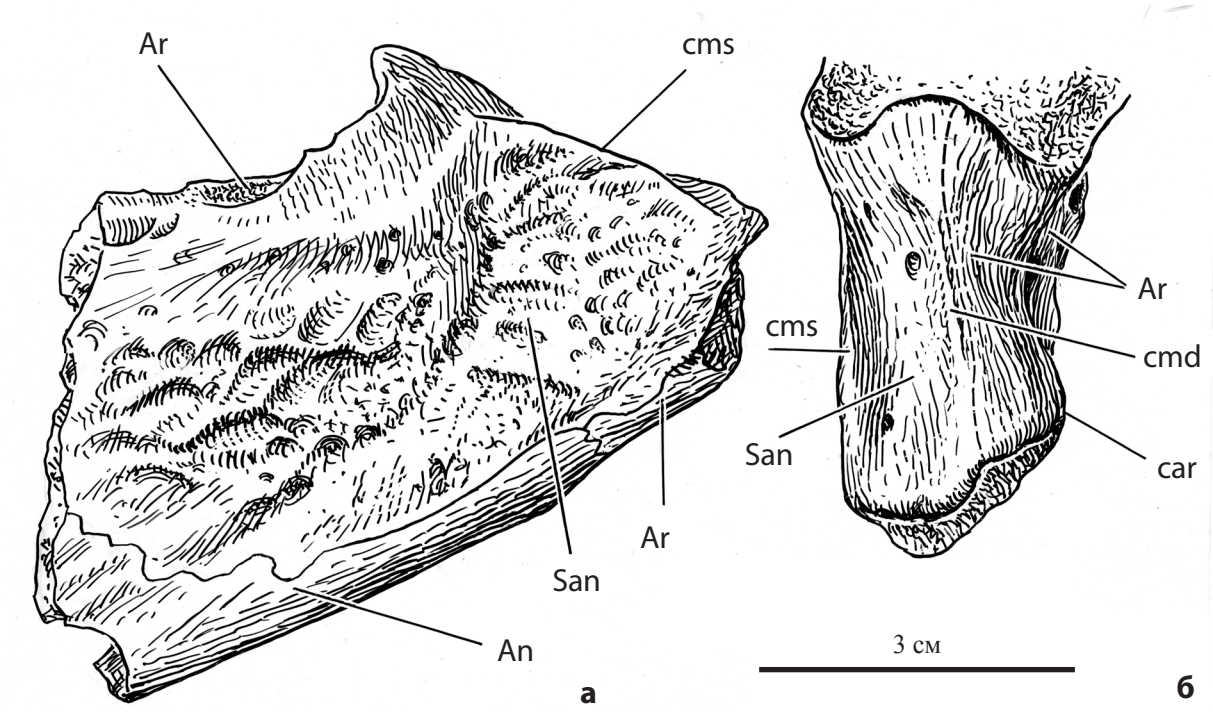


Рис. 5. Parotosuchus komiensis Novikov, 1986; экз. ПИН, № 3361/103, задний отдел левой ветви нижней челюсти: а – сбоку, б – сверху; Республика Коми, Усть-Вымьский р-н, местонахождение Жешарт; нижний триас, гамский горизонт, гамская свита (Новиков, 1994).

его длины. Ангулярный изгиб сильный. Короноидный отросток хорошо развит.

С р а в н е н и е. Отличается от P. nasutus и P. helgolandicus более каудальным положением вершин межптеригоидных окон (и, соответственно более длинным швом между небной костью и сошником, а также менее вытянутой формой межптеригоидных окон), а от P. nasutus и P. sequester – прямыми рогами таблитчатых костей. Дополнительными отличиями от P. nasutus являются: меньшее вхождение frontale в край орбиты, сильно расширенные и прямые рога tabularia, более широкие небные ветви птеригоидов и сближенные затылочные мыщелки, от P. helgolandicus − менее удлиненные орбиты, форма и уплощенность рогов tabularia и четкая обособленность постфенестрального зубного ряда от парахоанальных, а от P. sequester – менее удлиненная форма черепа и более развитый антеролатеральный выступ postorbitale. От P. speleus отличается формой межхоанального зубного ряда, его резкой обособленностью от парахоанальных зубных рядов и положением относительно них.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, верхи петропавловской свиты; Общий Сырт и Южное Приуралье.

З а м е ч а н и е. В.Г. Очевым (1972) к рассматриваемому виду были отнесены остатки темноспондильных амфибий из местонахождения Донгуз IX. В результате переизучения этого материала нами было установлено, что один из образцов (экз. ПИН № 4187/8 (= СГУ № 104/3235)) на самом деле принадлежит трематозавриду (скорее всего Trematosaurus), а среди остальных только пять фрагментов черепа и нижней челюсти могут быть с уверенностью отнесены к Parotosuchus, причем два из них обнаруживают большое сходство с P. komiensis (см. ниже).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, скапулокоракоид (экз. ПИН, № 951/66) и плечо (экз. ПИН, № 951/67) из типового местонахождения.

Parotosuchus orientalis (Otschev, 1966)

Табл. VIII, фиг. 1

Parotosaurus orientalis: Очев, 1966, с. 129; 1972, с. 62, рис. 10-15, табл. VIII-XI.
Parotosuchus orientalis: Шишкин, 1995, с. 63, рис. 25 в; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 16, рис. 3; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 47; Schoch, Milner, 2000, с. 139; Damiani, 2001, с. 420.

Г о л о т и п – ПИН, № 4172/1, неполный череп; Оренбургская обл., Беляевский р-н, местонахождение Кзыл-Сай III; нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: or – 1.1; ps – 1.5. Лобные кости составляет около 1/5 длины их края. Антеролатеральный выступ postorbitale хорошо развит. Рога таблитчатых костей относительно узкие (их ширина значительно уступает таковой ушной вырезки) заострены и отогнуты вентромедиально; их дорсальная поверхность сильно выпуклая, а crista terminalis высокая. Небные ветви птеригоидов относительно узкие (их ширина в основании меньше длины птериго-парасфеноидного шва). Затылочные мыщелки сближены. Sulcus temporalis слабо выражен. Скульптура дорсальной поверхности черепной крыши преимущественно мелкоячеистая.

С р а в н е н и е. Отличается от P. nasutus, P. orenburgensis, P. sequester и P. helgolandicus округлыми орбитами, от первых трех видов также формой и сильной дорсальной выпуклостью рогов таблитчатых костей, а от P. helgolandicus и P. orenburgensis – менее расширенным телом парасфеноида. Дополнительными отличиями от P. nasutus являются меньшая степень вхождения frontale в край орбиты, отсутствие fissura paraquadrata и сближенность затылочных мыщелков, от P. helgolandicus – более узкие рога таблитчатых костей и небные ветви птеригоидов, от P. sequester – более развитый антеролатеральный выступ postorbitale, а от P. orenburgensis – большая степень вхождения frontale в край орбиты.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты; Южное Приуралье.

М а т е р и а л. Голотип.

Parotosuchus panteleevi (Otschev, 1966)

Табл. IX, фиг. 1; табл. X, фиг. 1

Parotosaurus panteleevi: Очев, 1966, с. 130; 1972, с. 95, рис. 16, 17, табл. XII-XV.

Parotosuchus panteleevi: Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 47.

Parotosuchus sp. indet.: Damiani, 2001, с. 422.

Г о л о т и п – ПИН, № 4173/54, таблитчатая кость; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, липовская свита.

Д и а г н о з. Индекс pro – 0.78; or – 1.3; ps – 1.4; ipv – 3.0; pra – 1.8. Ноздри овальные (их длина в два раза превышает максимальную ширину). Лобные кости составляют около 1/10 длины их краев. Антеролатеральный выступ postorbitale развит умеренно. Рога таблитчатых костей слабо отогнуты медиально, относительно узкие (их ширина меньше таковой ушных вырезок), уплощенные; crista terminalis низкая. Fodina vomeralis распространяется вперед до уровня переднего края хоан. Межхоанальный зубной ряд скобообразный и отделен от парахоанальных небольшим промежутком. Шов между сошником и небной костью относительно короткий (вершина межптеригоидного окна располагается на уровне заднего края первого палатинного клыка). Небные ветви птеригоидов относительно узкие (их ширина в основании меньше длины птериго-парасфеноидного шва). Затылочные мыщелки сближены. Скульптура дорсальной поверхности черепной крыши в виде крупных, местами радиально вытянутых ячей и широких борозд. Sulcus temporalis слабо выражен.

Ретроартикулярный отросток нижней челюсти относительно широкий (его длина в полтора раза превосходит ширину); crista muscularis и c. medialis низкие и слабо дивергируют каудально. Angulare распространяется каудально до уровня ретроартикулярного отростка. Ангулярный изгиб относительно слабый. Короноидный отросток плохо развит.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов рода низкой crista terminalis таблитчатой кости (не известно для P. speleus и P. sequester). Дополнительными

отличиями от P. helgolandicus, P. nasutus, P. orenburgensis и P. orientalis является слабое развитие антеролатерального выступа postorbitale и характер скульптуры крыши черепа, от P. helgolandicus и P. orientalis − форма рогов таблитчатых костей и их уплощенность, от P. helgolandicus и P. orenburgensis – более вытянутое продольно тело парасфеноида и более узкие рога tabularia, а от P. orenburgensis и P. nasutus - тенденция к соединению постфенестральных и парахоанальных зубных рядов. От P. orenburgensis также отличается более короткими ноздрями, более вытянутым преорбитальным отделом черепа, более передними положением вершины межптеригоидных окон (и, соответственно, более коротким швом между palanum и vomer, а также более вытянутой формой межптеригоидных окон), более передним распространением fodina vomeralis, более вытянутым ретроартикулярным отростком, слабой дивергенцией crista muscularis и c. medialis на его дорсальной поверхности, более каудальным распространением angulare, меньшим ангулярным изгибом и слабым развитием короноидного отростка. Дополнительно отличается от плохо известного P. sequester отсутствием латерального изгиба рогов tabularia и менее удлиненным черепом, а от описанного по изолированным костям ювенильных форм P. speleus − формой межхоанального зубного ряда.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, липовская свита; бассейн р. Дон.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, череп (экз. ПИН, № 1043/1581), левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 1043/1582), три фрагмента посторбитальной части черепа (экз. ПИН, №№ 1043/689, 690, 789), фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 1043/994), два фрагмента переднего конца морды (экз. ПИН, №№ 1043/777, 982), семь фрагментов черепа (экз. ПИН, №№ 1043/817; 4173/1,18-21, 23), 37 tabularia (экз. ПИН, №№ 4173/22, 24, 93, 96, 99-102, 106-113, 115-120;1043/691, 693-695, 798, 800-803, 805, 917, 1190, 1256, 1407, 1408, 1410); два praemaxillaria (экз. ПИН, №№ 1043/43, 1550), девять неполных сошников (экз. ПИН, № №1043/780, 816, 1186, 1280, 1551; 4173/42-44, 65), восемь неполных птеригоидов (экз. ПИН, №№ 4173/34-38; 1043/818, 981, 1189), одно postorbitale (№ 1043/703), два postparietalia (экз. ПИН, №№ 4173/4, 5), один фрагмент squamosum (экз. ПИН, № 4173/3), семь exoccipitalia (экз. ПИН, №№ 4173/10-16), левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 1043/41), шесть фрагментов supraangularia (экз. ПИН, №№ 4173/67, 75-77, 79, 80), фрагмент praearticulare (экз. ПИН, № 4173/85), семь фрагментов нижних челюстей (экз. ПИН, №№ 4173/70-72, 74, 125, 1043/1191, 1576), фрагмент dentale (экз. ПИН, № 4173/73) из типового местонахождения.

Parotosuchus komiensis Novikov, 1986

Рис. 5; табл. VIII, фиг. 2

Parotosuchus komiensis: Новиков, 1986, с. 130, рис. 1; 1994, с. 37, рис. 3; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 16, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 47; Damiani, 2001, с. 419.

Г о л о т и п − ПИН, № 3361/18, фрагмент правой половины черепной крыши; Республика Коми, Усть-Вымьский р-н, местонахождение Жешарт; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, гамская свита.

Д и а г н о з. Индексы: or – 1.4; pra – около 1.8. Frontalia составляют около 1/8 длины их окружностей орбит. Антеролатеральный выступ postorbitale слабо развит. Рога tabularia слабо отогнуты вентромедиально, уплощены дорсально и закруглены на концах; crista terminalis высокая. Межхоанальный зубной ряд скобообразный, отделен от парахоанальных рядов незначительным промежутком. Шов между небной костью и сошником относительно короткий (межптеригоидные ямы распространяются вперед дальше уровня первого палатинного клыка). Sulcus temporalis отсутствует. Скульптура дорсальной поверхности черепа состоит преимущественно мелкоячеистая.

Ретроартикулярный отросток нижней челюсти относительно узкий (его длина почти в два раза превосходит ширину), слегка расширяется назад; каудальная дивергенция crista muscularis и c. medialis на его дорсальной поверхности слабая. Angulare распространяется каудально в область ретроартикулярного отростка приблизительно до середины его длины. Короноидный отросток высокий.

С р а в н е н и е. Отличается от P. helgolandicus, P. nasutus, P. orenburgensis и P. orientalis слабым развитием антеролатерального выступа postorbitale. Кроме того, от P. helgolandicus и P. orientalis отличается формой и дорсальной уплощенностью рогов tabularia, от P. nasutus, P. orenburgensis и P. orientalis − отсутствием sulcus temporalis, от P. nasutus и P. orenburgensis – тенденцией к соединению парахоанальных и постфенестрального зубных рядов, а от P. nasutus и P. sequester – отсутствием латерального изгиба рогов tabularia. Дополнительными отличиями от P. orenburgensis являются большая удлиненность ретроартикулярного отростка и слабая дивергенция crista muscularis и c. medialis на его дорсальной поверхности, а от P. orientalis – меньшее вхождение лобной кости в край орбиты. От P. panteleevi сравниваемый вид отличается более сильно развитой crista terminalis таблитчатой кости, характером скульптуры дорсальной поверхности черепа, меньшей степенью каудального распространения angulare и развитым короноидным отростком, от P. sequester – формой рогов tabularia, а от P. speleus − формой межхоанального зубного ряда.

З а м е ч а н и я. По степени удлинения ретроартикулярного отростка, некоторым особенностям его дорсальной поверхности (слабое расширение назад, слабая каудальная дивергенция crista muscularis и c. medialis) к описываемому виду очень близки фрагменты задних отделов нижних челюстей Parotosuchus из местонахождений Хей-Яга II (экз. ПИН, № 4370/16) и Донгуз IX (экз. ПИН, № 2649/4). Из последнего местонахождения еще два фрагмента, первоначально отнесенные к Parotosuchus orenburgensis (Очев, 1972), по строению рогов таблитчатых костей (экз. ПИН, № 4187/30 (=СГУ № 104/3253)) и форме постфенестрального зубного ряда (экз. ПИН, № 4187/2 (=СГУ № 104/3269)) очень схожи с P. komiensis. Однако характер сохранности всех указанных образцов не позволяет с уверенностью отнести их к P. komiensis.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт; северо-восток Европейской части России и, возможно, Южное Приуралье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, три tabularia (ПИН, №№ 3361/19, 20, 165), фрагмент jugale (ПИН, № 3361/21), фрагмент frontale (ПИН, № 3361/22), левое postorbitale (ПИН,

№ 3361/30), фрагмент правого palatinum (ПИН, № 3361/151), фрагмент нариальной области левой половины черепа (ПИН, № 3361/44) и пять фрагментов ветвей нижней челюсти (ПИН, №№ 3361/50, 52, 103, 154, 156) из типового местонахождения; задний отдел правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 1584/21) из местонахождения Яренга; задний отдел левой ветви нижней челюсти (ПИН, № 3361/166) из местонахождения Гам; задняя половина левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4383/2) из местонахождения Межог I.

Род Poryolosuchus Novikov et Shishkin, gen. nov.

Н а з в а н и е р о д а от ручья Пор-Йоль и suchos греч. – крокодил.

Т и п о в о й в и д – Poryolosuchus longicornis sp. nov.; нижний триас, (?) слудкинский горизонт, (?) слудкинская свита; бассейн р. Лузы.

Д и а г н о з. Череп средней длины (до 25 см). Индексы: or – 1.3; t – 0.27; chl – не более 3.0; ipv – около 2.5; ps – 2.0. Орбиты относительно маленькие. Межорбитальная впадина глубокая. Затылочные мыщелки располагаются впереди челюстных. Ушные вырезки широко открыты сзади. Рога таблитчатых костей узкие, длинные, далеко оттянуты назад за уровень челюстных мыщелков, с выпуклой дорсальной поверхностью и отогнутыми вентромедиально и тупо заостренными концами; латеральная часть скульптированной поверхности рога ориентирована вертикально; crista terminalis высокая. Задний край supratemporale располагается позади уровня вершины ушной вырезки. На дорсальной поверхности черепной крыши хорошо развиты пре- и посторбитальные продольные валики; поверхность крыши черепа неровная, бугристая. Скульптура дорсальной поверхности крыши черепа грубая, преимущественно мелкоячеистая.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от других родов подсемейства наличием валиков и бугров на дорсальной поверхности крыши черепа, грубым характером ее скульптуры, а также более каудальным положением заднего края supratemporale, более расширенным телом парасфеноида (и, соответственно, более короткими птеригопарасфеноидными швами), сильно удлиненными рогами tabularia и, вероятно, меньшими размерами. От Parotosuchus также отличается более широкими хоанами, а от Eryosuchus – формой рогов tabularia (и, соответственно, более открытыми сзади ушными вырезками), относительно меньшими размерами орбит, большей прогнутостью крыши черепа между орбитами и более передним положением затылочных мыщелков относительно челюстных.

Poryolosuchus longicornis Novikov et Shishkin, sp. nov.

Табл. XI, фиг.1

Н а з в а н и е вида от longicornis лат. – длиннорогий.

Г о л о т и п – ПИН, № 4123/13, задняя половина черепа; Республика Коми, бассейн р. Лузы, местонахождение Пор-Йоль; нижний триас, (?) слудкинский горизонт, (?) слудкинская свита.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, (?) слудкинский горизонт, (?) слудкинская свита; северо-восток Европейской части России, бассейн р. Лузы.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, левое nasale (экз. ПИН, № 4123/14), фрагмент левой половины преорбитальной части черепа (экз. ПИН, № 4123/17), фрагмент задней половины черепа (экз. ПИН, № 4123/15) из типового местонахождения.

Семейство Lydekkerinidae Watson, 1919

Род Luzocephalus Shishkin, 1980

Lyrocephalus: Säve-Söderbergh, 1935, с. 150, 164, 170, 177; Lehman, 1966, с. 15.

“Lyrocephalus”: Шишкин, 1964, с. 103, 109.

Luzocephalus: Шишкин, 1980, с. 105; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10; Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996, с. 1656; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 45; Milner, Schoch, 2000, с. 78.

Aquiloniferus: Bjerring, 1999, с. 7.

Т и п о в о й в и д – Luzocephalus blomi Shishkin, 1980; нижний триас, вохминский горизонт, вохминская свита; бассейн р. Лузы.

Д и а г н о з см. Шишкин, 1980; Shishkin et al., 1996.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, L. kochi (Säve-Söderbergh, 1935) из нижнего триаса (нижнеиндский подъярус) Восточной Гренландии.

С р а в н е н и е см. (Шишкин, 1980; Hewison, 2007).

З а м е ч а н и я. Первоначально из индского яруса Восточной Гренландии было описано три вида рода Lyrocephalus − L. kochi, L. johannsoni и L. rapax (Säve-Söderbergh, 1935). Позднее М.А. Шишкиным эти формы были включены в состав нового рода Luzocephalus (вместе с типовым видом Luzocephalus blomi) при выделении нового монотипичного семейства Luzocephalidae (Шишкин, 1980). В дальнейшем большинством исследователей род Luzocephalus был отнесен к лидеккеринидам (Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000; Milner, Schoch, 2000; Jeannot, Damiani, Rubidge, 2006), причем в его составе выделялось либо два (L. blomi и L. kochi: Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996; Jeannot, Damiani, Rubidge, 2006), либо три (L. blomi, L. kochi, L. johannsoni: Milner, Schoch, 2000) вида. Альтернативная точка зрения на систематическое положение гренландских форм была высказана Г. Бьеррингом (Bjerring, 1999), который выделил на их основе новый монотипичный род Aquiloniferus (с видом A. kochi), отрицая принадлежность его к лидеккеринидам. Последнее мнение было поддержано Р. Хевисоном (Hewison, 2007).

Вероятно, к лидеккеринидам относятся также фрагмент правого птеригоида (экз. ПИН, № 2891/4: Luzocephalus (?) sp.) из местонахождения Канаки и фрагмент нижней челюсти (экз. ПИН, № 4507/ 12: Lydekkerinidae (?) gen. indet.) из местонахождения Волчий II.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, нижнеиндский подъярус Восточной Гренландии и вохминский горизонт Вятско-Камской впадины (бассейны рек Лузы и, возможно, Вятки).

Luzocephalus blomi Shishkin, 1980

Рис. 6

Luzocephalus blomi: Шишкин, 1980, с. 106, рис. 1, 2; Новиков в: Ивахненко и др.,

1997, с. 10, табл. 13, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 45, рис. 3.5; Milner, Schoch, 2000, с. 78, рис. 58; Hewison, 2007, с. 56, рис. 46.

Г о л о т и п – ПИН, № 3784/1, неполный череп; Кировская обл., Лузский р-н, местонахождение Луза; нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт.

Д и а г н о з. Длина крыши черепа по осевой линии 17.2 см. Индексы: po – 2.0; pro – 0.59. Носовые отверстия относительно широкие (их длина в полтора раза превышает ширину). Параквадратное отверстие располагается в центре затылочного фланга quadratojugale.Передняя комиссура прямая. Инфраорбитальный желобок на lacrimale образует хорошо выраженную дугу. Скуловой желобок в своем заднем отделе слабо дугообразно изогнут, располагается на squamosum вдоль шва с quadratojugale.

С р а в н е н и е. Отличается от гренландского вида более крупными размерами, более удлиненными преорбитальным и орбитопинеальным отделами черепной крыши, более широкими ноздрями, более латеральным расположением параквадратного отверстия, прямолинейным очертанием передней сенсорной комиссуры, более отчетливым лакримальным изгибом инфраорбитального желобка и более пологим изгибом скулового желобка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, вохминская свита; Кировская обл., бассейн р. Лузы.

М а т е р и а л. Голотип.

Надсемейство Trematosauroidea Watson, 1919

Семейство Benthosuchidae Efremov, 1937

Т и п о в о й р о д – Benthosuchus Efremov, 1937.

Д и а г н о з. Череп средних и крупных (до 40 см) размеров, низкий в затылке, с прямыми или слегка выпуклыми боковыми краями и слабым или умеренным пренариальным удлинением (индекс prn – 0.3-0.6). Имеется зачаточная посторбитальная зона роста (индекс po – 1.75-2.0). Орбиты относительно сближены и расположены в задней половине черепа. Межорбитальная впадина хорошо выражена. Ушные вырезки с почти параллельными боковыми краями и широко округлыми вершинами. “Рога” таблитчатых костей развиты умеренно. Челюстные мыщелки располагаются несколько позади затылочных. Затылок почти вертикальный. Антеролатеральный выступ заглазничной кости хорошо развит. Перегородка в переднем небном отверстии, как правило, неполная. Постфенестральные зубные ряды длинные. Хоаны овальные, умеренно вытянутые (индекс chl – 2.0-3.0), приближены к уровню вершин относительно широких межптеригоидных окон (индекс ipv – 2.7-4.0). Небные кости контактируют с птеригоидами. Клыки на ectopterygoideum слабо развиты. Шагрень на небных ветвях птеригоидов и парасфеноиде, как правило, сильно развита; на небных ветвях и теле птеригоида латерально от шагреневых полей – ямчато-бороздчатая скульптура. Передняя часть восходящей пластины птеригоида плавно изгибается медиально, образуя lamina praeotica, ограничивающую спереди относительно широкую ушную полость. Lamina anterior pterygoidei слабо развита, с глубокой и широкой дорсальной вырезкой, не отделяет основание эпиптеригоида от базисфеноида; crista posterior на квадратной ветви

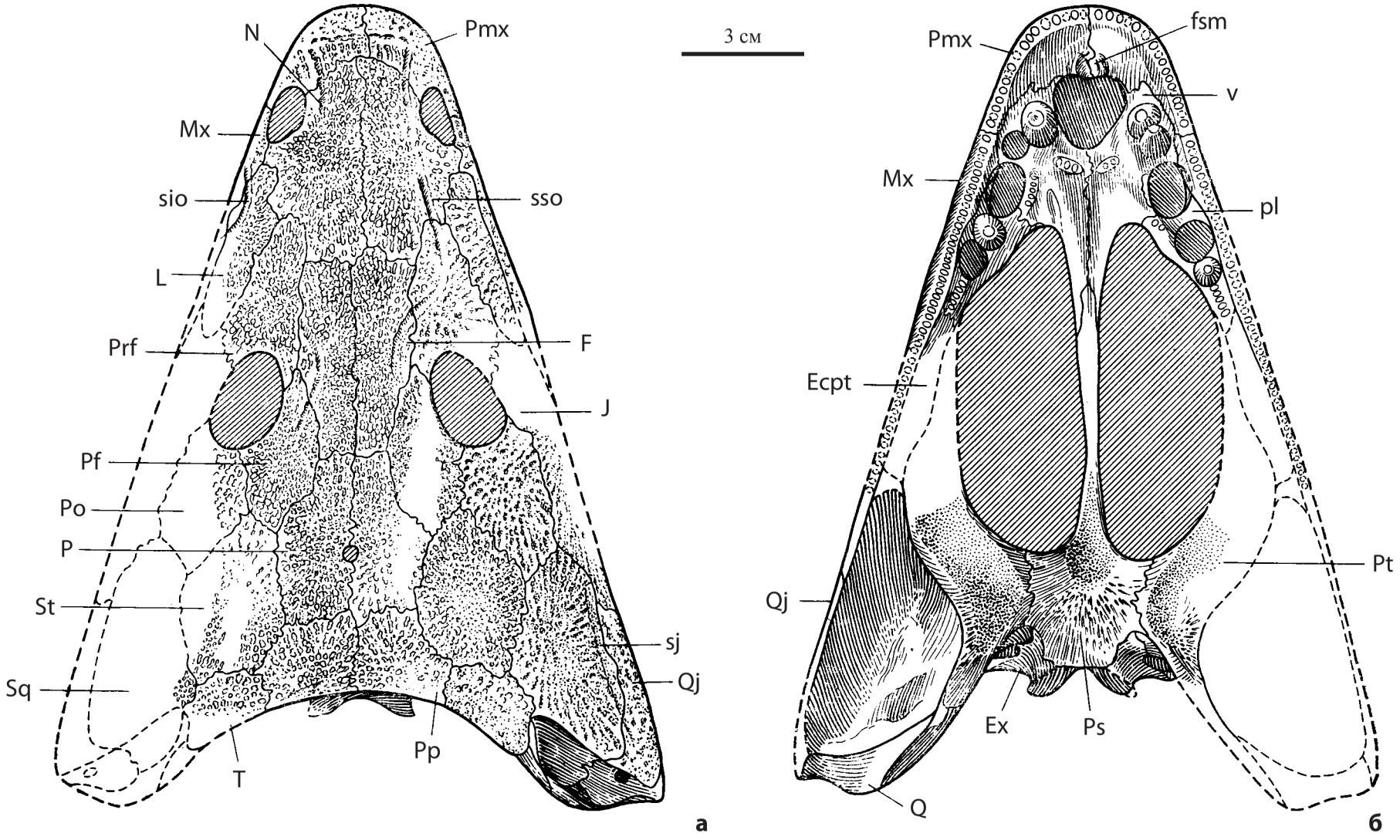


Рис. 6. Luzocephalus blomi Shishkin, 1980; голотип ПИН, № 3784/1, неполный череп: а – сверху, б – снизу; Кировская обл., Лузский р-н, местонахождение Луза; нижний триас, вохминский горизонт, вохминская свита (Шишкин, 1980).

птеригоида не выражена. Костное дно полости среднего уха имеет незначительную длину (менее половины длины птеригопарасфеноидного шва). Тело парасфеноида поперечно вытянуто, трапециевидных или прямоугольных очертаний; его мускульные гребни и lamina posterior хорошо развиты, а мечевидный отросток относительно широкий. Видиев канал не врастал в тело парасфеноида. Exoccipitale с хорошо развитым и отогнутым латерально нижнеушным отростком, значительно выступает позади тела парасфеноида. Слезная кость удалена от глазницы на расстояние более трети своей длины. Система сенсорных желобков развита в различной степени; слезная и скуловая флексура подглазничного желобка отчетливые; супраорбитальный желобок пересекает lacrimale, а скуловой желобок, как правило, располагается вдоль шва squamosum и quadratojugale. Скульптура крыши черепа ячеистая и (в зонах интенсивного роста у бентозухин) гребнисто-бороздчатая. Зубы сильно продольно сжаты; на praemaxillare и maxillare они приблизительно одного размера.

Нижняя челюсть с хорошо выраженным ангулярным изгибом, маленьким и слегка удлиненным задним меккелевым отверстием и относительно слабо удлиненными ретроартикулярным отростком (индекс pra – 1.6-1.8) и симфизеальным отделом (индекс sl – 1.0-1.4). Дорсальная поверхность ретроартикулярного отростка субпараллельна оси челюсти и слабо скошена вентролингвально; в ее строении помимо supraangulare принимает участие и quadratum. Foramen chordae tympani располагается на шве praearticulare и articulare. Praearticulare не распространяется каудально в область ретроартикулярного отростка. Crista arcuata относительно низкая. Медиальный отросток supraangulare не развит. Каждая из ветвей нижней челюсти несет на dentale не менее 60-65 зубов. На coronoideum постоянно имеются зубы, в то время как их присутствие на передних двух короноидах варьирует.

Межключица с округлым задним краем и узким передним отростком. Восходящий отросток ilium массивный.

С о с т а в. Два подсемейства: Benthosuchinae Efremov, 1937 и Syrtosuchinae Novikov, 2016.

З а м е ч а н и я. О широком распространении бентозухид на территории Лавразии могут свидетельствовать находки в нижнем оленеке Сибири (ручей Кыра-Хос-Терюттэх) и Южного Приморья (о. Русский). В первом из этих местонахождений, приуроченном к региональной аммонитовой зоне Hedenstroemia hedenstroemi (низы нижнего оленека), известен фрагмент неба бентозухидного облика (экз. ПИН, № 4115/7), сохранившиеся детали строения которого могут указывать на присутствие двойного переднего небного отверстия и схождение постфенестральных зубных рядов под острым углом. Ранее этот образец был предположительно отнесен к капитозавриду Sassenisaurus (Шишкин, Лозовский, Очев, 1986). Из местонахождения на о. Русский (местная аммонитовая зона Anasibirites nevolini, верхи нижнего оленека) описан бентозухин Benthosphenus lozovskii (Шишкин, Лозовский, 1979).

С другой стороны, указание на присутствие бентозухид в триасе Гондваны вызывает сомнение. Так, к этому семейству была отнесена передняя половина правой

ветви нижней челюсти из формации Фремоу Антарктиды (Hammer, 1990). Основанием для такого определения послужило отсутствие у антарктического образца переднего меккелева отверстия – признака, ошибочно указанного некоторыми исследователями в качестве уникального для бентозухид (Jupp, Warren, 1986).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский, рыбинский, слудкинский и устьмыльский горизонты Европейской России, нижнеоленекский подъярус Сибири и Южного Приморья.

Подсемейство Benthosuchinae Efremov, 1937

Т и п о в о й р о д – Benthosuchus Efremov, 1937.

Д и а г н о з. Переднее небное отверстие слегка вытянуто поперечно; разделяющие его медиальные отростки предчелюстных костей развиты хорошо, а сошников – в различной степени. Вершины межптеригоидных окон располагаются существенно позади уровня заднего края хоан. Может присутствовать septomaxillare. Постфенестральные зубные ряды сходятся под острым углом или параллельны. Crista obliqua слабо выражена, круто ориентирована в затылочном плане, заостренная в своей дистальной части. Степень расширенности и поперечной выпуклости мечевидного отростка варьирует. Желобки сенсорных каналов развиты хорошо; супраорбитальный желобок далеко заходит на lacrimale, дугообразно и плавно изгибаясь. Скульптура дорсальной поверхности покровных костей в виде относительно крупных, полигональных или округлых в плане ямок, вытянутых в отдельных областях (предглазничной, щечной и нариальной) по периферии костей в желобки.

Ветви нижней челюсти в плане слегка дугообразно изогнуты или прямые. Индексы: sl – 1.0-1.4, pra – 1.6-1.8). Депрессорный желобок на лабиальной стороне нижней челюсти слабо выражен. На передних двух короноидах присутствие зубов варьирует.

Р о д о в о й с о с т а в. Кроме типового рода, Benthosphenus Shishkin, 1979 из нижнеоленекского подъяруса (зона Anasibirites nevolini) Южного Приморья.

З а м е ч а н и е. Вышеуказанные характеристики подсемейства основаны, главным образом, на строении представителей типового рода, у которого хорошо известно строение как черепа, так и нижней челюсти.

Род Benthosuchus Efremov, 1937

Rhinesuchus: Яковлев, 1916, с. 158 (part.).

Benthosaurus: Efremov, 1929, с. 757; Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936, с. 56.

Benthosuchus: Ефремов, 1937, с.131; Быстров, Ефремов, 1940, с. 12; Шишкин, 1964, с. 90; Шишкин,1995, с. 57; Очев, 1972, с. 155; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Ивахненко, 1972, с. 93; Гетманов, 1989, с. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 11; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103; Damiani, 2001, с. 386; Новиков, 2012б, с. 70.

Rasaurus: Кузьмин, 1938, с.14 (part.).

Parabenthosuchus: Очев, 1958, с. 486; Шишкин, 1964, с. 91.

Т и п о в о й в и д – Benthosaurus sushkini Efremov, 1929; нижний триас, рыбинский горизонт Восточной Европы.

Д и а г н о з. Передний конец морды закруглен или притуплен, боковые края черепа

несколько вогнутые в области ноздрей. Индекс prn – 0.4-0.6. Хоаны заметно вытянутые (индекс chl – не менее 2.3), их продольные оси конвергируют вперед. Постфенестральные зубные ряды протягиваются в межхоанальное пространство не более чем на одну треть длины хоаны.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, B. korobkovi Ivachnenko, 1972, B. bashkiricus Otschev, 1972 и B. gusevae Novikov, 2012.

С р а в н е н и е. Отличается от Benthosphenus Shishkin, 1979 более удлиненными хоанами, конвергенцией их осей и слабым внедрением постфенестральных зубных рядов между хоанами.

З а м е ч а н и я. Родовое название Benthosuchus было предложено И.А. Ефремовым (1937) вместо преоккупированного Benthosaurus для формы, первоначально (Efremov, 1929) описанной как Benthosaurus sushkini Efremov.

Наиболее поздние и неопределимые до вида фрагментарные остатки рода отмечены в местонахождении Нижняя Сямуньга V, приуроченному к пижмомезенской свите устьмыльского горизонта Мезенской синеклизы (см. Приложение).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский, слудкинский и, возможно, устьмыльский горизонты; Европейская Россия.

Benthosuchus sushkini (Efremov, 1929)

Рис. 7, 8

Benthosaurus sushkini: Efremov, 1929, с. 757; Hartmann-Weinberg, Kusmin 1936, с. 56, табл. II, прав. фиг.

Benthosuchus sushkini: Быстров, Ефремов, 1940, рис. 1–9 А, 10– 4, 36–59, 60 В, 6 – 81, 82 А – I, L, M, 83, 85 А, 86 А, табл. I, II; Шишкин, 1964, с. 90, рис. 49, 50; 1995, с. 59, рис. 24 а, б; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Очев; 1972, с. 155, табл. XXXIV, фиг. 1-3; Гетманов, 1989, с. 9, рис. 2; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 11, табл. 18; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49, рис. 3.9; Schoch, Milner, 2000, p. 103, рис. 74, табл. 5 a, b; Damiani, 2001, с. 389, рис. 5, 8 А, 9 А, 10 А, 11, 12; Новиков, 2012б, с. 71.

Rasaurus sp.: Кузьмин, 1938, с. 14, табл. 3, фиг. 1, 2.

Parabenthosuchus uralensis: Очев, 1958, с. 487, рис. 1; Шишкин, 1964, с. 91, рис. 51

Benthosuchus uralensis: Каландадзе и др., 1968, с. 77; Очев, 1972, с. 158, рис. 26, 27, табл. XXXIV, фиг. 4, XXXV, фиг. 1; Гетманов, 1989, с. 11, рис. 3; Шишкин, 1995, с. 59, рис. 23 е; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 20, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 104; Damiani, 2001, с. 391.

Benthosuchus bystrowi: Гетманов, 1989, с. 14, рис. 5; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 19, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103; Damiani, 2001, с. 388.

Г о л о т и п – ПИН, № 2243/1, череп; Вологодская обл., Никольский р-н, местонахождение Вахнево; нижний триас, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

Д и а г н о з. Череп длиной до 40 см, с прямыми боковыми краями и хорошо выраженным пережимом на уровне ноздрей. Индексы: lw – 1.35-1.43; prn – 0.55-0.6; po – 1.85-2.0; ipv – 3.5-4.0. Ноздри, слезная кость и хоаны заметно вытянуты; их

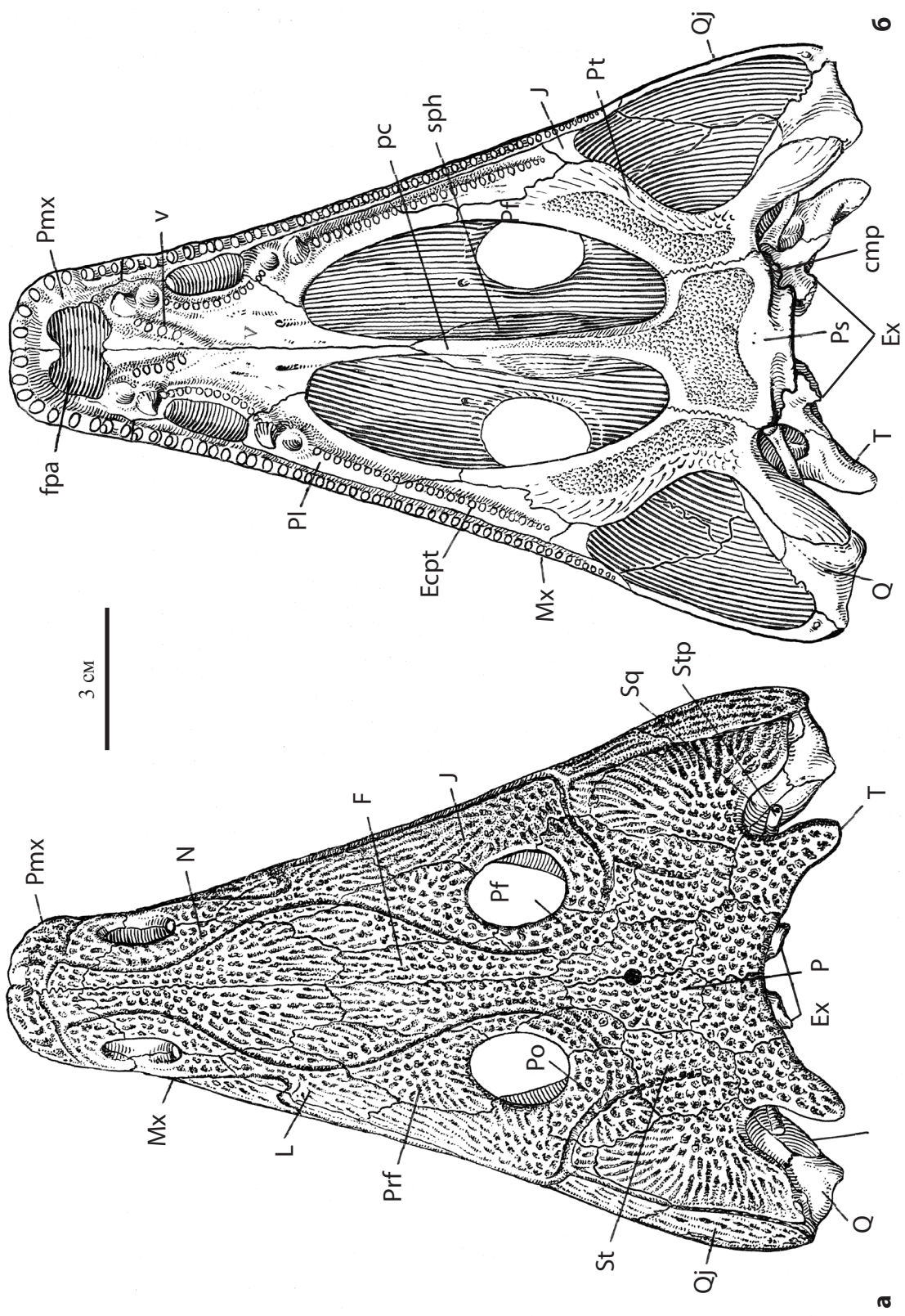


Рис. 7. Benthosuchus sushkini (Efremov, 1929); реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 2243/1 и экз. ПИН, № 2252/2, 3, 5 и ПИН, № 2354/1-3: а – сверху, б – снизу; Европейская часть России; нижний триас, рыбинский горизонт (Гетманов, 1989).

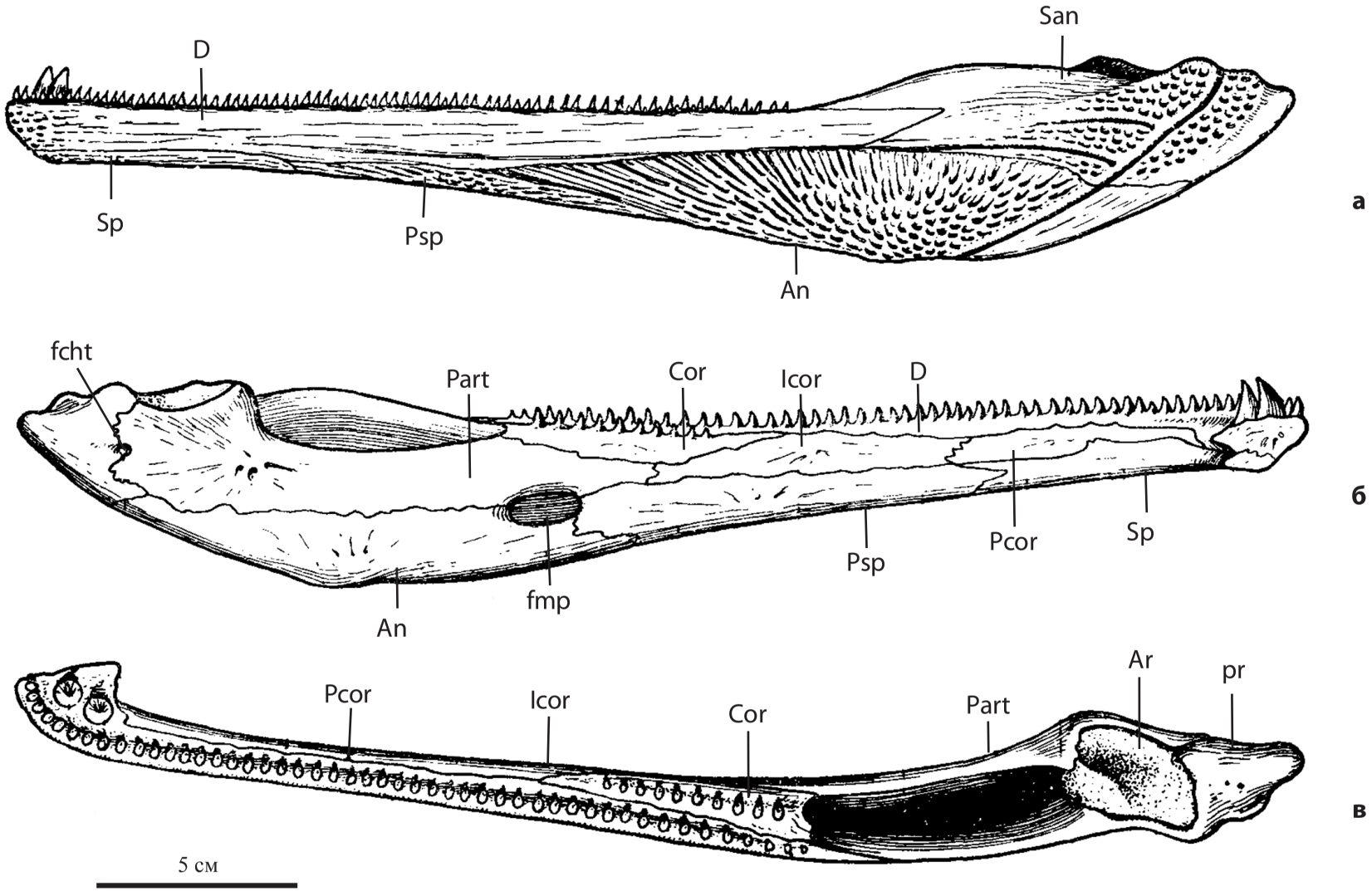


Рис. 8. Benthosuchus sushkini (Efremov, 1929); реконструкция левой ветви нижней челюсти: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороны, в – сверху; Европейская часть России; нижний триас, рыбинский горизонт (Быстров, Ефремов, 1940).

длина в три и более раз превышает ширину. Septomaxillare на дорсальной поверхности черепа отсутствует. Crista falciformis развита умеренно у небольших форм и сильно сглажена у крупных. Желобки каналов боковой линии хорошо развиты, непрерывные и относительно широкие; sulcus supraorbitalis, как правило, с плавным изгибом на praefrontale; затылочная комиссура прерывистая. Мускульные гребни парасфеноида, как правило, не соединяются у средней линии. Шагрень на птеригоиде и парасфеноиде хорошо развита; на парасфеноиде шагреневое поле занимает, как правило, более половины длины поверхности тела, а на птеригоиде протягивается широкой полосой вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна и птериго-парасфеноидного шва. Желобки для небных вен на парасфеноиде глубокие. Мечевидный отросток относительно узкий, вентрально на всем протяжении несет киль. Заднемедиальные отростки сошников в сечении высокие, заметно сжаты с боков; их переднемедиальные отростки хорошо развиты и могут соединяться с медиальными отростками praemaxillaria, формируя тонкую перегородку в переднем небном окне. Постфенестральные зубные ряды непрерывные, сходятся под очень острым углом (не более 20°) или параллельны. Степень окостенения мозговой коробки варьирует. Скульптура дорсальной поверхности черепа и лабиальной поверхности нижней челюсти относительно крупная, ямчато-бороздчатая.

Ветви нижней челюсти имеют в плане прямолинейные очертания. Симфизеальный отдел удлиненный (индекс sl − 1.25-1.4), его задний край утолщенный и округлый в сечении. Зубы на praecoronoideum и intercoronoideum, как правило, отсутствуют. В дорсальном плане foramen chordae tympani заметно отстоит каудально от уровня расположения наружного супраангулярного отверстия.

З а м е ч а н и я. Еще до опубликования И.А. Ефремовым описания Benthosaurus sushkini образец из типового местонахождения этого вида, представляющий собой фрагмент преорбитальной части черепа (сборы В.Г. Хименкова начала 1900-х годов), был использован Н.Н. Яковлевым в числе остатков, послуживших основой для выделения нового вида рода Rhinesuchus – R. wolgo-dwinensis Yakowlev (Яковлев, 1916). Этот образец (как и другие указанные Н.Н. Яковлевым в этой статье остатки темноспондильных амфибий), с одной стороны, несомненно, не принадлежит указанному южноафриканскому пермскому роду (Шишкин, 1964; Очев, 1966), а, с другой, − практически не отличим от соответствующей части скелета Benthosuchus sushkini, показывая ее характерные диагностические особенности (например, почти параллельные постфенестральные зубные ряды и отчетливую вогнутость боковых контуров черепа на уровне ноздрей). Однако, в целях сохранения видового названия, предложенного И.А. Ефремовым для вахневского бентозуха, и, учитывая тот факт, что голотип для Rhinesuchus wolgo-dwinensis Н.Н. Яковлевым указан не был, нами (Новиков, 2012б) на правах первого ревизующего в качестве лектотипа Rhinesuchus wolgo-dwinensis был обозначен фрагмент правой половины черепа из местонахождения Большая Слудка (Яковлев, 1916, текст-фиг. 1).

Представители описываемого вида из южного триасового поля (Бузулукская впадина, Южное Приуралье) отличаются от таковых северных регионов (Московская

и Мезенская синеклизы) значительно более полным окостенением первичного черепа (Гетманов, 1989). Однако, на наш взгляд, это обстоятельство при отсутствии других существенных отличий не может служить поводом для видового разграничения этих форм, хотя позволяет говорить о «южной» и «северной» расах типового вида (Шишкин и др., 2006).

Изображенные и отнесенные А.П. Быстровым и И.А. Ефремовым к роду Wetlugasaurus три ilia из типового местонахождения (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 82 K, L, M), по нашему мнению, скорее всего принадлежат Benthosuchus sushkini (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 82 L, M) и трематозавриду Thoosuchus (Быстров, Ефремов, 1940, рис. 82 K).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; верхняя часть рыбинского горизонта, Европейская Россия.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, более 130 образцов (кол. ПИН, № 2243) из типового местонахождения, 24 образца (кол. ПИН, № 2355) из местонахождения Кудрино, один образец (экз. ПИН, № 5410/1) из местонахождения Большое Аксилово, три образца (экз. ПИН, №№ 3783/1, 2, 65) из местонахождения Макарьев, более 10 образцов (кол. ПИН, № 2424) из группы местонахождений Мечеть, шесть образцов (кол. ПИН, № 4419 и СОИКМ ВРХ-5031) из местонахождения Каменный Дол, более 15 образцов (кол. ПИН, № 4197) из местонахождения Каменный Яр-Сухушка и группы местонахождений Каменный Яр, 3 образца (экз. ПИН, №№ 4195/1, 9, 12) из местонахождения Каменный II, один образец (экз. ПИН, № 2484/1) из местонахождения Шилиха II, один образец (экз. ПИН, № 3998/1) из местонахождения Елва Вымская, два образца (экз. ПИН, №№ 4167/1, 2) из местонахождения Блюменталь, один образец (экз. ПИН, № 4663/15) из местонахождения Уральский Дол, один образец (экз. СОИКМ ВРХ-5032) из местонахождения Алексеевка II, три образца (экз. ПИН, №№ 3890/2-4) из местонахождения Мойка II и неполный череп (экз. ПИН, № 3362/28 из местонахождения Безымянный.

Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, 1972

Рис. 9

Benthosuchus korobkovi: Ивахненко, 1972, с. 93, рис. 1, 2; Гетманов, 1989, с. 12, рис. 4, 16а, 18, 29, 30; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 19, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 103; Damiani, 2001, с. 389, рис. 6 A; Новиков, 2012б, с. 71.

Г о л о т и п – ПИН, № 3200/1, череп; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита (паршинская подсвита).

Д и а г н о з. Череп длиной до 30 см, с прямыми или слабо выпуклыми боковыми краями и плохо выраженным пережимом на уровне ноздрей. Индексы: lw – около 1.3; prn – 0.5; po – 1.75-1.9; ipv – 3.1-3.6. Ноздри и хоаны удлинены умеренно; отношение их длины к ширине равно 2.5. Как правило, присутствует septomaxillare. Длина слезной кости более чем в три раза превосходит ее ширину. Crista falciformis сильно развита у молодых форм и сглаживается по мере роста. Желобки каналов боковой линии хорошо развиты, широкие,

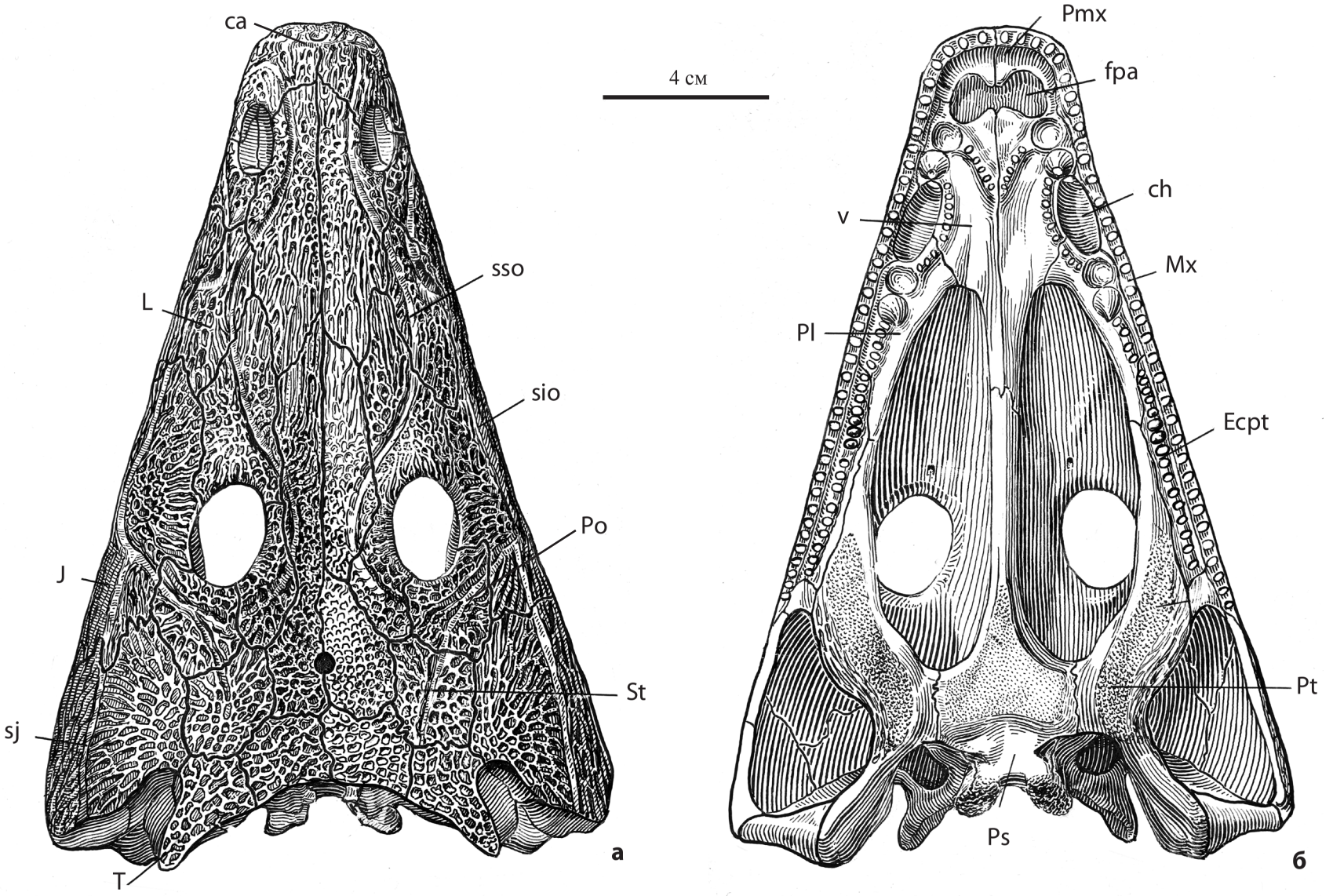


Рис. 9. Benthosuchus korobkovi Ivachnenko, 1972; реконструкция черепа по экз. ПИН, № 3200/1, 32, 65, 66, 129: а – сверху, б – снизу; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита (Гетманов, 1989).

непрерывные; коленообразный изгиб sulcus supraorbitalis на praefrontale, как правило, отсутствует; затылочная комиссура не выражена. Мускульные гребни парасфеноида не соединяются. Шагрень на небе хорошо развита; на парасфеноиде длина ее поля составляет половину длины кости, полоса шагрени на птеригоиде относительно широкая. Желобки для небных вен на птериго-парасфеноидных швах неглубокие. Мечевидный отросток парасфеноида относительно широкий, со слегка выпуклой вентральной поверхностью, несет киль только в основании. Задние отростки сошников вентрально выпуклые, а передние – не соединяются с медиальными отростками предчелюстных костей, оставляя разделяющую передние небные отверстия перегородку не полной. Постфенестральные зубные ряды образуют острый угол в 20º-60º, а парахоанальные разорваны в районе шва сошника и небной кости. В мозговой коробке окостеневает только exoccipitale.

Ветви нижней челюсти в плане слегка дугообразно изогнуты или прямые. Симфизеальный отдел слабо удлиненный (индекс sl – 1.1-1.2) с утолщенным и округлым в сечении задним краем. Зубы на praecoronoideum и intercoronoideum могут присутствовать в количестве одного-трех. В дорсальнром плане foramen chordae tympani располагается заметно позади уровня наружного супраангулярного отверстия.

С р а в н е н и е. Отличается от B. sushkini очертанием боковых краев черепа (и, соответственно, ветвей нижней челюсти), слабой степенью вытянутости хоан и ноздрей, меньшим удлинением пренариальной области (и, соответственно, слабой вытянутостью симфизеального отдела), наличием в норме septomaxillare, более расширенным мечевидным отростком, расплывчатостью границ желобков для небных вен, большей расставленностью постфенестральных зубных рядов и прерывистостью парахоанальных, а также, вероятно, более частым присутствием зубов на praecoronoideum.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита; Ярославское Поволжье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, около 100 образцов (кол. ПИН, № 3200) из типового местонахождения, один образец (экз. ПИН, № 5400/1) из местонахождения Яковка и четыре образца (кол. ПИН, № 4260) из местонахождения Тутаев.

Benthosuchus bashkiricus Otschev, 1972

Табл. XII, фиг. 1

Benthosuchus bashkyricus (nom. nud.): Каландадзе и др., 1968, с. 77.

Benthosuchus bashkirikus: Очев, 1972, с. 172, табл. XXXV, фиг. 2а, б.

Benthosuchus bashkiricus: Гетманов, 1989, с. 17; Шишкин в: Шишкин и др., 1995, с. 61; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 105; Новиков, 2012б, с. 72.

Benthosuchus sp. indet.: Damiani, 2001, с. 392.

Г о л о т и п – ПИН, № 4168/1; правая половина основания черепа; Башкортостан, Куюргазинский р-н, местонахождение Якутово; нижний триас, кзылсайская свита.

Д и а г н о з. Длина черепа около 25 см. Мускульные гребни парасфеноида не соединяются. Шагрень развита слабо. На парасфеноиде поле шагрени небольшое,

расположено в основании мечевидного отростка; латерально от шагрени тело парасфеноида несет ямчатую скульптуру. На птеригоиде шагреневое поле в виде узкой линзовидной полоски протягивается только вдоль заднелатерального края межптеригоидного окна. Желобки для небных вен слабо выражены.

С р а в н е н и е. Отличается от B. sushkini и B. korobkovi слабым развитием шагрени на вентральной поверхности неба и присутствием ямчатой скульптуры на теле парасфеноида. Дополнительно отличается от B. sushkini слабой выраженностью желобков для небных вен.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита; Башкирское Приуралье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, правый птеригоид (экз. ПИН, № 4168/2) из типового местонахождения.

Benthosuchus gusevae Novikov, 2012

Табл. XIII, фиг. 1, табл. XIV, фиг. 1

Benthosuchus gusevae: Новиков, 2012б, с. 72, табл. XIII, фиг. 1, табл. XIV, фиг. 1.

Г о л о т и п − СОИКМ, № КМК КП-23420, неполный череп; Общий Сырт, бассейн р. Таволжанки, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, низы рыбинского горизонта, нижняя подсвита каменноярской свиты.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (до 20 см длиной), слабо вытянутый, параболических очертаний со слабо выпуклыми боковыми краями и плохо выраженным пережимом на уровне ноздрей. Индексы: lw – 1.2; ll − около 2.5; po – 1.8; ipv – 2.7; prn – 0.4. Ноздри и хоаны продольно-овальные, укороченные (индекс chl – 2.3). Может присутствовать маленькое septomaxillare. Crista falciformis сильно развита. Система боковой линии развита неполно; передняя и затылочная комиссуры не выражены. Желобки каналов боковой линии относительно узкие, прерывистые; sulcus supraorbitalis в центре окостенения praefrontale образует хорошо выраженный коленообразный изгиб в сторону осевой линии , flexura lacrimalis Z-образная. Шагрень на птеригоиде и парасфеноиде хорошо развита; на парасфеноиде шагреневое поле занимает более половины поверхности тела, а на птеригоиде протягивается широкой полосой вдоль межптеригоидных окон и птеригопарасфеноидного шва. Мускульные гребни парасфеноида соединяется в медиальной части. Желобки для небных вен отчетливые. Заднемедиальные отростки сошников сильно уплощены дорсовентрально и слегка расширены, а переднемедиальные слабо развиты и разделены глубокой вырезкой. Парахоанальные зубные ряды разорваны у контакта сошника и небной кости, а постфенестральные образуют угол в 75° или дугу. Преобладающая скульптура дорсальной поверхности черепа состоит из мелких изометричных ячей. В мозговой коробке окостеневало только exoccipitale и basioccipitale.

Ветви нижней челюсти в плане слегка дугообразно изогнуты в соответствии со слегка выпуклыми очертаниями боковых краев черепа. Симфизеальный отдел короткий (индекс sl не превышает 1.0); задний край симфизеальной пластинки в сечении заострен. Foramen chordae tympani несколько сдвинуто вперед, располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. Преобладающая скульптура латеральной

поверхности supraangulare и angulare мелкоячеистая с хорошо выраженными бугорками на местах пересечения гребней. Зубы на praecoronoideum и intercoronoideum постоянно присутствуют в количестве двух-трех (на intercoronoideum) или одного-двух (на praecoronoideum).

С р а в н е н и е. Отличается от B. sushkini и B. korobkovi укороченным (за счет преорбитального отдела) черепом (и, соответственно, слабо вытянутой формой lacrimalia, межптеригоидных окон и хоан), его формой и слабым пренариальным удлинением, более слабо выраженной вогнутостью краев черепа на уровне ноздрей, мелкоячеистым характером скульптуры дорсальной поверхности черепа и латеральной поверхности нижней челюсти, плохой выраженностью желобков системы боковой линии, наличием коленообразного изгиба супраорбитального желобка на praefrontale, сильным развитием crista falciformis, редукцией переднемедиальных и уплощенной формой заднемедиальных отростков сошников, формой переднего небного отверстия, более широким углом между постфенестральными зубными рядами и более передним их каудальным окончанием, более расширенным симфизеальным отделом нижней челюсти и заостренным в сечении его задним краем, сближенностью уровней расположения foramen chordae tympani и наружного супраангулярного отверстия и, вероятно, постоянным присутствием зубов на передних двух короноидах. Дополнительными отличиями от B. korobkovi является соединение мускульных гребней парасфеноида, от B. sushkini – прерывистость парахоанального зубного ряда, выпуклые очертания ветвей нижней челюсти и черепа в плане, а также спорадическое присутствие septomaxillare. От B. bashkirikus отличия сводятся к более сильному развитию шагрени на небной поверхности, отсутствию ямчатой скульптуры на теле парасфеноида и схождению мускульных гребней в медиальной его части, а также отчетливо выраженным желобкам для небных вен.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, низы рыбинского горизонта, нижняя подсвита каменноярской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, задний отдел левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/6, 54) и правое supraangulare (экз. ПИН, № 4513/47) из типового местонахождения; левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 4495/11) из местонахождения Красная Яруга II; неполная правая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 4534/ 1) из местонахождения Родниковый Дол; передний конец правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4419/49), задние половины правой (экз. ПИН, № 4419/56) и левой (экз. ПИН, № 4419/60) ветвей нижней челюсти из местонахождения Каменный Дол; передний конец правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/42) и средняя часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4513/43) из местонахождения Алексеевка II; левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 3362/19), задняя часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 3362/20) из местонахождения Безымянный, фрагмент левого сошника (экз. ПИН, № 3362/25) из местонахождения Репный, задняя часть левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 1531/31) из местонахождения Глинный II, задняя часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4195/31) из местонахождения Каменный II.

Подсемейство Syrtosuchinae Novikov, 2016

Т и п о в о й р о д – Syrtosuchus Novikov, 2016.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (до 25 см), слабо удлиненный (индекс lw – около 1.2), с прямыми боковыми краями, слабо вогнутыми контурами в нариальной области, сильно притупленным передним концом и слабо удлиненным пренариальным отделом (индекс prn – 0.3). Переднее небное отверстие вытянуто продольно; подразделяющие его заднемедиальные отростки praemaxillaria и переднемедиальные отростки сошников развиты слабо. Постфенестральные зубные ряды образуют глубокую дугу. Crista obliqua низко расположена и полого ориентирована в затылочном плане, с округлым (как правило) в сечении верхним краем. Мечевидный отросток и заднемедиальные отростки сошников плоские. Желобки сенсорных органов плохо выражены, относительно узкие и прерывистые; затылочная комиссура не развита, супраорбитальный желобок слегка заходит на lacrimale, образуя тупой угол. Скульптура дорсальной поверхности крыши черепа и нижней челюсти состоит их мелких изометричных или слегка удлиненных ячей, с хорошо выраженными бугорками в местах пересечения гребней.

Нижняя челюсть с прямолинейными в плане ветвями. Индексы: sl – 1.0, pra – 1.8, fmpl – около 3.5. Депрессорный желобок хорошо выражен и относительно широкий. В дорсальном плане foramen chordae tympani располагается близко к уровню наружного супраангулярного отверстия. Praecoronoideum и intercoronoideum постоянно несут по два-три зуба. Вентральный контур нижней челюсти позади ангулярного изгиба почти прямолинейный.

Р о д о в о й с о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Отличается от Benthosuchinae положением и строением crista obliqua, более вытянутой продольно формой и слабой степенью подразделенности переднего небного отверстия, дугообразно изогнутым межхоанальным зубным рядом, незначительным протяжением супраорбитального желобка в пределах lacrimale, хорошо развитым депрессорным желобком нижней челюсти и прямолинейным очертанием ее вентрального контура позади ангулярного изгиба.

З а м е ч а н и я. Типовой род этого монотипичного подсемейства морфологически очень близок к сопутствующим капитозавридам-селенокаринам и явно имеет с ними общие корни (см. главу 3). Вместе с тем такие его особенности, как наличие посторбитальной зоны роста черепной крыши, пересечение супраорбитальным желобком lacrimale, тенденция к разделению переднего небного отверстия, удлиненные ретроартикулярный отросток и заднее меккелево отверстие относятся к генерализованным трематозавроидным признакам, а незначительная степень выраженности некоторых из них является типичной для бентозухид.

Данные по строению нижней челюсти и передней части неба представителей рассматриваемого подсемейства основаны на материалах по типовому роду (S. sp.) из местонахождений Заплавное-Сосновое IV (экз. ПИН, № 2427/4: табл. IV, фиг. 2), Глиняный Овраг (экз. ПИН, № 1531/12) и Алексеевка I (экз. ПИН, № 4513/3).

Наиболее поздние (раннеоленекские) сыртозухины известны по фрагментарным и ближе не определимым остаткам из четырех местонахождений (Алексеевка I, Репный, Каменный Дол и Глинный II), приуроченным к низам рыбинского горизонта (нижнекаменноярская подсвита). Эти формы характеризуются слабым развитием шагрени на парасфеноиде и небных ветвях птеригоидов (экз. ПИН, №№ 4419/12; 4513/30), а также тенденцией к заострению верхнего края crista obliqua при сохранении ее низкого положения и пологой ориентировке.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский горизонт и низы рыбинского горизонта Общего Сырта.

Род Syrtosuchus Novikov, 2016

Wetlugasaurus: Сенников, 1981, с. 144 (part.); Губин, 1987, с. 97 (part.); Новиков, 1990, с. 87 (part.), 1994, с. 33 (part.); Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10 (part.); Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 45 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 100 (part.); Damiani, 2001, с. 433 (part.).

Syrtosuchus: Новиков, 2016a, с. 94.

Т и п о в о й в и д – Wetlugasaurus samarensis Sennikov, 1981; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом подсемейства.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, S. morkovini Novikov, sp. nov.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

Syrtosuchus samarensis (Sennikov, 1981)

Табл. XV, фиг. 1

Wetlugasaurus samarensis: Сенников, 1981, с. 144, рис. 1б (part.); Губин, 1987, с. 99 (part.); Новиков, 1990, с. 89 (part.), 1994, с. 33 (part.); Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 10, табл. 14, рис. 2 (part.); Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 46 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 102 (part.); Damiani, 2001, с. 435 (part.).

Syrtosuchus samarensis: Новиков, 2016a, с. 94, табл.XIII, фиг. 1, 2

Г о л о т и п – ПИН, № 4627/1, неполный череп; Оренбургская обл., Курманаевский р-н, с. Шулаевка; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: po – 2.0; stl – 1.2. Вершины межптеригоидных окон несколько отстоят от уровня задних краев хоан. Шагрень на парасфеноиде и птеригоидах развита относительно слабо; на небных ветвях птеригоидов ширина полосы шагрени составляет не более трети таковой ветви; на мечевидном отростке шагрень в виде тонкой полоски распространяется вперед до уровня передней трети длины межптеригоидного окна. Тело парасфеноида прямоугольных очертаний с вогнутыми боковыми краями. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида уплощенная. Tuberculum hyoideum сильно оттянуто назад. Sulcus temporalis не выражен.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, затылочная часть черепа (экз. ПИН, №4 195/2) из местонахождения Каменный II.

Syrtosuchus morkovini Novikov, 2016.

Табл. XVI, фиг. 1

Syrtosuchus morkovini: Новиков, 2016a, с. 95, табл. XIV, фиг. 1, 2

Г о л о т и п – ПИН, № 4513/36, задняя половина черепа; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: po – 1.67-1.75; stl – 1.45-1.7. Вершины межптеригоидных окон располагаются на уровне задних краев хоан. Шагрень на парасфеноиде и птеригоидах развита сильно; на небных ветвях птеригоидов ширина полосы шагрени составляет не менее половины таковой ветви. Тело парасфеноида трапециевидных очертаний. Депрессорная часть lamina ascendens выпуклая. Tuberculum hyoideum относительно слабо развито. Sulcus temporalis присутствует.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида меньшим посторбитальным удлинением черепной крыши, более вытянутой формой supratemporale, более передним положением вершин межптеригоидных окон, более сильным развитием шагрени на небе, формой тела парасфеноида, выпуклостью депрессорной части lamina ascendens, слабым развитием tuberculum hyoideum и наличием sulcus temporalis.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, задняя часть левой половины крыши черепа (экз. ПИН, № 4513/52) из типового местонахождения; задняя часть крыши черепа и отпечаток его передней части (экз. ПИН, № 4197/160) из местонахождения Троицкое II; фрагмент левой половины черепа (экз. ПИН, № 4522/33) из местонахождения Ветляновский III.

Семейство Qantasidae Novikov, 2012

(nom. trans. ex Qantasinae Novikov, 2012)

Т и п о в о й р о д – Qantas Novikov, 2012.

Д и а г н о з. Череп узко клиновидный с прямыми боковыми краями и сильным пренариальным удлинением (индекс prn – около 1.0). В плане nasalia распространяются в пренариальный отдел на расстояние 1/3 его длины. Желобки сенсорной системы в пределах praemaxillare относительно узкие и глубокие; передняя комиссура заметно сдвинута назад от края морды. Передние небные отверстия вытянуты продольно, заметно смещены назад от переднего конца морды и разделены широкой перегородкой. Передние зубы на praemaxillare увеличены; их основания продольно вытянутые, а у задних − округлые в сечении.

Нижняя челюсть с хорошо выраженным ангулярным изгибом и прямолинейными в плане ветвями. Индексы: sl – 2.0; pra – 1.4; fmpl – 4.1-7.0. Дорсальная поверхность ретроартикулярного отростка образована supraangulare, сильно скошена каудально и отчетливо отделена от лингвальной. Foramen chordae tympani располагается в пределах praearticulare, которое каудально не заходит на лингвальную сторону ретроартикулярного

отростка. Медиальный отросток supraangulare не развит. Все короноиды несут шагрень из мелких зубчиков и отдельные более крупные зубы. Количество зубов на dentale не более 46; зубы крупные, с округлыми или слегка расширенными поперечно основаниями и прямыми вершинами.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Отличается от Benthosuchidae большим пренариальным удлинением черепа, широко разделенными передненебными отверстиями, дифференциацией зубов на praemaxillare, сильно вытянутым симфизеальным отделом нижней челюсти, наличием полей шагрени на всех костях короноидной серии, строением ретроартикулярного отростка нижней челюсти (сильной каудальной скошенностью его дорсальной поверхности, сформированной только за счет supraangulare, а также четким разграничением дорсальной и лингвальной поверхностей) и меньшей удлиненностью этого отростка, сокращенным количеством зубов на dentale, их увеличенными размерами и формой.

З а м е ч а н и я. Типовой род семейства обнаруживает наибольшее сходство с плохо известным монотипичным Tirraturhinus Nield, Damiani et Warren из раннетриасовой формации Аркадия Восточной Австралии, отнесенным при первоописании к трематозаврinам (Nield, Damiani, Warren, 2006). Это сходство проявляется в таких чертах, как: 1) сильное удлинение пренариального отдела и заметное участие носовых костей в его строении, 2) сильно вытянутая форма передних небных отверстий и наличие широкой перегородки между ними, 3) дифференцияция зубов на praemaxillare и 4) округлая форма основания задних из них. Среди «короткомордных» трематозавроидов первые три признака являются типичными как для трематозаврид, так и квонтасид, в то время как признак 4 характеризует только последних. Учитывая этот факт, а также близкую датировку Tirraturhinus (ранний скифий) и Qantas (конец инда − начало раннего оленека), мы не исключаем принадлежности австралийского рода к квонтасидам. Однако окончательное решение вопроса о семейственной принадлежности Tirraturhinus следует отложить до получения новых и более полных материалов по этому роду.

Нижняя челюсть Qantas также схожа с таковой из верхней части формации Катберг зоны Lystrosaurus Южной Африки, характеризующейся мозаичностью типичных бентозуховых и трематозавровых признаков и описанной как Trematosauridae gen.indet. (Damiani et al., 2000). Сомнения по поводу принадлежности этой находки к трематозавридам были высказаны М.А. Шишкиным, который отметил ее более примитивное строение и отнес к бентозухидам (Shishkin, 2005). Основанием для этого послужили следующие типично бентозуховые признаки: (1) отсутствие дорсальной вогнутости ретроартикулярного отростка, (2) нечеткое разделение между его дорсальной и лингвальной поверхностями и (3) слабое каудальное распространение praearticulare (Shishkin, 2005). К указанным признакам можно добавить и две другие особенности рассматриваемой нижней челюсти – (4) хорошо выраженный ангулярный изгиб и (5) расположение foramen chordae tympani на границе praerticulare и articulare, а также (6) почти прямолинейный вентральный контур нижней челюсти позади ангулярного изгиба

– признак отмеченный среди трематозавроидов только у примитивных бентозухид – сыртозухин. С другой стороны, отсутствие зубов на двух передних короноидах (7) и значительное удлиненное заднее меккелево отверстие (8) сближают южноафриканскую находку с трематозавридами. Ее сходство с Qantas проявляется по признакам (3), (4), (8), а также по округлой в сечении форме основания зубов – признаку, не известному ни у бентозухид, ни у трематозаврид (в принимаемом нами объеме).

Род Qantas Novikov, 2012

Qantas: Новиков, 2012а, с. 70.

Т и п о в о й в и д – Qantas samarensis Novikov, 2012.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом семейства.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и е. Помимо материала по типовому виду, описанному из верхней части рыбинского горизонта и низов слудкинского горизонта (см. ниже), к рассматриваемому роду мы также относим два образца из более древних отложений: фрагмент нижней челюсти (экз. ПИН, № 4522/34) из местонахождения Заплавное-Сосновое IV (заплавненский горизонт) и отпечаток переднего конца морды (экз. ПИН, № 3362/21) из местонахождения Безымянный (низы рыбинского горизонта).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триаса, заплавненский и рыбинский горизонты, низы слудкинского горизонта; Общий Сырт.

Qantas samarensis Novikov, 2012

Рис. 10

Qantas samarensis: Новиков, 2012а, с. 70, рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 4419/1, неполная правая ветвь нижней челюсти; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Каменный Дол; нижний триас, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

Д и а г н о з. См. диагноз семейства.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триаса, верхи рыбинского горизонта и низы слудкинского горизонта; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, левое praemaxillare (экз. ПИН, № 4419/2) из типового местонахождения; левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2429/7 из местонахождения Съезжая; симфизеальная часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4687/1) из местонахождения Краснояр; фрагменты передней части левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, №№ 2423/7, 8) из местонахождения Новая Таволжанка; неполная левая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 5396/1) с территории Общего Сырта, точное место находки которой неизвестно.

Семейство Yarengiidae Shishkin, 1960

Т и п о в о й р о д – Yarengia Shishkin, 1960.

Д и а г н о з. Крупные формы с черепом до 40 см. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида уплощена; lamina praeotica хорошо выражена; lamina anterior с глубокой и широкой дорсальной вырезкой. Crista posterior на квадратной ветви птеригоида хорошо развита. Тело парасфеноида прямоугольных очертаний, с вогнутыми

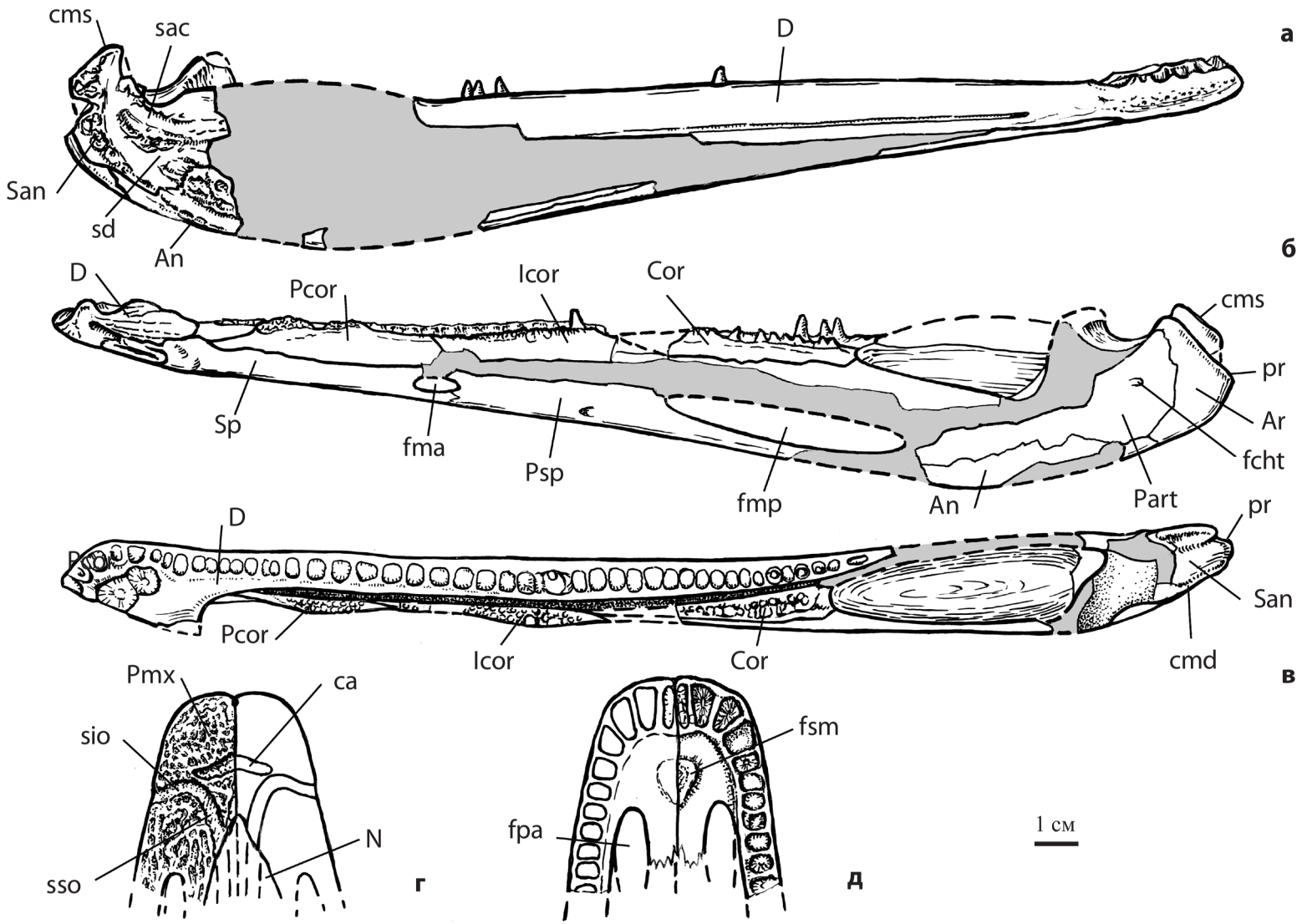


Рис. 10. Qantas samarensis Novikov: а–в – реконструкция правой ветви нижней челюсти по голотипу ПИН, № 4419/1: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороны, в – сверху; г, д – реконструкция пренариального отдела черепа по предчелюстной кости, экз. ПИН, № 4419/2: г – сверху, д – снизу; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Каменный Дол; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита (Новиков, 2012а).

боковыми краями. Lamina posterior парасфеноида полностью редуцирована. Костное дно полости среднего уха удлиненное (его длина составляет около половины длины птеригопарасфеноидного шва). Fovea ovalis присутствует. Exoccipitale вентрально полностью прикрыто телом парасфеноида; нижнеушной отросток редуцирован и ориентирован субпродольно. Зубы нижней и верхней челюстей сильно продольно сжаты; их количество на dentale – более 60.

С о с т а в. Кроме типового рода, Vyborosaurus Novikov, 1990.

С р а в н е н и е. Отличается от Benthosuchidae более удлиненным костным дном полости среднего уха, выраженностью crista posterior, более вытянутыми телом парасфеноида, полной редукцией lamina posterior, уплощенностью латеральной поверхности боковой затылочной кости, редукцией и ориентировкой ее нижнеушного отростка. От Qantasidae отличается формой зубов и большим их количеством на зубной кости.

З а м е ч а н и е. В опубликованной недавно сводке по пермотриасовым темноспондильным амфибиям Восточной Европы (Shishkin, Novikov, Gubin, 2000) диагноз рассматриваемого семейства также содержит такие признаки, как слитые в средней части передние небные отверстия и схождение постфенестральных зубных рядов под острым углом. Основание для включения в диагноз семейства этих особенностей, характерных для бентозухид (и, вероятно, их дериватов), явилось предположение о принадлежности к типовому роду образца (фрагмент неба; экз. ПИН, № 953/150) из местонахождения Окуневское (федоровский горизонт Вятско-Камской впадины), обладающим вышеуказанными признаками. Более того, из этого же местонахождения (экз. ПИН, №№ 953/147, 152, 154) и одновозрастного местонахождения Трепоздин (экз. ПИН, №№ 4122/50, 51) происходят фрагменты нижних челюстей, которые вполне могут быть ассоциированы с вышеуказанным фрагментом неба на основании присутствия у них других характерных для бентозухид (и, вероятно их потомков) признаков (или наличие зубов на переднем короноиде, или отсутствие дополнительного ряда зубов позади симфизеальных клыков, или сочетание обеих этих особенностей при сильно продольно сжатой форме оснований зубов на dentale). В случае принадлежности этих челюстных фрагментов к яренгиидам в качестве дополнительных отличий последних от квонтасид могут быть указаны менее удлиненный симфизеальный отдел и отсутствие полей шагрени на переднем короноиде.

Однако отнесение всех вышеуказанных образцов к яренгиидам является далеко не очевидным.

Род Yarengia Shishkin, 1960

Yarengia: Шишкин, 1960a, с. 102; 1964, с. 99; 1995, с. 63; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 52; Schoch, Milner, 2000, с. 105 (part.).

Т и п о в о й в и д – Yarengia perplexa Shishkin, 1960; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт; северо-восток Европейской России.

Д и а г н о з. Скульптура на птеригоиде преобладает над шагренью, которая

присутствует только на небной ветви. Парасфеноид с существенно удлиненным продольно и скульптурованным телом; мускульные гребни отчетливые, в плане дугообразно изгибаются постеролатерально. Видиев канал частично врастает в тело парасфеноида. Основание exoccipitale сильно вытянуто вперед, достигает вершины параптеригоидного гребня. Медиальный край гиоидной фасетки располагается близко к костному дну полости среднего уха.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

З а м е ч а н и я. Р. Шох и А. Милнер (Schoch, Milner, 2000) к роду Yarengia также отнесли материал из местонахождения Жешарт, ссылаясь на упоминание его в моей статье (Новиков, 1986). На самом деле этот образец (экз. ПИН, № 3361/41) был позднее переопределен как относящийся к роду Trematosaurus (Новиков, 2010б).

Описанный М.А. Шишкиным (Shishkin, 1968) как принадлежащий роду Yarengia (Y. sp.) парасфеноид из местонахождения Астрахановка II, по нашему мнению, принадлежит трематозавриду (Trematosaurus (?) sp.).

Yarengia perplexa Shishkin, 1960

Табл. XVII, фиг. 3

Yarengia perplexa: Шишкин, 1960а, с. 102, рис. 1, 2; 1964, с. 99, рис. 63; 1995, с. 63, рис. 25 г; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 27, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 52; Milner, Schoch, 2000, с. 105.

Г о л о т и п – ПИН, № 1584/5; фрагмент основания черепа; Архангельская обл., Ленский рн, местонахождение Яренга; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, гамская свита.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, гамский горизонт; северо-восток Европейской России.

М а т е р и а л. Голотип.

Род Vyborosaurus Novikov, 1990

Vyborosaurus: Новиков, 1990, с. 91; 1994, с. 42; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49; Schoch, Milner, 2000, с. 105

Т и п о в о й в и д – V. mirus Novikov, 1990; нижний триас, устьмыльский горизонт; Среднее Притиманье.

Д и а г н о з. Ушные вырезки треугольной формы. «Рога» tabularia относительно короткие, треугольные в плане. Затылок почти вертикальный. Длина тела парасфеноида почти равна его ширине. Exoccipitale сильно укорочено, его основание не достигает параптеригоидного гребня. Задняя часть sulcus jugalis расположена на squamosum и образует крутой изгиб, обращенный к центру окостенения этой кости. Медиальный край гиоидной фасетки заметно отдален от костного дна полости среднего уха.

Нижняя челюсть со слабым ангулярным изгибом и сильно продольно вытянутым задним меккелевым отверстием. Ретроартикулярный отросток значительно удлинен (индекс pra – 2.5); его дорсальная поверхность слабо скошена вентролингвально и образована supraangulare и quadratum. Crista arcuata высокая. Зубной ряд на coronoideum

короткий. Медиальный отросток supraangulare развит. Praearticulare протягивается каудально в пределы лингвальной стороны ретроартикулярного отростка; foramen chordae tympani целиком находится в его пределах.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от типового рода менее удлиненными exoccipitale и телом парасфеноида, а также более латеральным положением гиоидной фасетки (что, вероятно, связано с большей длиной квадратной ветви птеригоида).

Vyborosaurus mirus Novikov, 1990

Рис. 11, 12

Vyborosaurus mirus: Новиков, 1990, с. 91, рис. 2 (part.); 1994, с. 43, рис. 6 (part.); Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 20, рис. 2 (part.); Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 49 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 105 (part.).

Г о л о т и п – ПИН, № 3360/9; задняя половина левой ветви нижней челюсти; Архангельская обл., Лешуконский р-н, левый берег р. Выбор, местонахождение Выбор II; нижний триас, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

Д и а г н о з: см. диагноз рода.

З а м е ч а н и е. При первоописании (Новиков, 1990), а также в последних сводках по раннетриасовым темноспондильным амфибиям (Новиков, 1994; Ивахненко и др., 1997; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000; Schoch , Milner, 2000) к рассматриваемому виду также был отнесен фрагмент правой половины черепа (экз. ПИН, № 4333/8) из местонахождения Цильма I. При переизучении этого образца нами была установлена его принадлежность к неопределимым до рода капитозавридам.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, устьмыльский горизонт; Среднее Притиманье (бассейны рр. Мезени и Цильмы).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, правое jugale (ПИН, № 3360/11) из типового местонахождения; затылочная часть левой половины черепа и правое lacrimale (ПИН, №№ 4364/1, 2) из местонахождения Пижма I; задний отдел левой ветви нижней челюсти (ПИН, № 4363/1) из местонахождения Низьма III; задний отдел правой ветви нижней челюсти (ПИН, № 3359/27) из местонахождения Нижняя Сямуньга XII; правое exoccipitale (ВНИГРИ, № 843/8) из местонахождения Черепанка III; задний отдел левой ветви нижней челюсти (ИГ КНЦ, № 135/20) из местонахождения Цильма I.

Семейство Trematosauridae Watson, 1919

Т и п о в о й р о д – Trematosaurus Burmeister, 1849.

Д и а г н о з. Череп с удлиненными в различной степени пре- и посторбитальными отделами, высокий в затылке, с прямыми или слегка вогнутыми боковыми краями и заметным пренариальным удлинением (индекс prn – 0.3-1.0). Орбиты широко расставлены, расположены в средней части черепа. Межорбитальная впадина слабо выражена. Посторбитальная зона роста, как правило, хорошо развита. Ушные вырезки и треугольные в плане «рога» таблитчатых костей имеют тенденцию к укорочению. Затылок наклонен вперед. Антеролатеральный выступ postorbitale слабо развит или отсутствует (у большинства форм). Передние небные отверстия разделены широкой

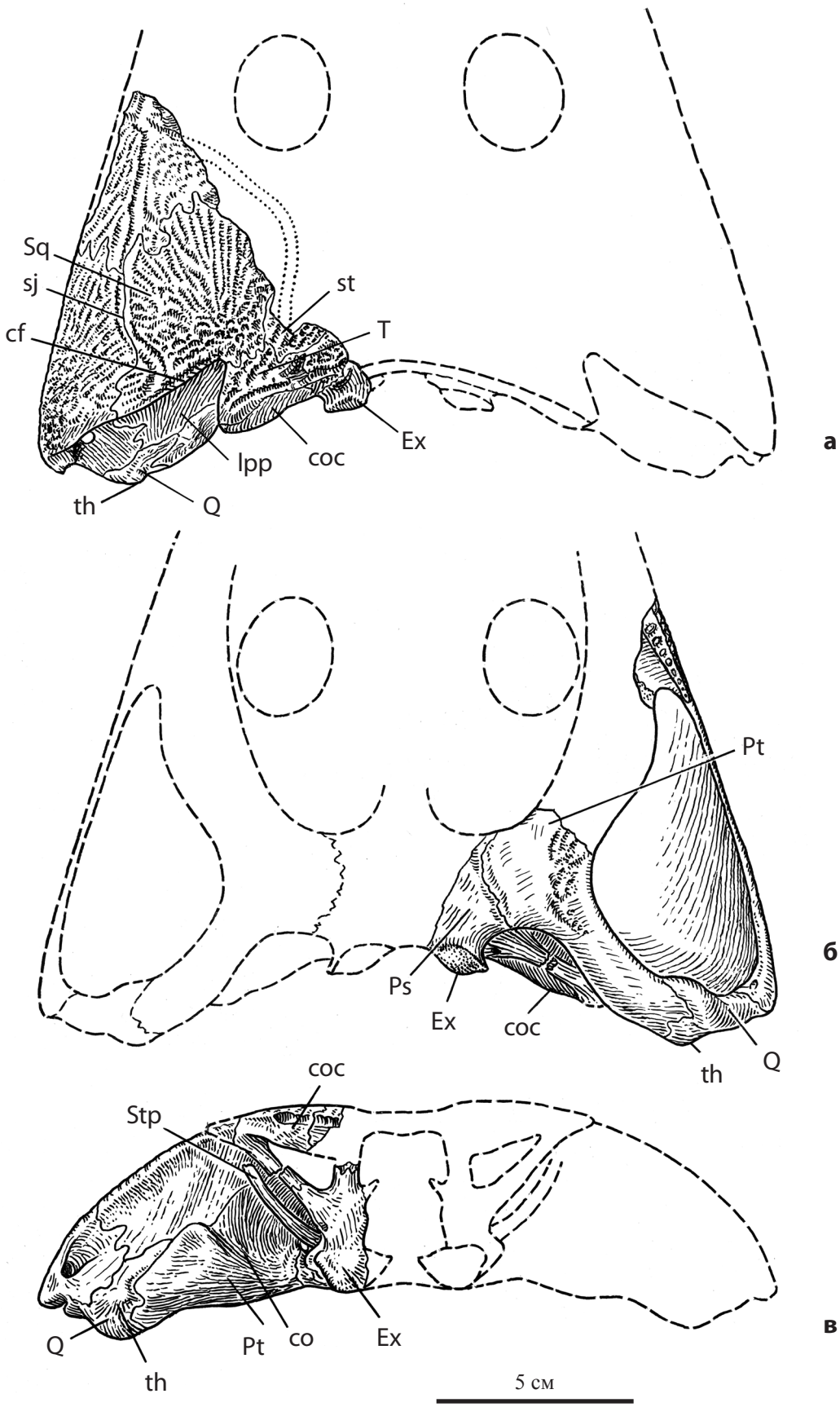


Рис. 11. Vyborosaurus mirus Novikov, 1990; реконструкция задней части черепа по экз. ПИН, № 4364/1: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Архангельская обл., Лешуконский р-н, местонахождение Пижма I; нижний триас, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита (Новиков, 1990).

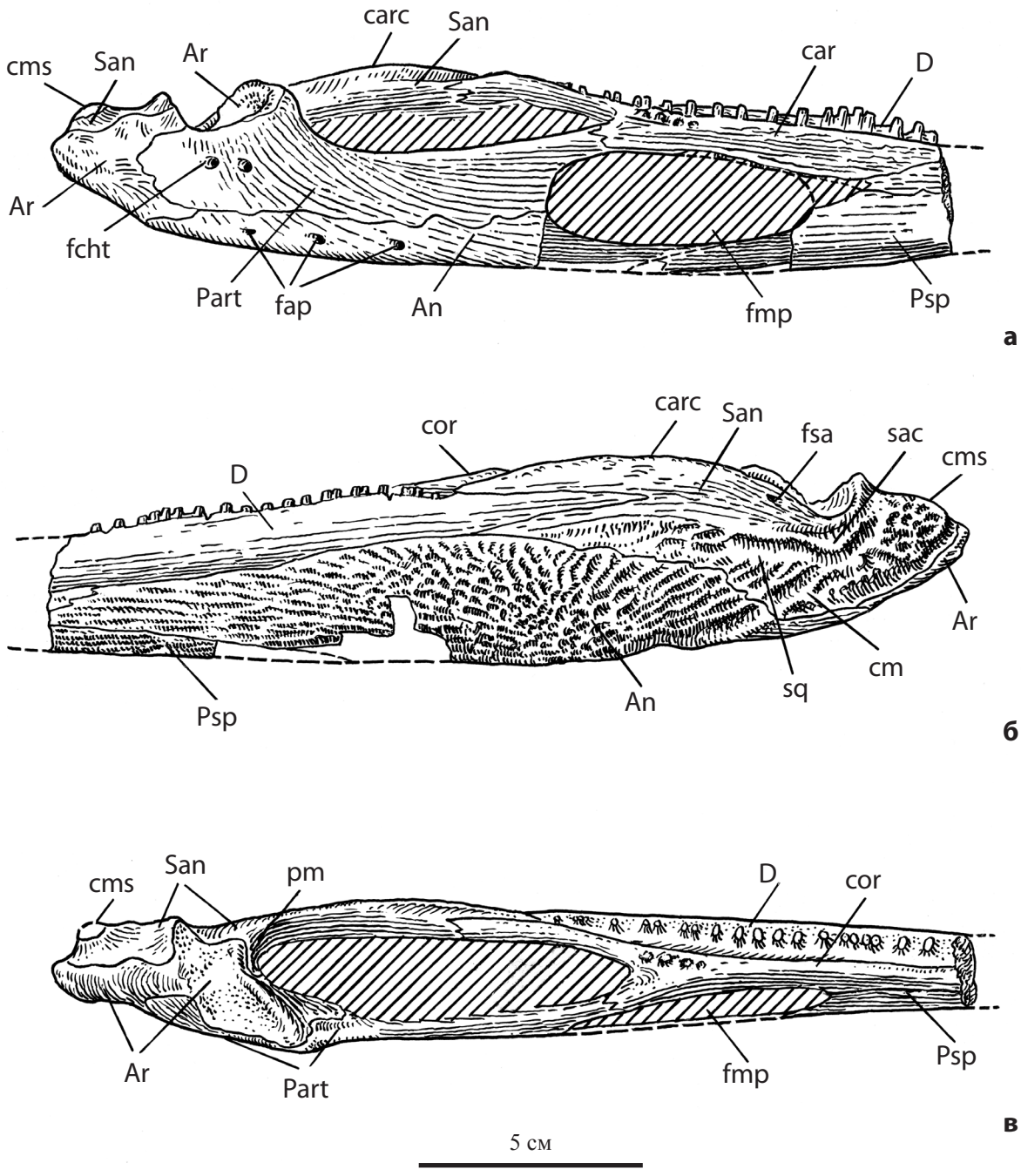


Рис. 12. Vyborosaurus mirus Novikov, 1990; голотип ПИН, № 3360/9, задняя половина левой ветви нижней челюсти: а – с лингвальной стороны, б – с лабиальной стороны, в – сверху; Архангельская обл., Лешуконский р-н, местонахождение Выбор II; нижний триас, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита (Новиков, 1990).

перегородкой. Хоаны вытянутые в различной степени (индекс chl – 1.2-3.0), располагаются несколько позади уровня вершин межптеригоидных окон; индекс ipv – 2.8-4.4. Степень развития постфенестральных зубных рядов варьирует. Небные кости не контактируют с птеригоидами на вентральной поверхности. Эктоптеригоиды несут хорошо выраженные клыки. Lamina anterior pterygoidei хорошо развита, размеры и форма ее дорсальной вырезки варьируют. Костное дно полости среднего уха удлинено в различной степени. Тело парасфеноида, как правило, вытянуто продольно. Шагрень на птеригоиде и парасфеноиде хорошо развита. Мускульные гребни на парасфеноиде слабо развиты или отсутствуют; processus cultriformis, как правило, узкий, лезвиевидный. Основание exoccipitale вытянуто продольно в различной степени. Система боковой линии развита полно, желобки, как правило, глубокие и широкие; супраорбитальный желобок обычно пересекает lacrimale. Преобладающая скульптура крыши черепа у большинства форм гребнисто-бороздчатая. Зубы на верхней и нижней челюсти сильно сжаты спереди назад, а на praemaxillare – сильно увеличены.

Нижняя челюсть с пологим ангулярным изгибом, сильно вытянутым задним меккелевым отверстием, и умеренно удлиненным симфизеальным отделом (индекс sl – 1.2-1.8). Ретроартикулярный отросток заметно удлиненный (индекс pra , как правило, не менее 2.0), с четким разграничением дорсальной и лингвальной сторон; praearticulare участвует в строении его лингвальной поверхности; дорсальная поверхность отростка субпараллельна оси челюсти и образована только supraangulare. Foramen chordae tympani целиком лежит в пределах praearticulare. Медиальный отросток supraangulare, как правило, хорошо развит. Каждая из ветвей нижней челюсти несет на dentale не менее 60-65 зубов. Crista arcuata заострена и дугообразно изогнута вверх. Из костей короноидной серии, как правило, только на coronoideum имеются зубы.

Межключица крестообразной формы, с узкими передним и задним отростками. Восходящий отросток ilium тонкий, палочковидный.

С о с т а в. Подсемейства Thoosuchinae Getmanov, 1982, Trematosaurinae Watson, 1919; Lyrocephaliscinae Kuhn, 1961, Bukobajinae Otschev, 1966, Tertreminae Schoch et Milner, 2000; Platysteginae Schoch et Milner, 2000 и Tertremoidinae Novikov, subfam. nov.

С р а в н е н и е. Отличается от семейств Benthosuchidae и Qantasidae пологим ангулярным изгибом нижней челюсти, более удлиненным ретроартикулярным отростком, каудальным распространением praearticulare в егопределы, более развитым processus medialis надугловой кости и отсутствием озубления на передних двух короноидах.

Дополнительными отличиями от Benthosuchidae являются более высокий череп, наличие увеличенных зубов на praemaxillare, большая латеральная расставленность орбит и более переднее их положение, менее выраженная межорбитальная впадина, наклоненная вперед плоскость затылка, менее выраженный антеролатеральный выступ заглазничной кости, более сильно развитая перегородка в переднем небном отверстии, отсутствие контакта palatinum и pterygoideum на небной поверхности, уплощенная lamina ascendens, более узкая полость среднего уха, более сильно развитая lamina anterior, удлиненная

продольно форма тела парасфеноида и меньшая развитость на нем мускульных гребней, более узкий мечевидный отросток, четкое разграничение дорсальной и лингвальной поверхностей ретроартикулярного отростка, участие только supraangulare в строении его дорсальной поверхности, более вытянутое заднее меккелево отверстие, положение foramen chordae tympani в пределах praearticulare, форма межключицы и более тонкий восходящий отросток ilium.

От Qantasidae дополнительно отличается продольно сжатыми основаниями зубов, большим их количеством на зубной кости, более удлиненным симфизеальным отделом и ориентировкой дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка.

Отличия от плохо известного семейства Yarengiidae заключаются в более развитой lamina anterior, более узкой полости среднего уха и наклоненной вперед затылочной плоскости.

З а м е ч а н и я. В случае принадлежности к яренгиидам вышеобсужденного материала из местонахождений Окуневское и Трепоздин к перечисленным в сравнении отличиям трематозаврид от этого семейства можно добавить 1) отсутствие зубов на передних двух короноидах и 2) более полное развитие перегородки в переднем небном отверстии. Более того, к этим же отличиям можно отнести и некоторые другие детали строения нижней челюсти, учитывая данные по Vyborosaurus и вполне закономерно ожидая их присутствие и у другого представителя яренгиид − рода Yarengia, соответствующая часть скелета которого пока остается не известной. Это – отсутствие у трематозаврид вентролингвальной скошенности дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка и образование этой поверхности только за счет supraangulare.

Выделяемое нами новое монотипичное подсемейство Tertremoidinae Novikov, subfam. nov. (с монотипичным родом Tertremoides Lehman, 1979) отличается от всех других подсемейств трематозаврид отсутствием lacrimale на дорсальной поверхности черепа (Lehman, 1966, 1979; Schoch, Milner, 2000).

Недавно из средней юры (келловейский ярус, формация Тоутуне) северо-западного Китая описан ilium темноспондильной амфибии, который был отнесен к трематозавроидам (Maisch, Matzke, Sun, 2004). По мнению М.А. Шишкина (устное сообщение), которое мы поддерживаем, наиболее вероятна принадлежность этого образца к брахиопидам, остатки которых неоднократно отмечались ранее в юрских отложениях Азии (Шишкин, 1991).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас Мадагаскара и Южной Африки, триас Европы.

Подсемейство Thoosuchinae Getmanov, 1982

Т и п о в о й р о д − Thoosuchus Efremov, 1940.

Д и а г н о з. Формы мелкого и среднего размеров. Удлинение черепной крыши варьирует (индекс lw – 1.0-1.45). Посторбитальная зона роста слабо выражена (индекс po − не более 2.0). Орбиты располагаются в задней половине крыши черепа. Лобные кости не простираются каудально дальше уровня заднего края орбит. Заглазничная кость удлинена в различной степени (индекс por – 0.8-1.5) без антеролатерального выступа.

Слезные кости не входят в края орбит. Слезная и скуловая флексуры инфраорбитального желобка выражены. Супраорбитальный желобок образует относительно крутой изгиб впереди орбиты. Постфенестральные зубные ряды образуют острый угол или параллельны; число зубов в них более восьми. Парахоанальные зубные ряды присутствуют. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками до 12 мелких зубов. Контакт сошника и небной кости относительно короткий. Шагрень на небной ветви птеригоида распространяется медиально до края межптеригоидного окна. Lamina anterior pterygoidei с глубокой и широкой дорсальной вырезкой. Депрессорная часть lamina ascendens выпуклая. Тело парасфеноида и птериго-парасфеноидный шов слабо удлиненные; lamina posterior парасфеноида хорошо выражена, мускульные гребни впереди нее развиты слабо. Видиев канал врастает в тело парасфеноида частично. Lamina ascendens pterygoidei в плане несколько изогнутая, образует в передней части lamina praeotica. Ушная полость относительно широкая; костное дно полости имеет незначительную длину (менее половины длины птеригопарасфеноидного шва). Crista posterior на квадратной ветви птеригоида слабо выражена. Боковые затылочные кости с относительно хорошо развитыми нижнеушными отростками, отогнутыми латерально и не достигающими основания параптеригоидного гребня.

Медиальный отросток надугловой кости нижней челюсти в зачаточном состоянии. Индекс pra – 2.0. Praearticulare простирается каудально в пределы ретроартикулярного отростка не более чем на треть его длины.

С о с т а в. Кроме типового рода, Prothoosuchus Getmanov, 1989.

С р а в н е н и е. Отличается от подсемейств Lyrocephaliscinae (включающим только род Lyrocephaliscus Kuhn, 1961), Bukobajinae (Bukobaja Otschev, 1966 и Trematolestes Schoch, 2006) и Tertremoidinae менее развитой посторбитальной зоной роста (и, соответственно, более каудальным положением орбит). От первых двух подсемейств и Tertreminae (Tertrema Wiman, 1914 и Hyperokynodon Plieninger, 1852) также отличается наличием постфенестральных зубных рядов и менее каудальным распространением лобной кости, от Lyrocephaliscinae и Tertremoidinae − выпуклостью депрессорной части lamina ascendens, от Bukobajinae и Tertreminae − наличием парахоанальных зубных рядов, а от Tertreminae и Tertremoidinae − более коротким швом между сошником и небной костью. Дополнительными отличиями от Lyrocephaliscinae являются более удлиненные хоаны, врастание видиева канала в тело парасфеноида, менее удлиненные костное дно полости среднего уха и тело парасфеноида, отсутствие crista posterior, большее количество зубов между палатинными и эктоптеригоидными клыками и более удлиненная lamina posterior парасфеноида, от Tertreminae - меньшие размеры и меньшее удлинение заглазничной кости, от Bukobajinae − наличие пренариальной зоны роста, положение слезной кости и присутствие septomaxillare, а от Tertremoidinae − присутствие lacrimale на дорсальной поверхности черепа и более длинные постфенестральные зубные ряды.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский и слудкинский горизонты Восточно-Европейской платформы и Предуральского прогиба.

Род Thoosuchus Efremov, 1940

Trematosuchus: Рябинин, 1927, с. 519; Кузьмин, 1935, с. 39.

Lyrocephalus: Гартман-Вейнберг и Кузьмин, 1936, с. 63 (part.).

Thoosuchus: Ефремов, 1940,с. 13; Шишкин, 1964, с. 91; Шишкин, Лозовский, 1979, с. 202; Каландадзе и др., 1968, с. 85; Ивахненко, 1971, с. 45; Гетманов, 1989, с. 20; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50; Schoch, Milner, 2000, с. 107.

Volgasaurus: Romer, 1947, с. 211; Huene, 1956, с. 84.

Т и п о в о й в и д – Lyrocephalus acutirostris Hartmann–Weinberg et Kuzmin, 1936; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Верхнее Поволжье.

Д и а г н о з. Череп мелких и средних (до 30 см) размеров, удлиненный (индекс lw – более 1.45), относительно высокий. Щечная поверхность выпуклая. Индекс io – 0.62-0.7. Septomaxillare присутствует. Заглазничная кость с антеролатеральным выступом в виде тупого угла. Посторбитальное удлинение черепа умеренное (индекс po – 1.7-2.0). “Рога” таблитчатых костей несколько укорочены, индекс cta – 0.65-0,77. Хоаны удлиненные (индекс chl – не менее 2.0). Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от пяти до 10–12 мелких зубов. Тело парасфеноида слегка удлиненное (его максимальная ширина и длина приблизительно одинаковы), с вогнутыми боковыми краями. На теле и небной ветви птеригоида шагрень вдоль края субтемпорального окна замещена покровной скульптурой. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный; шагреневое поле заходит на его основание не более чем на длину тела парасфеноида. Вершина межптеригоидного окна приближена к хоане, располагаясь на уровне ее заднего края или середины первого палатинного клыка. Наклон crista obliqua в затылочном плане варьирует. Флексура подглазничного желобка на слезной кости, как правило, хорошо выражена. Скуловой желобок в своей задней части дугообразно изгибается вверх и переходит на чешуйчатую кость. Степень выраженности затылочной комиссуры варьирует. Скульптура покровных костей меняется от бугорчато-ячеистого типа до гребнисто-желобкового.

Симфизеальный отдел нижней челюсти слабо удлинен (индекс sl – 1.2). Задний отросток межключицы суженный.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, T. tardus Getmanov, 1989 из рыбинского горизонта Общего Сырта и T. tuberculatus Getmanov, 1989 из рыбинского горизонта Общего Сырта и Верхнего Поволжья.

З а м е ч а н и я. И.А. Ефремов (1940) выделил род Thoosuchus по неполному черепу, описанному А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьминым как Lyrocephalus acutirostris (Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936). Точные географическая и стратиграфическая привязки этой находки не известны. И.А. Ефремов указывает, что она была сделана В.А. Теряевым “не в коренном залегании” в “районе г. Устюжны близ с. Мышкино” (Ефремов, 1940, с. 6). А.П. Гартман-Вейнберг и Ф.М. Кузьмин также не приводят точные данные по местонахождению: “материал…был открыт…в районе Устюжна – Рыбинск, в конкреции плотного известкового мергеля розового цвета” (Гартман-Вейнберг, Кузьмин, 1936,

с.75-76). Учитывая вышесказанное, представляется вполне очевидным, что указанный череп происходил из рыбинского горизонта (нижний триас), широко распространенном в Ярославском Поволжье и на прилегающих территориях. К сожалению, впоследствии типовой образец Thoosuchus («Lyrocephalus») acutirostris был утерян. Однако собранные за последние десятилетия в рыбинских отложения Ярославского Поволжья материалы позволили сделать вывод о синонимичности этой формы с описанным ранее А.Н. Рябининым (1927) из окрестностей г. Рыбинска Trematosuchus yakovlevi (Ивахненко, 1971; Каландазе и др., 1968; Гетманов, 1989).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Восточная Европа.

Thoosuchus yakovlevi (Riabinin, 1927)

Рис. 13, 14

Trematosuchus (?) yakovlevi: Рябинин, 1927, с. 519, табл. 6, фиг.1-3.

Lyrocephalus acutirostris: Hartmann-Weinberg, Kusmin, 1936 б, с.64, табл. I, фиг. 1-3, табл. II, фиг. 1-3.

Thoosuchus acutirostris: Ефремов, 1940, с. 9, рис. 1, 2; Шишкин, 1964, с. 93, рис. 52.

Thoosuchus jakovlevi: Каландадзе и др., 1968, с. 77 (part.); Ивахненко, 1971, с. 45 (part.); 1972, с. 98 (part.); Гетманов, 1989, с. 21, рис. 7, 16 б, 19, 31.

Thoosuchus yakovlevi: Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 21; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50, рис. 3.10; Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.), рис. 75, 76, табл. 5с.; Damiani, Yates, 2003, с. 333, рис. 1, 2.

Г о л о т и п – ЦНИГР, № 2169/1; фрагмент преорбитальной части черепа; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Кормица; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, рыбинская свита.

Д и а г н о з. Череп средних размеров (до 30 см длиной). Индексы: prn – 0.5–0.6; po – 2.0; por – 1.1; io – 0.62; cta – 0.65; chl – 2.5-3.0; ipv – 3.5-3.8. Челюстные мыщелки расположены близко к уровню затылочных. Дистальные части “рогов” tabularia суженные, слегка отклоняются каудально. Crista obliqua птеригоида ориентирована круто под углом 50º к горизонтами. Небная ветвь птеригоида неширокая, с полого изогнутым наружным краем. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками от 5 до 10 мелких зубов. Передний край межптеригоидного окна несколько отстоит каудально от уровня заднего края хоаны; шов небной кости и сошника, ориентирован под углом около 20º к оси черепа. Желобки сенсорных каналов относительно широкие; скуловой желобок значительно смещается на squamosum; затылочная комиссура хорошо выражена. Скульптура покровных костей состоит из типичных ячей и желобков, разделенных гладкими и высокими гребнями.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта; Верхняя Волга, Волго-Вятское междуречье, бассейн р. Мезени, Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 3999/1) из местонахождения Шилиха II, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 4197/63) из местонахождения Каменный Яр II, фрагмент крыши

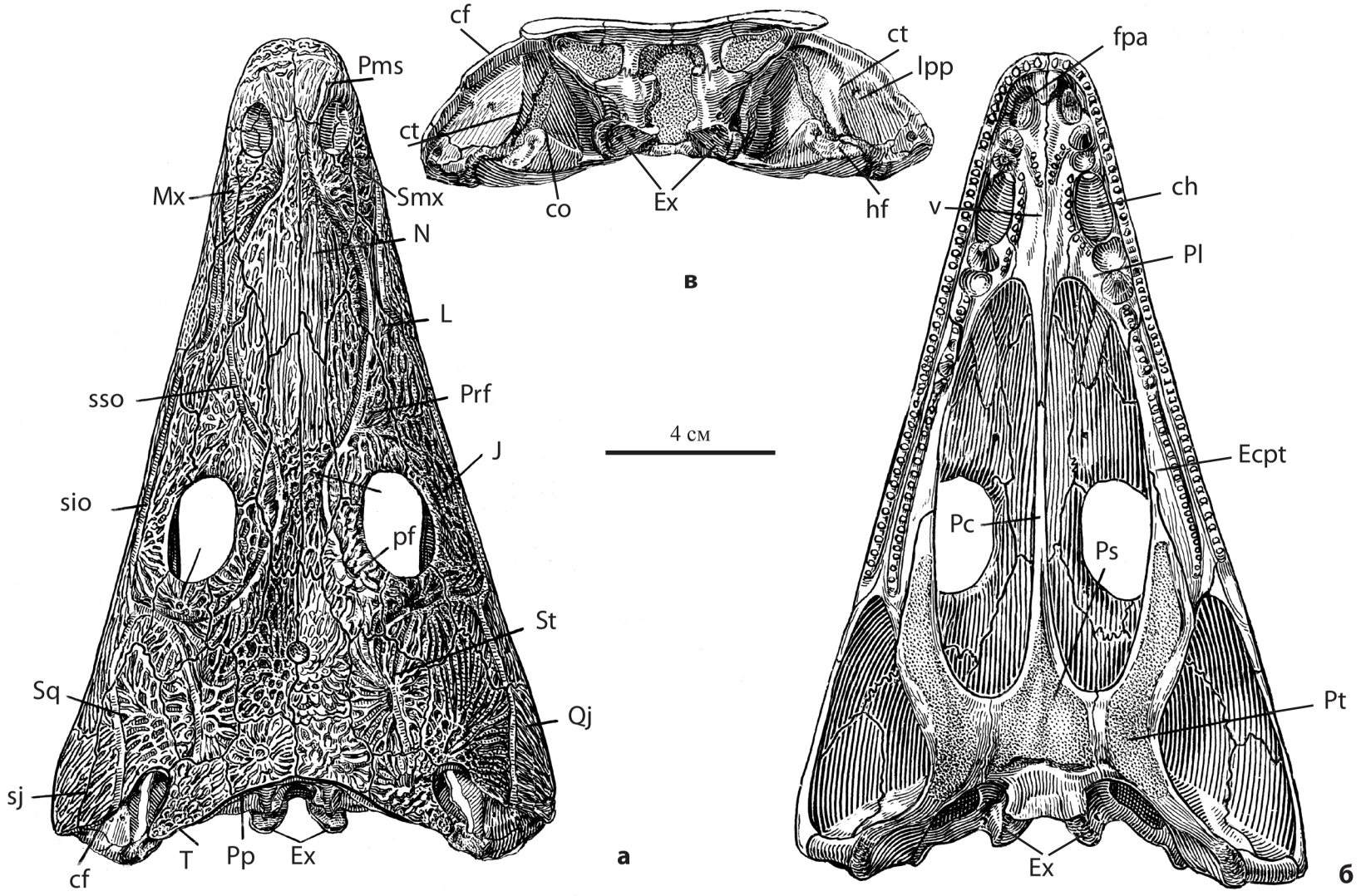


Рис. 13. Thoosuchus yakovlevi (Riabinin, 1927); реконструкция черепа по экз. ПИН, № 3200/6, 36, 43, 81, 82, 92, 93, 127, 132, 153-160, 165, 187, 190-192, 209: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита (Гетманов, 1989).

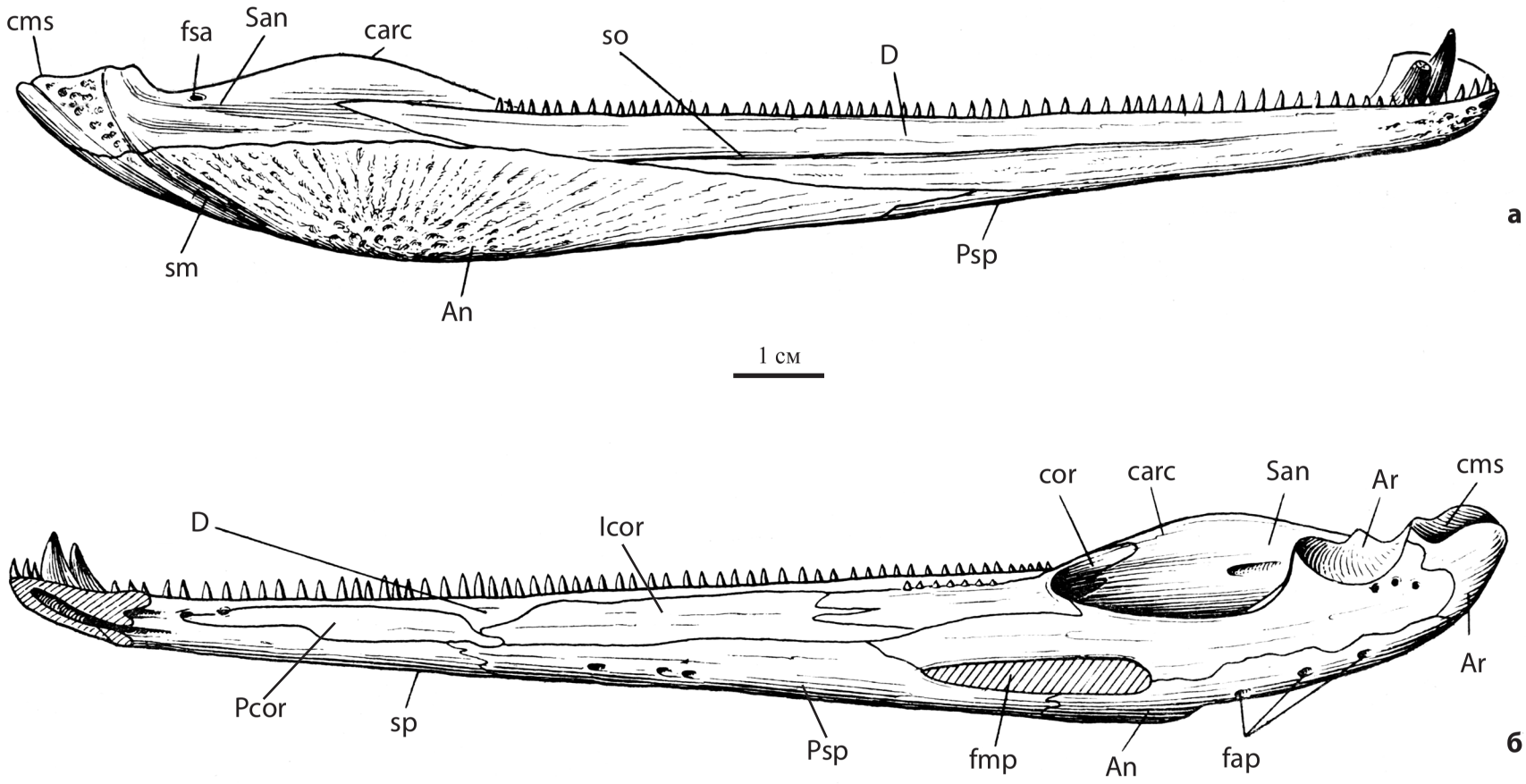


Рис. 14. Thoosuchus yakovlevi (Riabinin, 1927); реконструкция правой ветви нижней челюсти по экз. ПИН, №№ 3200/115, 406-407: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороны; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита (Гетманов, 1979).

черепа (ПИН, № 4197/117) из местонахождения Каменный Яр-Сухушка, фрагменты преорбитальной (экз. ПИН, № 2429/2) и посторбитальной (экз. ПИН, № 2429/1) частей из местонахождения Алексеевское, отпечаток крыши черепа (экз. РМЗ, № НВФ-7031) из местонахождения Кештома, фрагмент черепа (экз. ПИН, № 4001/ 1) из местонахождения Рыбинск и более 160 образцов (коллекции: ПИН, № 3200; РМЗ (ПЛ); ЯГПУ, № 1Т; AM F98271 и WAM 96.8.1) из местонахождения Тихвинское.

Thoosuchus tardus Getmanov, 1989

Рис. 15

Thoosuchus tardus: Гетманов, 1989, с. 23, рис. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50.

Thoosuchus yakovlevi: Schoch, Milner, 2000, с. 107 (part.).

Г о л о т и п – ПИН, № 4000/1; затылочная часть черепа; Самарская обл., Алексеевсккий р-н, местонахождение Горяиновка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт, верхняя подсвита каменноярской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: po – 1.7; por – 1.5; cta – 0,75. Челюстные и затылочные мыщелки располагаются на одном уровне. Crista obliqua птеригоида ориентирована под углом около 50º к горизонтами. Небная ветвь крыловидной кости узкая, с хорошо развитым флангом. Желобки сенсорных каналов относительно широкие; смещение sulcus jugalis на squamosum минимально, задняя комиссура слабо выражена. Скульптура покровных костей ямчато-бороздчатая с гладкими разделяющими гребнями.

С р а в н е н и е. Отличается от T. yakovlevi меньшим посторбитальным удлинением черепа, более удлиненной формой postorbitale, более узкой небной ветвью птеригоида и сильно выступающим птеригоидным флангом, более латеральным расположением задней части скулового желобка и слабой выраженностью задней комиссуры.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Общий Сырт, бассейн р. Чапаевки.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части крыши черепа (экз. ПИН, № 4000/2) из типового местонахождения.

Thoosuchus tuberculatus Getmanov, 1989

Рис. 16

Thoosuchus tuberculatus: Гетманов, 1989, с. 25, рис. 9; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 22, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50.

Thoosuchus yakovlevi: Milner, Schoch, 2000, с. 107 (part.).

Г о л о т и п – ПИН, № 4197/1; череп; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Каменный Яр VI; нижний триас, рыбинский горизонт, верхняя подсвита каменноярской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: po – 1.7; por – 0.8; io – 0.7; cta – 0.77. Челюстные мыщелки заметно отстоят от уровня затылочных. Crista obliqua птеригоида полого ориентирована под углом 20º к горизонтами. Небные ветви птеригоидов широкие, с почти параллельными боковыми краями. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками 10-12 мелких зубов. Межптеригоидные окна распространяются вперед до уровня задних краев хоан (в

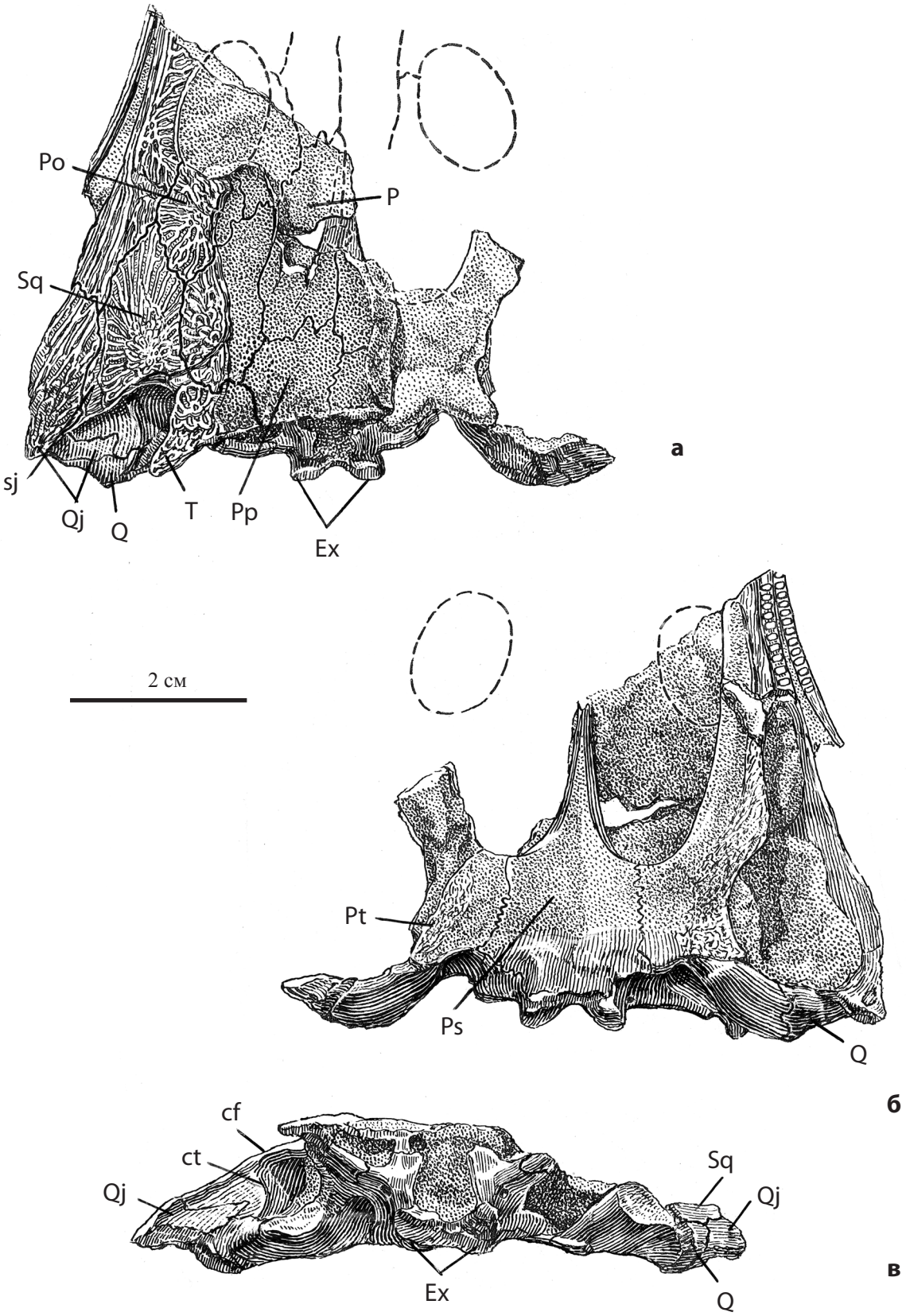


Рис. 15. Thoosuchus tardus Getmanov, 1989; голотип ПИН, № 4000/1, посторбитальная часть черепа: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Самарская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Горяиновка; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита (Гетманов, 1989).

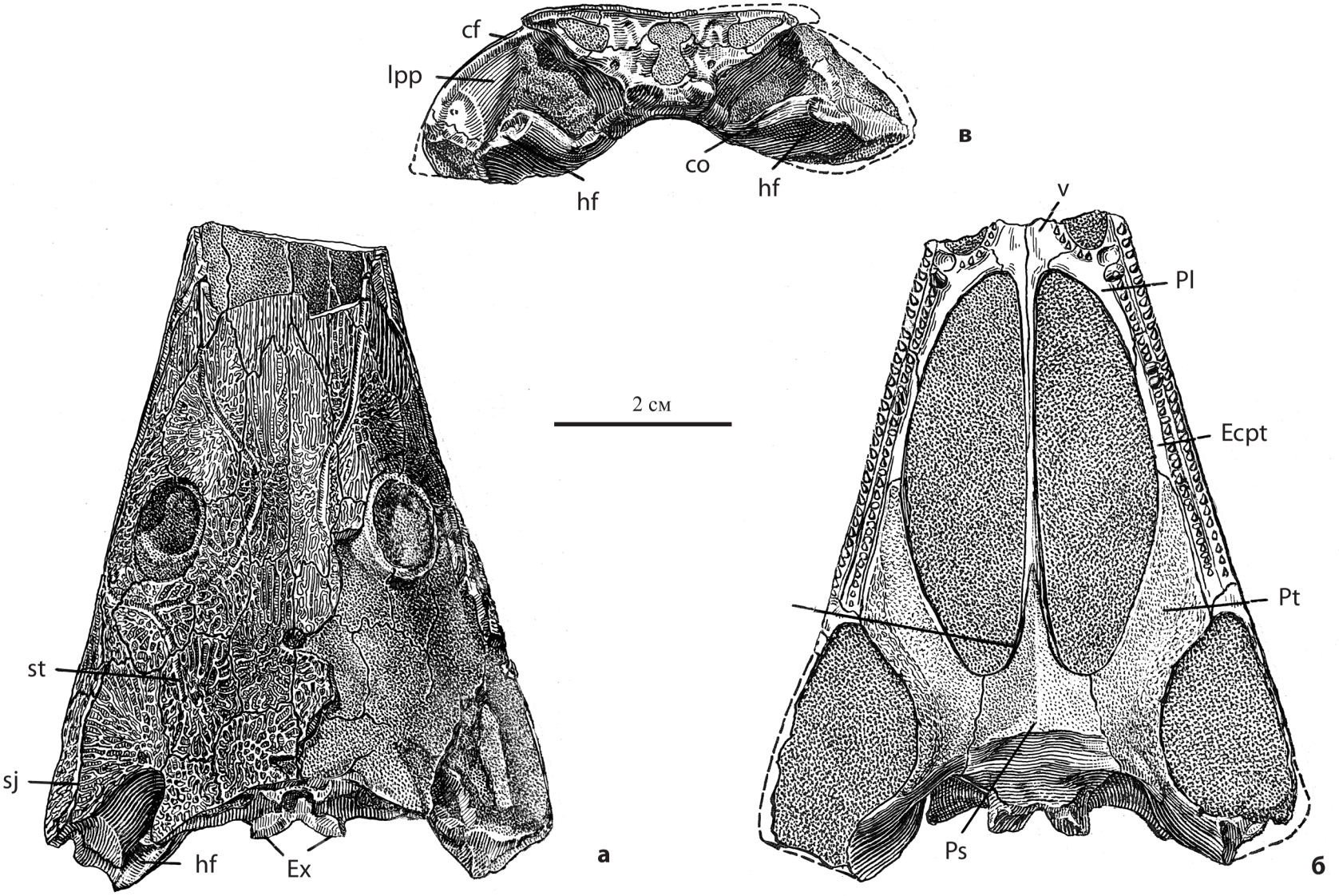


Рис. 16. Thoosuchus tuberculatus Getmanov, 1989; голотип ПИН, № 4197/1, череп: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Каменный Яр VI; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита (Гетманов, 1989).

связи с чем шов palatinum и vomer укороченный и ориентирован под углом 45-50º к оси черепа). Crista posterior на квадратной ветви птеригоида не выражена. Желобки сенсорных каналов узкие; смещение sulcus jugalis на squamosum минимально, задняя комиссура не выражена. Ячейки и желобки скульптуры покровных костей очень маленькие и узкие; разделяющие их гребни несут хорошо выраженные бугорки.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов более расширенной формой postorbitale, большим удалением челюстных мыщелков от уровня затылочных, более развитыми "рогами" tabularia, более пологой ориентировкой crista obliqua, невыраженностью crista posterior, узкими желобками сенсорных каналов и характером покровной скульптуры. Дополнительные отличия от T. yakovlevi – более расставленные орбиты, меньшее посторбитальное удлинение черепной крыши, большая выпуклость депрессорной части lamina ascendens, более переднее положение переднего края межптеригоидных окон (и, соответственно, более короткий и поперечно ориентированный контакт vomer-palatinum), слабое развитие желобков боковой линии и более латеральное положение задней части скулового желобка, а от T. tardus – более широкая небная ветвь птеригоида и неразвитость его фланга.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт; Общий Сырт и Верхнее Поволжье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент посторбитальной части черепа (экз. ПИН, № 5016/1) из местонахождения Красные Пожни.

Род Prothoosuchus Getmanov, 1989

Prothoosuchus: Гетманов, 1989, с. 26; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50; Milner, Schoch, 2000, с. 107

Т и п о в о й в и д – Prothoosuchus blomi Getmanov, 1989; нижний триас, ветлужский надгоризонт, рыбинский и слудкинский горизонты; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Мелкие формы с длиной черепа до 7 см. Череп короткий (индекс lw – 1.0–1.25) и несколько уплощенный. Щечная поверхность плоская. Длина заглазничной кости меньше ее ширины, а антеролатеральный выступ не выражен. Индексы: po – 1.55; cta – 1; ipv – не более 3.2. Crista obliqua восходящей пластины птеригоида ориентирована полого под углом 20º-40º к горизонтали. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками не менее 12 зубов, латеральнее которых имеется шагрень из мелких зубчиков. Parasphenoideum имеет укороченное тело (его максимальная ширина превосходит длину) со слабо вогнутыми боковыми краями. Шагрень покрывает всю вентральную поверхность тела парасфеноида, небных ветвей и тела птеригоида. Мечевидный отросток относительно широкий, шагрень заходит на него до середины длины межптеригоидных окон. Желобки органов боковой линии узкие, глубокие. Flexura lacrimalis не выражена. Скуловой желобок в своей задней части не переходит на squamosum. Затылочная комиссура плохо выражена. Покровная скульптура очень мелкая; гребни, разделяющие ячейки и желобки, несут хорошо развитые бугорки или состоят из них.

Помимо coronoideum зубной ряд имеется на intercoronoideum. Задний отросток межключицы расширенный.

С р а в н е н и е. Отличается от Thoosuchus мелкими размерами, менее вытянутой и более уплощенной формой черепа, плоской щечной поверхностью, отсутствием антеролатерального выступа у postorbitale, слабым посторбитальным удлинением черепа, более удлиненными таблитчатыми костями, большим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, присутствием шагрени на эктоптеригоиде и небной кости, более укороченным телом парасфеноида, более сильным развитием шагрени на парасфеноиде и птеригоиде (при отсутствии покровной скульптуры), расширенностью мечевидного отростка парасфеноида, сглаженностью flexura lacrimalis, расположением скулового желобка вне squamosum, бугорчатым характером скульптуры, наличие зубов на intercoronoideum, а также формой задней части межключицы.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, Prothoosuchus samariensis Getmanov, 1989 из рыбинского горизонта Общего Сырта.

З а м е ч а н и я. Вывод о сильном удлинении ретроартикулярного отростка нижней челюсти и неразвитости медиального отростка supraangulare у Prothoosuchus основан на результатах изучения задней части правой ветви нижней челюсти Prothoosuchus sp. (экз. ПИН, №4630/ 12), происходящей из местонахождения Федоровка бассейна р. Бузулук (рыбинский горизонт; Оренбургская обл.).

Наиболее ранние остатки представителей рода (Prothoosuchus sp.: экз. ПИН, № 4489/1) происходят из местонахождения Корольки (Оренбургская обл.), вмещающие отложения которого, наиболее вероятно, принадлежат заплавненскому горизонту.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, заплавненский и рыбинский горизонты и низы слудкинского горизонта; Общий Сырт и бассейн р. Ветлуги.

Prothoosuchus blomi Getmanov, 1989

Рис. 17

Prothoosuchus blomi: Гетманов, 1989, с. 28, рис. 10; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 26, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50; Milner, Schoch, 2000, с. 107 (part.)

Г о л о т и п – ПИН, № 2423/1; часть скелета с черепом в естественном сочленении; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождения Новая Таволжанка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, низы слудкинского горизонта, низы мечетинской свиты.

Д и а г н о з. Индексы: lw – около 1.25; io – 0.63; chl – не более 2.5; ipv – 3.2. Челюстные и затылочные мыщелки расположены на одном уровне. Мускульные гребни парасфеноида не соединяются у средней линии. Желобки для небных вен на вентральной поверхности основания черепа узкие, глубокие. Шагрень не переходит на квадратную ветвь pterygoideum. Передние края межптеригоидных окон располагается на уровне задних границ хоан (в связи с чем шов между vomer и palatinum ориентирован под углом приблизительно 50º к оси черепа). Скуловой желобок боковой линии располагается вдоль шва squamosum и quadratojugale. Покровная скульптура ямчато-бороздчатая с бугорками на разделяющих гребнях.

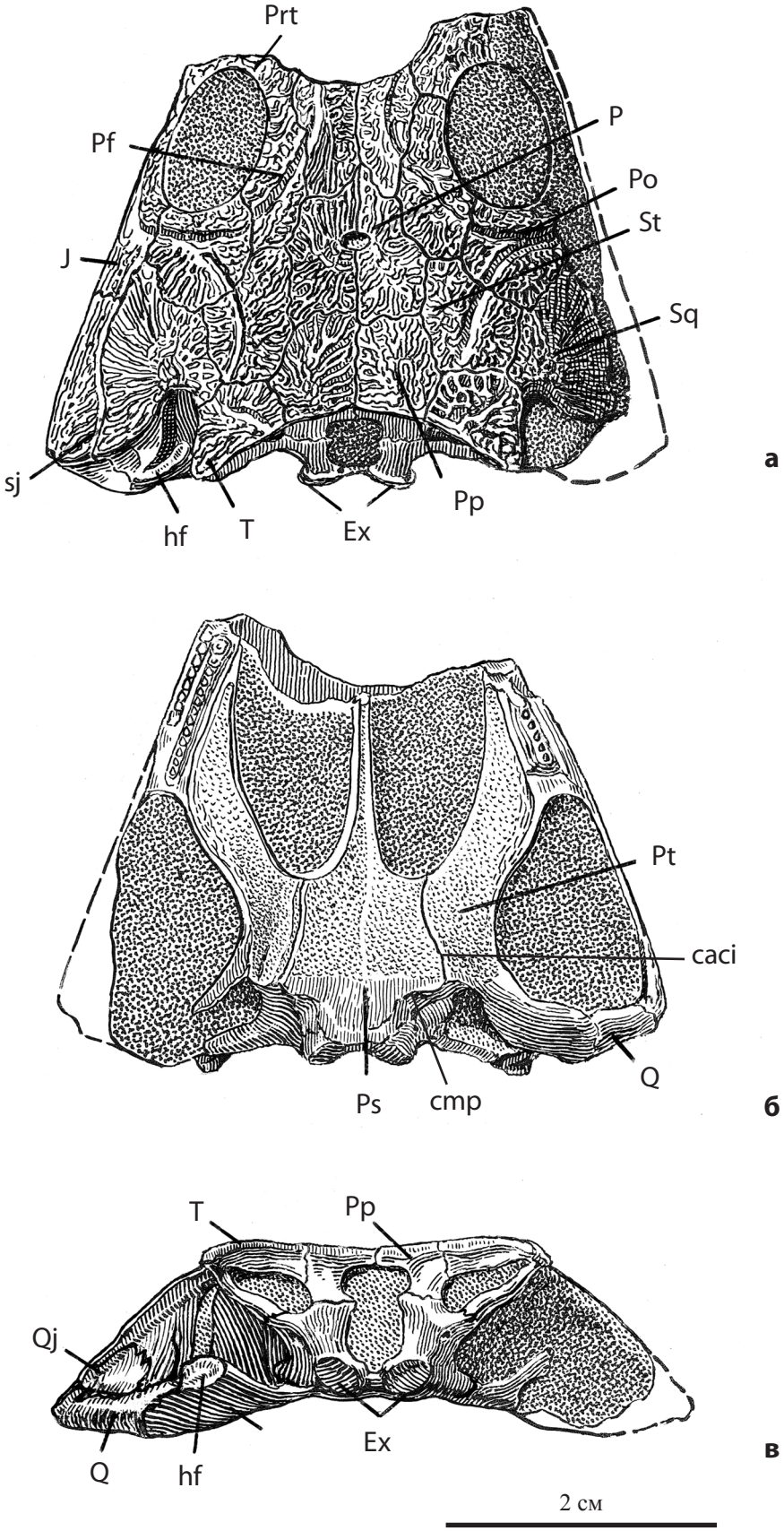


Рис. 17. Prothoosuchus blomi Getmanov, 1989; голотип ПИН, №2423/1, задняя половина черепа: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Новая Таволжанка; нижний триас, низы слудкинского горизонта, низы мечетинской свиты (Гетманов, 1989).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский горизонт и низы слудкинского горизонта; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент черепа и нижняя челюсть (экз. ПИН, № 2423/2), плечевой пояс и часть позвоночного столба в естественном сочленении с ребрами (экз. ПИН, № 2423/3) из типового местонахождения; фрагмент черепной крыши (экз. ПИН, № 4197/18) из местонахождения Каменный Яр-Сухушка.

Prothoosuchus samariensis Getmanov, 1989

Рис. 18

Prothoosuchus samariensis: Гетманов, 1989, с. 30, рис. 11; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 26, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50

Prothoosuchus blomi: Milner, Schoch, 2000, с. 107 (part.)

Г о л о т и п − ПИН, № 3997/1; неполный череп; Самарская обл., Алексеевский р-н, низовья оврага Глубокого, местонахождение Корнеевка II; нижний триас, ветлужский надгоризонт, (?) рыбинский горизонт, (?) каменноярская свита.

Д и а г н о з. Индексы: lw − около 1.0; io – 0.76. Челюстные мыщелки располагаются позади уровня затылочных. Мускульные гребни парасфеноида соединены в одну поперечную линию. Желобки для небных вен вдоль птериго-парасфеноидного шва очень широкие. Шагрень распространяется на квадратную ветвь pterygoideum. Скуловой желобок боковой линии располагается значительно ниже шва squamosum – quadratojugale и достигает его только в своей задней части. Покровная скульптура преимущественно из тесно сближенных бугорков, вытянутых в валики по периферии костей.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида более укороченным черепом, положением челюстных мыщелков позади затылочных, более расставленными орбитами, соединением мускульных гребней парасфеноида, расширенными желобками для небных вен, распространением шагрени на квадратную ветвь птеригоида, положением скулового желобка боковой линии значительно ниже шва squamosum и quadratojugale, характером покровной скульптуры костей крыши черепа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, рыбинский(?) горизонт, каменноярская (?) свита; Общий Сырт

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство Platysteginae Schoch et Milner, 2000

(nom. trans. ex Platystegidae Schoch et Milner, 2000)

Т и п о в о й р о д − Platystega Wiman, 1915.

Д и а г н о з. Формы среднего и крупного размера череп, умеренно удлиненный (индекс lw – около 1.4). Пренариальная и посторбитальная зоны роста умеренно развиты (индексы: prn – 0.5-0.7; po − 2.2–2.4). Орбиты располагаются в задней половине черепа, близко к уровню середины длины крыши черепа. Septomaxillare присутствует. Лобные кости простираются каудально до уровня заднего края орбит. Заглазничные кости умеренно вытянуты продольно (индекс por – 1.3-1.8). Слезные кости не входят в края орбит. Слезная и скуловая флексуры инфраорбитального желобка выражены. Постфенестральные зубные ряды редуцированы. Парахоанальные зубные ряды

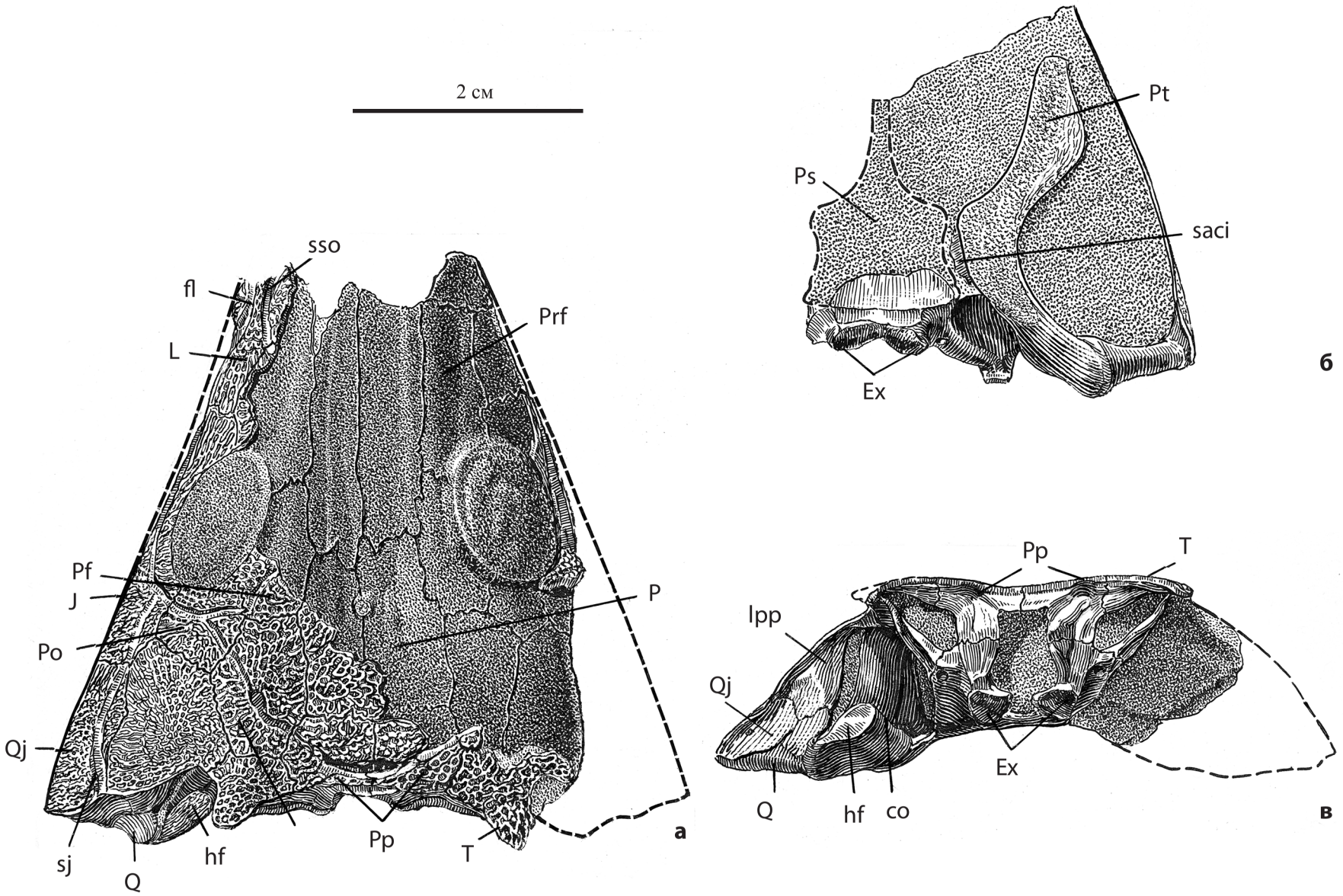


Рис. 18. Prothoosuchus samariensis Getmanov, 1989; голотип ПИН, № 3997/1, неполный череп: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Самарская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Корнеевка II; нижний триас, (?) рыбинский горизонт, (?) каменноярская свита (Гетманов, 1989).

присутствуют. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками 3-5 более мелких зубов. Контакт сошника и небной кости относительно короткий. Шагрень на небной ветви птеригоида сильно развита, распространяется до края межптеригоидного окна. Восходящая пластина крыловидной кости уплощена; полость среднего уха суженная, ограничена спереди лишь утолщенным гребнем (crista praeotica). Lamina anterior с глубокой и относительно широкой дорсальной вырезкой. Депрессорная часть восходящей пластины птеригоида уплощена. Тело парасфеноида заметно вытянутое; lamina posterior затылочная часть парасфеноида редуцирована, мускульные гребни слабо развиты. Мечевидный отросток парасфеноида лезвиевидный. Видиев канал частично врастает в тело парасфеноида. Crista obliqua pterygoidei круто ориентирована под углом 50º к горизонтальной плоскости. Костное дно полости среднего уха имеет незначительную длину (менее половины длины птеригопарасфеноидного шва). Crista posterior отчетливая. Боковые затылочные кости с относительно хорошо развитыми и отогнутыми латерально нижнеушными отростками; основание кости не достигает параптеригоидного гребня. Скуловой желобок в своей задней части (на squamosum) дугообразно изогнут и значительно смещен медиально. Покровная скульптура обычного типа: состоит из маленьких ячеек и узких желобков, разделенных высокими гребнями.

Симфизеальный отдел нижней челюсти слабо удлинен (индекс sl – 1.2). Praearticulare заходит каудально в пределы ретроартикулярного отростка на расстояние более половины его длины. Медиальный отросток надугловой кости сильно развит.

С о с т а в. Кроме типового рода, Trematotegmen Getmanov, 1982 и Angusaurus Getmanov, 1989.

С р а в н е н и е. Отличается от наиболее близкого подсемейства Thoosuchinae более развитой посторбитальной зоной роста крыши черепа (и, соответственно, более передним положением орбит, большей степенью удлинения заглазничной кости), редукцией постфенестральных зубных рядов, уплощенностью восходящей пластины птеригоида и ее депрессорной части, выраженностью crista posterior, более вытянутым телом парасфеноида, более каудальным распространением praearticulare и большим развитием медиального отростка надугловой кости.

От подсемейств Lyrocephaliscinae, Bukobajinae и Tertremoidinae отличается менее развитой посторбитальной зоной роста (и, соответственно, более каудальным положением орбит), а от первых двух подсемейств и Tertreminae еще и наличием постфенестральных зубных рядов. От Thoosuchinae и Tertremoidinae – меньшим количеством зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, от Lyrocephaliscinae, Tertreminae и Bukobajinae − менее каудальным распространением лобных костей, от Bukobajinae и Tertreminae – наличием парахоанальных зубных рядов, от Tertreminae и Tertremoidinae – более коротким швом между сошником и небной костью.

Дополнительными отличиями от Lyrocephaliscinae являются более удлиненные хоаны, врастание видиева канала в тело парасфеноида, более короткое костное дно полости среднего уха, ее суженность и слабое развитие lamina praeotica, от Tertreminae – менее удлиненные заглазничные кости, от Bukobajinae − положение слезной кости,

наличие пренариальной зоны роста и septomaxillare, а от Tertremoidinae − наличие lacrimale на дорсальной поверхности черепа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, слудкинский и устьмыльский горизонты Восточной Европы и нижнеоленекский подъярус архипелага Шпицберген.

Род Angusaurus Getmanov, 1989

Angusaurus: Гетманов, 1989, с. 30; Новиков, 1990, с. 95, 1994, с. 47; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 50; Milner, Schoch, 2000, с. 106.

Т и п о в о й в и д − Angusaurus dentatus Getmanov, 1989; нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Формы средних и крупных размеров с относительно узким черепом длиной до 30 см. Индексы: prn – 0.5–0.7; po – 2.3; por – 1.3-1.6; io – 0.63-0.67; cta – 0.55-0.65; chl – 1.8-3.0; ipv – 3.8-4.4. Степень развития антеролатерального выступа postorbitale варьирует. Заднелобная кость относительно узкая; ее ширина в межорбитальном промежутке приблизительно равна таковой лобной кости. Длина и ширина заднетеменной кости приблизительно одинаковы. Задний край lacrimale заметно отстоит от переднего края орбиты. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками четыре мелких зуба, передние из которых (на palatinum) могут быть увеличены до размера клыков. На месте постфенестральных зубных рядов два-три сближенных зуба, располагающихся на возвышении вдоль межсошникового шва. Степень выраженности flexura lacrimalis варьирует.

Ретроартикулярный отросток значительно удлинен (индекс pra – 2.5).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, Angusaurus succedaneus Getmanov, 1989, Angusaurus weidenbaumi (Kuzmin, 1935) и Angusaurus tsylmensis Novikov, 1990.

С р а в н е н и е. Отличается от Platystega более узкой формой черепа (и, соответственно, более узкими заднелобными костями и межптеригоидными ямами), более сближенными орбитами, более удлиненными хоанами, наличием (хотя в редуцированном виде) постфенестральных зубных рядов, меньшими размерами и, вероятно, большим посторбитальным удлинением крыши черепа.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский и устьмыльский горизонты Восточной Европы.

Angusaurus dentatus Getmanov, 1989

Рис. 19

Angusaurus dentatus: Гетманов, 1989, с. 32, рис. 12; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 23, рис.2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 51, рис. 3.11; Milner, Schoch, 2000, с. 106, рис. 76.

Г о л о т и п – ПИН, № 4196/1, череп; Оренбургская обл., Тоцкий р-н, местонахождение Логачевка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

Д и а г н о з. Дорсальная поверхность черепной крыши в поперечном сечении равномерно выпуклая, сводчатая. Носовые кости распространяются вперед за уровень

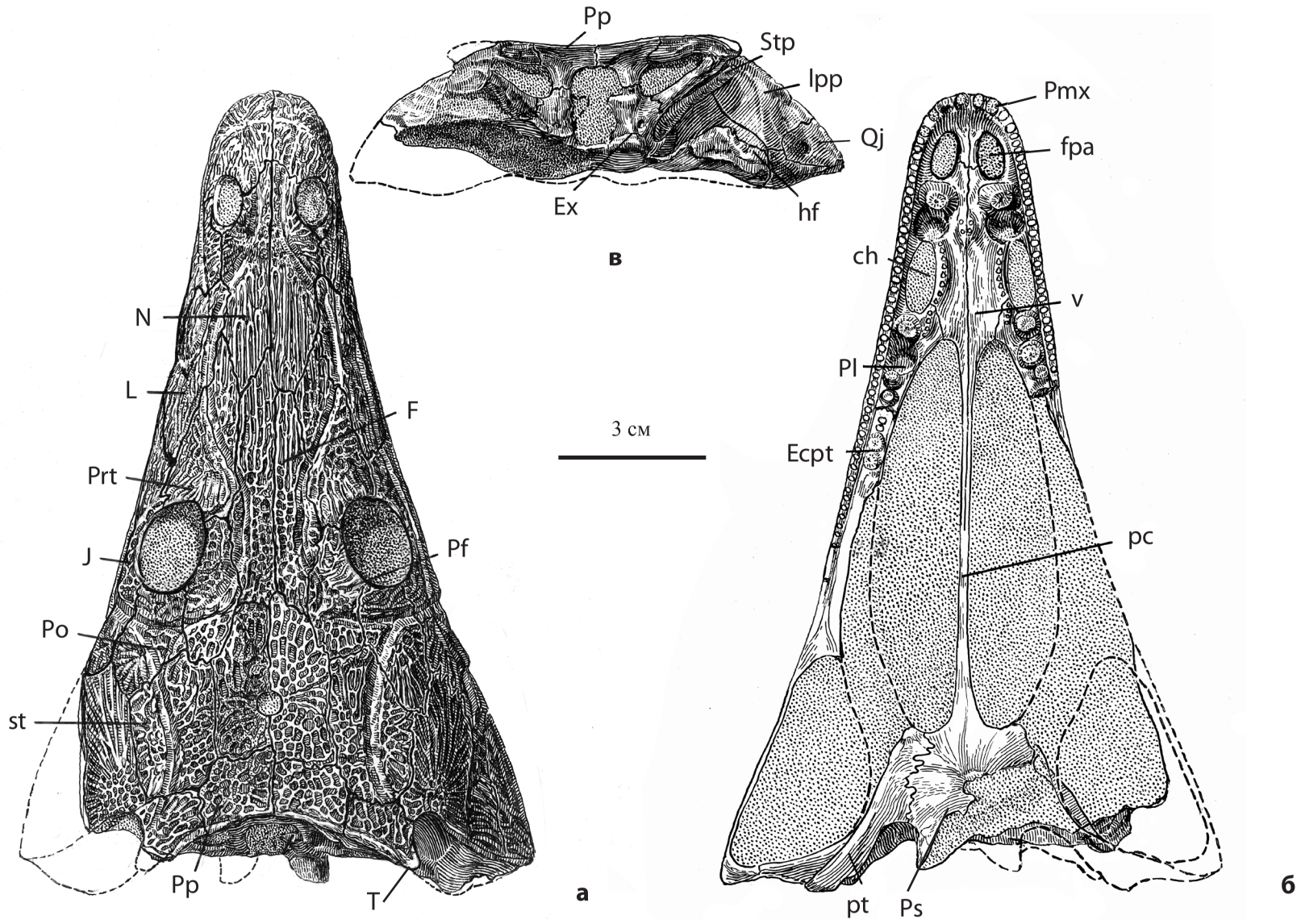


Рис. 19. Angusaurus dentatus Getmanov, 1989; голотип ПИН, № 4196/1, череп: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Оренбургская обл., Тоцкий р-н, местонахождение Логачевка; нижний триас, устьмыльский горизонт, гостевская свита (Гетманов, 1989).

переднего края ноздрей. Антеролатеральный выступ postorbitale не развит. Индексы: prn – 0.7; por – 1.3-1.4; chl – 2.0; io – 0.67; cta – 0.55; ipv – 4.2. Передненебные и носовые отверстия не перекрываются в плане. Перегородка между передненебными отверстиями относительно широкая, ее ширина больше таковой передненебного отверстия в 1.5 раза. Между палатинными и эктоптеригоидными клыками два укрупненных зуба на небной кости и два мелких – на эктоптеригоде. Flexura lacrimalis отчетливая.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт, гостевская свита; Общий Сырт, бассейн р. Большая Погромка.

М а т е р и а л. Голотип.

Angusaurus succedaneus Getmanov, 1989

Рис. 20, 21

Angusaurus succedaneus: Гетманов, 1989, с. 33, рис. 13, 17, 20; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 12, табл. 24; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 51; Milner, Schoch, 2000, с. 107.

Г о л о т и п – ПИН, № 2428/1, неполный череп; Самарская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Борщевка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

Д и а г н о з. Дорсальная поверхность крыши черепа в сечении равномерно выпуклая. Индексы: chl – 1.8; io – около 0.63; ipv – 3.8. Перегородка между передненебными отверстиями узкая, менее ширины отверстия. Между палатинными и эктоптеригоидными клыками три-четыре мелких зуба. Тело парасфеноида слабо вытянуто.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида более сближенными орбитами, узкой перегородкой между передненебными отверстиями, более короткими хоанами, менее вытянутыми межптеригоидными ямами и менее дифференцированной зубной системы.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, верхи слудкинского горизонта и устьмыльский горизонт, верхи мечетинской свиты и гостевская свита; Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, неполная правая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 2428/2) и фрагмент заднего отдела левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 2428/3) из типового местонахождения; часть черепа (экз. ПИН, № 4362/10) из местонахождения Терновый.

Angusaurus weidenbaumi (Kuzmin, 1935)

Рис. 22

Trematosuchus weidenbaumi: Кузьмин, 1935, с. 39, рис. 1-3; 1938, с. 23; Ефремов, 1940, с. 16.

Thoosuchus weidenbaumi: Каландадзе и др., 1968, с. 77.

Angusaurus weidenbaumi: Гетманов, 1989, с. 33, рис. 14; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 23, рис.1; Milner, Schoch, 2000, с. 107.

Г о л о т и п – ПИН № 155/10, фрагмент преорбитального отдела черепа; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Плёс; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, низы юрьевецкой свиты.

Д и а г н о з. Дорсальная поверхность преорбитального отдела выпуклая в сечении; носовые кости участвуют в ее строении. Передненебные и носовые отверстия

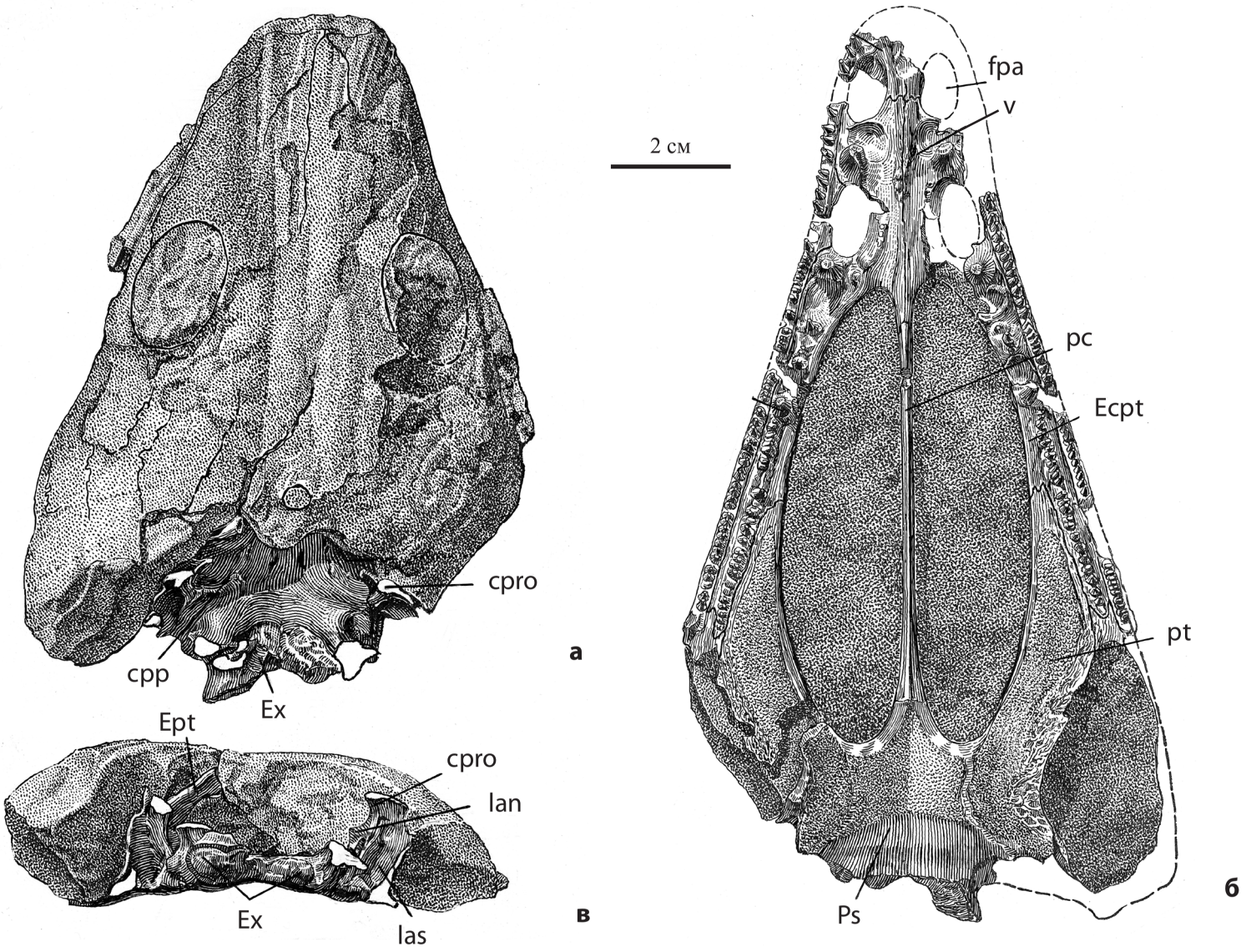


Рис. 20. Angusaurus succedaneus Getmanov, 1989; голотип ПИН, № 2428/1, неполный череп: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Самарская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Борщевка; нижний триас, устьмыльский горизонт, гостевская свита (Гетманов, 1989).

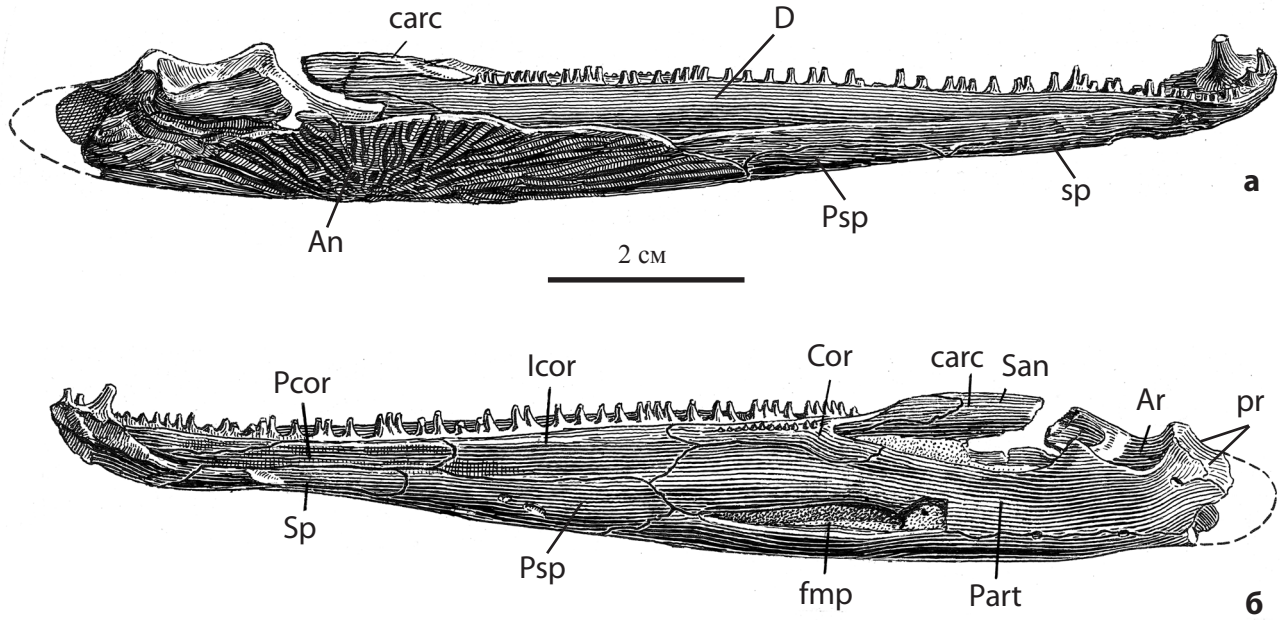


Рис. 21. Angusaurus succedaneus Getmanov, 1989; экз. ПИН, № 2428/2, правая ветвь нижней челюсти: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороны; Самарская обл., Алексеевский р-н, местонахождение Борщевка; нижний триас, устьмыльский горизонт, гостевская свита (Гетманов, 1989).

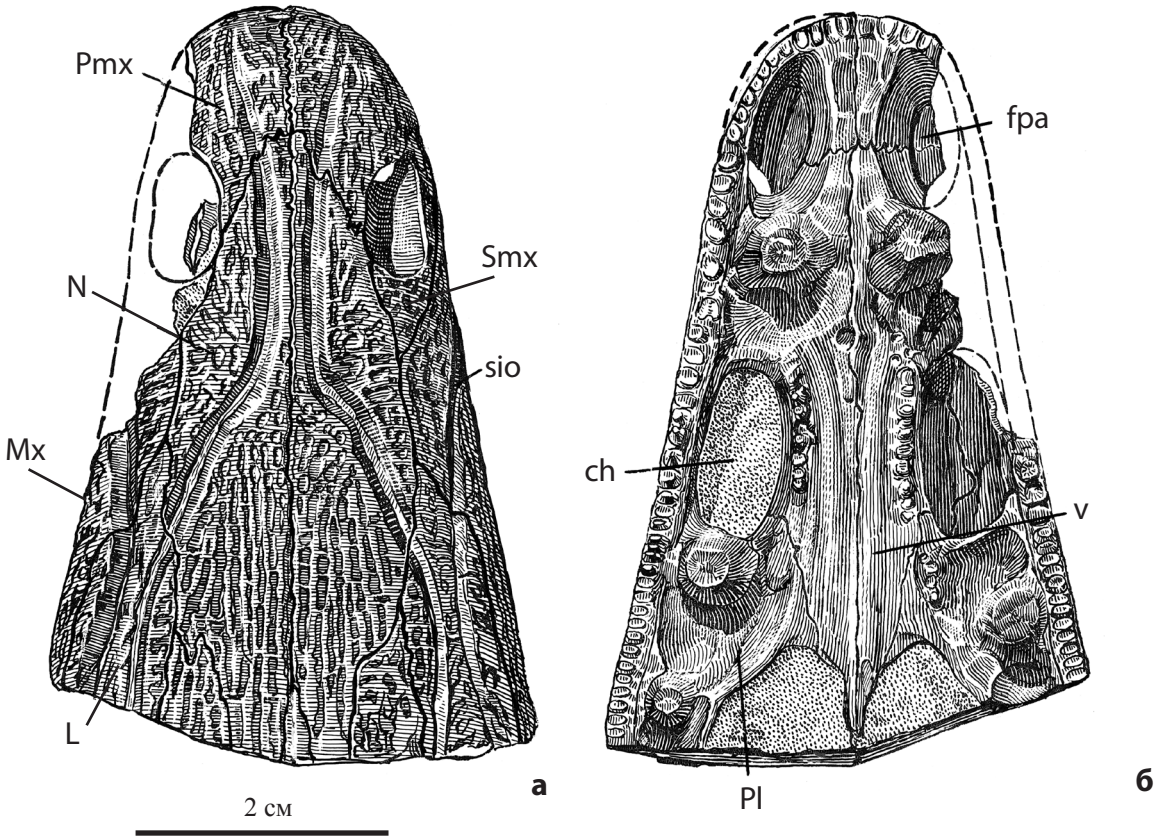


Рис. 22. Angusaurus weidenbaumi (Kuzmin, 1935); голотип ПИН, № 155/10, фрагмент преорбитального отдела черепа: а – сверху, б – снизу; Ивановская обл., Приволжский р-н, местонахождение Плес; нижний триас, слудкинский горизонт, низы юрьевецкой свиты (Гетманов, 1989).

незначительно перекрывают друг друга в плане. Индексы: prn – 0.5; ch – 2.0. Перегородка между передненебными отверстиями почти в 2 раза шире таковой отверстия. Позади палатинных клыков находится как минимум один укрупненный зуб. Flexura lacrimalis не выражена.

С р а в н е н и е. Отличается от A. dentatus более укороченным пренариальным отделом, невыраженностью flexura lacrimalis, широкой перегородкой между передненебными отверстиями и перекрытием их в плане хоанами, а от A. succedaneus − сильно расширенной перегородкой между передненебными отверстиями, более удлиненной формой хоан и характером дифференциации зубной системы.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт; Верхнее Поволжье.

М а т е р и а л. Голотип.

Angusaurus tsylmensis Novikov, 1990

Рис. 23

Angusaurus tsylmensis: Новиков, 1990, с. 95, рис. 3; 1994, с. 47, рис. 7; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 25, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 51; Milner, Schoch, 2000, с. 107.

Г о л о т и п – ПИН, № 4333/6, череп без пренариальной части; Республика Коми, Усть-Цилемский р-н, местонахождение Цильма I; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

Д и а г н о з. Дорсальная поверхность черепной крыши уплощенная. Носовые кости не участвуют в строении пренариального отдела. Индексы: prn – 0.6; por – 1.6; chl – 3.0; io – 0.63; cta – 0.65; ipv – 4.4. Антеролатеральный выступ postorbitale хорошо развит. Передненебные отверстия в плане перекрываются носовыми. Перегородка между передненебными отверстиями широкая (ее ширина более чем в 2 раза превосходит таковую отверстия). Между палатинными и эктоптеригоидными клыками два укрупненных зуба на небной кости и два мелких – на эктоптеригоде. Тело парасфеноида заметно вытянутое. Flexura lacrimalis хорошо развита.

С р а в н е н и е. От всех видов рода отличается сильно удлиненными хоанами и уплощенностью черепной крыши. От A. dentatus и A. weidenbaumi сравниваемый вид также отличается слабым распространением вперед носовых костей. Дополнительными отличиями от A. dentatus являются большая сближенность орбит, наличие антеролатерального выступа у postorbitale, более вытянутая форма заглазничной кости и перекрытие в плане передненебных и носовых отверстий, от A. succedaneus – более вытянутая форма тела парасфеноида, более широкая перегородка между передненебными отверстиями, более удлиненные межптеригоидные ямы и характер дифференциации зубной системы на небе, а от A. weidenbaumi – несколько более вытянутый пренариальных отдел и наличие flexura lacrimalis.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской и пижмомезенская свиты; Среднее Притиманье, бассейны рр. Мезени и Цильмы.

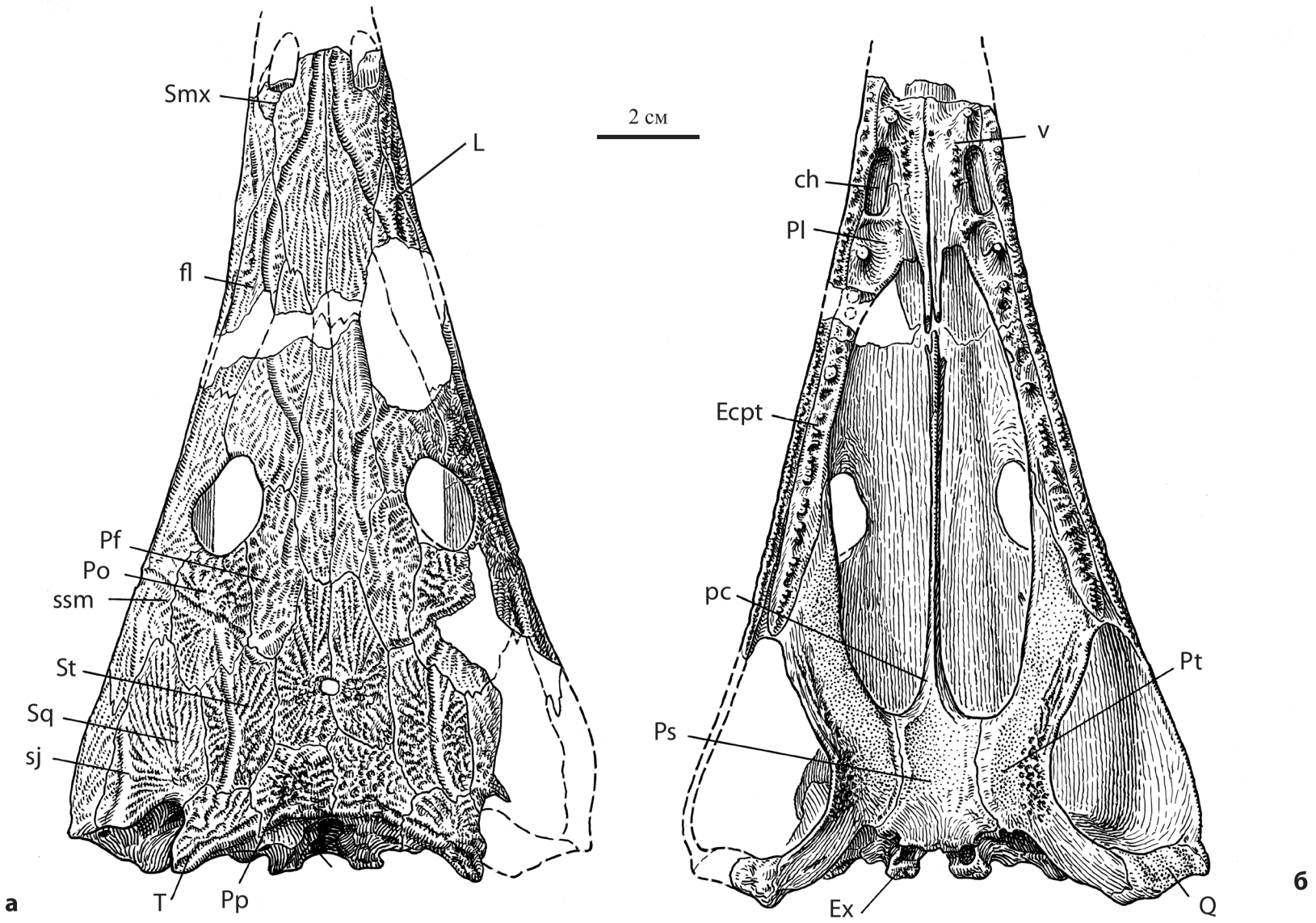


Рис. 23. Angusaurus tsylmensis Novikov, 1990; голотип ПИН, № 4333/6, череп: а – сверху, б – снизу; Республика Коми, Усть-Цилемский, местонахождение Цильма I; нижний триас, устьмыльский горизонт, верхи верхней подсвиты чаркабожской свиты (Новиков, 1990).

М а т е р и а л. Кроме голотипа, фрагмент преорбитальной части черепа (экз. ИГ КНЦ, № 135/19 из типового местонахождения; задние отделы правой и левой ветвей нижней челюсти (экз. ВНИГРИ, №№ 843/4, 5), фрагмент левого pterygoideum (экз. ВНИГРИ, № 843/6) из местонахождения Черепанка III; левое squamosum (экз. ВНИГРИ, № 843/7) фрагмент посторбитальной части левой половины черепа (экз. ПИН, № 4333/61) из местонахождения Цильма II; левое angulare (экз. ПИН, № 3359/22), parasphenoideum (экз. ПИН, № 3359/23), фрагменты правого и левого jugalia (экз. ПИН, №№ 3359/24, 25) из местонахождения Нижняя Сямуньга III; фрагменты левых pterygoideum (экз. ПИН, № 3360/8) и supraangulare (экз. ПИН, № 3360/10) из местонахождения Выбор II.

Род Trematotegmen Getmanov, 1982

Trematotegmen: Гетманов, 1982, с. 104; 1989, с. 37; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 51; Milner, Schoch, 2000, с. 108.

Т и п о в о й в и д − Trematotegmen otschevi Getmanov, 1982; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, мечетинская свита; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Формы средних размеров с относительно узким черепом длиной до 25 см и высоким затылком. Индексы: po – около 2.4; por – 1.8; io – 0.67; cta – 0.4. Антеролатеральный выступ заглазничной кости присутствует. Postfrontale в межорбитальной области относительно узкое. Ширина заднетеменной кости в полтора раза превосходит ее длину. Передний край орбиты расположен почти на одном уровне с задним краем lacrimale. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками пять мелких зубов. Видиев канал врастал в тело парасфеноида. Exoccipitale с редуцированным нижнеушным отростком, ориентированным антеролатерально. Crista falciformis слабо выражена. Система боковой линии полно развита, слезная флексура сглаженная.

Ретроартикулярный отросток нижней челюсти относительно короткий (индекс pra − 1.5).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от Angusaurus и Platystega более сильным посторбитальным удлинением черепной крыши и более высоким затылком. Дополнительно отличается от Angusaurus сильно укороченными костями заднетеменного ряда (postparietalia, tabularia), строением exoccipitale (редукция processus suboticus и его субпродольная ориентация), более вытянутой формой postorbitale, сближенностью орбит со слезной костью, врастанием видиева канала в тело парасфеноида и коротким ретроартикулярным отростком, а от Platystega − более узкой формой черепа (и, соответственно, более узкими заднелобными костями и межптеригоидными ямами) и большей сближенностью орбит.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас; ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт Общего Сырта и Южного Приуралья.

Trematotegmen otschevi Getmanov, 1982

Рис. 24

Trematotegmen otschevi: Гетманов, 1982, с. 104, рис. 1, 1989, с. 38, рис. 15; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 26, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 51; Milner, Schoch, 2000, с. 108.

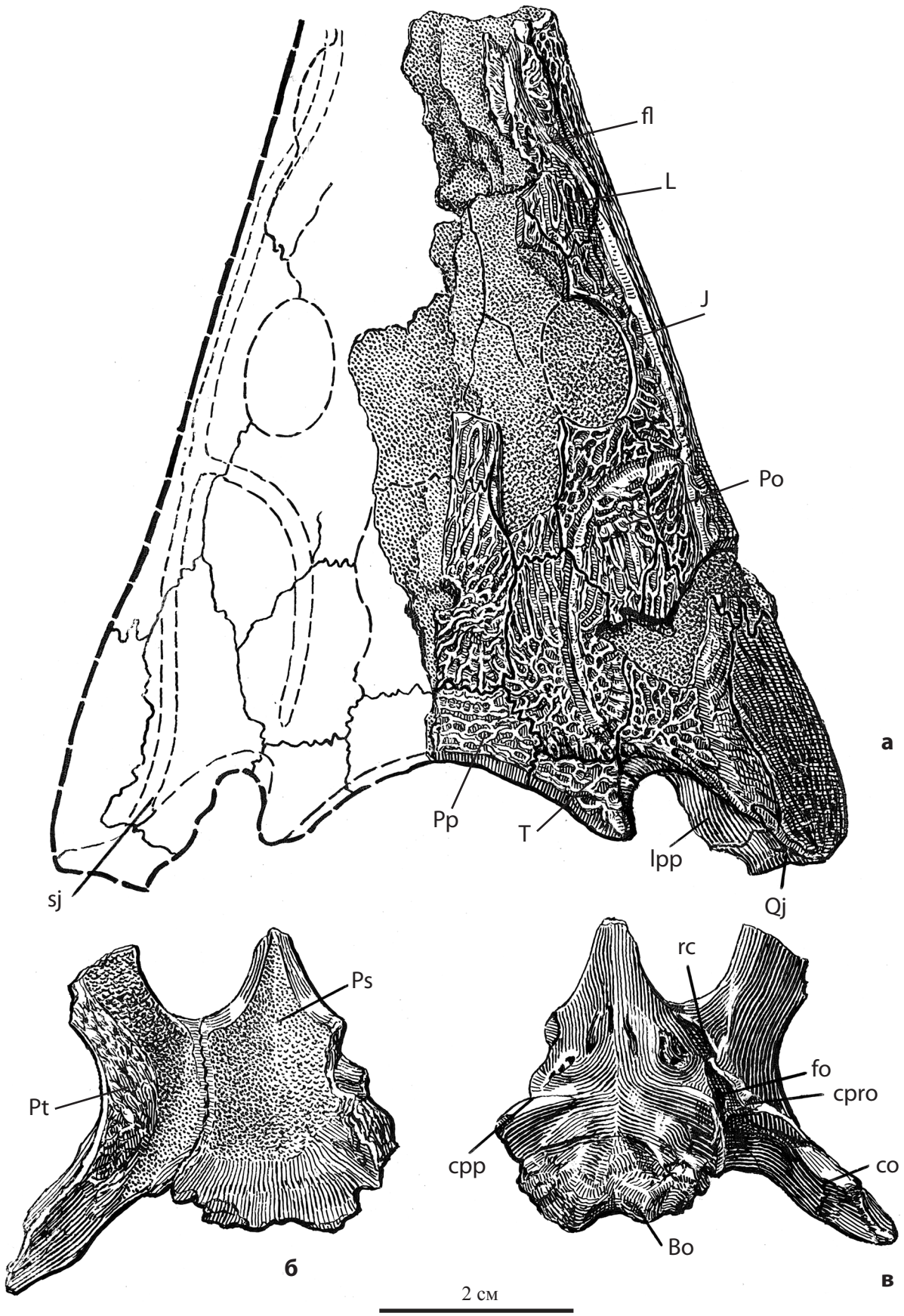


Рис. 24. Trematotegmen otschevi Getmanov, 1989: а – реконструкция части черепа по голотипу ПИН, № 4200/1 сверху, б-в – основание черепа, экз. ПИН № 4200/2: б – снизу, в – сверху; Оренбургская обл., Курманаевский р-н, местонахождение Прокаевка; нижний триас, слудкинский горизонт, мечетинская свита (Гетманов, 1989).

Г о л о т и п – ПИН, № 4200/1; фрагмент правой половины крыши черепа; Оренбургская обл., Курманаевский р-н, местонахождение Прокаевка; нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, слудкинский горизонт; Общий Сырт и Южное Приуралье.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, основание черепа (экз. ПИН, № 4200/2), фрагмент правого squamosum (экз. ПИН, № 4200/5) и правая ветвь нижней челюсти (экз. ПИН, № 4200/3) из типового местонахождения; неполная правая половина черепа (экз. ПИН, № 5557/2) из местонахождения Кон-Су III.

Подсемейство Trematosaurinae Watson, 1919

Т и п о в о й р о д – Trematosaurus Burmaister, 1849.

Д и а г н о з. Формы средних и крупных размером с умеренно удлиненным черепом (индекс lw – 1.5-1.7). Посторбитальная зона роста сильно развита (индекс po – не менее 2.7). Орбиты располагаются на уровне середины длины крыши черепа. Может присутствовать septomaxillare. Шов между заглазничной и скуловой костями прямолинейных очертаний. Лобные кости простираются каудально дальше уровня заднего края орбит. Заглазничные кости сильно вытянуты продольно (индекс por – более 1.9). Слезные кости не входят в края орбит. Степень выраженности слезной и скуловой флексур варьирует. Передние небные отверстия и хоаны овальные, заметно вытянуты продольно (индекс chl – не менее 1.7). Постфенестральные зубные ряды полностью (Trematosuchus) или частично редуцированы до двух-трех зубов. Парахоанальные зубные ряды присутствуют. Между эктоптеригоидными и палатинными клыками 3-4 укрупненных зуба. Длина контакта сошника и небной кости варьирует. Поле шагрени на небной ветви птеригоида сужено, вдоль его медиального края располагается относительно широкий нескульптированный участок. Lamina ascendens птеригоида в плане уплощена, с хорошо выраженным предушным гребнем. У взрослых форм lamina anterior птеригоида полностью отделяет эпиптеригоид от базисфеноида, у молодых несет относительно узкую и глубокую вырезку. Депрессорная часть восходящей пластины уплощена. Тело парасфеноида значительно удлиненное; его затылочная часть (lamina posterior) и мускульные гребни редуцированы. Processus cultriformis лезвиевидный. Видиев канал полностью врастает в тело парасфеноида. Crista obliqua pterygoidei круто ориентирована в затылочном плане (под углом 50º-60º к горизонтальной плоскости). Костное дно полости среднего уха сильно удлинено (его длина превышает половину таковой птеригопарасфеноидного шва). Межптеригоидные ямы узкие (индекс ipv – около 4.0). Crista posterior квадратной ветви птеригоида хорошо развита. Боковые затылочные кости полностью прикрыты вентрально телом парасфеноида, с сильно редуцированными нижнеушными отростками, которые протягиваются вперед до основания параптеригоидного гребня.

Ретроартикулярный отросток нижней челюсти и ее симфизеальный отдел заметно удлинены (индексы: pra – около 2.5; sl – 1.25-1.8). Praearticulare простирается в пределы ретроартикулярного отростка на расстояние около половины его длины. Медиальный

отросток надугловой кости сильно развит. Задний отросток межключицы вытянутый и узкий.

С о с т а в. Кроме типового рода, Trematosuchus Watson, 1919, Inflectosaurus Shishkin, 1960 и Trematosuchoides Novikov, 2012.

С р а в н е н и е. Отличается от Thoosuchinae, Platysteginae, Lyrocephaliscinae и Tertremoidinae редукцией нижнеушных отростков боковой затылочной кости и распространением их вперед в большей степени, от первых трех подсемейств – еще и наличием гладкого участка на небной ветви птеригоида вдоль ее медиального края, более сильно развитой посторбитальной зоной роста (и, соответственно, большей степенью удлинения заглазничных костей), более вытянутым телом парасфеноидом и полным врастанием в него видиева канала. От Thoosuchinae и Platysteginae дополнительно отличается более передним положением орбит, крупными размерами, сильнее развитой lamina anterior pterygoidei, более удлиненными костным дном полости среднего уха и симфизеальным отделом нижней челюсти, от Thoosuchinae, Angusaurinae и Tertremoidinae – более каудальным распространением frontale, от Thoosuchinae и Lyrocephaliscinae − уплощенностью восходящей пластины птеригоида, редукцией lamina praeotica и более суженной полостью среднего уха, от Tertreminae и Bukobajinae – наличием парахоанальных зубных рядов. Дополнительными отличиями от Thoosuchinae являются редуцированные постфенестральные зубные ряды, слабое развитие lamina posterior парасфеноида, уплощенность депрессорной части восходящей пластины птеригоида, большее удлинение ретроартикулярного отростка, более каудальное распространение praearticulare и сильно развитый медиальный отросток надугловой кости, от Lyrocephaliscinae – более вытянутые формы черепа и хоан, от Bukobajinae – положение lacrimale и наличие пренариальной зоны роста, а от Tertremoidinae – присутствие lacrimale на дорсальной поверхности черепа и меньшее количество зубов между палатинными и эктоптеригоидными клыками.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхнеоленекский подъярус Европы и Южной Африки.

Род Inflectosaurus Shishkin, 1960

Inflectosaurus: Шишкин, 1960 б, с. 130, 1964, с. 101; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 52; Schoch, Milner, 2000, с.116; Новиков, 2007, с. 52.

Т и п о в о й в и д – Inflectosaurus amplus Shishkin, 1960; нижний триас, федоровский горизонт Прикаспия.

Д и а г н о з. Крупные формы с длиной черепа до 70 см. Орбиты овальные у молодых особей и округлые – у взрослых; их центры лежат на уровне середины длины межптеригоидных окон. Индексы: po – 2.7; por – 1.9; io – не менее 0.7; cta – около 0.8. Заглазничная кость с тупым антеромедиальным выступом. Теменные кости суживаются кпереди. Основание черепа уплощенное (челюстные мыщелки лежат лишь немного ниже затылочных). Небная кость и птеригоид не контактируют на дорсальной поверхности.

Шагреневые зубчики на небной ветви дифференцированные, наиболее крупные из них приурочены к антеролатеральной части. Тело парасфеноида трапециевидное, слабо расширяющееся каудально, с вогнутыми боковыми краями. Вершина межптеригоидного окна располагается на уровне первого палатинного клыка (в связи с чем контакт сошника и небной кости относительно короткий). Слезная флексура присутствует (в отличие от скуловой); супраорбитальный канал впереди орбиты образует крутой коленообразный изгиб и пересекает слезную кость; височный желобок между центрами окостенения заглазничной и надвисочной костей расщеплен на три ветви.

Симфизеальный отдел относительно слабо удлинен (индекс sl – 1.25). В плане внутренний контур dentale в симфизной части полого изогнутый.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от Trematosuchus и Trematosuchoides неоднородностью шагреневых зубчиков на вентральной поверхности небной ветви птеригоида. Дополнительно отличается от Trematosuchus меньшим посторбитальным удлинением крыши черепа, суженностью parietalia кпереди, наличием антеромедиального выступа у postorbitale, более латеральным положением супраорбитального желобка (и пересечением им lacrimale), более коротким контактом сошника и небной кости (и, соответственно, более передним положением переднего края межптеригоидных ям) и более крутым изгибом супраорбительного желобка впереди орбит, а от плохо известного Trematosuchoides – отсутствием контакта palatinum и pterygoideum на дорсальной поверхности неба.

З а м е ч а н и е. В последней сводке по темноспондильным амфибиям (Schoch, Milner, 2000) Inflectosaurus был помещен совместно с Platystega в семейство Platystegidae, выделенное впервые. В качестве синапоморфий для этого семейства были указаны (1) округлый передний конец морды, (2) сильно расширенная форма postfrontale и (3) маленькие и узкие орбиты, расположенные у латеральной границы черепа. Другими характерными чертами этого семейства, по мнению Р. Шоха и А. Милнера, являются (4) сильно увеличенные палатинные и эктоптеригидные клыки, (5) выпуклое очертание границы черепа позади хоан, (6) поперечно расширенная форма пинеального отверстия, (7) вогнутость птеригопарасфеноидного шва и (8) хорошая выраженность area aspera на парасфеноиде и птеригоиде. Большинство из этих признаков характерны для трематозаврид в целом, признаки (3) и (5), несомненно, связаны с возрастной изменчивостью, а признак (6), вероятно, обусловлен характером сохранности (внутреннее ядро) голотипа типового вида Platystega (P. depressa). Следует также отметить, что признаки (1), (2), (6) вообще не могут (из-за сохранности материала) быть установлены у Inflectosaurus. Таким образом, оба указанных рода должны быть отнесены к трематозавридам. Результаты описания дополнительного материала по Inflectosaurus из типового местонахождения (Новиков, 2007) подтвердили принадлежность его к трематозаврinам.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, нижняя часть верхнеоленекского подъяруса в прибрежно-морских фациях (слои с Doricranites, богдинская свита) и в их континентальных аналогах (федоровский горизонт, федоровская свита); Восточная Европа.

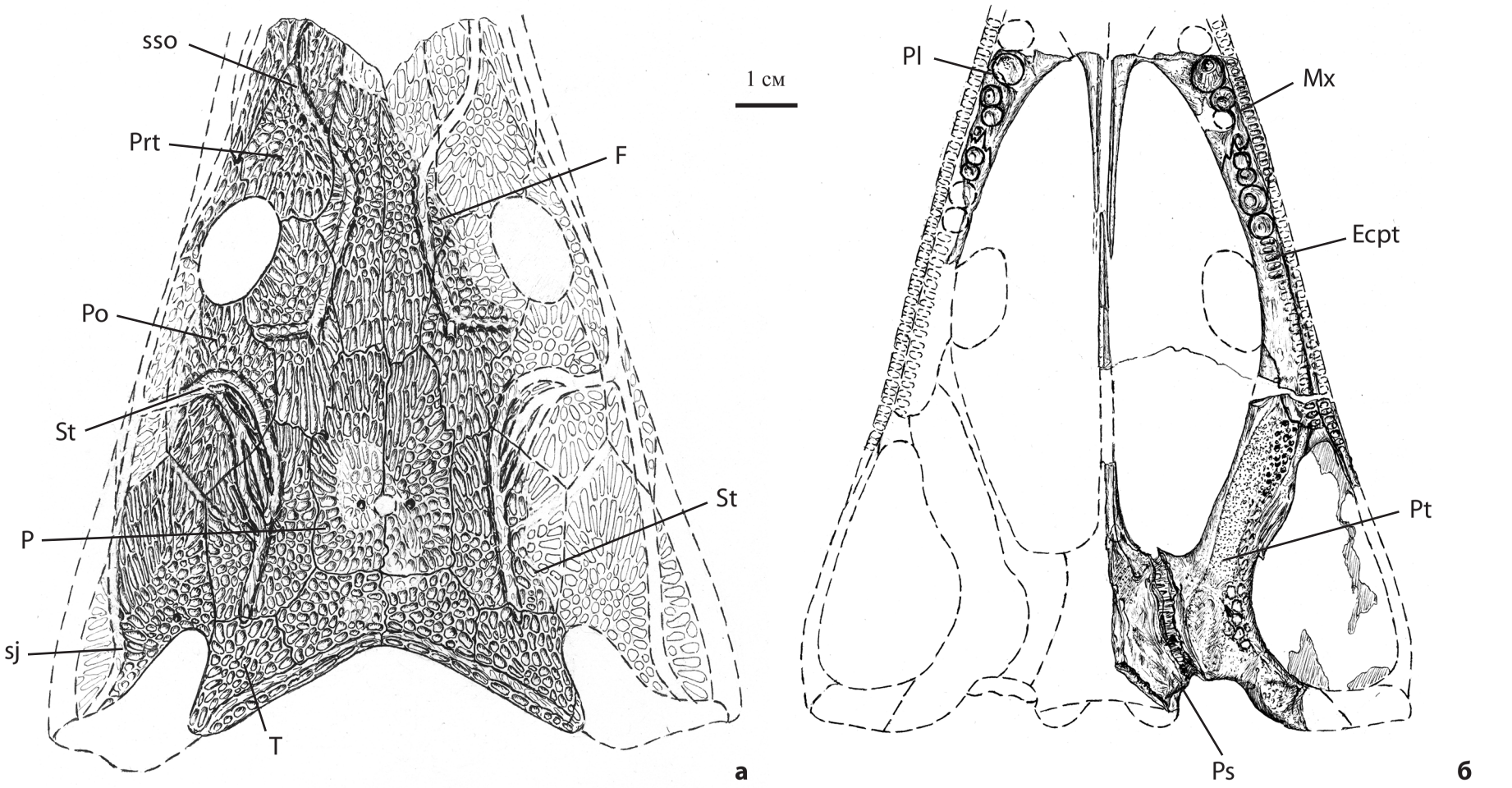


Рис. 25. Inflectosaurus amplus Shishkin, 1960: а, б – реконструкция черепа: а – сверху, по экз. ПИН, № 2247/3, б – снизу, по экз. ПИН, № 2242/49; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо II; нижний триас, верхнеоленекский подъярус (слои с Dorikranites), федоровский горизонт, низы богдинской свиты (Новиков, 2007).

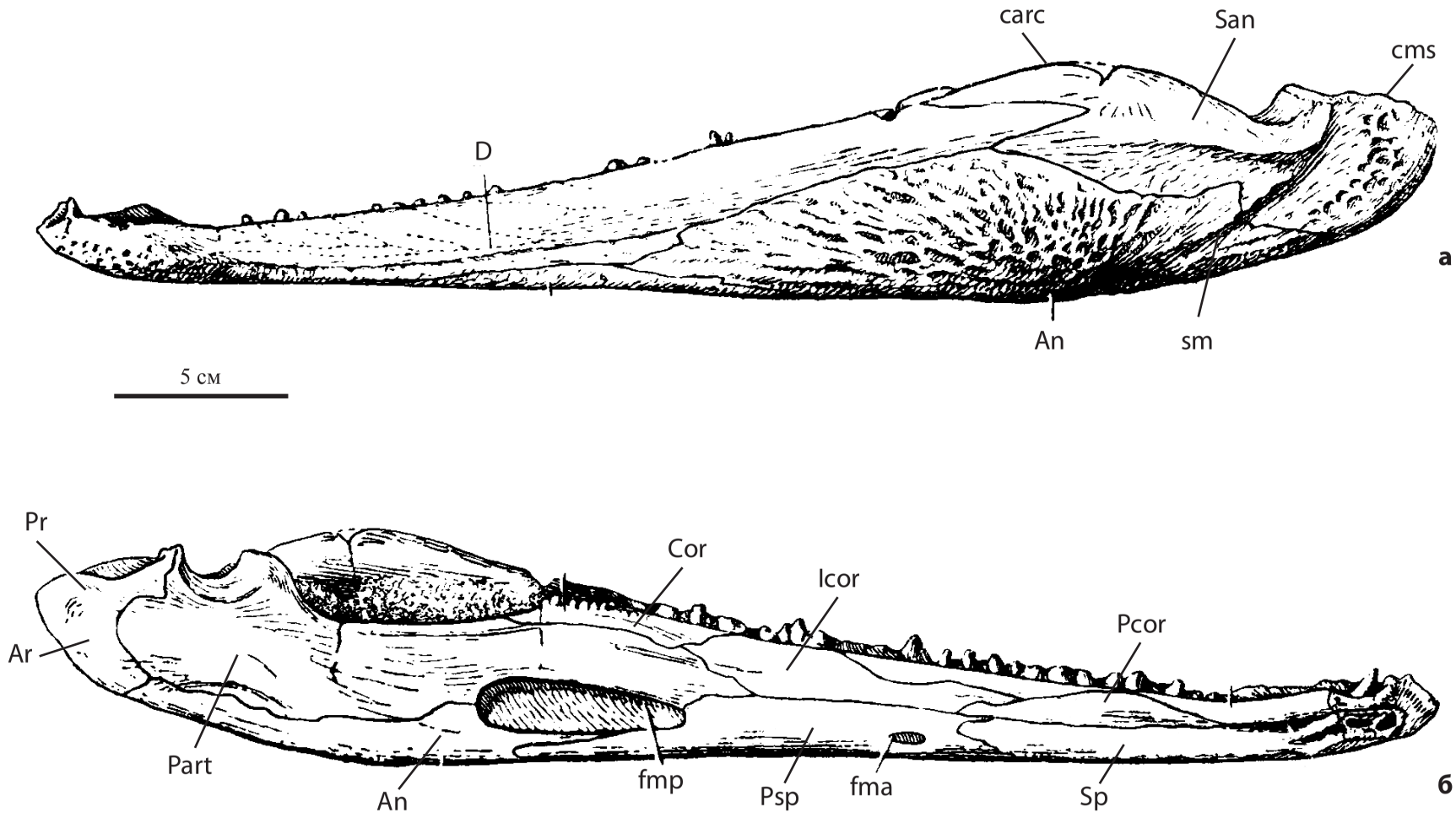


Рис. 26. Inflectosaurus amplus Shishkin, 1960; экз. ПИН № 2242/2, левая ветвь нижней челюсти: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороныя черепа; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо II; нижний триас, верхнеоленекский подъярус (слои с Dorikranites), федоровский горизонт, низы богдинской свиты (Шишкин, 1960б).

Inflectosaurus amplus Shishkin, 1960

Рис. 25, 26

Trematosaurus sp.?: Sushkin, 1927, с. 277, фиг. 5C, 5D, 7, 8.

Trematosaurus brauni ?: Ефремов, 1932, с. 58, табл. 1, фиг. 1.

Capitosaurus: Ефремов, 1932. с. 59. табл. II, фиг. 1, 1 а.

Inflectosaurus amplus: Шишкин, 1960б, с. 131, рис. 1-9, 10 в; Каландадзе и др., 1968, с. 77; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 27, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 52; Schoch, Milner, 2000, с.116, рис. 71; Новиков, 2007, с. 52, рис. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 2242/1, неполный череп; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, гора Большое Богдо; нижний триас, верхнеоленекский подъярус (слои с Dorikranites), аналог федоровского горизонта, низы богдинской свиты.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, нижняя часть верхнеоленекского подъяруса (слои с Dorikranites, богдинская свита); Астраханская обл.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, из типового местонахождения экз. ПИН, № 2242/2, левая ветвь нижней челюсти; экз. ПИН, № 2247/5, передняя половина правой ветви нижней челюсти; экз. ПИН, № 2246/2, ядро задней половины черепа с костями его основания; экз. ПИН, № 2247/3, отпечаток крыши черепа; экз. ПИН, № 2242/50, ядро средней части черепа; экз. ПИН, № 2242/49, неполный череп; экз. ПИН, № 2242/51, фрагмент преорбитальной части левой половины черепа; экз. ПИН, № 2242/48, межключица.

Род Trematosaurus Burmeister, 1849

Trematosaurus (nom. nud.): Braun, 1842, с. 74, 1844, с. 570.

Trematosaurus: Burmeister, 1849, с. 68; Haugthon, 1929, с. 249 (part.); Шишкин, 1964, с. 101 (part.); Schoch, Milner, 2000, с. 109; Новиков, 2010, с. 95.

Inflectosaurus: Новиков и др., 2002, с. 44.

Т и п о в о й в и д – Trematosaurus brauni Burmeister, 1849; нижний триас (средний пестрый песчаник) Германии.

Д и а г н о з. Формы среднего и крупного размеров (длина черепа до 40-45 см). Орбиты овальные; их центры располагаются над передней половиной межптеригоидных окон. Пренариальные отверстия отсутствуют. Передненебные отверстия овальные, продольно вытянутые. Индексы: prn – 0.6–0.85; po – не менее 3.0; por – не менее 2.3; io – не менее 0.7; cta – 0.7. В плане носовые отверстия перекрывают передненебные; их продольные оси параллельны оси черепа. Носовые кости не участвуют в строении пренариального отдела. Septomaxillare отсутствует. Шов заглазничной и заднелобной костей прямолинейных очертаний. Теменные кости суживаются кпереди. Crista tabularis externa сильно развита. Основание черепа сильно сводчатое (челюстные мыщелки располагаются значительно ниже затылочных). Шов между сошником и небной костью относительно удлинен (вершина межптеригоидного окна располагается на уровне середины второго палатинного клыка). Небная кость и птеригоид не контактируют на своей дорсальной поверхности. Шагреневые зубчики на небной ветви птеригоида одинаковой величины. Тело парасфеноида трапециевидное, сильно расширено в задней

части, с вогнутыми боковыми краями. Степень выраженности слезной и скуловой флексур варьирует. Супраорбитальный канал полого изгибается впереди орбиты и пересекает слезную кость. В центре окостенения заглазничной кости височный канал раздваивается в каудальном направлении.

Симфизеальный отдел нижней челюсти значительно удлинен (индекс sl – 1.4-1.8). Внутренний контур зубной кости в симфизеальной области сильно изогнут в плане.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, T. galae Novikov, 2010.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого Inflectosaurus отличается большим посторбитальным удлинением черепной крыши (и, соответственно, большей степенью удлинения заглазничной кости и более передним положением орбит), отсутствием антеромедиального выступа заглазничной кости, более удлиненным швом между сошником и небной костью, более сводчатым основанием черепа, однородностью шагреневых зубчиков на небной ветви птеригоида, формой тела парасфеноида, более пологим изгибом супраорбитального канала впереди орбит, раздваиванием височного канала, более вытянутым симфизеальным отделом нижней челюсти и сильным изгибом внутреннего контура зубной кости в симфизеальной области. Отличается от Trematosuchus и Trematosuchoides отсутствием septomaxillare. Дополнительными отличиями от Trematosuchus являются меньшее посторбитальное удлинение крыши черепа, суженность parietalia спереди, наличие редуцированных постфенестральных зубных рядов, более латеральное положение супраорбитального желобка (и пересечение им lacrimale) и строение дорсальной поверхности пренариального отдела (исключение из него nasalia), а от Trematosuchoides − отсутствие контакта palatinum и pterygoideum на дорсальной поверхности неба, отсутствие пренариальных отверстий, перекрытие носовых и передненебных отверстий в плане, отсутствие дивергенции продольных осей ноздрей, более вытянутая форма передненебных отверстий и более заднее положение вершины межптеригоидного окна (и, соответственно, более короткий шов между palatinum и vomer).

З а м е ч а н и я. Впервые род Trematosaurus упоминается в качестве nomen nudum в работах К. Брауна (Braun, 1942, 1844; см. Schoch, Milner, 2000). Диагноз рода, изображение и описание его типового вида (T. brauni) впервые приводятся Г. Бурмайстером (Burmeister, 1849). Позднее из Германского бассейна были описаны еще два вида этого рода − T. fuchsi и T. thuringiensis, происходящие из этого же стратиграфического интервала (средний пестрый песчаник) Тюрингии (Seidlitz, 1920; Werneburg, 1993). В настоящее время первый из них рассматривается в качестве младшего синонима T. brauni (Hammer, 1987; Schoch, Werneburg, 1998; Schoch, Milner, 2000), тогда как видовая самостоятельность T. thuringiensis, известного по одному плохо сохранившемуся черепу (большей частью по ядру черепа), обычно не оспаривается (Schoch, Werneburg, 1998; Schoch, Milner, 2000). На наш же взгляд (Новиков, 2010) обособленность этой формы требует дальнейшего обоснования, так как некоторые ее отличительные черты, указанные Р. Вернебургом

(Werneburg, 1993), однозначно связаны с характером сохранности голотипа (например, дорсомедиальное расширение jugale и, соответственно, сужение postorbitale).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхнеоленекский подъярус (гамский горизонт) Восточной Европы и средний пестрый песчаник Западной Европы.

Trematosaurus galae Novikov, 2010

Рис. 27; табл. XII, фиг. 2

Inflectosaurus sp.: Новиков в: Новиков и др., 2002, с. 44.

Trematosaurus galae: Новиков, 2010, с. 96, рис. 1.

Голотип – ПИН, № 1043/774, преорбитальный фрагмент черепа без нариальной области; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, правый берег р. Дон, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Д и а г н о з. Скуловая и слезная флексуры хорошо развиты, обе ветви височного желобка соединяются в центре окостенения надвисочной кости, на чешуйчатой кости присутствует дополнительный желобок (sulcus buccalis transversus), расположенный вдоль ее заднего края.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида по всем признакам, указанным в диагнозе.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, липовская свита; Волгоградская обл.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, более 150 образцов (колл. ПИН, № 1043) из типового местонахождения.

Семейство Lonchorhynchidae Säve-Söderbergh, 1935

Т и п о в о й р о д – Aphaneramma Woodward, 1904.

Д и а г н о з. Череп средних и крупных (до 45 см) размеров, сильно суженный (индекс lw – больше 3.0), высокий в затылке, с вогнутыми боковыми краями и сильно вытянутым преорбитальным (особенно в его пренариальной части) отделом (индекс prn – больше 3.0). Посторбитальная зона роста хорошо развита (индекс po – более 2.0). Орбиты широко расставлены, расположены в задней трети длины черепа. Межорбитальная впадина не выражена. Затылок наклонен вперед. «Рога» таблитчатых костей треугольные в плане. Передние небные отверстия широко разделенные или отсутствуют. Хоаны и межптеригоидные окна сильно суженные (индексы: chl и ipv – более 5.0). Хоаны расположены значительно впереди уровня вершин межптеригоидных ям. Шагрень на птеригоидах и парасфеноиде сильно развита. Тело парасфеноида продольно вытянутое; мечевидный отросток лезвиевидный. Система сенсорных желобков развита полно; передняя флексура подглазничного желобка не выражена. Преобладающая скульптура крыши черепа и нижней челюсти гребнисто-бороздчатая. Основания зубов округлые в сечении.

Нижняя челюсть с очень пологим ангулярным изгибом и сильно удлиненными симфизом (индекс sl – более 3.0), задним меккелевым отверстием и ретроартикулярным отростком. Дорсальная поверхность ретроартикулярного отростка субпараллельна оси нижней челюсти. Количество зубов на dentale более 60.

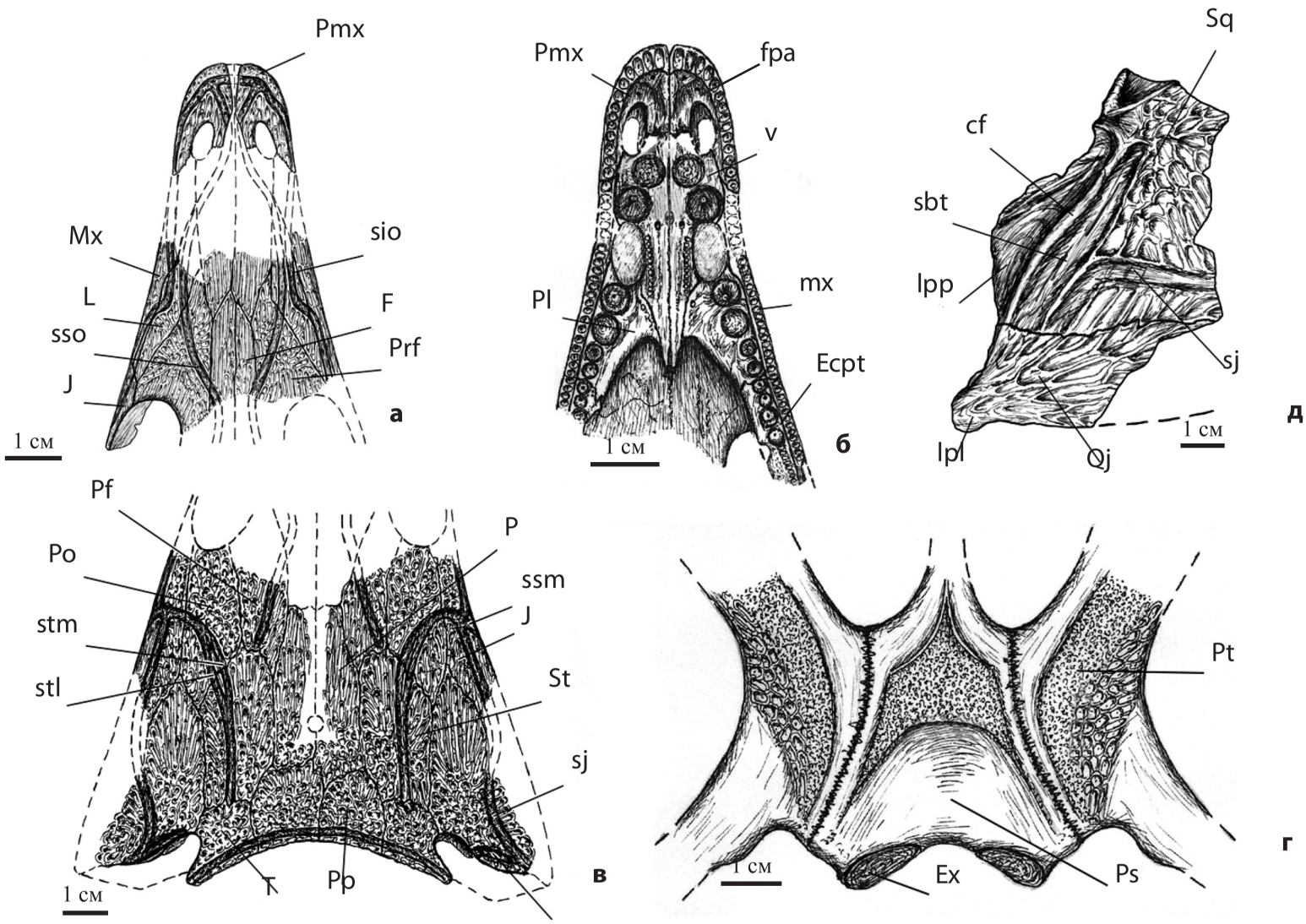


Рис. 27. Trematosaurus galae Novikov, 2010: а, б – реконструкция преорбитального отдела черепа по голотипу и экз. ПИН, №№1043/774, 810, 892: а – сверху, б – снизу; в – реконструкция посторбитального отдела черепа по экз. ПИН, №№ 1043/779, 783, 1084, сверху; г – реконструкция основания черепа по экз. ПИН, №№ 1043/101, 672, 874, 875, 991, снизу; д – фрагмент посторбитальной части черепа, экз. ПИН, № 1043/59, сверху; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита (Новиков, 2010).

Межключица с узким и сильно вытянутым задним отростком.

С о с т а в. Два подсемейства: Lonchorhynchinae Säve-Söderbergh, 1935 и Cosgriffiinae Shishkin, 2002, а также роды Gonioglyptus Huxley, 1865, Erythrobatrachus Cosgriff et Garbutt, 1972 и Stoschiosaurus Säve-Söderbergh, 1935, подсемейственная принадлежность которых в настоящее время не может быть установлена однозначно прежде всего из-за плохо известного строения ростральной части черепа.

С р а в н е н и е. Отличается от всех семейств трематозавроидов с хорошо известным строением черепа и/или нижней челюсти (семейства Benthosuchidae, Qantasidae, Trematosauridae) сильно суженной формой черепа, значительно удлиненным преорбитальным отделом (особенно в его пренариальной части) и, как следствие, более удлиненной формой хоан, межптеригоидных ям и сильно вытянутым симфизом, а также значительной удаленностью хоан от межптеригоидных окон.

От Benthosuchidae и Qantasidae также отличается пологим ангулярным изгибом нижней челюсти, а от Benthosuchidae и Trematosauridae – округлой формой основания зубов. Дополнительными отличиями от Benthosuchidae являются более высокий череп, большая латеральная расставленность орбит, отсутствие межорбитальной впадины, наклоненная вперед плоскость затылка, удлиненная продольно форма тела парасфеноида, более узкий мечевидный отросток, характер преобладающей скульптуры, более вытянутое заднее меккелево отверстие и форма межключицы. От Qantasidae дополнительно отличается большим количеством зубов на dentale, более удлиненным ретроартикулярным отростком и субгоризонтальной ориентацией его дорсальной поверхности. Отличие от плохо известного семейства Yarengiidae заключается в большем развитии шагрени в основании черепа.

З а м е ч а н и е. В состав подсемейства Lonchorhynchinae помимо типового рода Aphaneramma Woodward, 1904 и Wantzosaurus Lehman, 1961 мы включаем форму, описанную из зоны Lystrosaurus (нижний триас) Южной Африки (Damiani, Welman, 2001), однако, не исключая ее принадлежности к Aphaneramma.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас Европейской России, Шпицбергена, Африки, Австралии, Индии, Мадагаскара и средний триас Индии и Канады.

Подсемейство Cosgriffiinae Shishkin, 2002

(nom. trans. ex Cosgriffiidae Shishkin, 2002)

Т и п о в о й р о д – Cosgriffius Welles, 1993.

Д и а г н о з. Переднее небное отверстие отсутствует. В строении прехоанального отдела небной поверхности черепа praemaxillaria значительно преобладают. Сошники сильно вытянуты вперед между praemaxillaria, образуя с ними удлиненный, косо ориентированный контакт. Зубы на praemaxillaria крупные.

С о с т а в. Помимо типового рода, плохо известная форма из вохминского горизонта (индский ярус) Общего Сырта, описываемая ниже как Cosgriffiinae gen. indet.

С р а в н е н и е. Отличается от Lonchorhynchinae удлинением небной поверхности роста преимущественно за счет praemaxillaria, сильной вытянутостью сошников,

длинным и ориентированным субпродольно их контактом с praemaxillaria, значительно укрупненными зубами на praemaxillaria и, вероятно, отсутствием переднего небного отверстия.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас Восточной Европы и Северной Америки.

* * *

Ниже приводятся описания остатков лонхоринхид с территории Восточной Европы. Несмотря на фрагментарный характер сохранности, необходимость их описания обусловлена крайней редкостью находок этой специфической группы трематозавроидов как на территории Восточной Европы, так и во всем мире, а также важности любой информации по морфологии скелета этого, вероятно, не однородного семейства.

Stoschiosaurus (?) sp.

Предпололожительно отнесенный к гренладскому роду Stoschiosaurus фрагмент посторбитальной части левой половины черепа происходит из основания нижнего триаса Бузулукской впадины (верхнесухореченская подсвита, заплавненский горизонт; местонахождение Никольское) и включает почти полное postfrontale, сочлененное с передним отделом postorbitale и заглазничной частью jugale (экз. ПИН, № 4454/8; табл. XII, фиг. 3). Значительная степень вытянутости заглазничного отдела postfrontale (его длина, вероятно, превышала длину орбиты) и положение сохранившегося processus alaris существенно каудальнее заднего края орбиты свидетельствуют о сильном посторбитальном удлинении крыши черепа. Орбитальная вырезка на верхнем краю jugale довольно глубокая и близко подходит к латеральному краю кости, отделяясь от него довольно узким ее участком с глубоким подглазничным желобком.

Уникальной чертой фрагмента является контакт postfrontale и jugale позади орбиты (и, соответственно, исключение postorbitale из ее края) как на дорсальной, так и на вентральной поверхности черепной крыши. Среди трематозавроидов наиболее близкое строение заглазничной области достоверно известно у лонхоринхида Halobatrachus kokeni, первоначально отнесенного к роду Gonioglyptus (Huene, 1920). Эта форма характеризуется очень слабым вхождением postorbitale в край орбиты на вентральной поверхности (см. Gubin, Novikov, Morales, 2000, рис. 1e). С другой стороны, экз. ПИН, № 4454/8 обнаруживает определенное сходство с голотипом другого лонхоринхида − Stoschiosaurus nielseni из миалиновых слоев формации Уорди Крик Восточной Гренландии, у которого участие заглазничной кости в строении орбитального края достоверно не установлено. Учитывая вероятную одновозрастность миалиновых слоев и верхнесухореченской подсвиты (см. главу 6), а также схожесть амфибийных комплексов этих статонов (см. главу 4), принадлежность описанного фрагмента к роду Stoschiosaurus представляется весьма реальной.

Cosgriffiinae gen. indet.

Относимая к этому подсемейству и еще плохо известная форма также встречена в местонахождении Никольское [3]. Первоначально она упоминалась в литературе, как

[3] Мы не исключаем возможной тождественности этой формы выше описанному лонхоринхиду (и, соответственно, Stoschiosaurus – косгриффиинам).

наиболее близкая к индийскому роду Gonioglyptus (Шишкин, Очев, 1999; Shishkin, Ochev, 1993; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000), и была позднее кратко охарактеризована М.А. Шишкиным при выделении семейства Cosgriffiidae (Шишкин, 2002).

Материал по этой форме представлен двумя образцами − почти полным левым praemaxillare, сочлененным с передним отделом левого сошника (экз. ПИН, № 4454/3, табл. XVIII, рис. 1), и неполным передним концом правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4454/4, табл. XVIII, рис. 2). Оба этих образца обладают типичными чертами лонхоринхид (сильно удлиненные praemaxillare и симфиз, округлые в сечение основания зубов), а значительно вытянутый вперед сошник и наличие ряда укрупненных зубов на praemaxillare, характеризующие первый из названных образцов, указывают на принадлежность к косгриффиинам. Еще одним признаком, сближающий восточноевропейского косгриффиина с типовым родом подсемейства, описанным из формации Мэнкопи Аризоны (Welles, 1993), является отсутствие каких-либо свидетельств наличия переднего небного отверстия.

Дополнительной особенностью рассматриваемой формы, отмеченной также М.А. Шишкиным, является присутствие полей шагреневых зубчиков на сошниках. Аналогичные шагреневые поля установлены и на praecoronoideum экз. ПИН, № 4454/4. Такое широкое развитие шагрени на небной поверхности черепа и нижней челюсти является, несомненно, архаичным признаком (Шишкин, 2002), отличающим рассматриваемую форму как от Cosgriffius, так и от лонхоринхина Aphaneramma, обладающим небольшим полем шагрени только в передней части сошников, у контакта с praemaxillaria (Nilsson, 1943; Säve-Söderbergh, 1936).

Среди других особенностей строения экз. ПИН, № 4454/4 следует отметить характер скульптуры и сильную уплощенность вентральной поверхности. Скульптура состоит из тонких радиально расходящихся ребер, разделенных узкими желобками и соединяющихся менее высокими поперечными перемычками, особенно многочисленными и хорошо выраженными в районе центра окостенения spleniale. Вершины ребер несут многочисленные бугорки. Аналогичную скульптуру имеет дорсальная поверхность praemaxillare на экз. ПИН, № 4454/3. Последнее обстоятельство с учетом отмеченных выше лонхоринхидных признаков у рассматриваемого образца позволяет отнести его к той же форме, что и экз. ПИН, № 4454/3.

Lonchorhynchidae gen. indet.

Помимо вышеописанных остатков из местонахождения Никольское из нижнего триаса Восточной Европы известны еще шесть фрагментарных находок ближе не определимых лонхоринхид, пять из которых происходят с территории Общего Сырта. Наиболее полная из них представлена неполной левой ветвью нижней челюсти (без симфизеального отдела) длиной 17,5 см (экз. ПИН, № 5396/2; табл. XVIII, фиг. 3), точное местонахождение которой не известно. Характерными особенностями ее строения являются: (1) прямолинейное очертание в плане; (2) незначительная высота; (3) очень слабый ангулярный изгиб; (4) сильная уплощенность вентральной поверхности впереди центра окостенения angulare; (5) сильно удлиненный ретроактикулярный

отросток; (6) четкое обособление его дорсальной и лингвальной поверхностей и (7) участие только supraangulare в строении первой из них; (8) присутствие шагреневых зубчиков на задних двух короноидах; (9) уплощенность и расширенность дорсальной поверхности intercoronoideum; (10) расположение foramen chordae tympani целиком в пределах praearticulare, которое (11) каудально заходит на лингвальную сторону ретроартикулярного отростка почти на половину его длины; (12) медиальный отросток supraangulare не развит; (13) заднее меккелево отверстие сильно удлиненное; (14) округлое сечение оснований зубов и (15) тонкая гребнисто-бороздчатая скульптура, аналогичная описанной выше у экз. ПИН, № 4454/4. Сочетание признаков (3), (5) (14) однозначно указывает на принадлежность этого образца к лонхоринхидам.

Наибольшее сходство экз. ПИН, № 5396/2 обнаруживает с неполной левой ветвью нижней челюсти Gonioglyptus longirostris, описанной из серии Панчет Индии (Tripathi, 1969, с. 3, таб. 1, фиг. 1-3). Судя по приведенным К. Трипати описанию и изображению (Tripathi, 1969, с. 3, таб. 1, фиг. 1-3), общими чертами нижних челюстей этих двух форм (помимо указанных выше типично лонхоринхидных) являются признаки (1), (2), (4), (6), (8), (9), (13),(15), а отличия заключаются лишь в характере озубления и более крупных размерах восточноевропейского лонхоринхида. Однако отнесение последнего к Gonioglyptus представляется преждевременным как из-за неполноты имеющегося материала, так и из-за отсутствия точной географической и стратиграфической привязки. По признакам (1)-(3), (5), (10), (11), (13), (14) рассматриваемый образец также сходен с нижней челюстью лонхоринхина Aphaneramma rostratum (экз. ПИН, № 4277/1), от которой он отличается, как минимум, более тонкой скульптурой и более расширенными дорсально coronoideum и intercoronoideum, покрытыми шагреневыми зубчиками.

Два других образца представляют собой фрагменты правой (экз. ПИН, № 5496/8; табл. XVIII, фиг. 4) и левой (экз. ПИН, № 2426/17) половин симфизиальных отделов, включающих dentale и передний конец spleniale, и, несомненно, принадлежат одной форме. Они происходят из местонахождений Тупиковка и Заплавное-Сосновое II соответственно, приуроченных к верхнесухореченской подсвите Общего Сырта. По некоторым признакам (например, сильно вытянутый симфиз, наличие терминального ложкообразного расширения) эти образцы внешне очень напоминают соответствующую часть скелета у позднепермского Platyoposaurus (см. Губин, 1991). Однако, в отличие от него, триасовая форма характеризуется слабой передней протяженностью spleniale (которое существенно не доходит до ложкообразного расширения), укрупненными и округлыми в основании зубами на dentale позади этого расширения, сильно уплощенной вентральной поверхностью симфиза, а также тонкой и мелкой покровной скульптурой.

Еще один фрагмент нижней челюсти индского лонхоринхида с территории Общего известен из местонахождения Заплавное-Березовое. Он состоит из неполных правых dentale и postspleniale в естественном сочленении (экз. ПИН, № 2426/18). По таким признакам, как округлые в сечении основания зубов и сильная уплощенность нижней поверхности postspleniale, этот образец обнаруживает большое сходство с соответствующей частью экз. ПИН, № 5396/2.

Остатки раннеоленекских лонхоринхид представлены лишь неполным левым postspleniale (экз. ПИН, № 2424/85) из местонахождения Мечеть I (каменноярская свита, рыбинский горизонт), по характеру скульптуры и уплощенности вентральной поверхности также весьма схожим с аналогичной костью экз. ПИН, № 5396/2.

Наиболее молодая по возрасту находка восточноевропейских лонхоринхид происходит из местонахождения Ягшордын (федоровская свита, федоровский горизонт, верхнеоленекский подъярус) бассейна р. Лузы. Это – задняя часть симфизеального отдела крупной нижней челюсти (экз. ПИН, № 4484/1; табл. XVIII, фиг. 5), принадлежащей форме с характерной для лонхоринхид суженной и вытянутой ростральной областью черепа. Реконструированная длина челюсти была не менее 35 см. Форма поперечного сечения этого отдела в сохранившейся части округло-трапециевидное. В строении ее дорсальной поверхности принимают участие парные dentalia и praecoronoidea, а также неразличимо сросшиеся splenialia. Зубные кости несут крупные и округлые в основании зубы. Передние короноиды образуют утолщенные и ориентированные субвертикально пластины, дорсальная поверхность которых лишена шагрени и заметно приподнята над уровнем основания зубов. Узкое пространство между praecoronoidea, занимаемое splenialia, вогнуто и в виде продольного желоба постепенно сужается вперед. На скульптированной вентральной поверхности описываемого образца швы плохо различимы, но участие splenialia в ее строении не вызывает сомнений. Скульптура в виде продольных борозд и вытянутых ячей, разделенных невысокими гребнями. Во внутреннем строении экз. ПИН, № 4484/1 примечательно разделение внутренней полости каждой ветви нижней челюсти на медиальный и латеральный (альвеолярный канал) стволы (табл. XVIII, фиг. 5в) аналогично описанному у трематозаврида Inflectosaurus Shishkin и архегозаврида Platyoposaurus (Шишкин, 1960б; Губин, 1991).

Отряд Rhytidostea

Надсемейство Rhytidosteoidea Huene, 1920

Семейство Rhytidosteidae Huene, 1920

Род Rhytidosteus Owen, 1884

Rhytidosteus: Owen, 1884, p. 333; Шишкин, 1964, с. 107 (pars); 1994, с. 98; 1995, с. 65; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 9; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 55; Schoch, Milner, 2000, с. 81.

Т и п о в о й в и д – R. capensis Owen, 1884; нижний триас, серия Средний Бофорт, зона (?) Lystrosaurus; Южная Африка.

Д и а г н о з и с р а в н е н и е см. Шишкин (1994, 1995).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, R. uralensis Shishkin, 1994.

З а м е ч а н и е. Помимо материала по R. uralensis в нижнем триасе Восточной Европы неопределимые до вида остатки рода известны из местонахождения Дьяконов II.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, серия Средний Бофорт (зона (?) Lystrosaurus) Южной Африки, федоровский горизонт Южного Приуралья и Прикаспия, федоровский горизонт и низы гамского горизонта Общего Сырта.

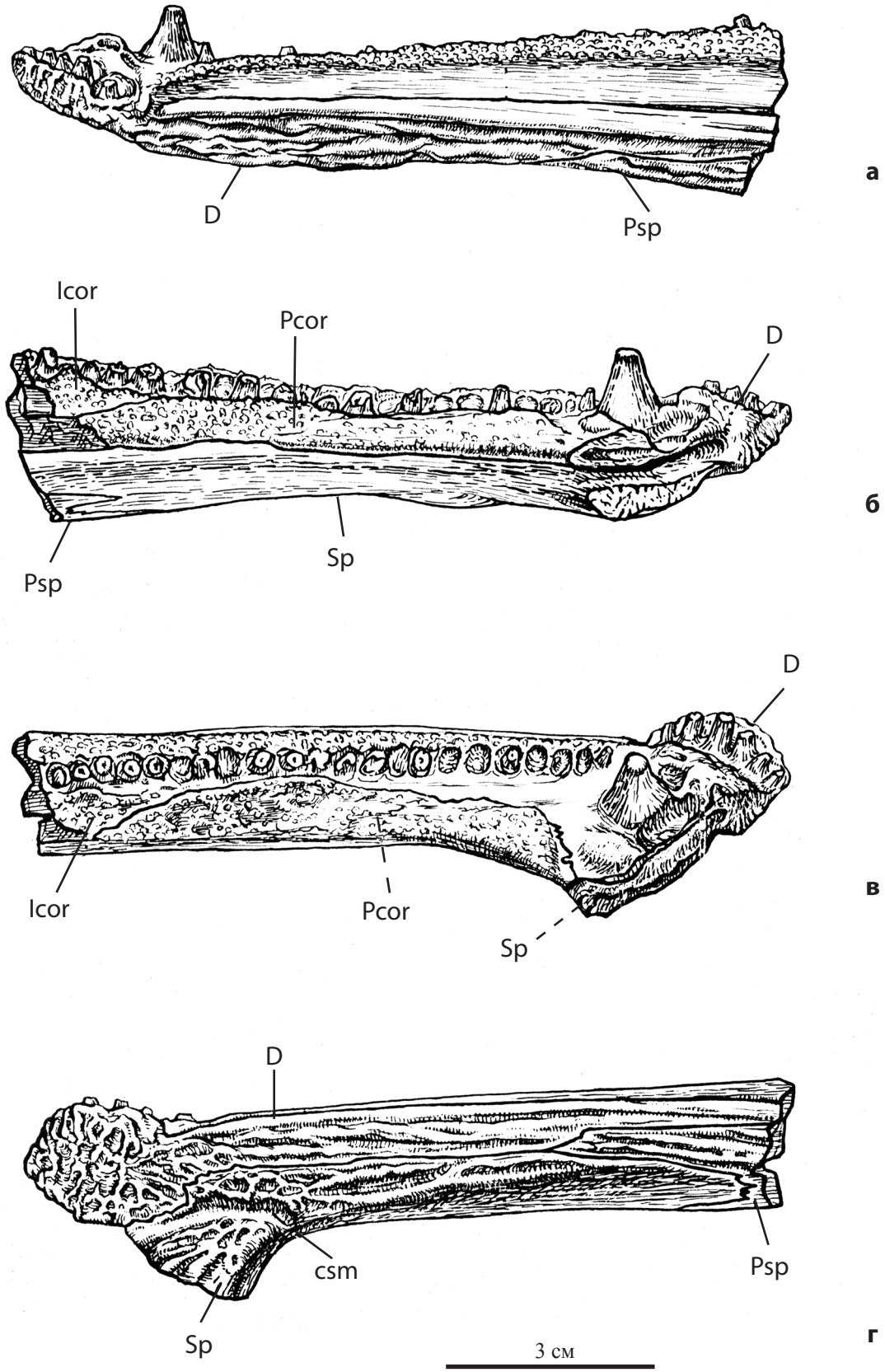


Рис. 28. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994; голотип ПИН № 2394/17, передний отдел левой ветви нижней челюсти: а – с лабиальной стороны, б – с лингвальной стороны, в – сверху, г – снизу; Оренбургская обл., Беляевский р-н, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты (Шишкин, 1994).

Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994

Рис. 28; табл. XIX, фиг. 1-3, табл. XX, фиг. 1-3

Rhytidosteus uralensis: Шишкин, 1994, с. 98, рис. 1-3; 1995, с. 65; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 9, табл. 13, рис. 1; Shishkin et al., 2000, с. 55.

Rhytidosteus capensis: Schoch, Milner, 2000, с. 81 (part.).

Г о л о т и п − ПИН, № 2394/ 17, передний отдел левой ветви нижней челюсти; Южное Приуралье, Оренбургская обл., бассейн р. Бурти, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Д и а г н о з. Пустулы на гребнях покровного орнамента хорошо выражены. Нариальная вырезка располагается значительно впереди от центра окостенения nasale Супраорбитальный желобок образует очень пологий дугообразный изгиб в пределах носовой кости.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида сильнее выраженными пустулами на гребнях покровного орнамента, более передним положением ноздрей и значительно более пологим изгибом супраорбитального желобка на nasale.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт; Южное Приуралье, Общий Сырт и Прикаспий.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, правое ectopterygoideum с фрагментом pterygoideum (экз. ПИН, № 2394/ 18) и три неполных левых praemaxillaria (экз. ПИН, №№ 2394/ 53-55) из типового местонахождения; неполное левое nasale (экз. ПИН, № 2394/ 19) из местонахождения Кзыл-Сай III; правое praemaxillare (экз. ПИН, № 4505/ 13) из местонахождения Большое Богдо I; средняя часть правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН № 5497/2) и левое squamosum (экз. ПИН № 5497/1) из местонахождения Дьяконов I.

Отряд Trimerorhachomorpha

Надсемейство Brachyopoidea Lydekker, 1885

Семейство Tupilakosauridae Kuhn, 1960

Род Tupilakosaurus Nielsen, 1954

Tupilakosaurus: Шишкин, 1961, с. 939; 1964, с. 116; 1995, с. 57; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 7; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, p. 53.

Т и п о в о й в и д – T. heilmani Nielsen, 1954; нижний триас, индский ярус; Восточная Гренландия.

Д и а г н о з см. Шишкин (1961, 1964).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, T. wetlugensis Shishkin, 1961 из вохминского горизонта Восточно-Европейской платформы.

З а м е ч а н и е. Наиболее поздние и неопределимые до вида остатки представителей рода известны из заплавненского (местонахождения Бузулукское II, Заплавное II и

Сухоречка II) и рыбинского горизонтов (местонахождения Каменный Яр III, Кудрино, Макарьев, Тихвинское, Шилиха II и, возможно, Проскурино).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, нижнеиндский подъярус Восточной Гренландии; вохминский, заплавненский и рыбинский горизонты Европейской России.

Tupilakosaurus wetlugensis Shishkin, 1961

Рис. 29; табл. XVII, фиг. 1

Tupilakosaurus wetlugensis: Шишкин, 1961, с.939, с. 1; 1973, с. 61, рис. 24-27, 29-31, 56, таб. X-XII; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 7, табл. 2, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 53, фиг. 3.13.

Г о л о т и п – ПИН, № 1025/1-1, череп; Нижегородская обл., Ветлужский р-н, местонахождение Спасское; нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, вохминская свита.

Д и а г н о з. Орбито-нариальное расстояние приблизительно равно длине орбиты. Супраорбитальный канал не пересекает лобную кость.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида удлиненным преорбитальным отделом, более латеральным расположением супраорбитального канала в межорбитальном промежутке.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт; бассейн р. Ветлуги.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, девять позвонков (экз. ПИН, №№ 1025/2, 3, 471, 472, 476, 482, 477-479), 14 фрагментов основания черепа (экз. ПИН, №№ 1025/30, 31, 92, 94-102, 540, 541), 17 squamosa и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/32-44), семь фрагментов черепа (экз. ПИН, №№ 1025/45, 182, 495, 496, 511, 537, 542), пять quadratojugalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/46-50), пять postorbitalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/51-53, 502, 503), девять jugalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/54-61, 538), три фрагмента затылка (экз. ПИН, №№ 1025/62-64), два maxillaria (экз. ПИН, №№ 1025/65, 539), 24 lacrimalia, слитые с palatine и их фрагменты (экз. ПИН, №№ 1025/66-87, 510, 545), пять parasphenoidea и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/88-91, 489), 19 basioccipitalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/93, 103-117, 492-494), 19 фрагментов pterygoidea (экз. ПИН, №№ 1025/118-132, 506-509), 30 exoccipitalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/133-161, 544), tabulare (экз. ПИН, № 1025/497), 15 фрагментов vomera (экз. ПИН, №№ 1025/162-176), пять ectopterygoidea (экз. ПИН, №№ 1025/177-181), четыре supratemporalia (экз. ПИН, №№ 1025/184, 498, 499, 536), два postparietalia (экз. ПИН, №№ 1025/500, 501), articulare (экз. ПИН, № 1025/546), cleitrum (экз. ПИН, № 1025/551), 20 supraangularia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/300-318, 518), angulare (экз. ПИН, № 1025/320), семь фрагментов нижней челюсти (экз. ПИН, №№ 1025/319, 321, 322, 512, 547, 548, 549), 15 dentalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/324-333, 513-517), фрагмент (?) coronoideum (экз. ПИН, № 1025/323), пять claviculae и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/183, 519-523), шесть interclaviculae и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/185, 524-527, 550), пять гипоцентров (экз. ПИН, №№ 1025/465, 466, 469, 470, 481), восемь плевроцентров (экз. ПИН, №№ 1025/467, 468, 480, 483-487), две невральные дуги (экз. ПИН, №№ 1025/488,

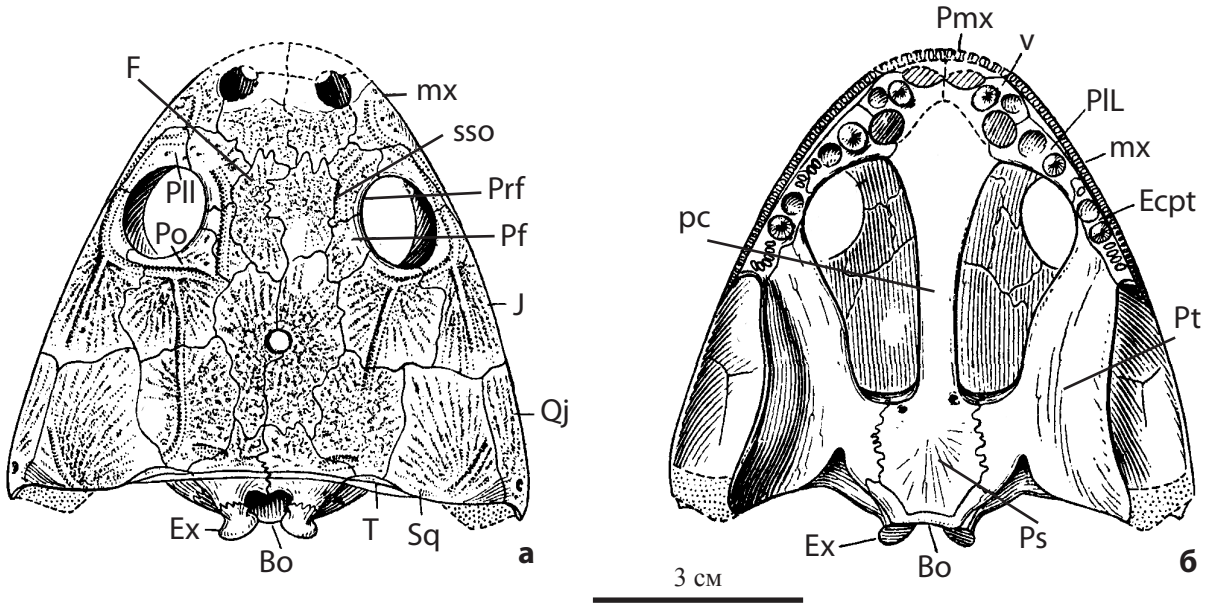


Рис. 29. Tupilakosaurus wetlugensis Shishkin, 1961; реконструкция черепа по голотипу ПИН № 1025/1-1 и экз. ПИН № 1025/ 31, 33, 45, 46: а – сверху, б – снизу; Нижегородская обл., Ветлужский р-н, местонахождение Спасское; нижний триас, вохминский горизонт, вохминскаясвита (Шишкин, 1973).

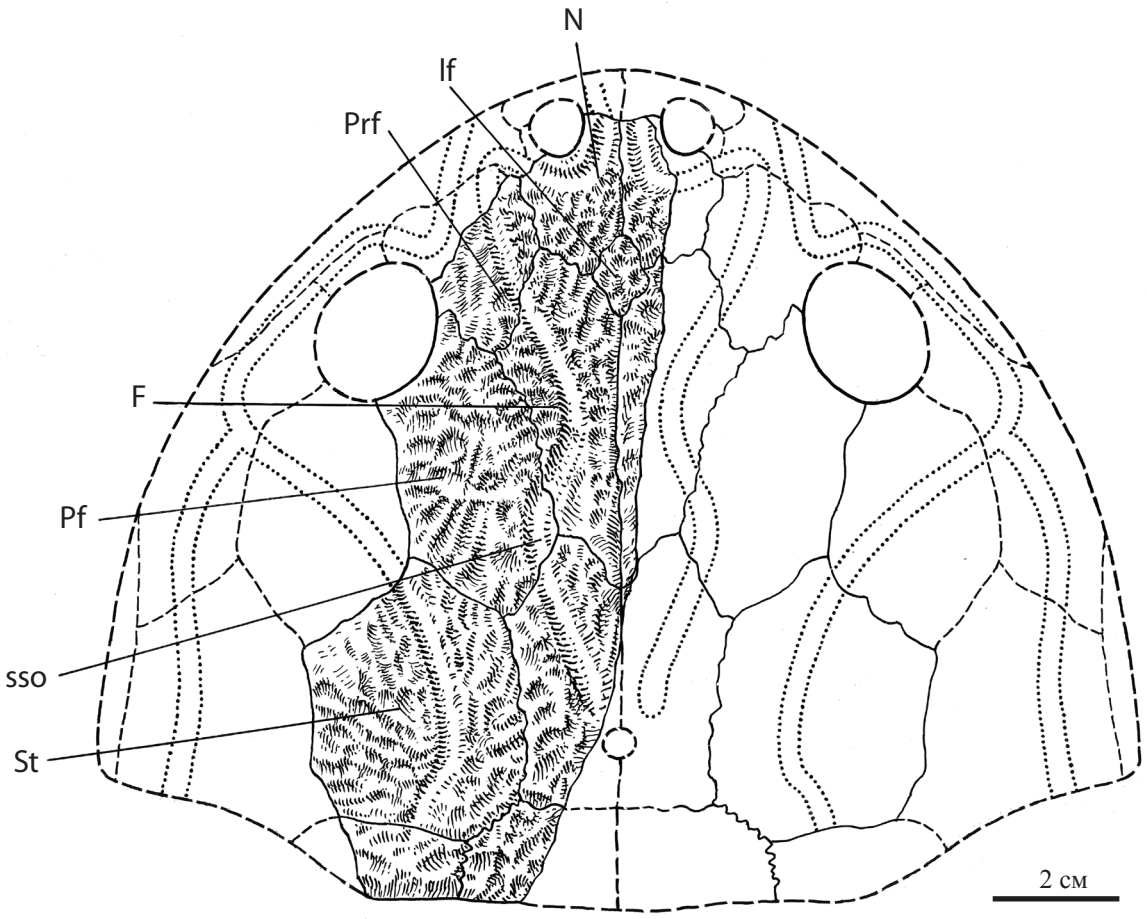


Рис. 30. Batrachosuchoides impressus Novikov et Shishkin, 1994; реконструкция дорсальной поверхности крыши черепа по голотипу ПИН, № 4370/1; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, местонахождение Лестаншор II; нижний триас, нижняя подсвита лестаншорской свиты (Новиков, 1994).

543), 10 basibranchyalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/490, 491, 552-559), шесть ребер и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1025/528-533) из типового местонахождения; squamosum (экз. ПИН, № 2888/1), jugale (экз. ПИН, № 2888/2), фрагмент щеки (экз. ПИН, № 2888/3), фрагмент quadratojugale (экз. ПИН, № 2888/4), фрагмент exoccipitale (экз. ПИН, № 2888/5), postparietale (экз. ПИН, № 2888/6) из местонахождения Анисимово; фрагмент черепа (экз. ПИН, № 2889/1), squamosum (экз. ПИН, № 2889/2), четыре позвонка (экз. ПИН, №№ 2889/3, 5-7), фрагмент ребра (экз. ПИН, № 2889/4) из местонахождения Большое Садомово II; фрагмент postparietale (экз. ПИН, № 2890/1), 5 гипоцентов (экз. ПИН, №№ 2890/2-4, 6, 8), фрагмент clavicula (экз. ПИН, № 2890/7) из местонахождения Касьяновцы; фрагмент parasphenoideum (экз. ПИН, № 2891/1) из местонахождения Конаки; фрагмент quadratojugale (экз. ПИН, № 2892/1), фрагмент clavicula (экз. ПИН, № 2892/2), шесть гипоцентров (экз. ПИН, №№ 2892/3-8) из местонахождения Слуда; jugale (экз. ПИН, № 2893/1) из местонахождения Телянино; atlas (экз. ПИН, № 3355/5), три гипоцентра (экз. ПИН, №№ 3355/6-8), basibranchiale (экз. ПИН, № 3355/15) и фрагмент interclavicula (экз. ПИН, № 3355/9) из местонахождения Липово.

Семейство “Brachyopidae” Lydekker, 1885

Род Batrachosuchoides Shishkin, 1966

Batrachosuchoides: Шишкин, 1966, с. 93; Новиков, 1994, с. 49; Шишкин, 1995, с. 65; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 6; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 54.

Т и п о в о й в и д – B. lacer Shishkin, 1966; нижний триас, федоровский горизонт, федоровская свита; Европейская часть России.

Д и а г н о з и с р а в н е н и е – см. Шишкин (1966, 1973), Новиков (1994).

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, B. impressus Novikov et Shishkin, 1994 и B. ochevi Novikov et Shishkin, sp. nov.

З а м е ч а н и е. Согласно последним представлениям М.А. Шишкина, семейство Brachyopidae состоит из двух параллельных радиаций – монофилетичной гондванской («типичные триасовые брахиопиды») и лавразийской («лавразиатские брахиопиды»), имеющей, возможно, гетерогенное происхождение (Шишкин, 2009, 2011; Shishkin, 2013). В последнюю неформальную группу помимо раннеоленекского Batrachosuchoides были включены раннеанизийский Hadrokkosaurus (=Vigilius: Warren, Marsicano, 2000) из Северной Америки и юрские Sinobrachyops и Gobiops из Китая и Монголии соответственно (Шишкин, 2011).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт Европейской России и позднеоленекские карстовые заполнения Южной Польши.

Batrachosuchoides lacer Shishkin, 1966

Табл. XXI, фиг. 1-4

Batrachosuchoides lacer: Шишкин, 1966, с. 95, рис. 1-8; 1973, с .75, рис. 32-39, табл. VIII, IX; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 6, табл. 3, рис. 1; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 54.

Г о л о т и п − ПИН, № 953/2, передняя часть черепа; Кировская обл., Нагорский р-н, р. Федоровка, местонахождение Окуневское; нижний триас, яренский надгоризонт,

федоровский горизонт, федоровская свита.

Д и а г н о з. Длина черепной крыши до 15 см. Желобки сенсорных каналов узкие. Поперечные участки супраорбитальных желобков составляют прямую линию; постнариальные изгибы этих желобков располагаются в пределах praefrontalia. Nasale относительно широкое; его длина приблизительно равна ширине. Позади клыков на ectopterygoideum 5-6 мелких зубов. Вентральная поверхность боковой затылочной кости полностью закрыта телом парасфеноида. Нижнеушной отросток exoccipitale короткий, в виде субвертикально ориентированной пластины. Coronoideum несет 7 (включая лунки) мелких зубов.

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, федоровская свита и нижняя часть петропавловской свиты; бассейны рр. Вятки и Урала.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, два postparietalia (экз. ПИН, № 953/3, 5), правое tabulare (экз. ПИН, № 953/6), правое tabulare с фрагментом supratemporale (экз. ПИН, № 953/7), часть правого squamosum (экз. ПИН, № 953/8), пять quadrata (экз. ПИН, №№ 953/9, 38, 39, 111, 112), пять exoccipitalia (экз. ПИН, №№ 953/10-14), два lacrimalia, слитые с palatina (экз. ПИН, №№ 953/15, 16), четыре ectopterygoidea (экз. ПИН, №№ 953/17, 18, 37, 114), правое praefrontale (экз. ПИН, № 953/19), правое postparietale (экз. ПИН, № 953/113), суставной отдел правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 953/20), три фрагмента supraangularia (экз. ПИН, №№ 953/21-23), четыре dentalia (экз. ПИН, №№ 953/24-27), четыре шейных позвонка (экз. ПИН, №№ 953/28-31) из типового местонахождения; правое ectopterygoideum (экз. ПИН, № 5497/15), фрагмент левого ectopterygoideum (экз. ПИН № 5497/16), левое exoccipitale (экз. ПИН, № 5497/17), правое vomer (экз. ПИН, № 5497/18) из местонахождения Дьяконов II; задняя половина правой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 2394/52) из местонахождения Кзыл-Сай I.

Batrachosuchoides impressus Novikov et Shishkin, 1994

Рис. 30

Batrachosuchoides impressus: Новиков, Шишкин в: Новиков, 1994, с. 49, рис. 8; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 6, табл. 3, рис. 2; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000, с. 54.

Г о л о т и п – ПИН, № 4370/1, отпечаток фрагмента левой половины крыши черепа; Архангельская обл., Ненецкий автономный округ, правый берег р. Хей-Яги в 0,8 км ниже устья ручья Лестаншор; нижний триас, нижняя подсвита лестаншорской свиты.

Д и а г н о з. Череп длиной около 13.5 см. Желобки сенсорных каналов относительно узкие. Поперечные участки супраорбитальных желобков направлены друг к другу под тупым углом. Постнариальный изгиб sulcus supraorbitalis располагается на maxillare. Nasale удлиненное; его длина приблизительно в полтора раза превосходит ширину. Присутствует ромбовидное interfrontale.

С р а в н е н и е. Отличается от B. lacer (по признакам, доступным для сравнения): более вытянутой формой nasale; ориентировкой поперечных участков надглазничных каналов; расположением постнариального изгиба надглазничного канала на maxillare; присутствием interfrontale (хотя оно может быть связано и с индивидуальной изменчивостью).

Р а с п р о с т р а н и е. Нижний триас, нижняя подсвита лестаншорской свиты; Северное Приуралье, бассейн р. Хей-Яги.

М а т е р и а л. Голотип.

Batrachosuchoides ochevi Novikov et Shishkin, sp. nov.

Табл.XXI, фиг. 5, 6

Н а з в а н и е в и д а в честь профессора Виталия Георгиевича Очева.

Batrachosuchoides lacer: Шишкин, 1973, с. 10 (part.).

Batrachosuchoides sp.: Shishkin, Sulej, 2009, c. 65, рис. 42.

Г о л о т и п – ПИН, № 1043/653, левое exoccipitale; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, правый берег р. Дон, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Д и а г н о з. Череп длиной до 20 см. Желобки сенсорных каналов широкие. Позади клыков на ectopterygoideum два-три мелких зуба. Парасфеноид не закрывает латеральную часть вентральной поверхности exoccipitale. Нижнеушной отросток exoccipitale удлинен и уплощен дорсовентрально. Зубной ряд на coronoideum состоит из трех мелких зубов.

С р а в н е н и е. Отличается от других видов рода более широкими желобками сенсорных каналов. Кроме того, отличается от B. lacer меньшим количеством зубов на ectopterygoideum и coronoideum, участием exoccipitale в строении вентральной поверхности основания черепа и формой processus suboticus.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, гамский горизонт, гамская и липовская свиты; бассейны рр. Вычегды и Дона.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, четыре exoccipitalia и их фрагментов (экз. ПИН, №№ 1043/31, 611, 1053, 1531), два ectopterygoidea (экз. ПИН, №№ 1043/788, 975), фрагмент основания черепа (экз. ПИН, № 1043/937), правое praemaxillare (экз. ПИН, № 1043/1113), правое postorbitale (экз. ПИН, № 1043/1341), фрагмент левой ветви нижней челюсти (экз. ПИН, № 4173/ 124) из типового местонахождения; фрагмент ectopterygoideum (экз. ПИН, № 3361/164) и левое exoccipitale (экз. ПИН, № 3361/43) из местонахождения Жешарт; левое exoccipitale (экз. ПИН, № 1584/8) из местонахождения Яренга; правое ectopterygoideum (экз. ПИН, № 4365/44) из местонахождения Петропавловка II.

Отряд Plagiosauria

Надсемейство Plagiosauroidea Abel, 1919

Семейство Plagiosauridae Abel, 1919

Подсемейство Plagiosterninae Shishkin, 1986

Род Melanopelta Shishkin, 1967

Melanopelta: Шишкин, 1967, с. 95; 1986, с. 97; 1987, с. 11; 1995, с. 65; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13.

Т и п о в о й в и д – M. antiqua Shishkin, 1967; нижний триас, яренский надгоризонт; Европейская часть России.

Д и а г н о з и с р а в н е н и е см. Шишкин (1967, 1986, 1987).

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

Melanopelta antiqua Shishkin, 1967

Табл. XVII, фиг. 2

Melanopelta antiqua: Шишкин, 1967, с. 96, рис. 1, 2; 1986, с. 97; 1987, с. 11, рис. 1, 15, 16; табл. I, фиг. 1-4; 1995, с. 65, с. 25е, ж; Новиков в: Ивахненко и др., 1997, с. 13, табл. 29, рис. 2.

Голотип – ПИН, № 1584/7, фрагмент межключицы; Архангельская обл., Ленский р-н, местонахождение Яренга; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт.

Диагноз. Совпадает с диагнозом рода.

Распространение. Нижний триас, яренский надгоризонт; Европейская часть России и Южное Приуралье.

Материал. Кроме голотипа, две квадратноскуловые кости (экз. ПИН, №№ 953/101, 102) и ребро (экз. ПИН, № 953/106) из местонахождения Окуневское; фрагмент ключицы (экз. ПИН, № 4122/1) из местонахождения Юроксикт и тело позвонка (экз. ПИН, № 2394/3) из местонахождения Кзыл-Сай II.

Подкласс Batrachosauria (=Reptiliomorpha)

Отряд Anthracosauromorpha

Подотряд Chroniosuchia

Семейство Bystrowianidae Vjuschkov, 1957 [4]

Типовой род – Bystrowiana Vjuschkov, 1957; Европейская Россия; верхняя пермь, верхневятский подъярус, верхний подгоризонт вятского горизонта.

Диагноз. Формы с черепом длиной до 25-30 см. Преорбитальные окна отсутствуют; имеется по небольшому окну между дорсальным и щечным отделами черепной крыши. Чешуйчатая кость не контактирует с заглазничной. Передние и задние поверхности невральных дуг несут параневральные каналы или ямки. Туловищные щитки изометричные или суженные, лишенные хониозухидных боковых крыльев с дорсальными сочленовными фасетками. Вентральный отросток щитка срастается с остистым отростком позвонка и не образует лезвиевидных выростов спереди и сзади. Исходно имеются две области межщиткового сочленения – осевая (с налеганием заднего сегмента на впередилежащий) и парная параксиальная (с обратным перекрыванием), которым на дорсальной стороне щитка соответствуют задняя сочленовная пластинка и парные фасетки на передних крыльях.

Состав. Три подсемейства: Bystrowianinae Vjuschkov, 1957; Dromotectinae Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014 и Axitectinae Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014.

Сравнение. Отличается от Chroniosuchidae Vjuschkov, 1957 более крупными в среднем размерами, всеми черепными характеристиками, указанными в диагнозе, и наличием параневральных каналов и ямок на невральных дугах. Для дермальных щитков отличия выражаются в строении вентрального отростка и его шовном соединении с невральной дугой, в расширенности обеих зон межщиткового сочленения, отсутствии

[4] Для характеристики строения щитков использована терминология, предложенная нами совместно с М.А. Шишкиным (Novikov, Shishkin, 2000).

латеральных крыльев вместе с их «хрониозухидной» сочленовной зоной, а также в непарности задней сочленовной пластинки.

З а м е ч а н и я. Включенные в диагноз краниальные характеристики основаны только на морфологии Bystrowiana и при сегодняшнем уровне знаний не могут быть прослежены для других членов семейства.

Р а с п р о с т р а н и е. Средняя – верхняя пермь, нижний и средний триас Евразии.

Подсемейство Bystrowianinae Vjuschkov, 1957

Т и п о в о й р о д – Bystrowiana Vjuschkov, 1957.

Д и а г н о з. Щитки расширенные, с максимальной шириной позади области передних крыльев, уплощенные или слегка выпуклые поперечно. Длина орнаментированного отдела составляет около половины его ширины. Основание вентрального отростка не выступает назад за уровень орнаментированного поля. Приосевая (параксиальная) область межщиткового сочленения широкая и охватывает передние крылья на всю их ширину. В осевой области задняя сочленовная пластинка в норме развита, но у поздних форм редуцирована. Processi accessorii выражены в различной степени (вплоть до полной их утраты). Crista media сочленовной пластинки, как правило, заострена дорсально.

С о с т а в: Bystrowiana Vjuschkov, 1957; Synesuchus Novikov et Shishkin, 2000; Bystrowiella Witzmann, Schoch et Maisch, 2007, Jiyunitectum Liu, Xu, Jia, Pu et Liu, 2014 и Vyushkoviana Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014.

З а м е ч а н и я. В состав подсемейства может также входить “Bystrowiana” (“B”. sinica Young, 1979) из верхней перми Китая. Предполагаемая расширенность у этой формы щитков на уровне крыльев, не свойственная другим быстровианинам, в сочетании с отсутствием (вероятно, первичным) processi accessorii свидетельствует о ее возможной родовой обособленности.

Р а с п р о с т р а н и е. Верхняя пермь Европейской России и Китая, нижний и средний триас Европейской России и Приуралья; средний триас Германии.

Род Vyushkoviana Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014.

Vyushkoviana: Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014, с. 62.

Т и п о в о й в и д – Vyushkoviana operta Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014; нижний триас, гамский горизонт яренского надгоризонта; Европейская Россия, Республика Коми, бассейн р. Лузы.

Д и а г н о з. Крупные формы с шириной щитков до 50мм или более. Щитки умеренно выпуклые в поперечном сечении, с орнаментом в виде ячей, веерообразно расходящихся от области сочленовной пластины. Осевой гребень не выражен, но в задней части щитка ему соответствует серия мелких ячей. Alae anteriores относительно узкие, с общей шириной приблизительно равной промежутку между ними; facies dorsales укорочены. Processi accessorii широкие в основании. Lamina articularis широкая (2/5 общей ширины щитка), с хорошо выраженным и заостренными дорсально срединным и боковыми гребнями. Facies alaris на вентральной стороне образует сзади до 1/3 от общей ширины щитка. Depressio ventralis с четко ограниченными наружными краями.

Cristae obliquae отчетливые и переходят почти по прямой линии в края lamina articularis. Между cc.obliquae и основанием вентрального отростка имеется дополнительная пара симметричных гребней (cristae mediales). Основание вентрального отростка сильно вытянуто продольно, с отношением длины его сечения к ширине 2,5.

В и д о в о й с о с т а в. Типовой вид.

С р а в н е н и е. Отличается от позднепермских быстровианин (Bystrowiana и Jiyuanitectum) характером орнамента остеодерм, более широкой задней сочленовной пластинкой и отчетливо выраженными cristae obliquae. Дополнительными отличиями от Bystrowiana являются более узкие и шире расставленными передними крыльями, форма сечения основания вентрального отростка и отсутствие плавного перегиба между cristae obliquae и краями lamina posterior, а от Jiyuanitectum – большая выпуклость щитков и более сильная выраженность срединного и боковых гребней на дорсальной поверхности сочленовной пластинки. От ладинских быстровианин (Synesuchus и Bystrowiella) отличается пропорциями щитка, более развитой его задней сочленовной пластинкой и присутствием processi accessorii.

З а м е ч а н и я. Как вариация, сужение передних крыльев и продольное укорочение их сочленовных фасеток отмечены также на голотипе Bystrowiana permira (экз. ПИН, № 1100/1). Поскольку он принадлежит крупной особи, сравнимой по размерам с типом Vyushkoviana, то названная особенность в обоих случаях может иметь возрастную природу.

Мы не исключаем, что к описываемому роду может также принадлежать неполный щиток (экз. ПИН, № 4187/46) из одновозрастного местонахождения Донгуз IX.

Упоминающееся при первоописании типового вида монотипичного позднепермского рода Jiyunitectum отсутствие акцессорных отростков на его голотипе (Liu et al., 2014) не является достоверно установленным признаком и поэтому не было учтено нами в вышеприведенном сравнении.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, гамский горизонт яренского надгоризонта; Европейская Россия и, возможно, Южное Приуралье.

Vyushkoviana operta Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014

Табл. XXII, фиг. 3

Vyushkoviana operta: Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014, с. 62, табл. XI, фиг. 3.

Г о л о т и п – ПИН, № 4833/17, неполный щиток; Республика Коми, левый берег р. Лузы, местонахождение Мишаковская (Ляпомоз); нижний триас, гамский горизонт, гамская свита.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом рода.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, гамский горизонт; Республика Коми, бассейн р. Луза.

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство Dromotectinae Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014

Т и п о в о й р о д – Dromotectum Novikov et Shishkin, 2000.

Д и а г н о з. Формы средних и крупных размеров с шириной щитка до 45 мм. Туловищные щитки с сильным сводообразным изгибом в поперечном сечении, изометричные или незначительно расширенные в плане, с субпараллельными боковыми краями. Орнамент ячеистый или в виде ячей и валиков. Ширина орнаментированного отдела щитка превышает его длину не более чем вдвое. В межщитковом сочленении осевая область широкая, параксиальная (вместе с крыловидными отростками и facies alares) относительно сужена. Lamina articularis хорошо развита, образует не менее половины общей ширины щитка, изогнутая поперечно, с утолщенными боковыми краями. Crista media массивная, переходящая спереди в клиновидный выступ орнаментированного отдела. Акцессорные отростки обычно присутствуют. Cristae obliqua отчетливо выражены и непосредственно переходят сзади в края lamina articularis. Задний край вентрального отростка лежит каудальнее границы орнаментированного отдела.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Отличается от Bystrowianidae более узкими и поперечно выпуклыми остеодермами, относительно более широкой lamina articularis, сужением передних крыльев, расширенностью и неясными границами depressio ventralis и более каудальным положением вентрального отростка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас Европейской России.

Род Dromotectum Novikov et Shishkin, 2000

Dromotectum, nom. nudum: Novikov, Shishkin, 1995, с. 31.

Dromotectum: Novikov, Shishkin, 2000, с. 176; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000, с. 68; Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014, с. 63.

Т и п о в о й в и д – D. spinosum Novikov et Shishkin, 2000; нижний триас, рыбинский горизонт; Общий Сырт.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом подсемейства.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, D. abditum Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014 из гамского горизонта Волгоградской области.

З а м е ч а н и е. Принадлежность к рассматриваемому роду фрагмента щитка, описанного недавно из верхней перми Китая (Liu et al., 2014) как особый вид D. largum, не может, на наш взгляд, быть достоверно установлена из-за сохранности оригинального материала.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский горизонт ветлужского надгоризонта и гамский горизонт яренского надгоризонта; Европейская часть России.

Dromotectum spinosum Novikov et Shishkin, 2000

Рис. 31, табл. XXII, фиг. 1

Reptilia gen. indet. «a»: Huene, 1940, с.19, табл. IV, фиг. 8.

Dromotectum spinosum: Novikov, Shishkin, 2000, с. 176, фиг.4; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000, с. 68, фиг. 4.6; Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014, табл. XI, фиг. 1.

Г о л о т и п – ПИН, № 2424/23, щиток; Самарская область, Борский р-н, местонахождение Мечеть II; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

Д и а г н о з. Щитки изометричных очертаний; ширина орнаментированного

отдела щитка незначительно превосходит длину. Скульптура мелкоячеистая, с неясно выраженной веерообразной радиацией ячей впереди от области сочленовной пластины. Дорсальная поверхность alae anteriores несет несколько грубых продольных ребер. Вырезка между processi accessorii и передними крыльями глубже таковой между этими отростками. Lamina articularis расширенная (ее ширина составляет 2/3 от таковой щитка). Facies alares сильно сужены (с максимальной шириной каждой не более 1/6 от ширины щитка). Cristae obliquae резко выражены в виде тонких и острых гребней.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, рыбинский горизонт; Европейская часть России, бассейн р. Самары.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, к данному виду предположительно отнесены фрагмент щитка (экз. ПИН, № 2424/ 65) из местонахождения Мечеть I; неполный туловищный позвонок (экз. ПИН, № 4495/14) из местонахождения Красная Яруга и заднехвостовой позвонок (экз. ПИН, № 2252/397) из местонахождения Вахнево.

Dromotectum abditum Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014

Табл. XXII, фиг. 2

Dromotectum abditum: Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014, с. 63, табл. XI, фиг. 2.

Г о л о т и п – ПИН, № 1043/1104, неполный щиток; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, правый берег р. Дон, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Д и а г н о з. Щитки слегка вытянуты поперечно; ширина орнаментированного отдела вдвое превосходит его длину. Орнамент в виде червеобразных валиков и часто незамкнутых ячей между ними, веерообразно расходящихся вперед. Вырезка между processi accessorii глубже, чем вырезка между ними и передними крыльями. Lamina articularis относительно узкая (составляет половину ширины щитка); ее края отделены от боковых отделов щитка вырезками. Crista obliqua умеренно выражена; площадка между нею и боковым краем щитка (вмещающая facies alaris) составляет сзади около 1/4 ширины щитка.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида большей шириной щитка и его орнаментированного отдела, характером орнамента, более глубокой вырезкой между processi accessorii, строением ряда элементов межщиткового сочленения (относительно суженной lamina articularis и, соответственно, более широкими facies alares), присутствием вырезок по краям l. articularis, умеренной выраженностью cristae obliquae, а также более крупными размерами.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, гамский горизонт яренского надгоризонта; липовская свита; Европейская часть России, бассейн р. Дон.

М а т е р и а л. Голотип.

Подсемейство Axitectinae Shishkin, Novikov et Fortuny, 2014

Т и п о в о й р о д – Axitectum Novikov et Shishkin, 2000.

Д и а г н о з. Мелкие формы с длиной щитков не более 28 мм. Остеодермы грубо прямоугольной или клиновидной формы, сильно суженные поперечно, с полностью редуцированными передними крыльями. Орнамент в виде многоугольных или округлых,

иногда соединяющихся ячей; в его рельефе часто сохраняется сагиттальный гребень. Crista media тонкая, заострена дорсально. Processi accessorii отсутствуют. Depressio ventralis занимает все пространство между боковыми краями щитка. Задний край вентрального отростка обычно расположен каудальнее границы орнаментированного отдела. Tabularia с хорошо развитыми узкими заостренными рогами, ориентированными постеролатерально и лишенными скульптуры.

С о с т а в. Типовой род.

С р а в н е н и е. Отличается от других подсемейств небольшими размерами, формой остеодерм и полной редукцией их боковых отделов. Дополнительными отличиями от Bystrowianinae является более каудальное расположение вентрального отростка, а от Dromotectinae – редукция акцессорных отростков и строение crista media.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас Европейской России.

Род Axitectum Shishkin et Novikov, 1992

Axitectum: Шишкин, Новиков, 1992, с. 829; Novikov, Shishkin, 1995, с. 29; Голубев в: Ивахненко и др., 1997, с. 21; Голубев, 2000, с. 49; Novikov, Shishkin, 2000, с. 172 ; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000, с. 68.

Т и п о в о й в и д − A. vjushkovi Shishkin et Novikov, 1992; нижний триас, вохминский горизонт; Вятско-Ветлужское междуречье.

Д и а г н о з. Совпадает с диагнозом подсемейства.

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, A. georgi Novikov et Shishkin, 2000 из федоровского горизонта Кировской области.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, вохминский горизонт ветлужского надгоризонта и федоровский горизонт яренского надгоризонта; Европейская часть России.

Axitectum vjushkovi Shishkin et Novikov, 1992

Рис. 32

Axitectum vjushkovi: Шишкин, Новиков, 1992, с. 830-831, рис. 1 а-ж; Голубев в: Ивахненко и др., 1997, с. 21, табл. 49, рис. 2.; Голубев, 2000, с. 50; Novikov, Shishkin, 2000, с. 172, рис. 5, 7а; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000, с. 68, рис. 4.5.

Axitectum blomi: Шишкин, Новиков, 1992, с. 831-832, рис. 1 з-к.

Г о л о т и п − ПИН, № 1025/334, щиток; Нижегородская обл., Ветлужский р-н, местонахождение Спасское; нижний триас, вохминский горизонт, вохминская свита.

Д и а г н о з. Спинные щитки значительно удлинены (отношение длины орнаментированного отдела к его минимальной ширине 1,5-1,7) и несколько расширены спереди. Скульптура в задней части щитка в виде многоугольных или округлых ячей, сменяющимися кпереди более удлиненными ячеями или желобками; может присутствовать срединный продольный гребень. Lamina articularis относительно вытянутая (с отношением ширины к длине менее 1,5) и составляет около 2/5 от длины скульптированного отдела щитка. Depressio ventralis относительно вытянута (ее длина близка к максимальной ширине). Основание вентрального отростка распространяется назад до уровня середины длины lamina articularis или до ее заднего края; поперечная

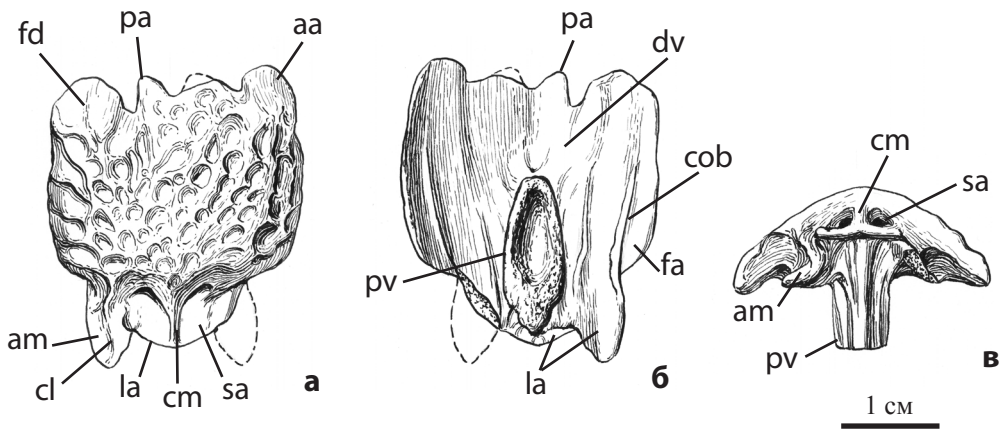


Рис. 31. Dromotectum spinosum Novikov et Shishkin, 2000; голотип ПИН, № 2424/23, щиток: а – сверху, б – снизу, в – сзади; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Мечеть II; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита (Novikov, Shishkin, 2000).

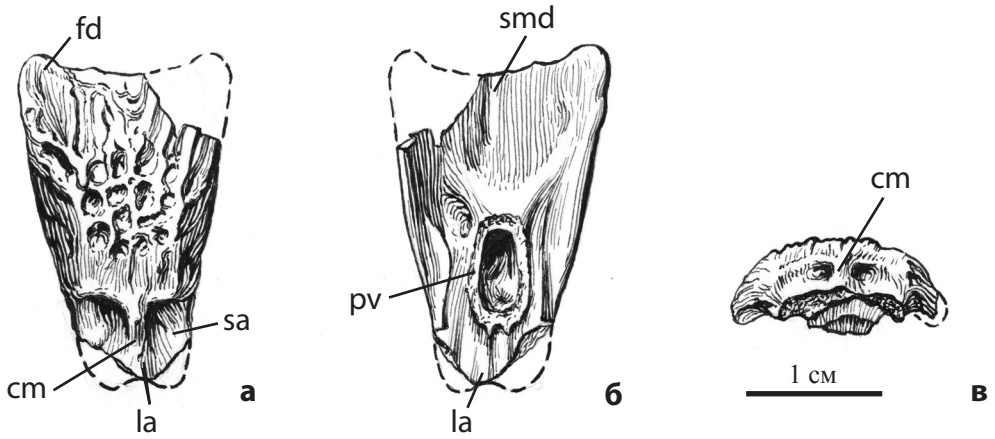


Рис. 32. Axitectum vjushkovi Shishkin et Novikov, 1992; голотип ПИН, № 1025/334, щиток: а – сверху, б – снизу, в – сзади; ПИН, № 1025/334, щиток; Нижегородская обл., Ветлужский р-н, местонахождение Спасское; нижний триас, вохминский горизонт, вохминская свита.

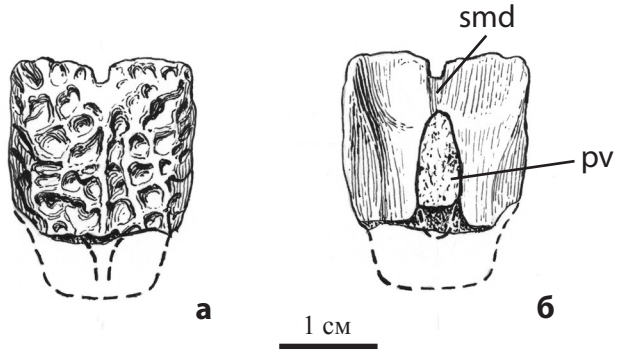


Рис. 33. Axitectum georgi Novikov et Shishkin, 2000; голотип ПИН, № 953/392, неполный щиток: а – сверху, б – снизу; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Окуневское; нижний триас, федоровский горизонт, федоровская свита.

ширина (толщина) отростка составляет около половины ширины щитка в задней части.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, вохминский горизонт; Европейская часть России, Вятско-Ветлужское междуречье и Общий Сырт.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, туловищный позвонок (экз. ПИН, № 1025/430), плевроцентры (экз. ПИН, №№ 1025/337-343, 429), невральные дуги туловищного (экз. ПИН, № 1025/431) и переднехвостового (экз. ПИН, № 1025/336) позвонков и щитки (экз. ПИН, №№ 1025/335, 428) из типового местонахождения; передний шейный щиток (экз. ПИН, № 2888/7) из местонахождения Анисимово; крестцовый позвонок в сочленении с ребрами и щитком (экз. ПИН, № 2891/2) из местонахождения Канаки; хвостовой гипоцентр (экз. ПИН, № 4483/1) из местонахождения Большое Сидорово; плевроцентр (экз. ПИН, № 4584/27) и фрагмент левого squamosum (экз. ПИН, № 4584/28) из местонахождения Перевозинка.

Axitectum georgi Novikov et Shishkin, 2000

Рис. 33

Axitectum georgi: Novikov, Shishkin, 2000, с. 174, рис. 6; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000, p. 68.

Г о л о т и п − ПИН, № 953/392, неполный щиток; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Окуневское; нижний триас, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, федоровская свита.

Д и а г н о з. Щиток с почти параллельными боковыми краями и относительно коротким орнаментированным отделом (длина и ширина отдела приблизительно одинаковые). Скульптура состоит из более или менее изометричных ячей; сагиттальный гребень присутствует. Depressio ventralis укорочена (ее длина меньше ширины). Толщина вентрального отростка в 3,5 раза меньше ширины щитка.

С р а в н е н и е. Отличается от типового вида формой щитка, менее удлиненным его скульптированным отделом, характером орнамента, укороченной depressio ventralis и более резким превышением ширины щитка над толщиной вентрального отростка.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, федоровский горизонт; Кировская область, бассейн р. Вятки.

М а т е р и а л. Кроме голотипа, плевроцентр (экз. ПИН, № 953/394) и правая таблитчатая кость (экз. ПИН, № 953/393) из типового местонахождения.

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

Амфибии в раннем триасе Восточной Европы представлены батрахоморфами из группы Temnospondyli, резко доминирующими в последовательных тетраподных сообществах, и редкими реликтовыми рептилиоморфами-антракозаврами из группы Chroniosuchia. Общей тенденцией в современных взглядах на родственные отношения внутри мезозойских Temnospondyli, 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 точки 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 Восточной Европы.

Ниже 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 Восточной Европы, доминантами среди которых являлись капитозавроморфы − Capitosauroidea и их трематозавроидные дериваты. При этом для оценки места происхождения («первичного очага экспансии») группы, помимо сведений о ее наиболее древних находках, учитываются в первую очередь данные об области ее максимальной структурной диверсификации («архаического многообразия») в геологическом прошлом (Шишкин, 2011).

3.1. Капитозавроиды

Эта группа 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 [5] семейству Rhinesuchidae, вместе с которым и со своими дериватами (Trematosauroidea) входят в состав капитозавроморф. Раннетриасовый этап развития капитозавроидов наиболее полно известен именно на территории Восточной Европы, где они представлены двумя семействами − Capitosauridae и Lydekkerinidae, происхождение которых обычно связывают с ринезухидами или ринезухоподобными формами. В связи с этим Гондвана обычно рассматривается как центр происхождения и радиации капитозавроидов (Шишкин, 2010; Milner, 1990; Shishkin, 2009a и др.). Несколько иная точка зрения была ранее высказана В.Г. Очевым (1966), который допускал существование двух генетических линий ринезухид – европейской и гондванской, параллельно эволюционирующих и давших начало двум различным

[5] Реликтовый ринезухид (Broomistega putterilli) недавно описан из нижнего триаса (зона Lystrosaurus) Южной Африки (Shishkin, Rubidge, 2000).

радиациям капитозавроидов. Однако, это мнение не получило поддержки, вероятно, из-за того факта, что все достоверные находки ринезухид, известные на сегодняшний день, географически ограничены только гондванскими областями.

3.1.1. Капитозавриды

Согласно концепции Т. Марианьской и М.А. Шишкина (Maryańska, Shishkin, 1996), принимаемой нами, в развитии этого семейства выделяются две основные параллельные радиации – лавразийская и гондванская. Первая из них представлена тремя преимущественно восточноевропейскими подсемействами − Selenocarinae, Wetlugasaurinae и Parotosuchinae (см. главу 2).

Селенокарины включают наиболее древние (позднеиндские) роды Selenocara и Samarabatrachus, характеризующиеся наиболее примитивной морфологией среди капитозаврид и известные из заплавненского горизонта Общего Сырта (обе формы) и верхнеиндского подъяруса Восточной Гренландии (Selenocara). Ряд структурных особенностей этого подсемейства (общих или мозаично выступающих у того или иного из двух его родов) сближает его с древнейшими капитозавроморфами-ринезухидами, а также с другими палеозойскими темноспондилами. Так, оба рода селенокарин характеризуются следующими типично ринезухидными чертами: (1) слабое развитие преорбитального отдела черепной крыши, (2) положение заднего края supratemporale каудальнее уровня вершины ушных вырезок, (3) расположение вершин межптеригоидных окон у заднего края хоан, (4) сильное развитие шагрени на небной поверхности, (5) относительно длинная тимпанальная часть затылочного фланга squamosum, (6) резкая выраженность crista tympanica [6], (7) сильное окостенение basioccipitale. Следует также отметить присутствие у селенокарин такой архаичной черты как (8) наличие пре- и посторбитальных продольных валиков и бугров на дорсальной поверхности крыши черепа.

Кроме того, каждый из родов селенокарин дополнительно показывает и другие примитивные черты, необычные для триасовых капитозавроидов, в большинстве также разделяемые с ринезухидами и другими палеозойскими темноспондилами. Для рода Selenocara этими чертами, дополнительно подчеркивающими мозаичный характер его морфотипа, являются: дорсолингвальная ориентировка поверхности костей короноидной серии, слабое развитие ретроартикулярного отростка нижней челюсти, участие basioccipitale в строении затылочного мыщелка, а также присутствие шагрени на небных костях и эктоптеригоидах (помимо парасфеноида и небных ветвей птеригоидов). Еще одним примитивным признаком, известным у Selenocara, является прямолинейное очертание вентрального контура нижней челюсти позади ангулярного изгиба. Эта черта также отмечена у лидеккеринид (Hewison, 2007), Edingerella (личные наблюдения) и раннетриасового реликтового ринезухида Broomistega putterilli (Shishkin, Rubidge, 2000).

---

[6] Среди триасовых капитозавроидов сильное развитие этого гребня также отмечено у лидеккеринид и южноафриканского Kestrosaurus dreyeri (Shishkin et al., 2004).

С другой стороны, для ринезухид этот признак, несомненно, является продвинутым, будучи не известным у их типичных (позднепермских) представителей.

К дополнительным плезиоморфным признакам ринезухидного уровня, наблюдаемым среди селенокарин у рода Samarabatrachus, относятся коленообразная форма слезного изгиба (flexura lacrimalis) инфраорбитального сенсорного канала (известна также у лидеккеринид) и наличие срединного разделенного промежутка между задними отделами сошников (fodina vomeralis), характерного также для большинства триасовых капитозавроидов, кроме ветлугазаврин.

С другой стороны, селенокарины резко противопоставляются наиболее ранним гондванским представителям семейства (род Rewanobatrachus) по строению crista obliqua восходящей пластины птеригоида (низко расположенный, полого ориентированный в затылочном плане, с округлым сечением верхнего края – у селенокарин [7] и высокий, заостренный и круто направленный – у Rewanobatrachus), подтверждая мнение (Очев, 1966; Maryanska, Shishkin, 1996; Shishkin, Rubidge, Hancox, Welman, 2004) о наличии двух независимых линий в развитии капитозаврид.

Одновременно на этом фоне ряд других признаков внутри подсемейства обнаруживает альтернативные варианты развития, соответствуюшие 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 уже в самом начале своего становления, выделившись из базального круга форм, непосредственно близких к селенокаринам.

«Ветлугазавринная» ветвь капитозаврид неоднородна и обнаруживает далее дифференциацию в двух направлениях, отличающихся, главным образом, степенью выраженности «трематозавровых» особенностей и представленных родами Wetlugasaurus и Vladlenosaurus (рис. 34). Наиболее аберрантное из этих направлений (Vladlenosaurus) характеризуется типично трематозавроидными признаками (клинообразная форма черепа с прямыми боковыми краями, наличие посторбитальной зоны роста черепной крыши [8], схождение постфенестральных зубных рядов под острым углом, вентрально выпуклый на всем протяжении мечевидный отросток парасфеноида, относительно

---

[7] Сходное с селенокаринами строение этой структуры отмечено у геологически одновозрастных (индских) лидеккеринид и трематозавроидов-сыртозухин, а также известно у ряда ювенильных форм среди других капитозавроидов (Shishkin, Rubidge, 2000).

[8] У крупных представителей Vladlenosaurus (например, экз. ПИН, №№ 4831/2, 10, 4418/1) индекс посторбитального удлинения крыши черепа (po) может достигать величины 1.8, как у некоторых видов Benthosuchus (B. korobkovi, B. gusevae) и Syrtosuchus (S. morkovini).

слабое обособление crista obliqua, заметно удлиненный ретроартикулярный отросток нижней челюсти (индекс pra – 1.3-1.6), ее слабый ангулярный изгиб и дугообразно изогнутая вверх в боковом плане crista arcuata).

Другая ветвь восточноевропейских капитозаврид включает раннетриасовые роды Poryolosuchus, Parotosuchus и среднетриасовый Eryosuchus, объединяемые нами в подсемейство Parotosuchinae (рис. 34). Эти формы, как и большинство капитозавроидов, отличаются от ветлугазаврин прежде всего наличием таких черт, как участие frontale в крае орбиты, наличием в норме fodina 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 Poryolosuchus еще обнаруживает ряд примитивных особенностей, характерных для Selenocarinae (признаки, обозначенные выше для Selenocara как 2 и 8). Дополнительное сходство Poryolosuchus с селенокаринами, а также с ранними представителями Parotosuchus (виды из группы «helgolandiae-типа»: см. Очев и др., 2004) проявляется в строении «рогов» таблитчатых костей (дорсальная поверхность «рога» сильно выпуклая; ее латеральная часть скошена в сторону ушной вырезки). Более поздние паротозухины (виды Parotosuchus из группы «nasutus-типа», Eryosuchus) характеризуются уже уплощенными «рогами».

С другой стороны, наиболее молодой из раннетриасовых паротозухин, яренский Parotosuchus противопоставляется другим восточноевропейским капитозавридам по таким апоморфным признакам, как сильно развитая crista terminalis таблитчатой кости (кроме Poryolosuchus) и сильно суженная форма хоан (признак 9). В нижней челюсти Parotosuchus, известной только для некоторых его видов (P. orenburgensis, P. panteleevi, P. komiensis), в качестве апоморфий можно указать следующие: появление дополнительного ряда зубов позади симфизеальных клыков (признак 10), строение ретроартикулярного отростка, относимого к «типу III» согласно классификации Т. Марианьской и М.А. Шишкина (признак 11; Maryańska, Shishkin, 1996), развитие медиального отростка supraangulare и полная утрата зубов на всех костях короноидной серии.

Признаки 9-11 характеризуют общие эволюционные тренды, отмеченные для обеих (евразийской и гондванской) радиаций капитозаврид. Однако их проявление не во всех случаях является изохронным. Так, щелевидная форма хоан (признак 9), характерная для позднеоленекского Parotosuchus, в гондванской радиации появляется лишь у среднетриасового «Parotosuchus» pronus (Howie, 1970; Maryańska, Shishkin,1996), в то время как признаки 10 и 11 уже известны у одновозрастного с Parotosuchus южноафриканского Kestrosaurus (Shishkin et al., 2004).

III.1.2. Лидеккериниды

Лидеккериниды представляют собой эфемерную группу небольших, преимущественно педоморфных форм, имевших в начале триаса почти космополитное распространение. Они описаны в основном из индских отложений гондванских областей – Южной Африки (Eolydekkerina, Lydekkerina, Broomulus; зона Lystrosaurus: Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996; Hewison, 2007), Австралии (Lydekkerina; формация Реван: Warren,

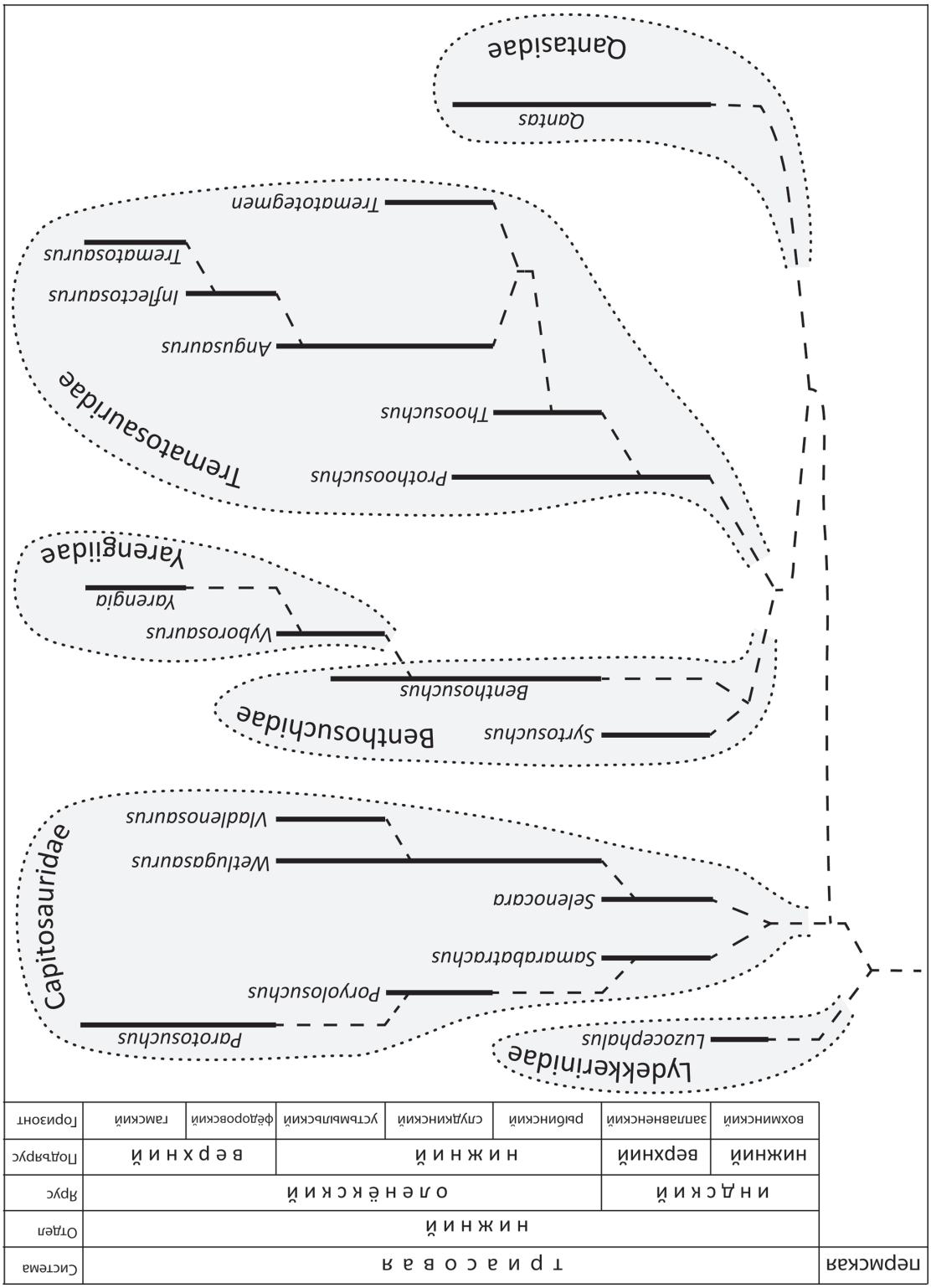


Рис. 34. Схема предполагаемых филогенетических связей и стратиграфического распространения родов доминантных групп раннетриасовых темноспондильных амфибий Восточной Европы.

Damiani, Yates, 2006), Тасмании (Chomatobatrachus; формация Кноклофти: Cosgriff, 1974), Антарктики (Cryobatrachus; формация Нижний Фремув: Colbert, Cosgriff, 1974), Индии (Indobenthosuchus; серия Верхний Панчет: Tripathi, 1969) и, возможно, Бразилии (неопределимые до рода фрагменты из формации Санга ду Кабраль: Lavina, Barberena, 1985). Единственным достоверным представителем семейства из одновозрастных отложений Западной Лавразии является род Luzocephalus, находки которого приурочены к вохминской свите Московской синеклизы (L. blomi: Шишкин, 1980) и средней части формации Уорди Крик (интервал грисбахских аммонитовых зон Ophiceras commune – Bukkenites rosenkrantzi) Восточной Гренландии (“Lyrocephalus” kochi: ср. Säve-Söderbergh, 1935). Этот короткий временной отрезок (индский век) почти глобального распространения и существования лидеккеринид получил название «лидеккеринидного эпизода» (Шишкин, Очев, 1993; Shishkin, Ochev, 1993).

Происхождение лидеккеринид 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). Гипотеза о близости лидеккеринид и ринезухид получила недавно дополнительную поддержку в результатах исследований К. Поли и А. Ворен (Pawley, Warren, 2005), отметивших схожесть посткраниального скелета Lydekkerina huxleyi и ринезухида Uranocentrodon.

Морфологические изменения, которые легли в основу эволюции лидеккеринид, по мнению Р. Хьюисона (Hewison, 2007), могли быть вызваны глубокими климатическими изменениями (потеплением и аридизацией), имевшими место на рубеже палеозоя и мезозоя на территории бассейна Карру, заселенной в конце перми ринезухидами или ринезухоподобными формами. Засушливые условия, по его предположению, способствовали педоморфному пути развития лидеккеринид, обособившему их в качестве довольно специализированной ветви адаптивной радиации темноспондильных амфибий, возникшей в этом регионе в самом конце пермского периода до вымирания ринезухид (Hewison, 2007).

Проведенные М.А. Шишкиным с соавторами (Shishkin, Rubidge, Kitching, 1996) ревизия и анализ лидеккеридных родов показали наличие двух направлений в дифференциации этого семейства. Одно из них включает гондванские формы, а вторая ветвь представлена лавразийским Luzocephalus. Последний, по их мнению, обладает большим числом аутапоморфий (педоморфных и не-педоморфных), не известных не только среди других лидеккеринид, но и среди капитозавроидов, в целом. Обособленность Luzocephalus от других представителей семейства так же была подтверждена последующими исследованиями (Yates, Warren, 2000), которые высказали мнение о близости этого рода к трематозаврам.

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 (Shishkin, 2007). Об этом свидетельствуют

гренландские находки Luzocephalus в отложениях с обильной и разнообразной аммонитовой фауной грисбахского времени.

3.2. Трематозавроиды

В состав трематозавроидов нами включаются семейства Benthosuchidae, Yarengiidae, Qantasidae, Trematosauridae и Lonchorhynchidae, в большинстве своем (кроме Lonchorhynchidae) хорошо представленные в нижнем триасе Восточной Европы. При этом первые два (или три) из указанных семейств не известны за пределами этой территории.

Вопрос о происхождении трематозавроидов до сих пор окончательно не решен, хотя их лавразиатские корни не вызывают сомнения. Наиболее ясным представляется процесс становления бентозухид (а также их дериватов – яренгиид) и трематозаврид. Благодаря исследованиям В.Г. Очева (1966, 1972), М.А. Шишкина (1980; Shishkin, Sulej, 2009), С.Н. Гетманова (1989) и автора (Новиков, 1990, 2012б, 2016а) их капитозавроидное происхождение можно считать достоверно установленным. Формы, в настоящее время объединяемые в сем. Lonchorhynchidae, не только представляют отличную от типичных («короткорылых» или «не-лонхоринхинных) трематозаврид линию развития, но и, вероятно, разнородны по своему происхождению (Шишкин, 2002). Наиболее загадочным представляется появление квонтасид. Это еще плохо известное семейство характеризуется мозаичным сочетанием бентозухидных и трематозавридных признаков, к которым добавляется ряд архаичных черт, не свойственных большинству триасовых форм (см. ниже).

Относимые ранее (Гетманов, 1989; Новиков, 1992а; Шишкин, 1980) 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. К числу генерализованных капитозавроидных признаков у хейлерозавроидов (Eocyclotosaurus и Quasicyclotosaurus) прежде всего относятся: (1) слабое посторбитальное удлинение черепной крыши, (2) поперечная ориентация постфенестральных зубных рядов, (3) отсутствие клыков на ectopterygoideum, (4) присутствие fodina vomeralis, (5) контакт птеригоидов и небных костей, (6) сильно развитые мускульные гребни на парасфеноиде и (7) сильное развитие антеролатерального выступа postorbitale. К перечисленным признакам, характерным для большинства капитозавроидов, можно добавить и черты, типичные для ряда их специализированных (средне- и позднетриасовых) представителей. Это – (8) замкнутые ушные вырезки [9] и (9) контакт exoccipitale и pterygoideum (известный также у брахиопоидов, метопозавроидов, плагиозавров и части ритидостеид).

Вместе с тем, у хейлерозаврид действительно наблюдаются также и типично трематозавроидные особенности, которые включают: (10) расположение

---

[9] Указание на наличие замкнутых ушных вырезок у трематозаврида Tertrema (Wiman, 1917) безосновательно (Schoch, Milner, 2000; личные наблюдения).

супраорбитального желобка на lacrimale, (11) контакт prae- и postfrontale, (12) двойное переднее небное отверстие, (13) сильно вытянутое тело парасфеноида (и, соответственно, удлиненение костного дна полости среднего уха), (14) узкий мечевидный отросток парасфеноида, а также, в случае Eocyclotosaurus, − (15) заметно удлиненный симфиз, (16) отсутствие дополнительного ряда зубов позади симфизеальных клыков и (17) озубление coronoideum (Шишкин, 1980; Schoch, 2000; Schoch, Milner, 2000). Мы полагаем, что эти черты развились у хейлерозаврид параллельно с их приобретением у трематозавроидов.

В сумме, как уже сказано, по сочетанию всех перечисленных характеристик (в особенности (1), (5-7), (10-12), (15-17)) хейлерозавроиды обнаруживают наибольшее сходство с ранними трематозавроидами – бентозухидами, которые первоначально и рассматривались в качестве их предков (Шишкин, 1980). Однако, признаки (2-4), (6), (8) и (9) находятся в стороне от эволюционных тенденций, наблюдаемых не только у бентозухид, но и трематозавроидов в целом (см. ниже).

В качестве дериватов трематозавроидов в последнее время многие исследователи стали рассматривать близкие друг к другу семейства Metoposauridae и Almasauridae, которые порой даже включали в состав этого надсемейства (Milner, 1990; Schoch, Milner, 2000; Yates Warren, 2000; Damiani, Yates, 2003; Ruta et al., 2007). Согласно альтернативной точке зрения, к которой присоединяемся и мы, метопозавриды происходят от пермских тримерорахоидов (Säve-Söderbergh, 1935; Шишкин, 1973; Shishkin, 2009b) и включаются в отряд Trimerorhachomorpha (Шишкин, 2011).

III.2.1. Бентозухиды

Как уже отмечено выше, бентозухиды, несомненно, имеют капитозавроидное происхождение и характеризуются сочетанием типично капитозавроидных и трематозавроидных черт. К капитозавроидным признакам здесь, прежде всего, относятся: положение орбит в задней половине черепа, хорошо развитая lamina praeotica восходящей пластины птеригоида, наличие антеролатерального выступа заглазничной кости, сохранение птериго-палатинного контакта, вытянутое поперечно тело и хорошо развитые мускульные гребни парасфеноида, наличие слезной флексуры подглазничного желобка, а также сильный ангулярный изгиб нижней челюсти. Типично трематозавроидные черты у бентозухид проявляются в положении супраорбитального канала на слезной кости, наличии посторбитальной зоны роста, тенденции к разделению переднего небного отверстия и удлинению костного дна среднеушной полости, а также в заметном удлинении ретроартикулярного отростка.

Согласно нашим представлениям (Новиков, 2016а), наиболее ранние (преимущественно позднеиндские [10]) и архаичные бентозухиды представлены монотипичным подсемейством Syrtosuchinae, известным только с территории Бузулукской впадины. Некоторые из вышеуказанных типично трематозавроидных признаков (например, парность переднего небного отверстия, смещение

[10] Фрагментарные и ближе не определимые остатки сыртозухин известны также из раннеоленекских отложений (см. главы 2 и 4).

супраорбитального канала на lacrimale) у сыртозухин выражены еще относительно слабо по сравнению с типичными бентозухидами (подсемейство Benthosuchinae). С другой стороны, типовой род этого подсемейства (Syrtosuchus) по мелкоячеистому характеру покровного орнамента, строению и положению crista obliqua и слабому развитию системы боковой линии показывает значительное сходство с обоими родами капитозаврид-селенокарин [11]. Такая близость структурного плана может указывать на происхождение Syrtosuchus от селенокарин или на наличие у них непосредственного общего предка. Среди селенокарин, при сегодняшнем уровне наших знаний, наиболее близким к этой форме является род Selenocara. Важными специфическими чертами, дополнительно сближающими Syrtosuchus и Selenocara (в противовес другому роду селенокарин − Samarabatrachus), являются исключение frontale из края орбиты и отсутствие fodina vomeralis. Кроме того, с учетом данных по нижней челюсти (пока не известной для Samarabatrachus) сходство Syrtosuchus и Selenocara проявляется еще и в положении foramen chordae tympani относительно наружного супраангулярного отверстия и хорошей выраженности депрессорного желобка. Однако присутствие у Syrtosuchus такой плезиоморфной и характерной для всех трематозавроидов черты, как озубление coronoideum (отсутствующей у Selenocara и, вероятно, унаследованной от ринезухоподобного предка), делает близкую родственную связь этих двух родов мало вероятной.

Syrtosuchus, как наиболее архаичный и древнейший представитель бентозухид, является, таким образом, одним из самых ранних трематозавроидов. Рассматривавшийся ранее (Новиков, 2012б) в качестве такового архаичный вид Benthosuchus (B. gusevae), происходящий из более высоких горизонтов нижнего триаса (каменноярская свита рыбинского горизонта), является уже вполне сложившимся бентозухидом, хотя так же обнаруживает много общих черт с морфотипом Selenocara (см. ниже).

Бентозухины, представленные на территории Восточной Европы целиком видами рода Benthosuchus, известны только из раннеоленекских отложений – рыбинского, слудкинского и устьмыльского горизонтов (рис. 34). При этом рыбинский является эпиболью для этого рода, в то время как в двух других перечисленных горизонтах находки бентозухин редки (слудкинский горизонт) или единичны (устьмыльский). Это подсемейство показывает большую, чем сыртозухины, степень развития трематозавроидных черт, которая проявляется в четкой тенденции к разделению переднего небного отверстия (вплоть до образования полной срединной перегородки), хорошей выраженности желобков сенсорных каналов и более продольной ориентации постфенестральных зубных рядов (сходящихся под острым углом или субпараллельных), а также в строении crista obliqua (относительо слабо выражена и круто ориентирована

[11] Это обстоятельство долгие годы служило причиной для отнесения фрагментарных остатков представителей всех трех родов (Syrtosuchus, селенокарин Selenocara и Samarabatrachus), обнаруженных на одном стратиграфическом уровне, к одной и той же форме, помещавшейся в род Wetlugasaurus (W. samarensis: Сенников, 1981).

в затылочной плане). При этом виды Benthosuchus характеризуются разной степенью проявления как предковых, капитозавридных, так и приобретенных, трематозавридных признаков.

Наиболее архаичный из видов Benthosuchus (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 ветлугазаврinам. Среди селенокарин он наиболее близок с типовым родом, дополнительное сходство с которым проявляется в (1) слабом развитии преорбитального отдела, (2) исключении лобной кости из края орбиты, (3) отсутствии fodina vomeralis, (4) слабом развитии системы боковой линии, (5) мелкоячеистом характере покровного орнамента, (6) положении foramen chordae tympani относительно наружного супраангулярного отверстия и, вероятно, (7) в постоянном присутствии зубов на передних короноидах. При этом признаки (2) и (3) являются характерными и для бентозухид в целом (включая сыртозухин), и для ветлугазаврин.

Benthosuchus gusevae обнаруживает значительное сходство и с сыртозухинами (помимо типично бентозухидных признаков, это – признаки (4)-(7), а также расширенные и уплощенные задние отростки сошников). Однако непосредственная филогенетическая преемственность Syrtosuchus и Benthosuchus, по нашему мнению (Новиков, 2016а), мало вероятна в виду присутствия у первого из этих родов ряда специализированных черт (например, прямые боковые края черепа и сильная притупленность его переднего конца), не позволяющих вывести из него морфотип ранних представителей Benthosuchus (таких как B. gusevae) и появляющихся в эволюции последнего рода несколько позднее (B. sushkini и B. korobkovi).

В связи с вышесказанным представляется вполне вероятным происхождение обеих выделяемых нами ветвей бентозухид (сыртозухин и бентозухин [12]) от общего капитозавроидного предка, морфотип которого близок к таковому Selenocara (ср. Новиков, 2016а).

Следует отметить, что почти по всем из выше перечисленных признаков сходства Benthosuchus gusevae с Selenocara (кроме типично бентозухидных) первый из них отличается от других представителей Benthosuchus с хорошо известным строением черепа и нижней челюсти – B. korobkovi и B. sushkini. Дополнительным отличием B. gusevae от этих форм является слабая степень разделения переднего небного отверстия, обусловленная прежде всего рудиментарным развитием переднемедиальных отростков сошников. Отдельные вариации в сторону признаков, характеризующих Benthosuchus gusevae, наблюдаются и у B. korobkovi, также сохраняющем в своем морфотипе значительную степень «капитозавроидности». Так, экз. ПИН, № 3200/207 из типового

---

[12] Помимо собственно бентозухин эта ветвь трематозавроидов включает и их прямых потомков – яренгиид в качестве завершающего этапа ее развития и обозначается нами как радиация Benthosuchus-Yarengia (рис. 34).

местонахождения, представленный преорбитальным отделом черепа, характеризуется слабой степенью удлинения, широко слитым передненебным отверстием, дугообразным очертанием межхоанального зубного ряда, слегка выпуклыми боковыми краями и округлым в плане передним концом.

С другой стороны, типовой вид Benthosuchus – B. sushkini – отличается от B. gusevae и B. korobkovi наибольшей выраженностью именно тех признаков, которые характеризуют трематозавровый план 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).

Все выше сказанное позволяет говорить о промежуточном положении B. korobkovi между B. gusevae и B. sushkini и построить следующий морфологический ряд: B. gusevae–B. korobkovi–B. sushkini (Новиков, 2012б). Однако в пространственном отношении эти три вида образуют две пары: B. gusevae–B. sushkini на южных территориях (Бузулукская впадина) и B. korobkovi–B. sushkini – на северных (Московская синеклиза). Для видов южной территории имеющиеся геологические данные говорят об их разновозрастности, т.е. B. gusevae характеризует здесь низы рыбинского горизонта (нижнекаменноярская подсвита: Твердохлебов, 2014), а B. sushkini – его верхи (верхнекаменноярская подсвита: Твердохлебов, 2014). Что касается северных территорий, то здесь B. korobkovi и B. sushkini одинаково представляются приуроченными к рыбинскому горизонту. По-видимому, их различия отражают обитание в разных биотопах (для первого – в крупном солоноватоводном озерном бассейне, для второго – в речных условиях).

3.2.2. Яренгииды

Эндемичное семейство Yarengiidae показывает специфический вариант сочетания бентозухидных и трематозавридных признаков. Его происхождение от бентозухид наиболее вероятно (Шишкин, 1960а; Новиков, 1990). К первой группе признаков прежде всего относятся: присутствие fovea ovalis на восходящей пластине птеригоида, развитие глубокой и широкой вентральной вырезки в стенке lamina anterior (не отделяющей основание эпиптеригоида от базиптеригоидного отростка базисфеноида), а также наличие хорошо выраженной передней стенки полости среднего уха (lamina praeotica). Типичные трематозавридные черты у яренгиид включают редукцию нижнеушного отростка exoccipitale и его субпродольную ориентировку, сильное удлинение костного дна полости среднего уха, редукцию lamina posterior парасфеноида и распространение этой кости назад вплоть до затылочных мыщелков, наличие хорошо выраженной crista posterior на квадратной ветви птеригоида.

Первое появление яренгиид (род Vyborosaurus [13]) датируется устьмыльским (конец раннего оленека) временем. По сумме признаков, характеризующих в основном основание черепа, Vyborosaurus занимает промежуточное положение между поздневетлужским (раннеоленекским) Benthosuchus и яренской (позднеоленекской) Yarengia (Новиков, 1990).

---

[13] Первоначально этот род был отнесен к семейству Benthosuchidae (Новиков, 1990).

Помимо перечисленных выше типично бентозухидных особенностей, характеризующих яренгиид в целом, Vyborosaurus дополнительно сходен с Benthosuchus по целому ряду других черт (вытянутое поперечно тело парасфеноида, строго вертикальная (без наклона вперед) ориентировка его параптеригоидных гребней, слабое развитие посторбитальной зоны роста, слабо наклоненная вперед плоскость затылка, наличие антеролатерального выступа на postorbitale, мелкоячеистый характер преобладающей скульптуры), большинство из которых (кроме наклоненной плоскости затылка) являются плезиоморфными, доставшимися от капитозавридных предков. С другой стороны, в черепе у Vyborosaurus к типично трематозавровым чертам добавляются (помимо общих для семейства, указанных выше) короткие tabularia, неглубокие и треугольные ушные вырезки, медиальное смещение заднего отдела sulcus jugalis на squamosum с образованием крутого изгиба и появление дополнительных желобков в области flexura jugalis.

В строении нижней челюсти трематозавровые черты проявляются у Vyborosaurus наиболее ярко и сводятся к следующим: заметно удлиненный ретроартикулярный отросток, слабый ангулярный изгиб, наличие медиального отростка supraangulare, высокая, дугообразно изогнутая вверх crista arcuata, распространение praearticulare в область ретроартикулярного отростка и положение foramen chordae tympani целиком в пределах этой кости, сильно удлиненное заднее меккелево отверстие. По всем перечисленным признакам нижняя челюсть Vyborosaurus, с одной стороны, резко отличается от таковой Benthosuchus, сохраняющей предковый «капитозавридный» тип строения, а, с другой, − обнаруживает большое сходство с таковой типичных трематозаврид − трематозаврин (Новиков, 1990). Однако такие черты строения нижней челюсти Vyborosaurus, как ячеисто-бугорчатый характер преобладающей скульптуры на angulare, короткий зубной ряд на coronoideum, относительно слабое развитие медиального отростка надугловой кости и вентролингвальная скошенность дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка противопоставляют ее таковой трематозаврин (например, Inflectosaurus и Trematosaurus) и сближают с Benthosuchus. Следует отметить, что все отличия Benthosuchus и Vyborosaurus в строении нижней челюсти, отражающие, вероятно, общий тренд изменений этой части скелета в радиации Benthosuchus-Yarengia, совпадают с направлением общих эволюционных преобразований, происходящих в нижней челюсти триасовых темноспондилов и отмеченных в ряде специальных работ (Очев, 1974; Гетманов, 1979; Nilsson, 1943b, 1944). Показательно, что некоторые из этих эволюционных тенденций могли проявляться в нижней челюсти еще на уровне организации Benthosuchus. Так, В.Г. Очевым (1972) отмечено присутствие относительно хорошо развитого processus medialis надугловой кости в нижней челюсти Benthosuchus sp. (экз. ПИН № 4169/1) из местонахождения Белогоры I, приуроченного, наиболее вероятно, к слудкинскому горизонту.

Типовой и еще плохо известный род Yarengia, достоверно установленный только в гамском горизонте (верхи верхнего оленека) Мезенской синеклизы, по сравнению с Vyborosaurus показывает дальнейшее уклонение в сторону трематозавровой организации, характеризуясь продольно вытянутой формой тела парасфеноида, частичным

замыканием в парасфеноиде видиева канала, удлинением основания боковых затылочных костей и укорочением квадратной ветви птеригоида.

Таким образом, основным направлением эволюционных преобразований в радиации Benthosuchus-Yarengia было приобретение (как в черепе, так и в нижней челюсти) некоторых типично трематозавровых признаков, проявляющихся на фоне общего «капитозавридного» плана организации. Эти преобразования началось еще в рамках морфотипа Benthosuchus, виды которого показывают разную степень выраженности трематозавровых черт, приуроченных в основном к переднему отделу черепа (Гетманов, 1989). У яренгиид эти черты проявляются уже в строении основания черепа и еще в большей степени, чем у Benthosuchus, затрагивают нижнюю челюсть.

3.2.3. Трематозавриды

Семейство Trematosauridae рассматривается нами в составе семи подсемейств: раннетриасовые Thoosuchinae Getmanov, 1982, Trematosaurinae Watson, 1919; Lyrocephaliscinae Kuhn, 1961, Platysteginae Schoch et Milner, 2000 и Tertremoidinae Novikov, subfam. nov., ранне-позднетриасовое Tertreminae Schoch et Milner, 2000 и среднетриасовое Bukobajinae Otschev, 1966. Оно, несомненно, является монофилетичным и имеет лавразийское происхождение (Shishkin, 2007).

В историческом развитии трематозаврид выделяется две радиации. Одна из них, известная в основном из нижнего триаса Восточной Европы (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 (рис. 35).

Наиболее примитивным и ранним в этой радиации и среди трематозаврид в целом является эндемичное подсемейство Thoosuchinae (роды Prothoosuchus и Thoosuchus), первое появление представителей которого (Prothoosuchus sp.) датируется поздним индом (заплавненский горизонт, местонахождение Корольки). Примитивность тоозухин проявляется в таких признаках как слабо развитая посторбитальная зона роста черепной крыши, длинные постфенестральные зубные ряды, большое (до 12) количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, слабое продольное удлинение тела парасфеноида и хорошая выраженность его lamina posterior, наличие lamina praeotica, неразвитость медиального отростка supraangulare нижней челюсти, относительно короткий ее ретроартикулярный отросток и слабое каудальное распростанение praearticulare в область последнего.

Тоозухин Prothoosuchus обнаруживает целый ряд педоморфных черт (маленькие размеры; относительно крупные орбиты, расположенные на уровне середины длины черепа; приближенность пинеального отверстия к уровню задних краев орбит; наличие эктоптеригоидных клыков; вхождение наружных крыловидных костей в края межптеригоидных ям и др.) в сочетании со взрослыми (окостеневавшие плевроцентры) и иллюстрирует влияние педоморфоза на формирование трематозаврового плана организации, впервые отмеченного М.А. Шишкиным и Т. Сулей (Shishkin, Sulej, 2009).

Род Thoosuchus показывает дальнейшее уклонение в трематозавровом

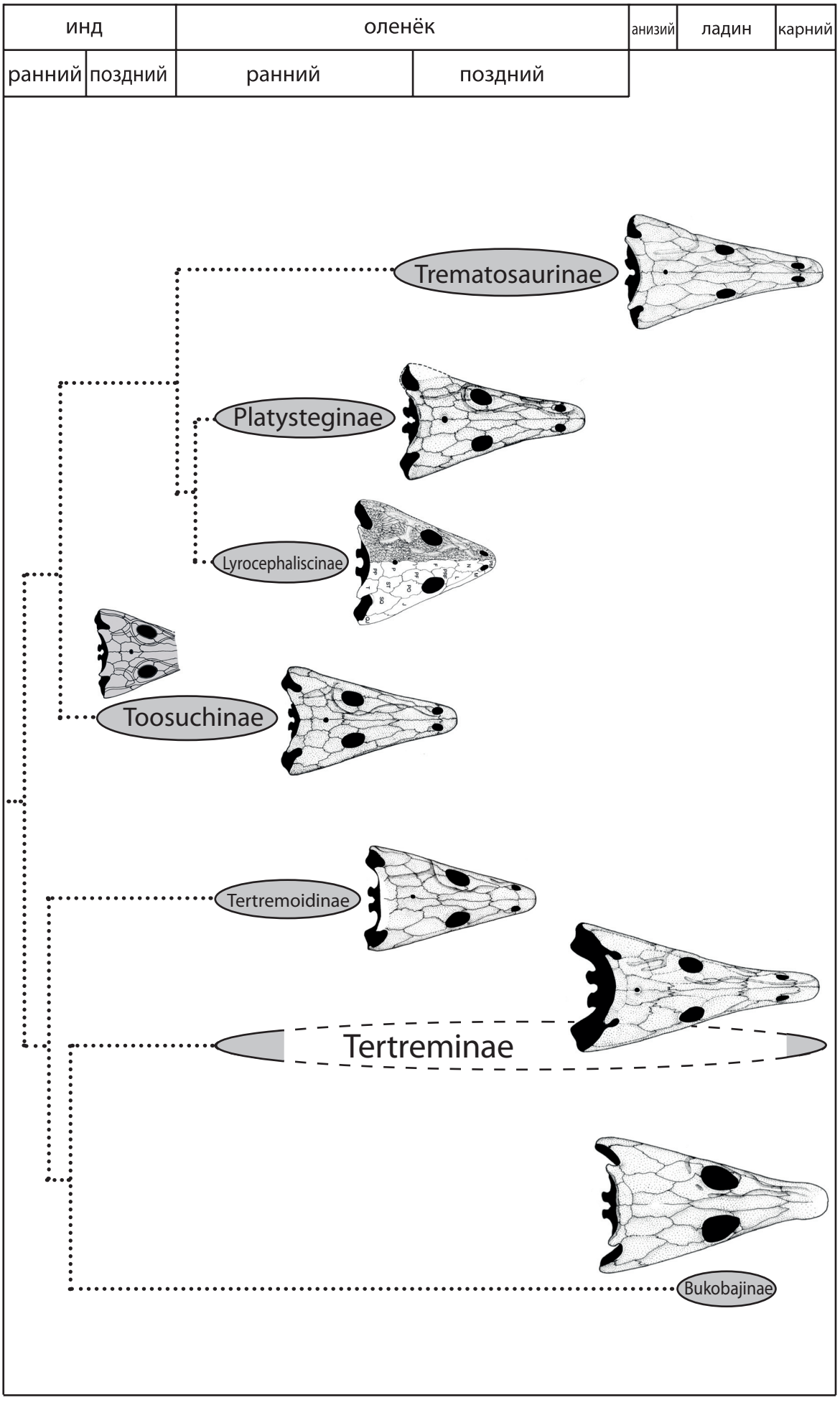


Рис. 35. Схема радиации Trematosauridae.

направлении (посторбитальная область черепной крыши удлиняется, уменьшается число зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, тело парасфеноида вытягивается продольно, формируется лезвиевидный мечевидный отросток парасфеноида, 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). Наиболее примитивным в этом отношении является T. tuberculatus, обнаруживающий целый ряд черт, сближающих его с капитозавридным морфотипом (относительно слабое посторбитальное удлинение крыши черепа, укороченность заглазничной кости, относительно длинные рога tabularia, полого ориентиорванная crista obliqua, мелкоячеисто-бугорчатый тип скульптуры, слабое развитие системы боковой линии и др.). Морфотипы двух других видов Thoosuchus (T. tardus и T. yakovlevi) являются более продвинутыми в сторону трематозавровой организации, характеризуясь ямчато-бороздчатой скульптурой, широкими желобками сенсорных каналов, заметно вытянутой формой postorbitale, круто ориентированной crista obliqua и выраженностью crista posterior. При этом типовой вид дополнительно иллюстрирует дальнейшее удлинение посторбитального отдела и сильную дифференциацию зубной системы (значительное увеличение эктоптеригоидных клыков).

Представители раннеоленекского подсемейства Platysteginae (восточноевропейские Angusaurus и Trematotegmen и шпицбергенский род Platystega) продолжают ту же тенденцию морфологических преобразований на пути становления трематозаврового морфотипа. По сравнению с тоозухинами все три рода платистегин показывают более развитую посторбитальную зону роста крыши черепа (индексы po – 2.2, 2.3 и 2.4 для Platystega, Angusaurus и Trematotegmen соответственно), полную (Platystega) или частичную (Angusaurus) редукцию постфенестральных зубных рядов [14], сокращение (до 3-5) количества зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, редукцию (неполную) lamina posterior парасфеноида и дальнейшее продольное удлинение его тела. С учетом данных по восточноевропейским родам к этому списку можно добавить продольное уплощение восходящей пластины птеригоида и ее депрессорной части, более четко выраженную crista posterior, более каудальное распространение praearticulare (на половину длины ретроартикулярного отростка) и появление медиального отростка надугловой кости.

Среди платистегин наиболее продвинутым в сторону трематозавровой организации является монотипичный Trematotegmen. Это выражается в более высоком затылке, строении exoccipitale (редукция нижнеушного отростка и его субпродольная ориентация), слабом развитии crista falciformis, врастании 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 признаков (прежде всего сильная укороченность костей постпариетального ряда), отличающих его как от остальных примитивных трематозаврид (тоозухин, Angusaurus

[14] Для Trematotegmen эта черта не известна в виду сохранности имеющего материала.

и Platystega), так и собственно трематозаврин, и указывающих на его отклонение от магистрального пути становления трематозаврового морфотипа.

Конечный этап развития раннетриасовых трематозаврид Восточной Европы представлен позднеоленекским подсемейством Trematosaurinae, включающим на этой территории раннеяренский монотипичный род Inflectosaurus и позднеяренский Trematosaurus (T. galae). Остатки представителей последнего рода (T. brauni) также широко известны из среднего пестрого песчаника Германского бассейна.

Основные аутапоморфии трематозаврин, отличающие их от тоозухин и платистегин, затрагивают строение основания черепа (разрастание вперед lamina anterior птеригоида (вплоть до отделения этой структурой эпиптеригоида и базисфеноида у взрослых форм), редукция мускульных гребней и lamina posterior парасфеноида, значительное удлинение его тела и костного дна полости среднего уха, сильная редукция нижнеушных отростков exoccipitalia, сокращение поля шагрени на небных ветвях птеригоида с образованием относительно широкого гладкого участка вдоль межптеригоидных ям) и черепной крыши (дальнейшее удлинение посторбитального отдела и, соответственно, заглазничной кости, каудальное распространение лобных костей за уровень задних краев орбит).

Отличия между двумя разновозрастными родами восточноевропейских трематозаврин не значительны и преимущественно связаны с дальнейшими преобразованиями в соответствии с трендами, обозначившимися уже на более ранних стадиях формирования семейства (удлинение пре- и посторбитального отделов черепной крыши и симфизеального отдела нижней челюсти, развитие системы боковой линии).

Автохтонное происхождение трематозаврин от тоозухин (через платистегин) не вызывает сомнения и неоднократно подчеркивалось в литературе (Шишкин, Очев, 1985; Новиков, 1992a, 1994, 2007; Шишкин, 2002). При этом выстраивался следующий морфологический ряд: Thoosuchus – Angusaurus – Inflectosaurus (Новиков, 1992a, 1994) и высказывалось мнение о близости Inflectosaurus к предкам Trematosaurus (Новиков, 2007).

За пределами Европы трематозаврины достоверно известны только из одновозрастных отложений Южной Африки (нижняя часть зоны Cynognathus), где они представлены единичными находками монотипичных родов Trematosuchus и Trematosuchoides (Новиков, 2012a; Haughton, 1915; Watson, 1919; Shishkin, Welman, 1994). Эти два рода так же, как и в случае с европейскими трематозаврinами, показывают отличия (выявление которых зависит от степени сохранности), главным образом, обусловленные различной степенью вытянутости преорбитального отдела (Новиков, 2012a).

Особенностью организации монотипичного подсемейства Lyrocephaliscinae, известного из прибрежно-морских раннеоленекских отложений архипелага Шпицберген, является необычное смешение в нем черт двух рассмотренных выше эволюционных уровней – тоозухинного и трематозаврinного. С одной стороны, подобно одновозрастным тоозухинам, типовой род лироцефалисцин (Lyrocephaliscus) сохраняет хорошо развитые и отогнутые латерально нижнеушные отростки exoccipitalia (основание которых не

достигает параптеригоидных гребней), относительно глубокую вырезки на верхнем крае lamina anterior, открытый дорсально видиев канал, медиальное распространение шагрени на небных ветвях птеригоида до границы межптеригоидного окна и хорошо выраженную lamina praeotica. С другой стороны, так же, как и для более прогрессивных трематозаврин, для него характерны значительная степень развития посторбитальной зоны роста черепной крыши, полная редукция постфенестральных зубных рядов, сокращенное до 3-4 количество зубов между эктоптеригоидными и палатинными клыками, сильно удлиненное тело парасфеноида (и, соответственно, костное дно полости среднего уха) и редукция его затылочной части (lamina posterior).

Несомненной аутапоморфией Lyrocephaliscus является сильно расширенные небные ветви птеригоидов и базикраниальная область. Учитывая указанное сходство с тоозухинами, а также такой характерный признак Lyrocephaliscus, как укороченность преорбитального отдела, мы не исключаем его происхождение от протоозухоподобных предков.

Другое направление в эволюции трематозаврид представлено новым монотипичным подсемейством Tertremoidinae Novikov, subfam. nov. из прибрежно-морских раннеоленекских отложений формации Средняя Сакамена Мадагаскара, а также ранее выделенными и известными в основном за пределами Восточной Европы подсемействами Tertreminae Schoch et Milner [15] и Bukobajinae Otschev [16] (рис. 35). Оно отличается полной (Tertremoidinae) или частичной (Tertreminae и Bukobajinae) редукцией слезной кости на дорсальной поверхности черепа, при этом тертремины и букобайины характеризуются также полной утратой как постфенестральных, так и парахоанальных зубных рядов. Следует отметить, что редукция lacrimale в последних двух подсемействах

---

[15] Первоначально в состав подсемейства Tertreminae помимо Tertrema acuta и “Tertrema sp.” из нижнего оленека Шпицбергена и Мадагаскара соответственно, а также Hyperkynodon (H. keuperinus) из кейпера Германии был включен и род Microposaurus (M. casei) из зоны Cynognathus Южной Африки (Schoch, Milner, 2000). Принадлежность мадагаскарской формы к роду Tertrema весьма сомнительна (Новиков, 2012а), а недавно выполненное переописание голотипа Microposaurus casei также не подтвердило наличие у этой формы признаков, указанных авторами подсемейства в качестве его синапоморфий (отсутствие парахоанального зубного ряда, притупленный конец морды и длинные и узкие хоаны) (Damiani, 2004).

[16] К этому подсемейству мы относим роды Bukobaja и Trematolestes, описанные, соответственно, из среднего триаса Южного Приуралья (Очев, 1966) и нижнего кейпера Германии (Schoch, 2006). Ранее, выделяя семейство Bukobajidae в составе капитозавроидов, В.Г. Очев (1966) отнес к нему, помимо типового рода, также две раннетриасовые формы – южноафриканского Kestrosaurus и германского Meyerosuchus. Последние несомненно принадлежат капитозавроидам (Schoch, Milner, 2000; Shishkin et al., 2004). Мнение о принадлежности Bukobaja к трематозавроидам (трематозавридам) впервые была высказано Р. Шохом и А. Милнером (Schoch, Milner, 2000).

происходила различными путями. Так, у Tertreminae отмечено пропорциональное уменьшение lacrimale, что привело к значительному удалению его от переднего края орбит, тогда как у среднетриасовых букобайин эта кость образует небольшой участок ее антеролатерального края.

Таким образом, становление трематозаврид происходило в позднем инде и раннем оленеке в пределах Западной Лавразии (преимущественно Восточной Европы), причем высокая степень их начального разноообразия на территории юго-востока Европейской России (Общий Сырт) позволяет рассматривать последнюю как первичный очаг экспансии группы. Только одна из аберрантных ветвей трематозаврид (Tertremoidinae) проникла в это время в гондванские области (Мадагаскар). Дальнейшее развитие и диверсификация этого семейства происходили на фоне его распространения из центра происхождения по прибрежно-морским биотопам в западном (Западная Европа) и южном (Южная Африка) направлениях.

3.2.4. Квонтасиды

Основой для выделения этого семейства (первоначально – подсемейства в составе бентозухид) послужила форма, описанная из рыбинского и низов слудкинского горизонта Общего Сырта как новый род и вид Qantas samarensis (Новиков, 2012a). Позднее остатки этого рода (Q. sp.) были определены также из стратотипического разреза более древнего, заплавненского горизонта. К квонтасидам может относится также австралийский Tirraturhinus, известный только по переднему концу морды (Nield, Damiani, Warren, 2006). Его сходство с Qantas подробно рассмотрено в главе 2.

На фоне морфологических вариантов, наблюдаемых у других раннетриасовых трематозавроидов, Qantas по особенностям своей морфологии является выражением “архаического многообразия”, характерного для начального этапа дифференциации надсемейства. Мозаичность организации рода заключается здесь в специфическом сочетании бентозухидных и трематозавридных черт, к которым добавляется и ряд архаичных особенностей (см. ниже).

К типично бентозухидным признакам у Qantas прежде всего относятся: хорошо выраженный ангулярный изгиб нижней челюсти, плохо развитый медиальный отросток supraangulare, скошенность назад дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка, слабое каудальное протяжение praearticulare и сильное развитие crista muscularis постгленоидного отдела. Черты типично трематозавровой организации у этого рода включают: разделенное широкой перегородкой передненебное отверстие, расположение foramen chordae tympani целиком в пределах praearticulare, четкое разделение медиальным гребнем дорсальной и лингвальной поверхностей ретроартикулярного отростка и преобладающее участие supraangulare в строении его дорсальной поверхности, сильно удлиненное и низко расположенное заднее меккелево отверстие.

Необычным для триасовых Temnospondyli является наличие у Qantas таких архаичных черт, как присутствие шагрени и мелких зубов на всех короноидах и округлая форма оснований челюстных зубов, известных также у ритидостеид и лонхоринхид. Округлые в основании зубы описаны и у упомянутой выше (см. главу 2) нижней челюсти

«трематозаврида» из верхней части формации Катберг зоны Lystrosaurus Южной Африки.

Отмеченное своеобразие квонтасид указывает на их некоторую аберрантность по отношению к другим группам трематозавроидов и затрудняет выяснение их родственных связей. Вероятно, предки этой группы довольно рано отделились от основного ствола трематозавроидов и развивались параллельно с другими группами надсемейства, показывая иной порядок преобразований в сторону трематозавридной организации (рис. 34). С учетом вероятной принадлежности к семейству плохо известного Tirraturhinus из низов триасового разреза Австралии, вполне допустимо гондванское происхождение группы.

3.2.5. Лонхоринхиды

Лонхоринхиды (Lonchorhynchidae) представляют собой наиболее аберрантную ветвь трематозавроидов, характеризующуюся, в первую очередь, сильно удлиненным ростром и округлыми в сечении основаниями зубов.

Уже при своем появлении в самом начале триаса эти «длиннорылые» формы являлись космополитной группой, показывающей значительное систематическое разнообразие. Наиболее ранними (грисбахскими) среди них являются Gonioglyptus longirostris из серии Панчет Индии (Huxley, 1865; Tripathi, 1969) и, вероятно, неопределимые до рода остатки из формации Аркадия Восточной Австралии (Warren, 1985b) и нижней части зоны Lystrosaurus Южной Африки (Damiani, Welman, 2001). Более поздние (динерские) раннетриасовые лонхоринхиды представлены Halobatrachus kokeni из слоев с Prionolobus rotundatus Соляного Кряжа Пакистана (Huene, 1920), Stoschiosaurus nielseni из нижней части (слои с Myalina kochi) слоев с Anodontophora fassaensis Восточной Гренландии (Säve-Söderbergh, 1935), Stoschiosaurus (?) sp. из заплавненского горизонта Восточно-Европейской платформы и неопределимыми до рода остатками из формации Гленидал Восточной Австралии (Warren, 1985b). Достоверно оленекскими являются Wantzosaurus elongatus из формации Средняя Сакамена Мадагаскара (Lehman, 1961; Steyer, 2002), Aphaneramma rostratum из формации Стики Кип Шпицбергена (Woodward, 1904; Säve-Söderbergh, 1936), Erythrobatrachus noonkanbahensis из сланцев Блайна Западной Австралии (Cosgriff, Garbutt, 1972), Cosgriffius campi из базальной пачки формации Мэнкопи Аризоны (Welles, 1993), Aphaneramma-подобная форма из зоны Cynognathus Южной Африки (Broom, 1909) и Lonchorhynchidae gen. indet. из рыбинского и федоровского горизонтов Восточно-Европейской платформы (Новиков, 2013). В среднем триасе фрагментарные находки лонхоринхид известны из анизия Индии (формация Денва), Канады (формация Волфвил) и серии Зарзаитин Алжира (Welles, 1993).

До недавнего времени лонхоринхиды обычно рассматривались в качестве особого подсемейства (Lonchorhynchinae) внутри трематозаврид (Welles, 1993; Steyer, 2002 и др.), однако их общее происхождение с другими представителями этого семейства подвергалось сомнению (Шишкин, 2002). Одним из первых на это указал И.А. Ефремов (Efremov, 1933), выводивший раннеоленекского «лонхоринхина» Aphaneramma от позднепермского архегозавроида Platyoposaurus, противопоставляя эту линию развития типичным трематозавридам. Позднее М.А. Шишкин (2002) пришел к выводу о

неоднородности среди самих «лонхоринхин». По результатам изучения фрагментарных находок длиннорылой формы [17] из верхов копанской свиты (ныне − верхнесухореченская подсвита заплавненского горизонта) Общего Сырта он выделил самостоятельное семейство Cosgriffiidae (куда помимо этой формы включил североамериканский род Cosgriffius) и противопоставил его уже не только типичным «короткомордным» трематозавридам, но и шпицбергенскому роду Aphaneramma. В качестве основных синапоморфий косгриффиид М.А. Шишкиным были указаны: а) удлинение ростра главным образом за счет praemaxillaria и б) значительное укрупнение всего ряда предчелюстных зубов (Шишкин, 2002). При этом на основании сходства косгриффиид с палеозойскими архегозавроидами по архаичному типу сошников (распространение их вперед между praemaxillaria и присутствие на них полей из шагреневых зубчиков) и наличию ложковидного расширения челюстного симфиза было высказано предположение о наличии между этими группами темноспондилов непосредственной родственной связи.

В качестве еще одного аргумента в пользу обособленности лонхоринхид от типичных «короткорылых» трематозаврид М.А. Шишкиным были использованы данные по стратиграфическому и географическому распространению этих групп. Было показано временное несоответствие между появлением первых (индских) сильно специализированных форм лонхоринхид в гондванских областях (Gonioglyptus longirostris и Halobatrachus kokeni) и становлением типичных трематозаврид в течение раннего оленека на территории Восточной Европы (Шишкин, 2002). Такое несоответствие в ранней геологической летописи этих групп порой вызывало недоумение у сторонников монофилии Trematosauroidea, рассматривавших трематозаврид в качестве базального и, таким образом, более примитивного члена этой группы по сравнению с «высоко специализированными» лонхоринхидами (Damiani et al., 2000; Damiani, Welman, 2001).

Следует отметить, что большинство местонахождений лонхоринхид приурочено к морским и прибрежно-морским фациям. Исключение составляют лишь единичные находки в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы, Южной Африки, Австралии и Северной Америки, встреченные в пресноводных аллювиальных отложениях. Редкость остатков лонхоринхид в этих регионах (как и отсутствие их в триасе Антарктиды, Китая и Южной Америки), вероятно, связана с отсутствием соответствующих благоприятных биотопов. С другой стороны, обилие их в отложениях морского генезиса указывает на возможность расселения лонхоринхид вдоль материковых окраин по эпиконтинентальным морским бассейнам.

3.3. Ритидостеоиды

Ритидостеоиды понимаются нами в составе двух семейств – позднепермско-позднеоленекского Rhytidosteidae и оленекского Peltostegidae, представляющих, вероятно,

---

[17] Эта форма позднее была описана как Cosgriffiinae gen. indet. (Новиков, 2013). В настоящее время мы не исключаем возможности ее принадлежность к Stoschiosaurus.

различные направления в их эволюции (Шишкин, 1987, 1994), причем предполагается, что обособление пельтостегид произошло в начале формирования этого надсемейства (Шишкин, 1994).

Вопрос о происхождении ритидостеоидов не выяснен окончательно. Одни исследователи предполагают для них общее происхождение с капитозавроидами (Nilsson, 1946; Cosgriff, 1965, Cosgriff, Zawiskie, 1979; Schoch, Milner, 2000 и др.), указывая на лидеккеринида Chomatobatrachus как на наиболее близкую к общим предкам форму (Schoch, Milner, 2000). Другие считают их дериватами трематозавров (Lehman, 1966, 1967) либо сестринской группой последних (Warren, Black, 1985), или же как сестринскую группу гипотетического брахиопидно-хигутизавридного ствола (Warren, Hutchinson, 1983). Допускается также их родство с палеозойскими затрахидидами и обособленность от всех остальных триасовых темноспондилов (Шишкин, 1987, 2017). Современные филогенетические анализы (Dias-da-Silva, Marsicano, 2011; Schoch, 2013) привели ряд авторов к заключению, что ритидостеоиды являются полифилетической группой.

В триасе Восточной Европы немногочисленные находки ритидостеид приурочены к федоровскому и гамскому горизонтам. Все их определимые остатки отнесены к роду Rhytidosteus (R. uralensis и R. sp.), описанному сначала по единственному образцу из Южной Африки (R. capensis: Owen, 1884). В настоящее время восточноевропейские представители этого рода известны уже из пяти местонахождений. Они расположены в Южном Приуралье, Прикаспии и на Общем Сырте (Сенников, Новиков, 2012).

Наиболее ранний ритидостеоид достоверно известен из терминальной перми Австралии (род Trucheosaurus: Marsicano, Warren, 1998). Триасовые члены надсемейства описаны в основном (кроме двух родов) так же из гондванских областей. Этот факт в сочетании с редкостью и несколько более поздней (ранний оленек) датировкой находок ритидостеоидов-пельтостегид в Северной Евразии (Peltostega из формации Стики Кип Шпицбергена и Boreopelta из терютехской свиты Якутии) указывают на Гондвану, как на территорию «первичного очага экспансии» ритидостеоидов (Шишкин, 2010, 2011; Shishkin, 2007). При этом находки ритидостеоидов в отложениях несомненно прибрежно-морского генезиса (Rhytidosteus: Сенников, Новиков, 2012; Peltostega: Nilsson, 1946; Deltasaurus: Cosgriff, 1965; Boreopelta: Шишкин, Вавилов, 1985; Mahavisaurus: Maganuco, Pasini, Auditore, 2014) свидетельствует об их толерантности к соленой воде и возможности распространения из Гондваны через прибрежные биотопы вдоль материковых окраин (в случае с Rhytidosteus – вдоль северного побережья Тетиса) (Shishkin, 2007; Шишкин, 2010).

3.4. Брахиопоиды

Согласно нынешним представлениям М.А. Шишкина эта группа включает несколько ветвей мезозойских тримерорахоморф и представлена абберантным семейством Tupilakosauridae и номинативным семейством Brachyopidae, включающим две параллельные радиации – монофилетичную гондванскую и лавразийскую (так

называемые «лавразиатскими брахиопиды» [18]), причем последняя скорее всего также имеет гетерогенное происхождение (Шишкин, 2011; Shishkin, 2013).

В нижнем триасе Восточной Европы брахиопоиды представлены типовым родом тупилакозаврид и «лавразийским брахиопидом» Batrachosuchoides. Типовой вид последнего, впервые описанный из федоровской свиты Московской синеклизы (Шишкин, 1966), в настоящее время широко известен из яренского надгоризонта Восточно-Европейской платформы и Приуралья (Новиков, 1994; Шишкин и др., 1995; Лозовский и др., 2011; Новиков, Сенников, 2012а, б, 2014а), а также недавно установлен в позднеоленекских карстовых заполнениях Южной Польши (Shishkin, Sulej, 2009).

Общие тенденции в развитии 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 «лавразиатскими брахиопидами» юрского возраста, отражающими поздний этап развития этой группы, мы видим крайнюю степень выраженности первых двух тенденций. Следует отметить, что все эти три эволюционных тренда уже хорошо просматриваются в эволюции Batrachosuchoides при сравнении двух его разновозрастных видов – B. lacer (федоровский горизонт) и B. ochevi (гамский горизонт) (см. главу 2).

Среди «лавразиатских брахиопид» Batrachosuchoides по некоторым признакам (отсутствие парахоанальных зубных рядов, сильная удлиненность посторбитального отдела черепной крыши и др.) наиболее близок к «типичным гондванским брахиопидам». Вместе с тем у этого рода отмечается наличие необычного элемента, описанного как palatolacrimale (Шишкин, 1966) и сопоставляемого рядом авторов с «наружным отделом palatinum» у некоторых эобрахиопид. Вероятно, эта черта, разделяемая с тупилакозавридами, послужила основанием Р.Милнеру (Milner 1990) для включения Batrachosuchoides в семейство Tupilakosauridae (Шишкин, 2011).

Другой триасовый «лавразиатский брахиопид» − североамериканский Hadrokkosaurus, напротив, выглядит настолько близким с позднепермским Dvinosaurus, что даже помещался в составе одноименного семейства (Шишкин, 1991). Что же касается юрских реликтов, то первоначально они рассматривалось М.А. Шишкиным (Shishkin, 2007) как результат экспансии настоящих (гондванских) брахиопид в северное полушарие. Однако позже он стал склоняться к их автохтонному происхождению и родству скорее с Dvinosaurus, нежели с «типичными брахиопидами» (Шишкин, 2009).

Тупилакозавриды (или их ближайшие предшественники) появились в конце перми и получили глобальное распространение в начале триаса. Их типовой род

---

[18] Эта неформальная группа по мнению М.А. Шишкина (2011) включает европейский позднеоленекский род Batrachosuchoides, раннеанизийский Hadrokkosaurus (= Vigilius: Warren, Marsicano, 2000) из Северной Америки и юрские Sinobrachyops и Gobiops из Китая и Монголии соответственно. К формам типа Sinobrachyops − Gobiops относятся также плохо известные среднеюрские Ferganobatrachus из Ферганской впадины (Несов, 1990) и, вероятно, Gobiops (?) sp. из Московской синеклизы (Алексеев и др., 2001).

первоначально был описан из прибрежно-морских отложений Восточной Гренландии (местные аммонитовые зоны Ophiceras commune и Bukkenites rosenkrantzi) грисбахского возраста (Säve-Söderbergh, 1935; Nielsen, 1954; Bjerager et al., 2006). Позднее присутствие Tupilakosaurus было отмечено в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы (Вьюшков, 1957; Шишкин, 1961), где его остатки (преимущественно позвонки) известны в интервале от вохминского (нижний инд) до рыбинского (нижний оленек) горизонтов (Шишкин, Очев, 1985, 1999; Лозовский и др., 2011; Сенников, Новиков, Шамаев, 2014). В гондванских областях тупилакозавриды известны из базального триаса Индии (серия Панчет: Шишкин, 1973; Ochev, Shishkin, 1989), Антарктиды (формация Фримув: Шишкин и др., 2006), Южной Африки (зона Lystrosaurus: Warren, 1999), Южной Америки (формация Буэна Виста: Marsicano, Perea, Ubilla, 2000; Шишкин, 2011) и Австралии (формация Аркадия: Damiani, Warren, 1996; Шишкин, 2011). Пермские находки примитивных членов семейства описаны только из Еврамерики. Это – североамериканские Kourerpeton и Slaugenhopia (Warren, 1999; Milner, Sequeira, 2004; Шишкин, 2011), а также фрагмент позвоночного столба из Южной Франции (Werneburg et al., 2007).

Спорный вопрос о происхождении и родственных связях тупилакозаврид неоднократно обсуждался в литературе (Шишкин,1964, 1966, 1973, 2011; Milner, 1990; Warren, 1999; Warren, Marsicano, 2000; Yates, Warren, 2000; Schoch, 2013; Shishkin, 2013 и др.). 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.

В решении вопроса о центре происхождения тупилакозаврид важное значение имеют места находок их пермских предшественников, указывающих, по имеющимся на сегодняшний день данным, на лавразийскую область (см. выше). Согласно альтернативной гипотезе, впервые высказанной А. Милнером (Milner, 1990) и поддержанной некоторыми другими исследователями (Warren, 1999; Marsicano et al., 2000; Warren, Marsicano, 2000), общим источником раннемезозойской радиации темноспондильных амфибий являлась гондванская суша. В рамках этих представлений предполагалось вторичное проникновение тупилакозаврид в Лавразию из Гондваны, где они пережили позднепермский кризис (Warren, 1999). Несостоятельность аргументов в пользу этой гипотезы в отношении тупилакозаврид была показана М.А. Шишкиным (2010, 2011).

3.5. Плагиозавроиды

Плагиозавры – группа дискуссионного происхождения, в типичном виде известная лишь из триаса. Долгое время они считались близкими к брахиопидам (Watson, 1919, 1956; Romer, 1947; Huene, 1948, 1956 и др.) [19], причем для объединяющего их таксона предполагались разные варианты систематического положения, вплоть до помещения вне Temnospondyli (Nilsson, 1939). После описания Панченом (Panchen, 1959) Peltobatrachus из верхней перми Восточной Африки сперва установилось представление о плагиозаврах

[19] Более подробно эволюцию взглядов на родственные связи плагиозавров см. (Шишкин, 1987).

как группе с палеозойскими корнями, далекой от брахиопид, но предположительно родственной тем или иным пермским семействам, таким как диссорофиды (Romer, 1968; Milner, 1990) или затрахидиды (Шишкин, 1987). Однако в дальнейших филогенетических схемах, где практически все мезозойские темноспондильные амфибии рассматриваются в составе клады Stereospondyli, это же положение чаще всего показывается и для плагиозавров (Yates, Warren, 2000; Schoch, 2008 и др.), хотя каких-либо специальных обоснований для этого не приводится.

Плагиозавриды рассматриваются обычно как монофилетичная группа (Шишкин, 1987; Hellrung, 2003; Schoch, 2013; Schoch, Milner, Witzmann, 2014) и разделяются на три подсемейства Plagiosterninae, Plagiosaurinae (Шишкин, 1986, 1987) и Plagiosuchinae (выделенное из состава плагиозаврин: Hellrung, 2003; Schoch, Milner, Witzmann, 2014). Они известны преимущественно из среднего и верхнего триаса лавразиатских областей – Европы, Гренландии и Азии (Шишкин, 1987; Suteethorn, Janvier, Morales, 1988; Hellrung, 2003; Jenkins et al., 2008; Schoch, Milner, Witzmann, 2014 и др.); раннетрисовые находки здесь единичны и встречены только в Восточной Европе. Наиболее обычны плагиозавры в Германском бассейне, где они представлены всеми тремя подсемействами. Гондванские плагиозавриды описаны по фрагментарным остаткам из нижнего триаса Австралии (Warren, 1985a) и Бразилии (Dias-Da-Silva, Ilha 2009; Dias-Da-Silva, Milner 2010), при этом южноамериканский материал был отнесен к плагиостернинам.

Согласно филогенетическому анализу, проведенному Р. Шохом, А. Милнером и Ф. Вицманом (Schoch, Milner, Witzmann, 2014), указанные выше подсемейства плагиозавров по строению черепа и посткраниального скелета соответствуют трем дивергентным линиям. При этом типовой род плагиозухин Plagiosuchus позиционируется как «наиболее базальный плагиозаврид».

В нижнем триасе Восточной Европы плагиозавры представлены только плагиостернином Melanopelta (Шишкин, 1967, 1987), редкие остатки которого происходят из яренского надгоризонта Московской и Мезенской синеклиз, Южного Приуралья и бассейна р. Дон. Этот позднеоленекский род характеризуется прежде всего неустойчивым характером покровного орнамента (в виде ячей или бугорков, слитых в червеобразные валики), близкого к примитивному типу (Шишкин, 1967, 1987).

Дальнейшая эволюционная модификация орнамента у плагиозавров происходила по двум различным направлениям. Для одного из них, представленного среднетриасовыми плагиостернинами, характерна стабилизация ячеистого типа, а во втором (остальные формы) преобладающим становится пустулярный тип орнамента, возникший в середине триаса на основе обычного ячеистого (Шишкин, 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 плагиозавров из Гондваны, как и в случае с ритидостеидами (см. выше), происходило вдоль северного побережья Тетиса через прибрежно-морские биотопы (Shishkin, 2007).

3.6. Хрониозухии

Наряду с Temnospondyli, составляющими основу планетарного разнообразия раннетриасовых амфибий, последние включают также реликтов палеозойских антракозавров, представленных группой Chroniosuchia. Она известна лишь в пределах Евразии, причем основная часть сведений о триасовом этапе ее существования относится к Европейской России.

В составе хрониозухий выделяют два семейства: Chroniosuchidae и Bystrowianidae. Наиболее характерными особенностями строения скелета обоих семейств, отличающими их от других групп антракозавров, являются наличие осевых туловищных остеодерм (связанных более или менее жестко с остистыми отростками позвонков), резкая дифференциация интер- и плевроцентров в позвоночном столбе и присутствие преорбитальных (Chroniosuchidae) или посторбитальных (Bystrowianidae) окон в черепной крыше.

Наиболее раннее присутствие хрониозухий отмечено в среднепермской дейноцефаловой фауне местонахождения Дашанкоу (формация Ксидагоу) в северо-западном Китае (Li, Cheng, 1999). Расцвет хрониозухид приходится на позднюю пермь, где их история детально документирована для территории Европейской России (Ивахненко, Твердохлебова, 1980; Голубев, 2000; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000). Быстровианиды в этом интервале известны лишь по фрагментарным остаткам из формации Шаньшихези Китая (“Bystrowiana” sinica, Jiyuanitectum flatum и форма, недавно описанная как Dromotectum largum [20]: Young, 1979; Liu et al., 2014) и более информативным находкам типового рода Bystrowiana в терминальной перми России (Вьюшков, 1957б).

В триасовой летописи наблюдаются обратные соотношения. Хрониозухиды здесь представлены лишь аберрантным Madygenerpeton из ладина (?) − карния Киргизии (формация Мадыген Ферганской депрессии: Schoch, Voigt, Buchwitz, 2010), в то время как у быстровианид на этот отрезок истории приходится большая часть их описанного разнообразия. Подавляющее большинство (четыре рода и шесть видов) триасовых быстровианид происходят с территории Восточно-Европейской платформы и Приуралья, где они характеризуют почти все (кроме слудкинского) региональных стратиграфических подразделения, охватывающих интервал от нижнеиндского подъяруса нижнего триаса (вохминский горизонт) до ладинского яруса среднего триаса (букобайский горизонт). За пределами Восточной Европы известен лишь один триасовый быстровианид (монотипичный род Bystrowiella), описанный из нижнего кейпера (ладина) Южной Германии (Witzmann, Schoch, Maisch, 2007).

3.6.1. Быстровианиды

Быстровианиды по строению осевых элементов выделяются в первую очередь тем, что у них дермальный щиток соединен швом с остистым отростком невральной дуги и соответствует только срединной части хрониозухидного щитка (Novikov, Shishkin,

---

[20] Систематическая обособленность этой формы вызывает сомнение (см. главу 2).

2000). Эволюционная преемственность быстровианидного щитка по отношению к хрониозухидному не вызывает сомнений (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

Анализ путей эволюционных преобразований у быстровианид при сегодняшнем уровне наших знаний может опираться только на строение их остеодерм, поскольку это − единственная часть скелета, известная для всех их достоверных представителей. Выделенные на этой основе три направления их развития (подсемейства Bystrowianinae, Dromotectinae и Axitectinae) различаются в первую очередь по особенностям строения остеодерм и трансформации межщиткового сочленения. Для оценки эволюционного значения этих различий нами совместно с М.А. Шишкиным и Ж. Фортуни было проведено сопоставление быстровианидного типа сочленения, как целого, с характером межщиткового сочленения у типичных хрониозухид, принимаемых как очевидная модель анцестрального морфотипа. Результаты этого сравнения показали, что наиболее близким к генерализованному быстровианидному архетипу по строению остеодерм и межщиткового контакта представляется подсемейство Bystrowianinae (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

Включаемые в быстровианины формы (позднепермские Bystrowiana, Jiyuanitectum и, предположительно, “Bystrowiana” sinica , а также триасовые Vyushkoviana, Synesuchus и Bystrowiella) имеют хорошо развитую наружную (параксиальную) зону сочленения. Их щитки характеризуются широкими передними крыльями, целиком занятыми по ширине сочленовной фасеткой, а также положением основания вентрального отростка. Осевая зона сочленения, однако, хорошо развита только у пермских и раннетриасовых быстровианин. Среднетриасовые формы (Synesuchus и Bystrowiella) характеризуются редукцией (частичной или полной) принадлежащих этой зоне структур и выделяются в отдельную позднюю группу среди Bystrowianinae (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

В отличие от быстровианин, в двух других подсемействах (Dromotectinae и Axitectinae), характеризующихся более узкими щитками, редуцируется (дромотектины) или почти полностью утрачивается (акситектины) параксиальная зона межсегментного сочленения. Осевая зона сочленения у Dromotectinae и Axitectinae остается широкой и протяженной.

Оба «узкощитковых» быстровианидных подсемейства несомненно, тесно родственны, и дромотектины в структурном плане по сути демонстрируют промежуточный этап на пути формирования акситектин. Общими чертами этих групп является также более или менее сводообразная форма щитков, относительно каудальное положение вентрального отростка (с распространением его заднего края за уровень орнаментированного поля), а также тенденция к выполаживанию вырезки в контуре щитка между передними крыльями.

Таким образом, у быстровианид выделяются два альтернативных направления в эволюции их межщиткового сочленения (рис. 36). Первое, представленное подсемейством Bystrowianinae, в основном сохраняет консервативный тип остеодерм с расширенными передними крыльями (т.е. характеризуется широкой параксиальной зоной межщиткового сочленения). Наиболее заметные качественные изменения в этой радиации сводятся

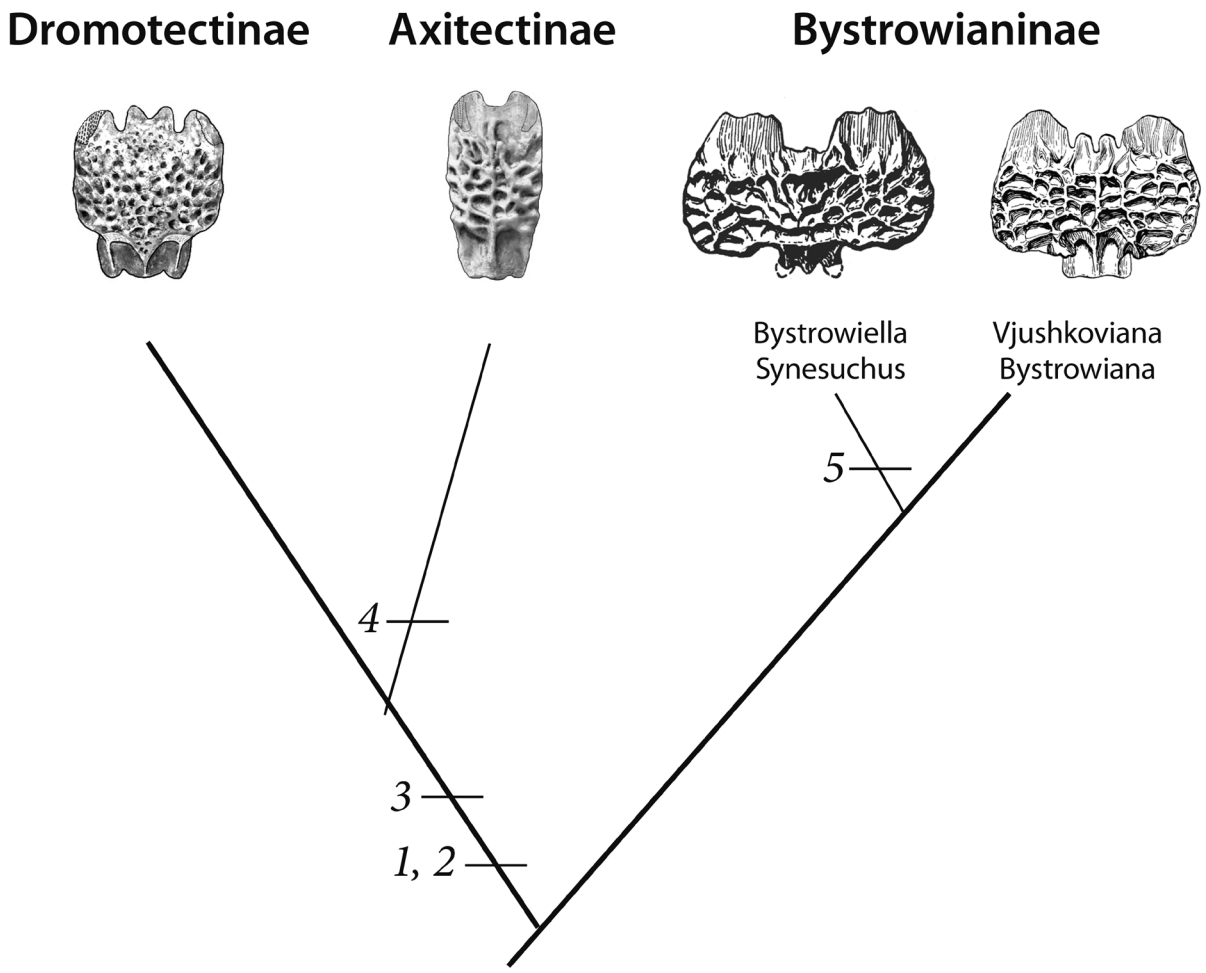


Рис. 36. Схема предполагаемых родственных отношений между основными линиями быстровианид (подсемейства Bystrowianinae, Dromotectinae и Axitectinae), основанная на различиях их остеодерм. Обозначения для учитываемых признаков: 1 – сводчатость щитка, 2 – заднее положение вентрального отростка, 3 – редукция внешней (параксиальной) зоны межщиткового сочленения, 4 – утрата передних крыльев, 5 – редукция задней сочленовной пластинки и утрата processi accessorii (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

к увеличению гибкости осевой зоны межщиткового сочленения [21] у поздних форм (ладинские Synesuchus и Bystrowiella с редуцированной задней сочленовной пластинкой). Свойственные быстровианинам относительная уплощенность щитков и дефинитивное положение вентрального отростка по отношению к их орнаментированному полю, вероятно, относятся к их исходным генерализованным чертам (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

Наоборот, для второго направления, документируемого подсемействами Dromotectinae и Axitectinae, как уже сказано, характерна тенденция к утрате параксиальной зоны сочленения и сужению остеодерм на фоне нарастающей редукции их передних крыльев. К числу других производных признаков, очевидно, относится и более каудальное, чем у быстровианин, положение вентрального отростка, а также усиление досальной выпуклости щитков в поперечном направлении.

Некоторые изменения, отмечаемые для отдельных таксонов в обеих радиациях, могли возникать в них параллельно и неоднократно. Это касается, в первую очередь, формирования типичного ячеистого орнамента, а также развития передних акцессорных отростков в осевой зоне межщиткового сочленения (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

Рассмотренные три линии быстровианид (Bystrowianinae, Dromotectinae и Axitectinae), очевидно, разделились еще в перми, поскольку наиболее аберрантный среди них план строения остеодерм, демонстрируемый Axitectinae, достиг своей крайней специализации уже к началу раннего триаса (к вохминскому времени). Известные нам раннетриасовые Dromotectinae скорее всего, должны рассматриваться как реликты или дериваты того типа организации, который характеризовал ранний, пермский этап истории Axitectinae (Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014).

---

[21] Увеличение степени подвижности щитков по мнению некоторых исследователей (Buchwitz et al., 2012) может быть связано с переходом к более водному образу жизни.

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

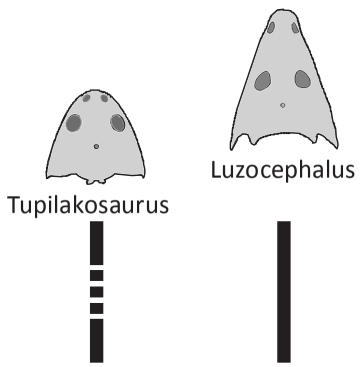
Начало планетарного восстановления фауны наземных позвоночных после позднепермского вымирания характеризовалось появлением в раннем триасе большого числа специфических региональных сообществ. (Шишкин и др., 2006). Для стартовых этапов их развития особенно характерна высокая роль эндемичных родов в разных географических ареалах на фоне общего низкого разнообразия представленных семейств. При этом для большинства раннетриасовых фаун отмечается доминирование амфибий (Шишкин, Очев, 1993; Shishkin, Ochev, 1993).

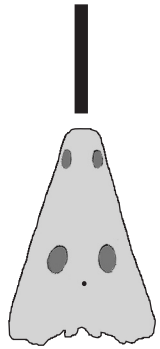
С наибольшей полнотой следы этих событий запечатлены в нижнем триасе Восточной Европы. Прослеженная здесь история смены тетраподных сообществ по дробности выделяемых эволюционных этапов не имеет аналогов в мире и может рассматриваться в качестве эталонной для межконтинентальных сопоставлений. Другая уникальная особенность этой последовательности состоит в том, что значительная часть ее подразделений может быть непосредственно датирована в терминах эталонной геохронологической шкалы благодаря присутствию родов амфибий, встреченных на других территориях в прибрежно-морских фациях нижнего триаса совместно с фауной аммонитов (рис. 37). Наконец, подчеркнем огромное площадное распространение костеносных раннетриасовых отложений на территории Европейской России (рис. 43), многолетнее изучение которых позволило выявить ряд региональных различий (для тех или иных интервалов) в общей фаунистической последовательности. Они обусловлены как особенностями зоогеографических связей отдельных сообществ, так и их приуроченностью к специфическим биотопам (см. главу 5).

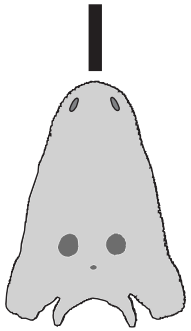
В пределах Восточно-Европейской платформы остатки раннетриасовых тетрапод известны из Московской (Ярославское и Ивановское Поволжье, Унженско-Костромское междуречье, бассейн р. Ветлуги и Ветлужско-Вятское междуречье), Мезенской (бассейны рек Северная Двина, Вычегда и Мезень), Печорской (бассейн р. Печора, о. Колгуев) и Прикаспийской (окрестности о. Баскунчак) синеклиз, Волго-Уральской антеклизы (Вятско-Камская и Бузулукская (возвышенность Общий Сырт) впадины) и с юго-восточного склона Воронежской антеклизы (бассейн р. Дон). Единичная находка происходит с территории восточной Белоруссии (Припятский прогиб). В Предуральском краевом прогибе большая часть находок известна из Южного Приуралья (бассейн р. Урал). Несколько местонахождений известно из северной части прогиба (бассейны рек Печора, Большая Сыня и Коротаиха), а также на архипелаге Новая Земля.

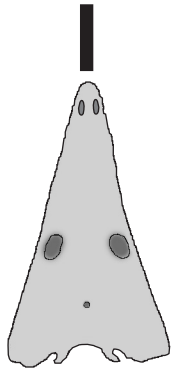
По систематическому составу доминирующих элементов раннетриасовые тетраподные фауны Восточной Европы (так же как и одновозрастные сообщества Западной Европы, Северной Америки и Австралии) относятся к «амфибийным», в отличие от «рептилийных», известных из Китая и Южной Африки (Шишкин, Очев, 1993; Shishkin, Ochev, 1993). Так, по данным М.А. Шишкина и В.Г. Очева, в нижних четырех

Ярус	Подъярус	Аммонитовые зоны (Шевырёв, 1990)	Восточная Гренландия	Южное Приморье	г. Большое Богдо	Мангышлак
оленёкский	верхний	Dinarites carniolicus				
		Tirolites cassianus				
	нижний	Anasibirites pluriformis				
		Meekoceras gracilitatis				
		Flemingites flemingianus				
индский	верхний	Prionolobus rotundatus				
		Gyronites frequens				
	нижний	Ophiceras tibeticum				
		Otoceras woodwardi				









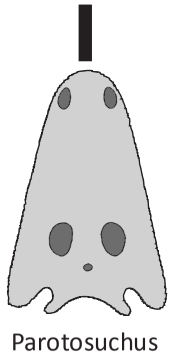


Рис. 37. Распространение некоторых родов темноспондильных амфибий в прибрежно-морском нижнем триасе.

различаемых нами фаунах (см. ниже) темноспондильным амфибиям принадлежат более 90 % всех остатков (Очев, 1992а; Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000b).

Последовательная смена этапов развития тетраподной фауны (и прежде всего амфибийных сообществ), характеризующаяся обновлением на родовом или более высоком таксономическом уровне, была положена в основу биостратиграфической схемы континентального пермо-триаса Восточной Европы, впервые предложенной И.А. Ефремовым (1937б). Этапы обозначались как зоны, пронумерованные в восходящем порядке. В триасе выделялись V и VI зоны, а предшествующие четыре характеризовали пермские отложения (рис. 38). Позднее этот исследователь (Ефремов, 1941) уточнил список амфибий и рептилий по каждой из этих зон. В последнем варианте схемы И.А. Ефремова (Ефремов, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955) двум нижнетриасовым зонам стали соответствовать последовательные фаунистические комплексы, получившие названия по наиболее характерным группам тетрапод: V-й зоне − ветлужский лабиринтодонтово-архозавровый, а VI-й − нижний лабиринтодонтово-дицинодонтовый комплексы. Кроме того, на основании новых находок тетрапод из триаса Южного Приуралья в схему была добавлена VII зона (верхний лабиринтодонтово-дицинодонтовый комплекс) относящаяся к среднему триасу.

Более дробное деление V зоны впервые было предложено П.К. Чудиновым и Б.П. Вьюшковым (1956), которые на основании фауны проколофонов выделили в составе этой зоны два горизонта: нижний − с примитивным Phaanthosaurus ignatievi Tschud. et Vjush., характеризующимся слабо дифференцированной зубной системой, и верхний − с более прогрессивными Tichvinskia vjatkensis Tshud. et Vjusch. и T. enigmatica Tshud. et Vjusch.

В то же самое время Г.И. Блом при разработке своей стратиграфической схемы нижнего триаса Московской синеклизы, основанной на выделении здесь пяти последовательных ритмогоризонтов, относит нижние четыре из них (ветлужские рябинский, краснобаковский, шилихинский и спасский) к V-й зоне, а верхний, федоровский горизонт – к VI-й (Блом, 1960, 1968, 1969).

В 1960 году В.Г. Очев предложил свой вариант деления V зоны, но уже по фауне темноспондильных амфибий (Очев, 1960а, б). В качестве характерной формы для нижней части зоны он указал Benthosuchus uralensis [22] − форму, первоначально описанную им (Очев, 1958) из низов разреза триаса Южного Приуралья как принадлежащую новому роду Parabenthosuchus. Отложения с Benthosuchus (=Parabenthosuchus) uralensis были сопоставлены В.Г. Очевым с фаантозавровым горизонтом П.К. Чудинова и Б.П. Вьюшкова, включающим четыре нижние (ветлужские) горизонта схемы Г.И. Блома (Очев, 1960в). Характерной формой верхней части V зоны, сопоставляемой с федоровским горизонтом Г.И. Блома, В.Г. Очев считал Benthosuchus sushkini. Основанием для такой корреляции послужило присутствие в типовом местонахождении Benthosuchus sushkini (местонахождение Вахнево) проколофона Tichvinskia (T. jugensis), а также ошибочное

[22] Этот вид рассматривается нами как младший синоним Benthosuchus sushkini (Новиков, 2012б).

определение остатков бентозухов из федоровского горизонта, в том числе из типового местонахождения Tichvinskia vjatkensis (Вьюшков, Чудинов, 1956; Ефремов, Вьюшков, 1955; Очев, 1960б).

В дальнейшем исследования В.Р. Лозовского показали, что род Tichvinskia имеет более широкое вертикальное распространение, встречаясь не только в федоровском, но и в нижележащих ветлужских отложениях (Лозовский, 1965, 1967). Этим исследователем также была установлена приуроченность тримерорахоморфной темноспондильной амфибии Tupilakosaurus совместно с Phaanthosaurus к базальной части ветлужских отложений (Лозовский 1967, 1969). Наличие таких надежных реперов, а также ревизия всей раннетриасовой фауны тетрапод и обобщение огромного фактического материала привело к созданию В.Р. Лозовским собственной биостратиграфической схемы нижнего триаса, в которой расчленение V зоны И.А. Ефремова было обосновано комплексно (Лозовский, 1965, 1967, 1969). Согласно этой схемы ветлужские отложения бассейнов рр. Унжи, Ветлуги и Юга были расчленены на два горизонта – вохминский (первоначально − филейский (Лозовский, 1965)) и вахневский, охарактеризованные тупилакозавровой и ветлугазавровой группировками фауны тетрапод соответственно (рис. 38).

Схема В.Р. Лозовского появилась почти одновременно со схемой М.А. Шишкина и В.Г.Очева (1967). Эти исследователи разделили V зону И. А. Ефремова и выявили еще один исторический этап развития тетраподной фауны, промежуточный между VI и VII зонами. В связи с этим сквозная нумерация зон утратила смысл, и было предложено вместо этого выделение последовательных фаун по руководящим родам темноспондильных амфибий, составляющих доминантную и наиболее хорошо изученную группу среди триасовых тетрапод Восточной Европы. В итоге в континентальных триасовых отложениях этого региона были установлены четыре последовательные фауны. Первые две из них, относящиеся к раннему триасу, включают фауну Benthosuchus-Wetlugasaurus (или неорахитомную), соответствующую V зоне старой схемы, и фауну Parotosuchus, соответствующую в основном VI зоне, а также охватывающую некоторые местонахождения, ранее относимые к V зоне (рис. 38). Далее следовали две среднетриасовые фауны − Eryosuchus (новое подразделение) и Mastodonsaurus, соответствующая в общем VII зоне Ефремова.

Неорахитомная фауна была расчленена на три более дробных этапа развития – группировки. Они обозначались как (снизу вверх) “парабентозуховая”, бентозуховая и ветлугазавровая, причем была указана стратиграфическая приуроченность каждой из этих группировок к тому или иному из четырех нижних ритмогоризонтов Г.И. Блома. В результате фаунистические характеристики этих горизонтов оказались близкими, а некоторые роды тетрапод (например, Tupilakosaurus и Phaanthosaurus) ошибочно получили необоснованно широкое стратиграфическое распространение. Следует отметить и не совсем удачное название для нижней группировки, т.к. форма, описанная В.Г. Очевым как Parabenthosuchus uralensis, была известна из единственного местонахождения в Южном Приуралье (Блюменталь I). Более того, как показало переизучение всего оригинального материала по тетраподам из этого местонахождения, возраст его оказался более молодым,

Ефремов, 1937б	Лозовский, 1969		Шишкин, Очев, 1967		Решение.., 1982, Шишкин, Очев, 1985			Новиков, 1994			Новиков, 2011б; Лозовский и др., 2011			Новиков, Сенников, 2012а,б		Предлагаемая схема		
зона	горизонт	группировка	фауна	группировка	горизонт	фауна	группировка	горизонт	фауна	группировка	горизонт	фауна	группировка	фауна	группировка	горизонт	фауна	группировка
VI (капитозавровая)	федоровский		**Parotosaurus**		яренский	**Parotosuchus**		яренский	**Parotosuchus**	Yarengia -Inflectosaurus	гамский	**Parotosuchus**	Yarengia - Trematosaurus	**Parotosuchus**	Trematosaurus	гамский	**Parotosuchus**	Trematosaurus
											фёдоровский		Yarengia - Inflectosaurus		Inflectosaurus	фёдоровский		Inflectosaurus
V (бентозуховая)	вахневский	ветлугазавровая	**Benthosuchus – Wetlugasaurus (неорахитомная)**	ветлугазавровая	слудкинский	**Benthosuchus – Wetlugasaurus (неорахитомная)**	ветлугазавровая	усть-мыльский	**Wetlugasaurus**	Vyborosaurus - Angusaurus	усть-мыльский	**Wetlugasaurus**	Vyborosaurus - Angusaurus	**Wetlugasaurus**	Vyborosaurus - Angusaurus	усть-мыльский	**Wetlugasaurus**	Wetlugasaurus malachovi
								слудкинский		Angusaurus	слудкинский		Benthosuchus - Angusaurus		Benthosuchus - Angusaurus	слудкинский		Wetlugasaurus angustifrons
				бентозуховая	рыбинский		бентозуховая	рыбинский		Benthosuchus - Thoosuchus	рыбинский		Benthosuchus - Thoosuchus	**Benthosuchus**	B. sushkini	рыбинский	**Benthosuchus**	Benthosuchus sushkini
															B. gusevae			Benthosuchus gusevae
	вохминский			парабентозуховая	вохминский		тупилакозавровая	вохминский		Tupilakosaurus - Luzocephalus	вохминский	**Tupilakosaurus**		**Tupilakosaurus**		заплавненский	**Selenocara -Syrtosuchus**	
		тупилякозавровая														вохминский	**Tupilakosaurus**	

Рис. 38. Сопоставление биостратиграфических схем нижнего триаса Восточной Европы по тетраподам (Новиков, Лозовский, 2015, с дополнениями).

соответствующим бентозуховой группировке (Новиков, 2012б; Сенников, Новиков, 2014).

Дальнейшие исследования В.Р. Лозовского (1967, 1969), Н.И. Строка (1970) и В.П. Твердохлебова (1970а) подтвердили правомерность трехчленного деления ветлужской фауны и уточнили диапазоны стратиграфического распространения отдельных ее представителей, тем самым более четко показав различия между группировками. Результаты этих исследований нашли отражение в последнем варианте схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева (1985), где неорахитомная фауна разделена на тупилакозавровую (ранее – парабентозуховую), бентозуховую и ветлугазавровую группировки (рис. 38). Согласно решению Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы этот вариант схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева был взят за основу выделения в нижнего триасе региона четырех последовательных региональных стратиграфических подразделений − вохминского (тупилякозавровая группировка), рыбинского (бентозуховая группировка), слудкинского (ветлугазавровая группировка) и яренского (фауна Parotosuchus) горизонтов, первые три из которых объединялись в ветлужский надгоризонт (Решение…, 1982).

Более поздние варианты модифицированной биостратиграфической схемы триаса Восточной Европы по тетраподам (вернее, только нижнетриасовой ее части) были опубликованы в ряде работ автора (Новиков, 1991а, 1992а, 1994; Лозовский и др., 1995; Ивахненко и др., 1997; Novikov, 1993). Так, в составе неорахитомной фауны сначала была выделена новая, четвертая группировка, первоначально описанная как “цильменский комплекс” (Новиков, 1988, 1989). Этот комплекс характеризовался переходным обликом между типично ветлугазавровой группировкой и фауной Parotosuchus (оставаясь по систематическому составу в целом сходным с первой), охватывал местонахождения, ранее включавшиеся либо в ветлугазавровую группировку (местонахождение Березники Московской синеклизы), либо в паротозуховую фауну (ряд местонахождений в пижмомезенской свите Мезенской синеклизы и гостевской свите Бузулукской впадины), и был указан как типичный для нового, устьмыльского горизонта, занимающего промежуточное положение между слудкинским и яренским (Новиков, 1989, 1992а, 1994; Новиков и др., 1990).

При обозначении и более четком разграничении трех верхних из ветлужских группировок первоначально было предложено учитывать изменения в филогенетических рядах темноспондильных амфибий из надсемейства Trematosauroidea. В итоге бентозуховая группировка была обозначена как группировка “Benthosuchus-Thoosuchus”, ветлугазавровая – “Angusaurus”, а верхняя («цильменский комплекс») – “Vyborosaurus-Angusaurus” (рис. 38). Самая нижняя из ветлужских группировок, не охарактеризованная по имеющимся тогда данным трематозавроидами, была обозначена по двум родам, широко распространенным в одновозрастных отложениях и за пределами Восточной Европы (Восточная Гренландия), как «группировка Tupilakosaurus-Luzocephalus”. Кроме того, на основании анализа стратиграфической приуроченности всех имеющихся на тот

момент находок раннетриасовых темноспондильных амфибий для неорахитомной фауны был предложен термин ”фауна Wetlugasaurus”. Этим была подчеркнута преемственность триасовых фаун, характеризующихся широким распространением капитозавридных темноспондилов, образующих по представлениям на тот момент филогенетический ряд Wetlugasaurus-Parotosuchus-Eryosuchus. В дальнейшем название вохминской фауны как “группировка Tupilakosaurus-Luzocephalus” закрепилось в научной литературе, тогда как две верхние группировки этой схемы (“Angusaurus” и “Vyborosaurus-Angusaurus”) порой обозначались как биохроны (подгруппировки) группировки Wetlugasaurus, а за рыбинской фауной сохранялось название “группировка Benthosuchus” (Шишкин, Очев, 1999; Очев, Шишкин, 2000; Shishkin et al., 2000b).

Позднее, на основании данных по пространственной дифференциации фаун раннетриасовых амфибий (Шишкин и др., 2006) и с учетом существенных экосистемных изменений в фауне тетрапод на границе вохминского и рыбинского времени по сравнению с таковыми на границах других ветлужских горизонтов (Очев, Шишкин, 2000), нами было предложено выделить вохминскую группировку (ранее обозначавшуюся как “Tupilakosaurus-Luzocephalus”) в самостоятельную “фауну Tupilakosaurus”, тогда как другие подразделения ветлужского комплекса тетрапод (группировки “Benthosuchus-Thoosuchus” (рыбинский горизонт), “Benthosuchus-Angusaurus” (слудкинский горизонт) и “Vyborosaurus-Angusaurus” (устьмыльский горизонт) оставить в составе “фауны Wetlugasaurus” нового, сокращенного объема (рис. 38).

Что же касается более дробного разделения фауны Parotosuchus, то первая попытка ее расчленения, была предпринята В.Р. Лозовским (Лозовский, Розанов, 1969) при выделении в составе баскунчакской серии (ныне – яренский надгоризонт) выше федоровского горизонта нового, гамского. На основании отличий гамской фауны позвоночных от федоровской, считавшейся в то время типовой для паротозуховой фауны, он предложил деление последней на две самостоятельные группировки – нижнюю и верхнюю. В качестве основных критериев для разграничения этих группировок были использованы различия в составе проколофонид и сопутствующих ихтиофаун. Позднее М. Г. Миних более четко обосновал деление баскунчакской (=яренской) фауны двоякодышащих рыб на два комплекса (Миних, 1977).

Правомерность двучленного деления фауны Parotosuchus была подтверждена дальнейшими исследованиями. Так, А.Г. Сенников (1995) установил различие обоих яренских горизонтов по фауне текодонтов, на основании чего В. Р. Лозовский (1992) предложил обозначить яренские группировки по характерных родам рауизухид – Tsylmosuchus и Vytshegdosuchus – соответственно для нижней и верхней группировок. Однако предложенные названия являлись явно неудачными, т.к. биозона рода Tsylmosuchus охватывает интервал от рыбинского до гамского горизонтов включительно, причем эпиболь приходится даже не на федоровский горизонт, а на нижележащий устьмыльский. В итоге наименования «нижняя» и «верхняя» для двух группировок паротозуховой фауны были сохранены (Лозовский и др., 1995).

Новые возможности для расчленения фауны Parotosuchus на две части именно по темноспондильным амфибиям были выявлены относительно недавно (Новиков, 2011б; Очев и др., 2004). Различия двух группировок здесь установлены на родовом и/или видовом уровнях в трех основных раннетриасовых группах – капитозавридах, трематозавридах и брахиопоидах. Учитывая эти различия, а также господствующее до недавнего времени мнение о распространение трематозавроида Yarengia, связанного определенным родством с ветлужскими родами Benthosuchus и Vyborosaurus (Новиков, 1994), по всему разрезу яренского надгоризонта, нами было предложено для нижнего подразделения фауны Parotosuchus название "группировка Yarengia-Inflectosaurus", а для верхнего, типичного для гамского горизонта, – "группировка Yarengia-Trematosaurus" (Новиков, 2011б). При этом подчеркивалась преемственность этих группировок и между собой, и по отношению к более древним, ветлужским.

Предложенный нами несколько модифицированный по сравнению с предыдущим (см. Решение…, 1982; Шишкин, Очев, 1985) вариант биостратиграфической схемы нижнего триаса по тетраподам был взят за основу унифицированной субрегиональной стратиграфической схемы триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы, принятой Межведомственным стратиграфическим комитетом России в 2011 г. (Лозовский и др., 2011). Согласно этой схемы в нижнем триасе выделялись три последовательные фауны (в восходящем порядке): "Tupilakosaurus"(вохминский горизонт), "Wetlugasaurus" (рыбинский, слудкинский и устьмыльский горизонты) и "Parotosuchus" (яренский надгоризонт). При этом фауна "Wetlugasaurus" подразделялась на три группировки ("Benthosuchus-Thoosuchus" для рыбинского горизонта, "Benthosuchus-Angusaurus" для слудкинского и "Vyborosaurus-Angusaurus" для устьмыльского), а фауна "Parotosuchus" – на две ("Yarengia-Inflectosaurus" (федоровский горизонт) и "Yarengia-Trematosaurus" (гамский горизонт)).

Новые данные по стратиграфическому распространению ведущих родов раннетриасовых амфибий, результаты ревизии их систематического состава, а также обобщение новых материалов, полученных при проведении экспедиционных работ за последнее десятилетие (прежде всего на территории Общего Сырта), позволили снова детализировать имеющуюся биостратиграфическую схему и пересмотреть номенклатуру некоторых ее разделов. Так, придерживаясь предложенной М.А. Шишкиным и В.Г. Очевым (1967) методики выделения и наименования фаун тетрапод по доминантным родам темноспондильных амфибий, ветлужский комплекс тетрапод был сначала разделен на три фауны (снизу вверх): "Tupilakosaurus", "Benthosuchus" и "Wetlugasaurus" (Новиков, Сенников, 2012а, б, 2014а; Новиков, Лозовский, 2015), которые полностью соответствовали тупилакозавровой, бентозуховой и ветлугазавровой группировкам схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева (1985). Затем из состава фауны Tupilakosaurus в качестве самостоятельной фауны (обозначенной как "фауна Selenocara-Syrtosuchus") был выделен комплекс тетрапод верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины[23],

характеризующий новый, заплавненский горизонт, и занимающий промежуточное положение между вохминским и рыбинским (Новиков, 2015а, б, 2016а; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

В последнем варианте нашей схемы (Новиков, Сенников, 2012а, б, 2014а; Новиков, 2016б; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016) в составе фаун Benthosuchus, Wetlugasaurus и Parotosuchus выделяются по две группировки (рис. 38), которые обозначаются или по характерным видам доминантных родов (группировки первых двух из указанных фаун), или по родам-индексам (группировки фауны Parotosuchus). Для фауны Wetlugasaurus – это группировки “Wetlugasaurus angustifrons” (слудкинский горизонт) и “Wetlugasaurus malachovi” (устьмыльский горизонт), ранее обозначавшиеся как “Benthosuchus-Angusaurus” и “Vyborosaurus-Angusaurus” соответственно. Фауна Benthosuchus, характеризующая рыбинский горизонт, разделяется на новые группировки, обозначаемые как “Benthosuchus gusevae” (нижняя часть горизонта) и “Benthosuchus sushkini” (его верхняя часть). Следует отметить, что нижняя из бентозуховых группировок, также как и новая фауна Selenocara-Syrtosuchus, достоверно установлена только в пределах Общего Сырта (Бузулукская впадина). В составе фауны Parotosuchus выделены те же две группировки, что и в предыдущем варианте схемы, но без указания рода Yarengia в их наименованиях. Основанием для такого решения послужили результаты ревизии всего материала по этому роду, которые показали, что кроме собственно голотипа типового вида (Yarengia perplexa), происходящего из гамского горизонта Мезенской синеклизы, отнесение к нему других образцов (в том числе из нижележащих федоровских отложений) не является однозначным.

В итоге в раннетриасовой истории смены пионерных тетраподных сообществ Восточной Европы выделяются пять основных этапов – фаун, обозначенных по доминирующим родам амфибий темноспондильных амфибий как (в восходящем порядке): Tupilakosaurus, Selenocara-Syrtosuchus, Benthosuchus, Wetlugasaurus и Parotosuchus (рис. 38-41). Первая из них (фауна Tupilakosaurus) большей частью (за исключение комплекса тетрапод из верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины) отвечает тупилакозавровой группировке Шишкина и Очева (1985), группировке Tupilakosaurus-Luzocephalus схемы Новикова (1991а, 1992а, 1994; Шишкин, Очев, 1999; Очев, Шишкин, 2000; Shishkin et al., 2000b) или зоне Tupilakosaurus wetlugensis А.Г. Сенникова и В.К. Голубева (2012) и характеризует вохминский горизонт.

---

[23] Впервые на возможность расчленения фауны Tupilakosaurus указывалось В.П. Твердохлебовым, М.В. Сурковым и Г.И. Твердохлебовой, которые применительно для территорий Южного Приуралья и Бузулукской впадины выделили в ее составе две последовательные группировки – «тупилакозавро-проколофоновую» (нижнюю) и «ветлугозавро-псевдозуховую» (Твердохлебов и др., 2007). Ревизия всего материала по тетраподам из основания триасового разреза этих двух регионов показало неудачность этих наименований (особенно для верхней ассоциации).

Фауна Selenocara-Syrtosuchus, известная только из верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины (Новиков, 2015а, б, 2016а), ранее включалась в состав фауны Tupilakosaurus. Она является типичной для нового, заплавненского горизонта (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Фауна Benthosuchus соответствует бентозуховой группировке схемы Шишкина и Очева (Шишкин, Очев,1967, 1985, 1999; Очев, Шишкин, 2000; Shishkin et al., 2000b), группировке Benthosuchus-Thoosuchus схемы Новикова (Новиков, 1991а, 1992а, 1994, 2011; Лозовский и др., 2011) и характеризует рыбинский горизонт. В пределах Бузулукской впадины эта фауна также может быть разделена на две группировки − Benthosuchus gusevae (нижнюю) и Benthosuchus sushkini (Новиков, Сенников, 2012а, б, 2014а).

Фауна Wetlugasaurus отвечает ветлугазавровой группировке схемы Шишкина и Очева (Шишкин, Очев, 1985, 1999; Очев, Шишкин, 2000; Shishkin et al., 2000b), является типичной для слудкинского и устьмыльского горизонтов, охарактеризованных группировками Wetlugasaurus angustifrons и Wetlugasaurus malachovi соответственно. Нижняя из этих группировок (W. angustifrons) ранее обозначалась как группировки Angusaurus (Новиков, 1992а, 1994), Benthosuchus-Angusaurus (Лозовский и др., 2011; Новиков, 2011; Новиков, Сенников, 2012а, б), или как биохрон Wetlugasaurus angustifrons (Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000b). Группировка Wetlugasaurus malachovi известна в литературе или как группировка Vyborosaurus-Angusaurus (Новиков, 1992а, 1994, 2011; Лозовский и др., 2011; Новиков, Сенников, 2012а, б), или как биохрон Wetlugasaurus malachovi (Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000b).

Фауна Parotosuchus характеризует яренский надгоризонт и включает две группировки – Inflectosaurus (федоровский горизонт) и Trematosaurus (гамский горизонт), ранее соответственно обозначавшиеся как “Tsylmosuchus” и “Vytshegdosuchus” (Лозовский, 1992; Lozovsky, Molostovsky 1993), «нижняя» и «верхняя» (Лозовский и др., 1995), «ранняя» и «поздняя» (Ивахненко и др., 1997; Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000b) или “Yarengia-Inflectosaurus” и “Yarengia-Trematosaurus” (Лозовский и др., 2011; Новиков, 2011).

При приведенном ниже суммировании данных о составе раннетриасовых тетраподных сообществ Восточной Европы нами использовались результаты обобщающих исследований по отдельным систематическим группам (Очев, 1966, 1972, 1991; Шишкин, 1973, 1987, 2002; Ивахненко, 1979; Гетманов, 1989; Новиков, 1990, 1991а, 2013, 2016а; Шишкин, Новиков, 1992; Сенников, 1995; Ископаемые…, 2008; Шишкин, Новиков, Фортуни, 2014; Сенников, Новиков, 2015; Novikov, Shishkin, 2000; Novikov, Shishkin, Golubev, 2000; Shishkin, Novikov, Gubin, 2000), а также сведения о фаунах в целом, содержащиеся в ряде биостратиграфических сводок по различным регионам (Ефремов, Вьюшков, 1955; Гаряинов, Очев, 1962; Шишкин, Очев, 1967, 1985, 1999; Блом, 1968; Каландадзе и др., 1968; Новиков, 1994; Шишкин и др., 1995; Ивахненко и др., 1997; Лозовский и др., 2011, 2014, 2015; Новиков, Сенников, 2012 а, б, 2014 а, б; Shishkin et al., 2000b; Tverdokhlebov et al., 2002). Кроме того, использованы недавно опубликованные данные по составу тетрапод из отдельных местонахождений (Морковин, Новиков, 2000;

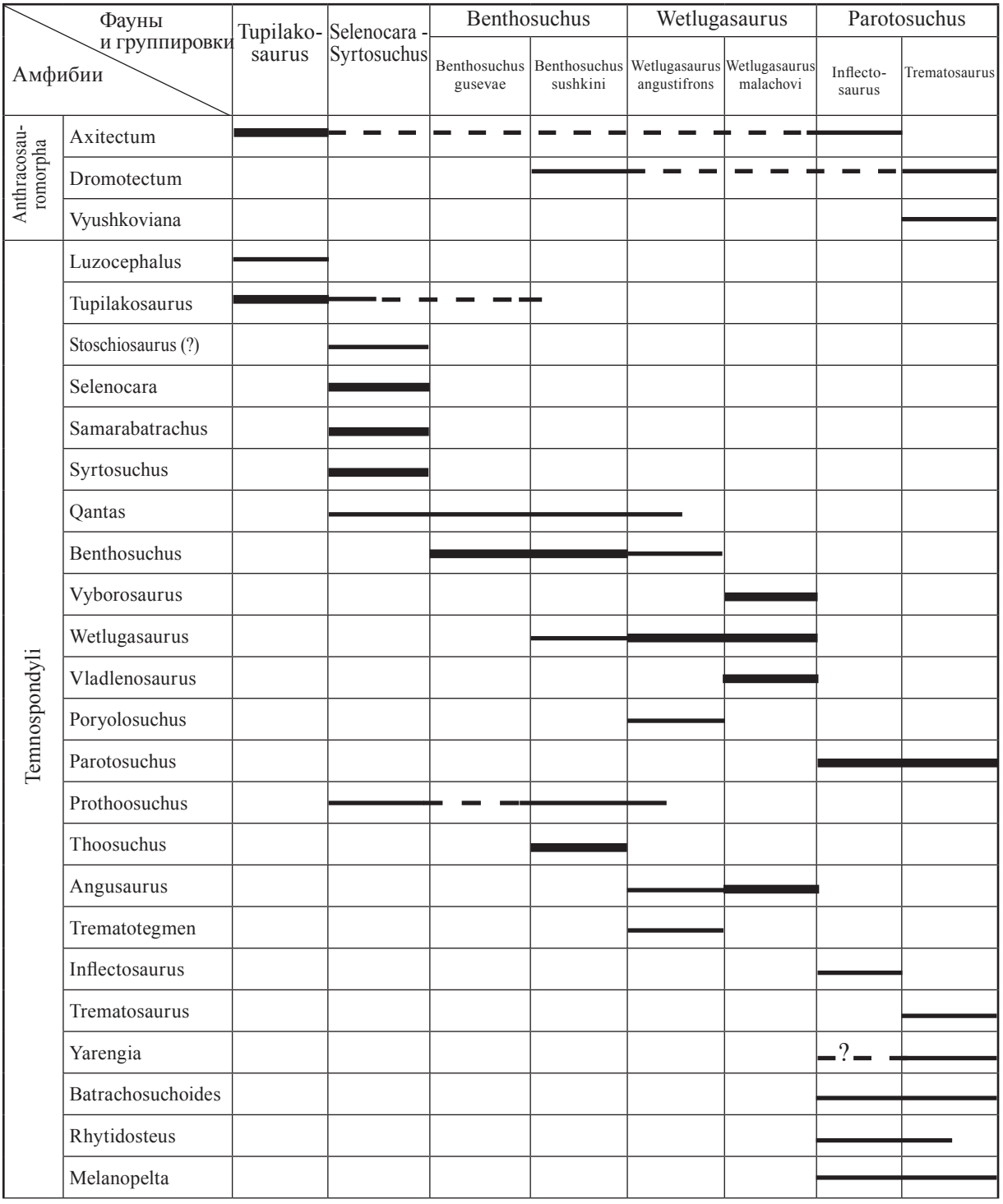


Рис. 39. Распространение родов амфибий в раннетриасовых комплексах тетрапод Восточной Европы.

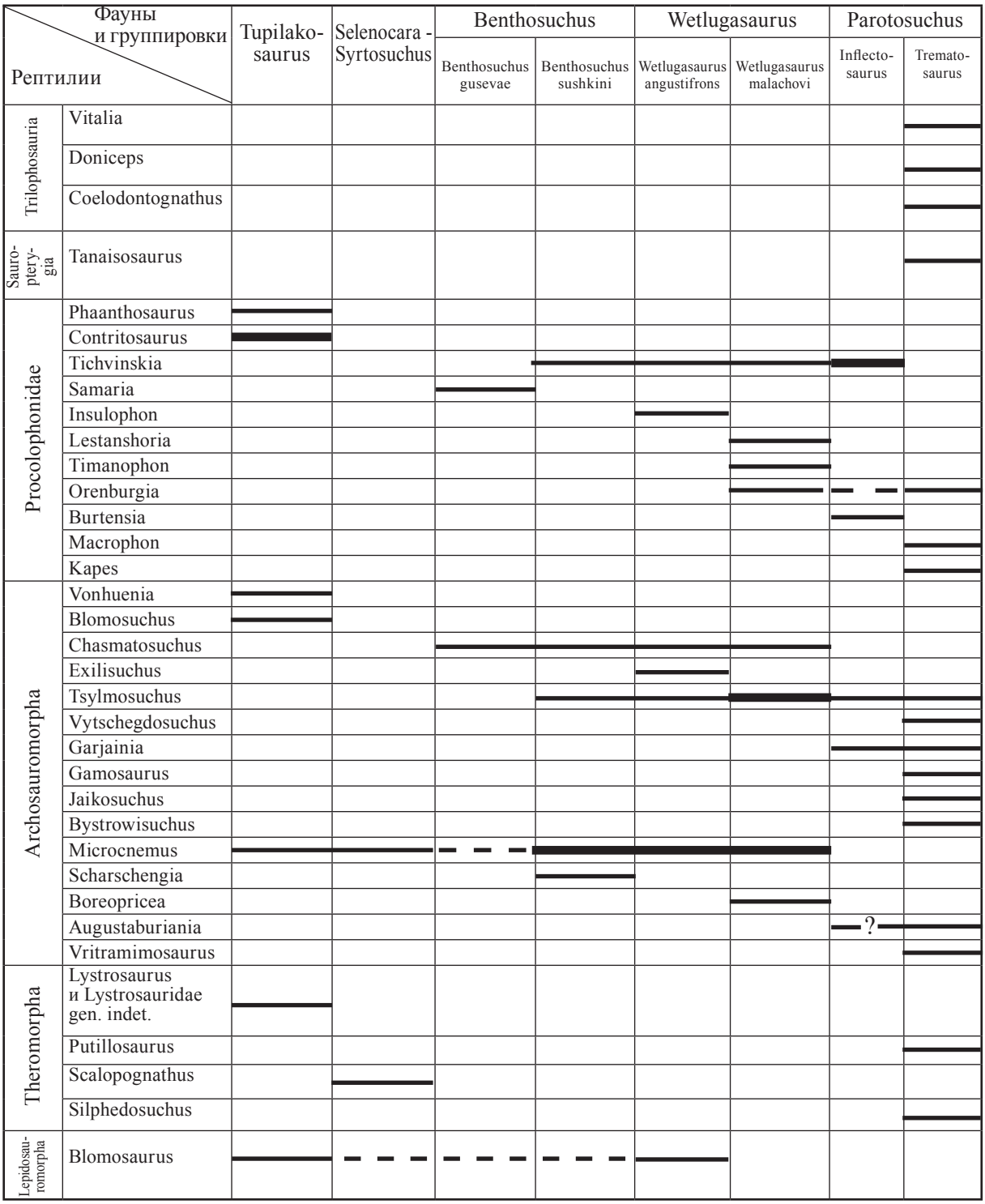


Рис. 40. Распространение родов рептилий в раннетриасовых комплексах тетрапод Восточной Европы.

ярус	подъярус	горизонт	фауна	группировка	ТЕТРАПОДЫ	
					АМФИБИИ	РЕПТИЛИИ
оленёкский	верхний	гамский	**Parotosuchus**	**Trematosaurus**	Parotosuchus orenburgensis, P. panteleevi, P. komiensis, Trematosaurus galae, Yarengia perplexa, Batrachosuchoides impressus, B. ochevi sp.nov., Rhytidosteus uralensis, Rhytidosteidae gen. indet., Melanopelta antiqua, Dromotectum abditun, Vyushkoviana operta	Kapes amaenus, K. majmesculae, Macrophon komiensis, Orenburgia enigmatica, Silphedosuchus orenburgensis, Augustaburiania vatagini, Vritramimosaurus dzerzhinskii, Scythosuchus basileus, Garjainia triplicostata, Jaikosuchus magnus, Gamosaurus lozovskii, Tsylmosuchus donensis,, Bystrowisuchus flerovi, Tanaisosaurus kalandadzei, Putillosaurus sennikovi, Coelodontognathus donensis, C. ricovi, Vitalia grata, Doniceps lipovensis
		федоровский		**Inflectosaurus**	Parotosuchus orientalis, P. sp., Inflectosaurus amplus, Batrachosuchoides lacer, Rhytidosteus uralensis, Axitectum georgii, Melanopelta antiqua, Yarengiidae (?) gen. indet.	Tichvinskia vjatkensis, Burtensia burtensis, Tsylmosuchus sp., Garjainia prima, Augustaburiania (?) sp., Galesauridae gen. indet., Theriodontia gen. indet.
	нижний	устьмыльский	**Wetlugasaurus**	Wetlugasaurus malachovi	Wetlugasaurus malachovi, Vladlenosaurus alexeyevi, Angusaurus dentatus, A. succedaneus, A. tsylmensis, Vyborosaurus mirus	Timanophon raridentatus, Orenburgia bruma, Lestanshoria massiva, Boreopricea funerea, Tsylmosuchus jakovlevi, Chasmatosuchus sp., Microcnemus sp., Scalopognathidae gen. indet.
		слудкинский		Wetlugasaurus angustifrons	Wetlugasaurus angustifrons, Poryolosuchus longicornis gen. et sp. nov., Benthosuchus sp., Angusaurus weidenbaumi, A. succedaneus, Qantas samarensis, Prothoosuchus blomi, Trematotegmen otschevi	Tichvinskia sp., Insulophon morachovskayae, Tsylmosuchus sp., Exilisuchus tuberculatus, Chasmatosuchus sp., Microcnemus sp., Blomosaurus ivachnenkoi
		рыбинский	**Benthosuchus**	Benthosuchus sushkini	B. sushkini, Benthosuchus korobkovi, Prothoosuchus samariensis, P. blomi, Thoosuchus yakovlevi, T. tuberculatus, T. tardus, Qantas samarensis, Wetlugasaurus angustifrons, Tupilakosaurus sp., Dromotectum spinosum	Tsylmosuchus samariensis, Chasmatosuchus rossicus, Tichvinskia jugensis, Microcnemus efremovi, Scharschengia enigmatica, Cymatosauridae gen. indet.
				Benthosuchus gusevae	Benthosuchus gusevae, B. aff. gusevae, Qantas sp., Syrtosuchinae (?) gen. indet.	Chasmatosuchus sp., Samaria concinna
индский	верхний	заплавненский	**Selenocara-Syrtosuchus**	не выделены	Selenocara rossica, Samarabatrachus bjerringi, Syrtosuchus samarensis, S. morkovini, Qantas sp., Prothoosuchus sp., Tupilakosaurus sp., Stoschiosaurus (?) sp., Cosgriffiinae gen. indet., Bystrowianidae gen. indet.	Microcnemus (?) sp., Scalopognathus multituberculatus
	нижний	вохминский	**Tupilakosaurus**		Tupilakosaurus wetlugensis, Luzocephalus blomi, Axitectum vjushkovi	Lystrosaurus georgi, Lystrosauridae gen. indet., Contritosaurus simus, C. convector, Phaantosaurus ignatjevi, Blomosaurus ivachnenkoi, Microcnemus sp., Vonhuenia friedrichi, Blomosuchus georgii, Eosuchia fam. indet.

Рис. 41. Биостратиграфическая схема нижнего триаса и систематический состав раннетриасовых комплексов тетрапод Восточной Европы.

Новиков и др., 2002; Сенников, 2001, 2005, 2011, 2012; Сурков, 2005; Новиков, 2007, 2010, 2012 а, б; Новиков, Сенников, 2010; Сенников, Голубев, 2010, 2012, 2014; Сенников, Новиков, 2011, 2012, 2014; Сенников, Новиков, Шамаев, 2014; Novikov, Sennikov, 2006; Sennikov, 2015).

4.1. Фауна Tupilakosaurus
(вохминский горизонт; раннеиндское время)

Местонахождения этой фауны встречены в основании разреза триаса Московской (вохминская свита) и Мезенской (нижняя подсвита красноборской свиты) синеклиз, Бузулукской впадины (нижнесухореченская подсвита) и Южного Приуралья (нижняя часть копанской свиты).

В целом элементы этой фауны образуют резко обедненное пионерное сообщество, включающее тетрапод, как правило, мелкого размерного класса (рис. 39-41). Состав амфибий обеднен и представлен формами, принадлежащими двум глобально распространенным темноспондильным группам – тупилакозавридам (Tupilakosaurus wetlugensis, T.sp.) и лидеккеринидам (Luzocephalus blomi, Lydekkerinidae gen. indet.), а также редким палеозойским реликтам среди антракозавров (хрониозухии-быстровианиды из подсемейства Axitectinae (Axitectum vjushkov)). При этом доминирующими элементами в ориктоценозах являются остатки Tupilakosaurus, представленные, как правило, легко диагностируемыми эмболомерными позвонками.

Среди рептилий отмечены проколофоны из семейства Spondylolestidae с простыми коническими зубами (Contritosaurus и Phaantosaurus), пролацертилии (Microcnemus sp.), эолацертилии (Blomosaurus ivachnenkoi), архозавры-протерозухиды (Vonhuenia friedrichi и Blomosuchus georgii), реликтовые неопределимые до рода эозухии и дицинодонты - листрозавриды (Lystrosaurus georgi, Lystrosauridae gen. indet.). Ранее господствующее мнение о присутствии последней группы только в нижней части вохминских отложений в настоящее время пересмотрено, и показано их более длительное временное распространение (до конца вохминского времени) в пределах Московской синеклизы (Сенников, Новиков, 2011).

Фауна Tupilakosaurus резко отличается от предшествующего поздневятского вязниковского комплекса тетрапод терминальной перми. Прежде всего это относится к различиям в систематическом составе. Для этих двух фаун достоверно отмечено только три общих семейства (быстровианиды, спондилолестиды и протерозухиды) при предположительном отсутствии общих родов. В то же время вохминская фауна сохраняет следы космополитизма, который характеризовал наиболее поздние из пермских тетраподных сообществ. Раннетриасовый отрезок этой фазы глобального распространения ряда доминантных групп получил название «листрозавро-лидеккеринидного эпизода» (Шишкин, Очев 1993; Shishkin, Ochev, 1993). Только в перми это единство характеризовалось общими группами среди рептилий (горгонопсы, парейазавры, териодонты и др.), тогда как в начале раннего триаса оно основывалось на

общих семействах темноспондильных амфибий – лидеккеринидах и тупилакозавридах (Шишкин, Очев, 1999).

Состав и облик тупилакозавровой фауны указывают на аридные условия на суше. Наряду с доминированием неотенической водной амфибии Tupilakosaurus, об этом свидетельствуют малые размеры всех входящих в сообщество родов, за исключением полуводного Lystrosaurus (единственной растительноядной формы), а также отсутствие других терапсид (Очев 1992a; Шишкин, 2010; Shishkin, 1997, 2009a; Shishkin, Ochev,1993; 2001). Наиболее характерными указаниями на связь с одновозрастными фаунами других континентов здесь служат присутствие лидеккеринид, тупилакозаврид и Lystrosaurus.

Сопутствующий фауне Tupilakosaurus ихтиокомплекс, включающий Gnathorhiza lozovskii, G. otschevi, G. triassica triassica, Blomolepis vetlugensis, B. sp., Hybodus spasskiensis, H. sp., Lissodus sp., Evenkia sp., Saurichthys sp. (Граница…, 1998; Миних, Миних, 2005, 2006; Лозовский и др., 2011), относится к так называемой "ранневетлужской группировке ветлужского ихтиокомплекса" (Миних, Миних, 2006), являющейся основой для нижней подзоны (Blomolepis vetlugensis) провинциальной зоны Gnathorhiza lozovskii-Hybodus spasskiensis, характеризующей вохминский горизонт (Лозовский и др., 2011).

Возраст фауны Tupilakosaurus определяется прежде всего на основе присутствия ее руководящих родов Tupilakosaurus и Luzocephalus в прибрежно-морских отложениях (формация Уорди Крик) мыса Стош Восточной Гренландии (рис. 37, 44). Распространение обоих этих родов здесь связано с двумя местными аммонитовыми зонами – Ophiceras commune и Bukkenites rosenkrantzi (ранее обозначавшейся как Proptychites rosenkrantzi), причем Tupilakosaurus встречен только в этих зонах, а Luzocephalus − еще и в интервале между ними (зона Wordieoceras decipiens) (Шишкин, 1980; Nielsen, 1935, 1954; Säve-Söderbergh, 1935; Bjerager et al., 2006). Указанные гренландские зоны совместно отвечают верхней части нижнеиндского подъяруса (верхней части грисбаха) Свердрупского бассейна Арктической Канады (Шевырев, 1990; Bjerager et al., 2006).

На территории Восточной Европы единичные находки Tupilakosaurus отмечены также в заведомо более молодых, раннеоленекских (рыбинских) отложениях (см. ниже).

4.2. Фауна Selenocara-Syrtosuchus
(заплавненский горизонт, позднеиндское время)

Характеризующие это тетраподное сообщество местонахождения достоверно известны только из Бузулукской впадины, где они приурочены к верхнесухореченской подсвите.

Амфибии здесь характеризуются возросшим разнообразием, присутствием форм более крупного, чем в предшествующей тупилакозавровой, размерного класса и в большинстве принадлежат впервые появляющимся темноспондильным группам, включая дальнейших раннетриасовых доминантов – Capitosauridae и Benthosuchidae. В их число входят капитозавриды-селенокарины Selenocara (S. rossicus) и Samarobatrachus

(S. bjerringi), а также бентозухид-сыртозухин Syrtosuchus (S. samarensis, S. morkovini)[24]. Сопутствующими редкими элементами являются первые представители нескольких трематозавроидных линий – квонтасид Qantas sp., трематозаврид-тоозухин Prothoosuchus sp. и лонхоринхид (Stoschiosaurus (?) sp. и Cosgriffiinae gen. indet.); наряду с ними продолжает существовать Tupilakosaurus (T. sp.). Помимо темноспондильных амфибий сообщество включает не определимых до рода реликтовых антракозавров-быстровианид и пролацертилию Microcnemus (?) sp.[25] Не исключено, что к этой же фауне следует отнести тероцефала Scalopognathus (S. multituberculatus) из предположительно одновозрастных отложений (нижняя подсвита чаркабожской свиты) Печорской синеклизы (рис. 39-41).

Фауна Selenocara-Syrtosuchus несомненно отражает самостоятельный этап восстановления раннетриасового тетраподного сообщества после пермо-триасового кризиса. По семейственному составу амфибий она отличается от предшествующей посткризисной фауны Tupilakosaurus и близка с фауной Benthosuchus, разделяя с последней ряд общих семейств (капитозавриды, бентозухиды, трематозавриды, квонтасиды и лонхоринхиды). При этом, в целом, она выглядит более примитивной нежели бентозуховая, поскольку капитозавриды и бентозухиды здесь представлены архаичными подсемействами, стратиграфическое распространение которых ограничивается, главным образом, заплавненским горизонтом.

Состав темноспондильных амфибий рассматриваемой фауны указывает на его связь с гондванской биотой. Так, оба рода селенокарин, стоящих в основании радиации триасовых капитозаврид, напоминают в некоторых чертах ринезухид − группу, общепризнанную как наиболее близкую к предкам капитозаврид и известную только из гондванских областей, а род Qantas обнаруживает наибольшее сходство с плохо известным австралийским Tirraturhinus.

Как уже сказано выше, в других регионах Восточно-Европейской платформы присутствие ведущих элементов фауны пока не установлено. В то же время схожая ассоциация темноспондильных амфибий известна из миалиновых слоев (нижняя часть зоны Anodontophora fassaensis) формации Уорди Крик Восточной Гренландии (Nielsen, 1935; Säve-Söderbergh, 1935), для которых принимается динерский (позднеиндский) возраст (Bjerager et al., 2006). Оба комплекса сближает присутствие Selenocara и, возможно,

---

[24] Перечисленные формы ранее не распознавались как отдельные таксоны, и материал по ним многие годы идентифицировался как Wetlugasaurus samarensis (Sennikov, 1981). До этого их первые фрагментарные находки, сделанные в 60-х гг. прошлого века, определялись М.А.Шишкиным (Блом, 1968; Шишкин, Очев,1985) как W.cf.groenlandicus (Säve-Söderbergh, 1935), т.е. непосредственно сближались с типовым гренландским образцом рода Selenocara.

[25] Находка проколофона-спондиллолестина Contritosaurus (?) sp, ранее включавшегося в состав рассматриваемой фауны (местонахождение Никольское: Новиков, 2015а, б, 2016а; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016), на самом деле оказалась приуроченной к вохминскому горизонту (нижнесухореченская подсвита).

Stoschiosaurus – рода, описанного из гренландского разреза и предположительно представленного на Общем Сырте. При этом сопутствующие находки Tupilakosaurus редки во втором случае и не известны в первом (рис. 44). Показательно, что в гренландском разрезе последний род встречен ниже миалиновых слоев – в интервале местных аммонитовых зон Ophiceras commune − Bukkenites rosenkrantzi, датируемом ранним индом (грисбахом). Эти параллели имели решающее значение в установлении позднеиндского (динерского) возраста и для фауны Selenocara-Syrtosuchus (Новиков, 2016a).

Единственным известным на сегодняшний день представителем ихтиофауны, сопутствующим описанной фауне, является акула Hybodus spasskiensis (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

4.3. Фауна Benthosuchus
(рыбинский горизонт; начало раннеоленекского времени)

Местонахождения этой фауны широко распространены в разрезе триаса Московской, Мезенской синеклиз и Волго-Уральской антеклизы. Единичные находки отмечены на территориях Южного Приуралья и Печорской синеклизы.

Существенными отличиями от предыдущей фауны является появление среди амфибий типичных бентозухид (подсемейство Benthosuchinae), капитозаврид − ветлугазаврин и широкое распространение ранних трематозаврид рода Thoosuchus, а в составе рептилий – появление рауизухидных текодонтов и проколофонов с дифференцированной зубной системой (семейство Procolophonidae). Доминирующим элементом фауны является трематозавроид Benthosuchus, для которого рыбинский горизонт может рассматриваться как эпиболь (рис. 39). Остатки Tupilakosaurus крайне редки и достоверно известны только в нескольких местонахождениях. Протерозухиды (Chasmatosuchus) заметно превосходят своих вохминских предшественников по размерам. Также следует отметить присутствие древнейших, но пока не определимых до рода эозавроптеригий (Сенников, Новиков, 2015).

Как уже указывалось выше, в составе фауны Benthosuchus могут быть выделены две группировки − Benthosuchus gusevae (нижняя) и Benthosuchus sushkini, наиболее отчетливо выраженные в пределах Бузулукской впадины (рис. 39-41). Различия этих группировок прежде всего заключается в присутствии различных по эволюционному уровню видов Benthosuchus (см. ниже).

4.3.1. Группировка Benthosuchus gusevae
(нижняя часть рыбинского горизонта)

Эта группировка была выделена на основе изучения состава нескольких местонахождений в Бузулукской впадине, приуроченных к нижнекаменноярской подсвите. Руководящая форма для нее представлена архаичным видом Benthosuchus – B. gusevae, структурно наиболее близким к исходному капитозавроидному морфотипу (см. главу 3) и достоверно известным только в пределах названной выше структуры. В нескольких местонахождениях (Каменный Дол, Репный, Глинный II) совместно с руководящим видом отмечено присутствие реликтовых сыртозухин. Не исключено, что

еще одной формой амфибий, составляющей эту группировку, является представитель рода Benthosuchus из местонахождения Безымянный, несколько отличающийся по характеру скульптуры от B. gusevae (B. aff. gusevae), но так же характеризующийся рядом архаичных черт, унаследованных от капитозаврид. Вместе с этой формой были найдены остатки квонтасид (Qantas sp.) и древнейших проколофонид (Samaria concinna). Еще одним рептилийным компонентом группировки является протерозухид Chasmatosuchus sp.

Выявление аналогов группировки Benthosuchus gusevae в других регионах Восточной Европы пока затруднительно в виду отсутствия здесь достоверных находок архаичных представителей этого рода. Однако следует отметить близость этой формы по ряду признаков к Benthosuchus korobkovi (Новиков, 2011, 2012б), а также присутствие в типовом местонахождении последнего (Тихвинское) “аномального экземпляра” (Гетманов, 1989, с. 85, фиг. 29), своеобразие которого проявляется, как и в случае с B. gusevae, в присутствии признаков, характерных именно для капитозавридного плана строения. Все вышесказанное позволяет предположить вероятность приблизительно одновременного существования Benthosuchus gusevae и B. korobkovi, однако имеющиеся на сегодняшний день геологические данные не позволяют это утверждать с уверенностью.

4.3.2. Группировка Benthosuchus sushkini
(верхняя часть рыбинского горизонта)

Местонахождения этой ассоциации наиболее многочисленны на территории Московской синеклизы (рыбинская и шилихинская свиты) и Бузулукской впадины (верхняя подсвита каменноярской свиты). Несколько находок отмечено в пределах Яренской впадины Мезенской синеклизы (верхняя подсвита красноборской свиты), Южного Приуралья (верхи копанской свиты и старицкая свита) и Печорской синеклизы (низы верхней подсвиты чаркабожской свиты).

Группировка характеризуется, прежде всего, продвинутыми видами Benthosuchus − B. sushkini и B. korobkovi (рис. 41), первый из которых получает наиболее широкое распространение как на северных (восток Московской синеклизы и Яренская впадина Мезенской синеклизы), так и южных (Бузулукская впадина Волго-Уральской антеклизы и Южное Приуралье) территориях, а второй − на западе Московской синеклизы.

Квонтасиды (Qantas samarensis) и неопределимые до рода лонхоринхиды, перешедшие из более раннего сообщества (фауна Selenocara-Syrtosuchus), продолжают существовать на территории Бузулукской впадины, причем остатки первых из них отмечены уже в нескольких местонахождениях (Каменный Дол, Съезжая, Краснояр, Новая Таволжанка и др.), а вторые предположительно встречены только в одном (Мечеть I). Присутствие этих двух групп трематозавроидов, не известное пока из одновозрастных отложений других регионов Восточной Европы, более четко, чем в индском веке, указывает на начавшуюся дифференциацию тетраподных сообществ на этой территории (более подробно см. главу 5).

Все более заметную роль в тетраподных сообществах начинают играть примитивные трематозавриды – тоозухины, наиболее разнообразные на Общем

Сырте. Здесь они представленные помимо перешедшего из фауны Selenocara-Syrtosuchus рода Prothoosuchus (P. blomi, P. samariensis) и собственно типовым родом (Thoosuchus tuberculatus, T. tardus, T. yakovlevi), для которого вмещающие отложения рассматриваемой группировки (верхняя часть рыбинского горизонта) являются биозоной. В более северных регионах (Московская и Мезенская синеклизы) Prothoosuchus на этом стратиграфическом уровне достоверно не известен, а остатки Thoosuchus (T. yakovlevi) довольно многочисленны (особенно на западе Московской синеклизы в озерно-эстуариевых отложениях рыбинской свиты).

Примечательным для группировки является также первое появление в составе темноспондилов эндемичного капитозавридного рода Wetlugasaurus (W. angustifrons), остатки которого еще довольно редки и достоверно известны только из западной части Московской синеклизы (местонахождения Тихвинское, Козлятево, Беловская). В более молодых ветлужских тетраподных сообществах Восточной Европы этот род ветлугазаврин занимает уже доминирующее положение (см. ниже). Здесь же, в Московской синеклизе отмечены последние тупилакозавриды (Tupilakosaurus sp.).

Реликтовые антракозавры-хрониозухии представлены редкими находками позвонков и слабо расширенных щитков представителей монотипичного подсемейства быстровианид Dromotectinae (Dromotectum spinosum) в Бузулукской впадине (Мечеть II, Каменный Дол) и Московской синеклизе (Вахнево).

Среди сопутствующих рептилий, отмеченных суммарно в разных регионах, в числе текодонтов присутствуют протерозухиды Chasmatosuchus (C. rossicus, C. sp.) и рауизухиды (Tsylmosuchus samariensis); встречены также пролацертилии Microcnemus (M. efremovi, M. sp.) и проблематичный ринхоцефал Scharschengia (S. enigmatica). Среди проколофонов впервые отмечен проколофонид Tichvinskia (T. jugensis), который сохраняется и в более молодых раннетриасовых сообществах (см. ниже). Следует отметить, что и проколофоны, и протерозухии в рыбинском сообществе представлены восточноевропейскими линиями развития, отличными от южногондванских (Шишкин, Очев, 1999). В Бузулукской впадине встречены остатки древнейших эозавроптеригий (Cymatosauridae gen. indet.).

Рыбинское время, в целом, знаменуется максимумом раннеоленекской бореальной трансгрессии в северном полушарии (Лозовский, 1992; Lozovsky, 1989). Доминирование и высокое разнообразие чисто водных трематозавроидных амфибий в составе бентозуховой фауны подтверждает мнение (Строк, Горбаткина, 1976; Верхнепермские…, 1984; Лозовский, 1987, 1992) о широком распространении обширных внутриконтинентальных водных бассейнов на территории Восточной Европы в это время.

Присутствие здесь солоноватоводного бассейна также сказалось и на составе рыбинского ихтиокомплекса, определяющего среднюю подзону (Gnathorhiza triassica triassica) провинциальной зоны Gnathorhiza lozovskii-Hybodus spasskiensis). Помимо двоякодышащих рыб рода Gnathorhiza (G. triassica triassica, G. lozovskii, G. otschevi) и акул (Hybodus spasskiensis, Lissodus sp.) он характеризуется значительным разнообразием лучеперых – хрящевых ганоидов (Saurichthys obrutchevi, S. proximus, S. tertius, S. eximius),

палеонисков (Pteronisculus sp., Birgeria sp., Boreosomus (?) sp.) и присутствием остатков химер (неопределимые брадиодонты) (Граница…, 1998; Миних, Миних, 2005, 2006).

Фауна Benthosuchus уверенно датируется ранним оленеком. Основаниями для такого заключения являются: 1) присутствие близкого к Benthosuchus рода Benthosphenus (B. lozovskii) на о. Русском (Южное Приморье) в песчаниках местной аммонитовой зоны Anasibirites nevolini (рис. 36), сопоставляемой с самой верхней из нижнеоленекских зон – Anasibirites pluriformis (Шишкин, Лозовский, 1979; Шевырев,1990) и 2) схожесть палинокомплекса из костеносных отложений рыбинской свиты с палиноассоциацией из верхней подсвиты куманской свиты Восточного Предкавказья, датируемой ранним оленеком по конодонтам (Арефьев, Шелехова, 1991). Наконец, данные палеомагнитного анализа позволили В.Р. Лозовскому (1992) сопоставить вмещающие фауну отложения (рыбинский горизонт) с раннеоленекской аммонитовой зоной Flemingites flemingianus.

4.4. Фауна Wetlugasaurus

(слудкинский и устьмыльский горизонты; окончание раннеоленекского времени)

Область распространения местонахождений этой фауны несколько шире, чем у предыдущей. Они известны из Московской, Мезенской и Печорской синеклиз, Волго-Уральской антеклизы, Северного и Южного Приуралья.

Доминирующим элементом здесь является капитозаврид Wetlugasaurus, для которого слудкинский и устьмыльский горизонты рассматриваются вместе в качестве эпиболя (рис. 39). Помимо этого рода в составе капитозаврид отмечены ветлугазаврин Vladlenosaurus и первые, вероятно, представители широко распространенного в более позднее, яренское время подсемейства Parotosuchinae (Poryolosuchus). Преобладанию в этом сообществе капитозаврид сопутствует снижение роли представителей трематозавроидных линий. Последние включают тоозухин (Prothoosuchus) и членов более продвинутого в направлении трематозавровой организации подсемейства Platysteginae (Trematotegmen и Angusaurus) среди трематозаврид, а также немногочисленных бентозухид (Benthosuchus) и, вероятно, дериватов последних – яренгиид (Vyborosaurus).

На основании присутствия различных по эволюционному уровню видов доминирующего рода (Wetlugasaurus angustifrons и W. malachovi) рассматриваемая фауна подразделяется на две группировки (рис. 39-41), различие между которыми проявляется четко и в сопутствующих комплексах двоякодышащих рыб.

4.4.1. Группировка Wetlugasaurus angustifrons

(слудкинский горизонт)

Остатки позвоночных этой группировки приурочены преимущественно к слудкинской свите восточной и центральной частей Московской синеклизы, нижней части (песчано-глинистая пачка) юрьевецкой свиты в западной части этой же структуры, а также к нижней части вашкинской свиты Яренской впадины и чучепальской свите Сафоновского прогиба Мезенской синеклизы и мечетинской свите Бузулукской впадины. Несколько местонахождений известно из Печорской синеклизы (средняя часть верхней подсвиты чаркабожской свиты), а также из Северного (нижняя часть бызовской свиты Большесынинской впадины) и Южного (кзылсайская свита) Приуралья.

Руководящей формой группировки является Wetlugasaurus angustifrons, характеризующийся присутствием шагрени на птеригоидах. С большой долей вероятности другой формой капитозаврид этой ассоциации является ранний паротозухин Poryolosuchus longicornis gen. et sp. nov., известный из единственного местонахождения (Пор-Иоль). Редкие остатки бентозухид отнесены к роду Benthosuchus, который представлен двумя формами – B. sp. (Зубовское) и новым видом B. bashkiricus (Якутово), отличающимся от рыбинских видов более слабым развитием небной шагрени. Трематозавриды наиболее разнообразны и включают платистегин Angusaurus (A. succedaneus, A. sp.) и Trematotegmen (T. otschevi), а также реликтовых тоозухин (Prothoosuchus blomi, P. sp.), причем остатки последних достоверно известны только из нижней части мечетинской свиты в местонахождении Новая Таволжанка. Из этого местонахождения также происходит единственная находка квонтасид (Qantas samarensis).

В составе рептилий по сравнению с верхней группировкой бентозуховой фауны особо заметных изменений не отмечено. Помимо диапсидных родов, общих для всей фауны (Microcnemus, Chasmatosuchus и Tsylmosuchus), они представлены проколофонидами Tichvinskia (T. sp.) и Insulophon (I. morachovskayae), а также плохо известной протерозухией Exilisuchus (E. tubercularis) и впервые отмеченной в фауне Tupilakosaurus эолацертилией Blomosaurus ivachnenkoi.

Сопутствующий комплекс дипной (Gnathorhiza triassica triassica, G. lozovskii, G. otschevi, Saurichthys sp. Hybodus spasskiensis, H. maximi, Lissodus sp.) по своему составу сходен с таковым из рыбинского горизонта и характеризует вместе с ним единую провинциальную подзону Gnathorhiza triassica triassica (Миних, Миних, 2005, 2006; Лозовский и др., 2011).

4.4.2. Группировка Wetlugasaurus malachovi (устьмыльский горизонт)

Типовые местонахождения этой группировки расположены в Притиманье, где они приурочены к пижмомезенской свите Сафоновского прогиба, верхней части вашкинской свиты Яренской впадины и верхней части верхней подсвиты чаркабожской свиты Печорской синеклизы. В Московской синеклизе и Бузулукской впадинах присутствие рассматриваемого комплекса в резко обедненном составе было установлено соответственно в березниковской и гостевской свитах. Отдельные элементы группировки происходят из нижнелестаншорской подсвиты Коротаихинской впадины Северного Приуралья и верхнеадмиралтейской подсвите архипелага Новая Земля. Более ограниченное, чем у слудкинского горизонта, распространение устьмыльских отложений на территории Восточной Европы вероятно связано с сокращением в конце раннего оленека площадей осадконакопления, вызванного заключительной регрессивной фазой. В большинстве случаев (особенно в стратотипической области) они представлены фациями застойных водоемов, содержащих нередко пиритовые конкреции и костные остатки черного цвета, указывающих на восстановительную среду захоронения (Новиков, 1994).

Ведущими элементами этой группировки 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 (бассейн Верхней Волги и рек Луза и Кобра). Обе эти формы характеризуются полной утратой шагреневых полей на крыловидных костях − признаком, типичным для более поздних (позднеоленекских и среднетриасовых) капитозаврид.

В типовых местонахождениях группировки помимо Wetlugasaurus malachovi среди темноспондилов присутствуют ранний яренгиид Vyborosaurus (V. mirus), для которого устьмыльский горизонт является биозоной, и платистегин Angusaurus (A. tsylmensis). В более южных районах Восточно-Европейской платформы (в Московской синеклизе и Бузулукской впадине) амфибийный комплекс значительно обеднен и включает помимо ведущих элементов только представителей рода Angusaurus (A. dentatus и A. succedaneus).

Рептилийная составляющая группировки суммарно включает проколофонид Timanophon (T. raridentatus), Lestanshoria (L. massiva) и Orenburgia (O. bruma), протерозухий Chasmatosuchus (C. sp.) и Tsylmosuchus (T. jakovlevi), пролацертилий Microcnemus (M. sp.) и Boreopricea (B. funerea), а также неопределимых до рода тероцефалы-скалопогнатид. Присутствие в этом комплексе ринхоцефала Scharschengia, ранее определявшегося из местонахождений Цильма I, II (Новиков, 1988, 1994; Ильина, Новиков, 1994), в настоящее время подвергается сомнению (устное сообщение А.Г. Сенникова).

Рассматриваемому комплексу тетрапод сопутствует так называемая “березниковская группировка” ихтиофауны, впервые описанная из местонахождения Березники (Московская синеклиза) и хорошо распознаваемая прежде всего по присутствию Gnathorhiza triassica beresnikiensis. Помимо этого руководящего элемента, известного из большинства местонахождений устьмыльского горизонта платформенной части Восточной Европы, “березниковская группировка” в широком смысле (т.е. с учетом данных по ихтиофауне из всех одновозрастных с устьмыльскими местонахождений) включает богатый комплекс двоякодышащих (Gnathorhiza lozovskii, G. otschevi, G. cf. bogdensis, G. triassica baskunchakensis, G. novikovi и единичные Ceratodus gracilis), лучеперых Evenkia sp., Saurichthys sp. и Tungusichthys (?) sp., а также акулу Hybodus maximi (Новиков, 1994; Миних, Новиков, 2016). Своеобразие этого комплекса позволило выделить самостоятельную провинциальную подзону (первоначально – подлону) Gnathorhiza triassica beresnikiensis (самую верхнюю в составе зоны Gnathorhiza lozovskii-Hybodus spasskiensis), соответствующую устьмыльскому горизонту (Миних, Миних, 2005, 2006; Лозовский и др., 2011).

Раннеоленекская датировка фауны Wetlugasaurus основана на палинологическом анализе костеносных отложений в стратотипическом разрезе устьмыльского горизонта (Ильина, Новиков, 1994). Эту же оценку возраста фауны непосредственно подтверждает и ее стратиграфическое положение между двумя надежно датированными фаунами: раннеоленекской бентозуховой и терминальной раннетриасовой паротозуховой, чья нижняя возрастная граница соответствует началу позднего оленека (см. ниже).

4.5. Фауна Parotosuchus
(яренский надгоризонт; позднеоленекское время)

Местонахождения фауны Parotosuchus известны на территории почти всех крупных тектонических структур на территории Восточной Европы, в которых отложения соответствующего возраста выходят на дневную поверхность (Мезенская и Прикаспийская синеклизы, Вятско-Камская и Бузулукская впадины Волго-Уральской антеклизы, юго-восточный склон Воронежской антеклизы, Южное и Северное Приуралье). Два местонахождения отмечены в кернах скважин, пробуренных в Печорской синеклизе (Решение…, 1982) и Припятском прогибе (Республика Беларусь: Шишкин и др., 2014).

Автохтонное происхождение большинства элементов паротозуховой фауны не вызывает сомнений. Ведущий элемент фауны − паротозухин Parotosuchus, вероятно, имеет близкие родственные связи с позднеиндскими селенокаринами и раннеоленекским паротозухином Poryolosuchus gen. nov. (см. главу 3). Характерные для двух различных стратиграфических уровней (федоровского и гамского) трематозавриды Inflectosaurus и Trematosautus 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 (Новиков, 1990). Следует также отметить первое появление эндемичных «лавразийских брахиопид» (Batrachosuchoides), разделяющих ряд специфических признаков с родом Tupilakosaurus и, видимо, имеющих с ним прямые родственные связи (Шишкин, 2011).

Гондванское влияние документировано, прежде всего, присутствием среди темноспондилов ритидостеид (Rhytidosteus, известный первоначально только из Южной Африки) и, вероятно, плагиозаврид, а среди рептилий − эритрозухид (Garjainia). С другой стороны, имеются указания на близость с центральноевропейской тетраподной фауной, которая проявляется среди амфибийного компонента в присутствии общих родов темноспондилов – 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 федоровскому и гамскому горизонтам соответственно (рис. 39-41). Различия между этими группировками, как уже частично отмечено выше, наиболее четко (на родовом уровне) выражены в составах встреченных в них трематозаврид среди амфибий, а среди рептилий − проколофонид и текодонтов, а также в сопутствующих ихтиофаунах.

4.5.1. Группировка Inflectosaurus
(федоровский горизонт)

Остатки тетрапод этой группировки приурочены в основном к федоровской свите Московской синеклизы и Вятско-Камской впадины, лопатинской свите Яренской впадины Мезенской синеклизы, нижней части петропавловской свиты Бузулукской впадины и Южного Приуралья, а также верхам ахтубинской и низам богдинской свит Прикаспийской синеклизы. Предположительно они известны из верхов нижнелестаншорской подсвиты и бызовской свиты Коротаихинской и Большесынинской впадин Северного Приуралья соответственно, пачки песчаников и глин гряды Чернышева и из харалейской свиты Печорской синеклизы.

Сообщество темноспондильных амфибий в этой группировке, помимо руководящего для нее рода трематозаврин Inflectosaurus (I. amplus), характеризуется в первую очередь присутствием ранних видов Parotosuchus с утолщенными и медиально изогнутыми “рогами” таблитчатых костей (морфотип «helgolandiae»: Очев и др., 2004). Эти формы включают P. sp. из федоровской свиты бассейна р. Кобры и богдинской свиты горы Большое Богдо в Прикаспии, а также P. orientalis из низов петропавловской свиты Южного Приуралья. Ритидостеиды (Rhytidosteus uralensis, R. sp.), впервые появляющиеся в Восточной Европе, встречены лишь на южных окраинах региона – в Южном Приуралье, на Общем Сырте и в Прикаспии. Другие темноспондилы включают ранний вид Batrachosuchoides (B. lacer), переходящего в последующую группировку плагиостернина Melanopelta antiqua, а также редких лонхоринхид (Lonchorhynchidae gen. indet.) и, возможно, яренгиид. Амфибии-быстровианиды представлены поздним видом Axitectum (A. georgi), известным в Московской синеклизе. В рептилийной составляющей сообщества наиболее существенно присутствие проколофонов Tichvinskia (T.vjatkensis) и Burtensia (B. burtensis), рауизухида Tsylmosuchus (T. sp.), а также ранних эритрозухид (Garjainia prima).

Единственным возрастным аналогом описываемой группировки в Центральной Европе является специфическая тетраподная фауна из карстового местонахождения Чатковице I (Южная Польша). Здесь помимо эндемичных проколофонид, архозавров, пролацертилий, лепидозавров и бесхвостых амфибий присутствуют роды Parotosuchus (P. speleus) и Batrachosuchoides (B. sp.), а также двоякодышащие рыбы Gnathorhiza sp. (Borsuk-Bialynicka et al., 2003; Shishkin, Sulej, 2009).

Сопутствующий группировке Inflectosaurus ихтиокомплекс в пределах Вятско-Камской и Яренской впадин характеризует провинциальную подзону Ceratodus multicristatus multicristatus и низы вышележащей подзоны Ceratodus multicristatus lipovensis – C. jechartiensis, а южнее, в Прикаспийском регионе (Прикаспийская и Бузулукская впадины) − только первую из них (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016).

4.5.2. Группировка Trematosaurus
(гамский горизонт)

Наиболее типичные для группировки местонахождения расположены в северных структурах Восточно-Европейской платформы (Яренская впадины Мезенской и восточная часть Московской синеклиз), где они приурочены к гамской свите. В южной части платформы характеристика группировки существенно дополняется с помощью данных о составе ориктоценозов в четырех хорошо изученных местонахождениях – Рассыпная, Дьяконов I, II (Бузулукская впадина, верхняя часть петропавловской свиты) и Донская Лука (юго-восточный склон Воронежской антеклизы, липовская свита). Отдельные элементы группировки встречены и в верхах петропавловской свиты Южного Приуралья, а также, предположительно, в верхней части нижнелестаншорской подсвиты Северного Приуралья.

Род Parotosuchus здесь характеризуется большим, чем в предыдущей группировке, видовым разнообразием. Все эти продвинутые виды (P. orenburgensis, P. panteleevi и P. komiensis) имеют уплощенные и прямые "рога" таблитчатых костей (морфотип «nasutus»: Очев и др., 2004). Руководящая форма группировки – трематозаврин Trematosaurus – известна по многочисленным находкам в липовской свите (местонахождение Донская Лука), тогда как в других регионах достоверное присутствие этого рода (T. sp.) установлено лишь по единичным образцам в гамской свите (местонахождение Жешарт) Мезенской синеклизы и в верхах петропавловской свиты (местонахождение Астрахановка II) Южного Приуралья. Другие амфибии представлены типичными яренгиидами (Yarengia perplexa), прогрессивным видом Batrachosuchoides (B. ochevi sp. nov.), перешедшими из предыдущего комплекса ритидостеидами (Rhytidosteus uralensis в Бузулукской впадине и Rhytidosteidae gen. indet. из бассейна р. Дон), плагиозавром Melanopelta (M. antiqua), а также хониозухиями-быстровианидами с дермальными щитками стандартного или слабо суженного типа – Vyushkoviana (V. operta) и Dromotectum (D. abditum). Две последние формы, известные лишь по единичным находкам, встречены, соответственно, в Московской синеклизе и Воронежской антеклизе. Вероятно, к этой группировке принадлежит еще один вид Batrachosuchoides (B. impressus), описанный из нижнелестаншорской подсвиты Северного Приуралья.

Рептилии суммарно представлены продвинутыми родами проколофонин Kapes (K. amaenus) и Macrophon (M. komiensis), реликтовым протерозухидом Gamosaurus (G. lozovskii), поздним видом эритрозухида Garjainia (G. triplicostata), рауизухидами Vytchegdosuchus (V. zheshartensis), Tsylmosuchus (T. donensis), Scythosuchus (S. basileus) и Jaikosuchus (J. magnus), ктенозаврисцидами (Bystrowisuchus flerovi), трилофозаврами Coelodontognathus (C. donensis, C. ricovi), Doniceps (D. lipovensis) и Vitalia (V. grata), крупными пролацертилиями (Augustaburiania vatagini и Vritramimosaurus dzerzhinskii), териодонтом Silphedosuchus (S. orenburgensis) и каннемейеридом Putillosaurus (P.

sennikovi). Для юга Восточно-Европейской платформы (Воронежская антеклиза, бассейн р. Дон) примечательно также присутствие остатков морских рептилий − эозавроптеригии Tanaisosaurus (T. kalandadzei) и проблематичных ихтиоптеригий в ассоциации с кистеперыми-целакантами (?Holophagus sp.: Новиков, Лебедев, Крупина, 2009), что отражает существование местного тетраподного сообщества на побережье северного залива Тетиса.

Аналогом рассмотренной группировки в Центральной Европе является широко известная фауна среднего пестрого песчаника Германского бассейна, где ведущими формами также являются амфибии родов Parotosuchus (P. nasutus) и Trematosaurus (T. brauni).

Встреченный совместно с группировкой Trematosaurus ихтиокомплекс, характеризующий верхнюю часть провинциальной подзоны Ceratodus multicristatus lipovensis – C. jechartiensis в северных регионах платформы (Мезенская синеклиза, Вятско-Камская впадина) и подзону Ceratodus multicristatus lipovensis – в южных (Миних, Миних, 2006; Новиков, 2011; Кухтинов и др., 2016), существенно отличается от всех предыдущих триасовых рыбных сообществ прежде всего полным исчезновением дипной из рода Gnathorhiza.

Возрастание размеров яренских представителей отдельных семейств тетрапод (прежде всего у капитозаврид и трематозаврид среди амфибий, а среди рептилий – у рауизухид), появление новых крупных хищных (эритрозухиды и ктенозаврисциды) и растительноядных (каннемейериды) семейств, а также смена рода Gnathorhiza на более крупный Ceratodus среди двоякодышащих рыб и увеличение роли сероцветных пород в составе вмещающих отложений могут напрямую или косвенно указывать на дальнейшую гумидизацию климата яренского времени по сравнению с вахневским (Очев, 1992а; Шишкин, Очев, 1999).

Фауна Parotosuchus несомненно имеет позднеоленекский возраст. Такая датировка доказывается прежде всего присутствием ее доминирующего рода Parotosuchus в прибрежно-морским отложениях Прикаспия. В Астраханской области на г. Большое Богдо (местонахождение Б. Богдо II) этот род (P. sp.), трематозаврид Inflectosaurus (I. amplus) и неопределимые ритидостеиды встречены совместно с аммонитами в нижней части богдинской свиты (дорикранитовые слои), сопоставляющейся Шевыревым (1990) с низами верхнеоленекской зоны Tirolites cassianus (рис. 37). На п-ове Мангышлак (Западный Казахстан) остатки Parotosuchus (P. sequester) происходят из стратиграфически более высоких, чем дорикранитовые, слоев с Columbites-Dinarites, сопоставляемых с верхнеоленекской зоной Columbites parisianus запада США, коррелируемой, в свою очередь, с верхней частью зоны Tirolites cassianus (Шевырев, 1990). Данные по харофитам, спорово-пыльцевого и палеомагнитного анализа вмещающих фауну Parotosuchus отложений не противоречат такой датировке (Голубева и др., 1985; Лозовский и др., 2011; Сайдаковский, Киселевский, 1985; Шишкин, Очев, 1999; Ярошенко и др., 1991).

***

Рассмотренный ход событий в эволюции раннетриасовой тетраподной фауны Восточной Европы документирован на разных своих этапах с неодинаковой полнотой. Последняя в целом наиболее значительна для раннеоленекского этапа, т.е. для фаун Benthosuchus и Wetlugasaurus, известных из широкого круга захоронений и отмеченных вместе (в общих или близких разрезах) в нескольких разных регионах, включая Московскую синеклизу, Бузулукскую впадину и Южное Приуралье. В этих же ареалах присутствуют и обе группировки позднеоленекской фауны Parotosuchus, хотя они представлены более ограниченным числом местонахождений. На южных окраинах Восточно-Европейской платформы единичные изолированные захоронения этой же фауны (в Прикаспийской впадине и на юго-восточном склоне Воронежской антеклизы) выявляются лишь по отдельности для каждой из ее группировок. Но, в сумме, во всех этих случаях наличие бесспорных фаунистических аналогий между разными восточноевропейскими ареалами не оставляет сомнений, что названные фауны и их главные подразделения отражают общие масштабные события в эволюции региональной наземной биоты.

Иначе обстоит дело с фауной Selenocara-Syrtosuchus, зарегистрированной лишь в Бузулукской впадине в бассейне р. Самары. Это делает необходимой оценку ее роли и места в общей последовательности биотических изменений на рассматриваемой территории. Истолкование данного сообщества как чисто локальной особенности, специфичной для конца индского века на юго-востоке Восточно-Европейской платформы, трудно совместимо с тем фактом, что следы этого же биотического эпизода присутствуют в нижнем триасе Восточной Гренландии. При этом в обоих случаях связанные с ним остатки амфибий (род Selenocara и лонхоринхиды) относятся к более позднему возрастному интервалу, нежели слои с доминированием Tupilakosaurus (рис. 44). Эти параллели заставляют считать наиболее вероятным, что в триасе северных регионов Европейской России, и, прежде всего в Московской синеклизе (где широко представлена предшествующая раннеиндская фауна с доминированием Tupilakosaurus), имеет место седиментационный пробел, соответствующий комплексу Selenocara-Syrtosuchus.

Однако длительность этого пробела и стратиграфический рубеж, маркирующий смену двух рассматриваемых индских тетраподных сообществ, на сегодня могут быть определены лишь приблизительно. Слои с Anodontophora fassaensis гренландского разреза, содержащие остатки амфибии Selenocara, обычно относят к динеру (Bjerager et al., 2006); однако, по другому мнению, для костеносного горизонта этой пачки, т.е. для базальных слоев с Myalina kochi, не исключался раннеоленекский возраст − на основании уровня появления данной формы двустворок в триасе Сибири (Лозовский, 1992). Этой последней датировке не противоречит также мнение Коцура (Kozur, 1993) о принадлежности подстилающих слов гренландского разреза (с Anodontophora breviformis) к терминальному инду.

В то же время не вполне ясен верхний предел распространения более древней фауны Tupilakosaurus, приуроченной в Московской синеклизе к вохминскому горизонту и

одноименной свите. Соответствие верхней части последней (краснобаковской подсвиты, содержащей основную массу местонахождений тупилакозаврового комплекса) началу зоны отрицательной намагниченности позволяет коррелировать эту часть разреза с переходом к аммонитовой зоне Ophiceras commune в стандартном морском разрезе арктического ареала, т.е. с началом верхнего грисбаха. В пользу этой датировки может говорить также состав палинокомплекса из нижней части краснобаковской подсвиты, хотя не исключается и более молодой его возраст; вместе с тем для верхов подсвиты (где палинологическая характеристика отсутствует) по этим же данным допускается более поздняя датировка вплоть до начала оленека (Ярошенко, Лозовский, 2004).

Еще один путь, предлагавшийся для датировки верхов краснобаковской подсвиты, т.е. верхнего предела существования фауны Tupilakosaurus, - это корреляция имеющегося здесь эпизода положительной намагниченности с подобным же интервалом в верхнегрисбахской аммонитовой зоне Bukkenites strigatus эталонного морского разреза (Новиков, 2015). Однако попытка распространить его на сходный эпизод положительной намагниченности в разрезе сухореченской свиты Бузулукской впадины (содержащей в целом обе индские фауны) привела к неоднозначным выводам (ср. Новиков, 2015; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016, рис. 3).

Еще менее ясные результаты вытекают из попыток использовать для обсуждаемых корреляций фауну индских конхострак, а точнее вид Vertexia tauricornis, образующий массовые скопления в типичном для него возрастном интервале в Восточной Европе и Германском бассейне. Обычно этот вид, как и всех вертексиид, считают характерным для динера (Kozur, 1993; Bachmann, Kozur, 2004). Но это не вполне согласуется с фактом широкого распространения V. tauricornis в верхней (краснобаковской) части вохминского горизонта Московской синеклизы, т.е. в осадках с доминированием Tupilakosaurus, поскольку, исходя из палеомагнитных корреляций, они, по крайней мере, в своей нижней части, должны принадлежать верхнему грисбаху (см. выше) [26]. Все это, по-видимому, указывает на необходимость ревизии стратиграфического распространения вертексиид.

Таким образом, стратиграфический интервал, охарактеризованный в континентальных разрезах фауной Selenocara-Syrtosuchus и выделенный в качестве заплавненского горизонта (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016), не имеет пока других значимых палеонтологических маркеров, кроме состава самой этой группировки и расположения ее аналогов в гренландском разрезе выше верхнего грисбаха. Наиболее раннее вероятное время появления указанной тетраподной ассоциации может на данный момент оцениваться как начало динера.

Наряду с представлением о преобладающем позднеиндском перерыве в северных областях Восточной Европы нельзя также исключить вероятности, что отсутствие здесь находок амфибий типа Selenocara может быть отчасти связано с тафономическими или

---

[26] Данные о совместном нахождении Vertexia tauricornis и капитозаврида Selenocara в одном из местонахождений Бузулукской впадины (см. Новиков, 2011а, 2015) после детальной проверки не подтвердились.

зоогеографическими причинами. Наконец, может играть свою роль и слабая изученность некоторых разрезов. В особенности это относится к ряду толщ из высокоширотных ареалов, в которых установлен спорово-пыльцевой комплекс Pechorosporites disertus, имеющий, скорее всего, динерский возраст (Ильина, 2001). В их числе могут быть, в частности, названы низы глинисто-песчанистой толщи Большесынинской впадины и основание лестаншорской свиты Коротаихинской впадины в Северном Приуралье, а также базальная часть чаркабожской свиты в Печорской синеклизе.

В то же время, вероятность упомянутого противоположного объяснения (связывающего особенности комплекса с его локальной спецификой) может выглядеть более правдоподобной для предполагаемой ранней ступени фауны Benthosuchus, выделенной как группировка B. gusevae. Здесь приходится учитывать, что возрастная самостоятельность этого сообщества может быть пока обоснована лишь особенностями его единственного диагностируемого вида (не имеющего достоверных аналогов за пределами Бузулукской впадины), а также положением последнего в конкретном разрезе (местонахождение Каменный II) между отложениями, охарактеризованными фауной Selenocara-Syrtosuchus, с одной стороны, и группировкой Benthosuchus sushkini – с другой.

Затронутые выше проблемы, в конечном счете, обусловлены одной и той же общей причиной, а именно, своеобразием раннетриасовой тетраподной фауны юго-востока Европейской России в сравнении с известными нам сообществами более северных территорий. Эта особенность выражается, прежде всего, в отчетливо более высоком разнообразии амфибийного компонента данной фауны (особенно для позднего инда-раннего оленека), несмотря на относительно небольшую площадь ее известных захоронений. Этот контраст в проявлении таксономического разнообразия не может быть целиком сведен лишь к седиментационным пробелам в других ареалах. Он позволяет с большим основанием считать, что в начале раннего триаса территория Общего Сырта, в отличие от более северных регионов, принадлежала к области главного очага посткризисной диверсификации восточноевропейской тетраподной фауны (Новиков, 2011а).

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

Особенности пространственного распределения раннетриасовой тетраподной биоты показывают, что ее восстановление после пермского вымирания характеризовалось не только глобальной, но и внутрирегиональной неоднородностью. Это восстановление протекало на фоне общего поднятия и консолидации суши, которые, в свою очередь, характеризовались своеобразием климатических условий. Главной особенностью последних наряду с глобальным потеплением и сглаживанием температурных различий было усиление аридности климата, унаследованной от пермского периода (Граница…, 1998; Очев, 1992а), в результате чего завершилось формирование циркумэкваториального аридного пояса, простиравшегося до тропических широт (Lozovsky, 1993). Одновременно отмечается усиление сезонных и пространственных климатических контрастов, которые проявлялись как в общей зональной дифференциации абиотических условий (с существенным уменьшением аридности в умеренных и высоких широтах), та и очевидно, и в локальных различиях, связанных с расчленением рельефа и усилением контрастов влажности между приподнятыми и низинными участками. Все это привело к фрагментации прежних биотопов, пригодных для обитания наземных позвоночных (Шишкин и др., 2006).

Соответственно тетраподные сообщества этого времени показывают отчетливо выраженную пространственную неоднородность. Первые шаги в их восстановлении после позднепермского вымирания проходили на основе локальных «эволюционных экспериментов», при значительной степени эндемизма возникающих фаун и существенной роли в их составе эфемерных родов и групп с очень короткой геологической историей (Шишкин, Очев, 1993, 1999; Shishkin, Ochev, 1993, 2001). К последней группе относятся также и немногие космополиты этого времени. Они были представлены исключительно водными или амфибиотическими формами (некоторые рода амфибий и дицинодонт Lystrosaurus), в основном успевшими расселиться еще на рубеже перми и триаса, перед завершением формирования циркумэкваториального климатического пояса, послужившим впоследствии (в самом начале триаса) абиотическим барьером (Шишкин и др., 2006).

Благодаря такому ходу событий, ранний триас является первым этапом в геологической истории нашей планеты, для которого стало возможным планетарное биогеографическое районирование суши по наземным позвоночным (Шишкин и др., 2006; Shishkin, Rubidge, Hancox, 1996). Эта дифференциация контрастирует с характером сопутствующих изменений в растительном мире, где, наоборот, отмечается размывание провинциальных границ, существовавших в палеозое (Добрускина, 1982). По общему облику фауны тетрапод для этого времени довольно уверенно выделяются Южногондванская, Австрало-Тасманийская и Еврамерийская области и условно – Североазиатская область (Шишкин и др., 2006).

На фоне этой неоднородности обнаруживается и более дробная дифференциация местных тетраподных сообществ (Шишкин и др., 2006; Shishkin, Ochev, 2001). Возможности ее исследования ограничиваются неполнотой геологической летописи раннего триаса, доступной в отношении отдельных континентов. Основываясь на имеющемся в настоящее время материале, можно говорить о лишь двух регионах, где имеется более или менее достаточный фактический материал для такого анализа. В Лавразии – это восток Еврамерики, охватывающий, прежде всего, Восточную Европу (Восточно-Европейскую платформу и Предуральский прогиб), а в Гондване – это Австрало-Тасманийская область (Шишкин и др., 2006).

Из этих регионов территория Восточной Европы представляет наиболее широкие возможности для анализа пространственной дифференциации тетраподных фаун и представляет собой модельный объект для изучения хода посткризисных событий в истории раннемезозойской наземной биоты. В эволюции раннетриасовых позвоночных здесь прослеживаются до восьми последовательных фаунистических эпизодов (против максимум двух, известных в гондванской области), причем для некоторых из них могут быть выделены местные модификации (Шишкин и др., 2006). При этом следует отметить, что в отличие от других областей, эпизоды восточноевропейской раннетриасовой тетраподной последовательности надежно скоррелированы со стандартной хронологической шкалой (Шишкин, Очев,1985; Новиков, 2015а, б; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016; Shishkin et al., 2000b), что сводит к минимуму ошибку интерпретации возрастных различий отдельных сообществ в качестве биогеографически обусловленных.

Эволюция раннетриасовых тетраподных сообществ на территории Восточной Европы сопровождалась общей локальной дифференциацией, но ее динамика у амфибий имела на этом фоне свои особенности. Местные различия, наблюдаемые в развитии этих сообществ, позволяют выделить здесь три самостоятельных биогеографических региона: 1) северный, включающий центральные и северо-восточные районы Восточно-Европейской платформы (Московская, Мезенская и Печорская синеклизы, Вятско-Камкая впадина Волго-Уральской антеклизы) и Северное Приуралье (Коротаихинская, Большесынинская впадины, гряда Чернышева), 2) южноприуральский, охватывающий Общий Сырт (Бузулукская впадина Волго-Уральской антеклизы) и Южное Приуралье, и 3) прикаспийский, включающий юго-восточный склон Воронежской антеклизы и юго-западный сектор Прикаспийской впадины (рис. 42). Поскольку во всех раннетриасовых тетраподных фаунах региона повсеместно преобладают темноспондильные амфибии, то, соответственно, и наблюдаемые географические различия в их составе представляются, как правило, наиболее достоверными.

Среди причин, обусловивших эту пространственную неоднородность рассматриваемых тетраподных сообществ, наиболее отчетливо проявляются биогеографические особенности, связанные с влиянием региональных биот, существовавших за пределами Восточной Европы, а также их приуроченность к специфическим биотопам (например, существование в прибрежно-морских или

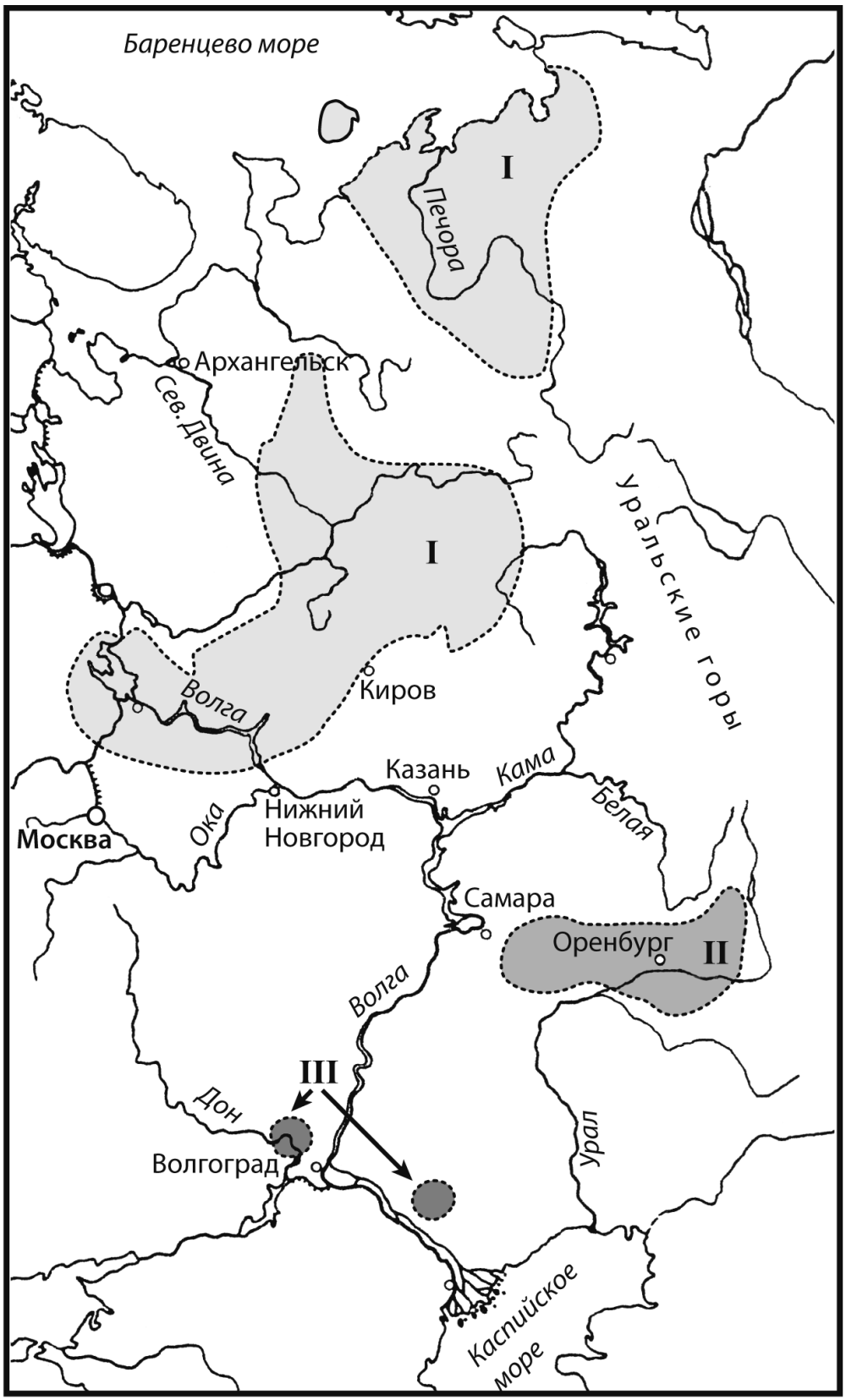


Рис. 42. Зоогеографичесчкое районирование терримтории Восточной Европы по тетраподам в раннем триасе. Обозначения: I – северный регион, II – южноприуральский регион, III – прикаспийский регион.

озерных условиях). 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 Еврамерики, а, с другой, − с расположением его на западном побережье северного залива Тетиса (Новиков и др., 2002; Сенников, Новиков, 2002; Шишкин и др., 2006; Novikov, Sennikov, 2006). 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 (Шишкин, 2002; Шишкин и др., 2006). Роль собственно климатических факторов в этой дифференциации в настоящее время не представляется столь заметной (Шишкин и др., 2006).

Результаты анализа пространственной дифференциации тетраподных фаун Восточной Европы в течение раннего триаса могут быть освещены в рамках трех временных интервалов: индского, раннеоленекского и позднеоленекского, отвечающих наиболее крупным этапам в развитии раннетриасовых тетрапод региона.

Индский этап; ранневетлужское (вохминское и заплавненское) время. Этому этапу соответствует максимум раннетриасовой аридизации, что нашло отражение как в составе, так и в облике восточноевропейских тетраподных сообществ, которые представлены как правило мелкими формами (Очев, 1992а).

Пик засушливых условий, очевидно, приходился на начало индского века, как видно из особенностей обедненного ранневохминских палинокомплексов Cycadopites sp.-Klausipollenites schaubergeri из недубровской пачки и Striatoabieites richteri-Klausipollenites schaubergeri из нижней части асташихинской пачки Московской синеклизы, характеризующихся полным доминированием пыльцы ксерофитных гимноспермовых (Ярошенко, Лозовский, 2004; Ярошенко, 2005; Шишкин и др., 2006). К этому временному интервалу относятся лишь единичные местонахождений тетрапод на территории Московской синеклизы (Кузьмино и, вероятно, Жуков овраг II).

Дальнейший отрезок раннеиндского (вохминского) времени в пределах Восточной Европы характеризуется уже заметным расширением увлажненных низинных биотопов. Соответственно доминирующая роль в палиноассоциациях этого времени в Московской синеклизе переходит к спорам плауновидных (Ильина, 2001; Ярошенко, Лозовский, 2004; Шишкин и др., 2006). Подавляющее большинство вохминских местонахождений позвоночных приурочено к этому стратиграфическому уровню.

Региональные различия в составе относительно бедных тетраподных сообществах этого времени, относящихся к фауне Tupilakosaurus, проявляются еще слабо и отмечены в основном в составе рептилийной составляющей. Как в северном, так и в южноприуральском регионахе здесь резко доминирует представитель аберрантного семейства темноспондилов Tupilakosauridae (Tupilakosaurus), относящегося к числу космополитов индского времени. Еще одну космополитную и специфичную для начала раннего триаса группу амфибий, встреченную в Московской синеклизе и, вероятно, в Бузулукской впадине, составляет семейство Lydekkerinidae. Единственное возможное

различие в амфибийной составляющей вохминского комплекса тетрапод северного и южноприуральского регионов сводится к более широкому распространению реликтовых антракозавров – быстровианид с узкими остеодермами (подсемейство Axitectinae) в пределах Московской синеклизы по сравнению с Бузулукской впадиной. В более северных районах платформы (Мезенская и Печорская синеклизы) и в Приуралье они пока не встречены.

Наиболее существенными прослеживаемыми различиями в составе рептильного компонента местных раннеиндских (вохминских) тетраподных сообществ являются: а) широкое распространение среди парарептилий примитивных проколофонов (Phaanthosaurus и Contritosaurus) в Московской синеклизе, в противовес их большей редкости в южноприуральском регионе и отсутствию находок в Мезенской синеклизе (Ивахненко, 1979); б) присутствие примитивных протерозухид (Vonhuenia и Blomosuchus) и редких находок дицинодонтов-листрозаврид (Lystrosaurus georgi, Lystrosauridae gen. indet.) только в Московской синеклизе (Каландадзе, 1975; Лозовский, 1983; Очев, 1992б; Ивахненко и др., 1997; Ископаемые…, 2008; Сенников, Новиков, 2011).

Заплавненское (позднеиндское) время, отложения которого достоверно установлены только в Бузулукской впадине, характеризуется дальнейшим смягчением аридности климата (Твердохлебов, 2014) и ростом разнообразия тетрапод в соответствующей этому времени фауне Selenocara-Syrtosuchus. В связи с ограниченностью распространения фауны этого возраста на территории Восточной Европы провести анализ ее пространственной дифференциации не представляется возможным. Однако следует отметить присутствие в заплавненском комплексе ряда форм, имеющих южногондванские родственные связи. Это, прежде всего древнейшие капитозавриды – селенокарины (Selenocara и Samarobatrachus). Кроме того, именно к заплавненскому времени относится первое появление трематозавроида Qantas, обнаруживающего наибольшее сходство с плохо известным австралийским Tirraturhinus (Новиков, 2012а).

С другой стороны, две преемственные восточноевропейские тетраподные фауны индского времени по составу амфибий очень близки к более бедным (грисбахской и динерской) ассоциациям темноспондилов из формации Уорди Крик Восточной Гренландии, приуроченным к интервалу местных зон Ophiceras commune – Bukkenites rosenkrantzi и зоне Anodontophora fassaensis соответственно (см. главу 4). Это обстоятельство указывает на наличие фаунистических связей Восточной Европы также и с этим регионом на протяжении всего индского века.

Раннеоленекский этап; поздневетлужское (рыбинское, слудкинское и устьмыльское) время. На начало раннеоленекского времени (рыбинское время) приходится эвстатический максимум (раннеоленекская бореальная трансгрессия), приведший к расширению в Восточной Европе площади озерных бассейнов. Территория центральной и западной частей Московской синеклизы была покрыта обширным мелководным солоноватоводным бассейном, имевшим на западе сообщение с морем (Палеобалтикой) (Верхнепермские…, 1984; Лозовский, 1987, 1992; Строк, Горбаткина, 1976). В слудкинское и усть-мыльское время, отложения которых составляют

регрессивную часть нижнеоленекской циклотемы (Лозовский, 1992), площадь бассейнов осадконакопления постепенно сокращалась с образованием пересыхающих водоемов, наиболее характерных для осевой части Московской синеклизы. В палинокомплексах раннеоленекского времени продолжается доминирование спор влаголюбивой растительности, среди которой плауновидные постепенно начинают уступать место папоротникам (Шишкин и др., 2006).

В тетраподной фауне Восточной Европы на раннеоленекское время приходится интенсивная диверсификация форм, обитавших преимущественно в озерных и прибрежно-озерных биотопах. В первую очередь это относится к автохтонным группам темноспондильных амфибий-бентозухидам и примитивным трематозавридам − тоозухинам и платистегинам. Род Benthosuchus в рыбинское время показывает отчетливые видовые различия между формами, обитавшими в различных биотопах. Так, один из его видов (B. korobkovi), известный в Московской синеклизе, связан с озерными условиями, а другой (B. sushkini), распространенный более широко (Московская и Мезенская синеклизы, Бузулукская впадина и Южное Пиуралье), − с речными.

Тоозухины и платистегины особенно разнообразны на Общем Сырте, где в раннем оленеке они представлены четырьмя родами – Prothoosuchus, Trematotegmen, Thoosuchus и Angusaurus, первые два из которых являются локальными эндемиками, а два других распространены более широко и связаны близким родством. Также своеобразием этой территории является присутствие только здесь двух других групп трематозавроидов – квонтасид и лонхоринхид, перешедших из предыдущего сообщества (фауна Selenocara-Syrtosuchus).

Следует отметить значительное преобладание в ориктоценозах рыбинского времени на территории центральной и западной частей Московской синеклизы (в отличие от других регионов Восточной Европы) остатков Thoosuchus, обусловленное присутствием на этой территории наиболее благоприятных для трематозаврид условий обитания в солоноватоводном озере (Блом, 1972; Строк, Горбаткина, 1976; Миних, 1984; Киселев и др., 2003). Преимущественное распространение остатков трематозаврид в отложениях прибрежно-морского генезиса отмечалось неоднократно (Шишкин, 1964; Новиков, 2010a; Hammer, 1987; Shishkin, Welman, 1994; Schoch, Milner, 2000; Steyer, 2002 и др.).

Отмечается некоторое своеобразие в характере распространения капитозаврид, представленных в раннем оленеке Восточной Европы двумя родами ветлугазаврин – Wetlugasaurus и Vladlenosaurus. Первое появление Wetlugasaurus (на уровне рыбинского горизонта) отмечено в северном регионе (Московская синеклиза), где он представлен видом W. angustifrons; позднее (в слудкинское время) эта форма стала регистрироваться шире − как в более северных (Мезенская и Печорская синеклизы), так и в южных (Бузулукская впадина и Южное Приуралье) регионах.

Концу поздневетлужского времени (устьмыльский интервал), характеризующегося значительным сокращением аллювиальных условий осадконакопления, соответствует распространение наиболее прогрессивного представителя Wetlugasaurus – W. malachovi

на территории Мезенской и Печорской синеклиз, а также, вероятно, в Бузулукской впадине и Московской синеклизе, в то время как в отдельных районах осевой части последней структуры (бассейн р. Лузы, Верхняя Волга) широкое распространение получает эндемичный род Vladlenosaurus (Новиков, 1994; Ивахненко и др., 1997; Морковин, Новиков, 2000; Новиков, 2016б), морфотип которого приобретает внешнее сходство с таковым у бентозухид (Шишкин и др., 2006).

Для устьмыльского времени также отмечается дифференциация амфибийных сообществ внутри самого северного региона, в котором выделяются две области – территория Притиманья (Мезенская и Печорская синеклизы) и Московская синеклиза. В Притиманье на фоне широкого распространения капитозаврид (Wetlugasaurus malachovi) и платистегид (Angusaurus tsylmensis) отмечены ранние яренгииды (Vyborosaurus mirus), отсутствующие в других регионах Восточной Европы. Следует также отметить в целом сильно обедненный систематический состав тетраподных ориктоценозов устьмыльского времени в Московской синеклизе, где доминирующую роль играют остатки капитозаврид (Новиков, 1994; Морковин, Новиков, 2000; Новиков, Сенников, 2010; Новиков, 2016б).

В составе рептильной составляющей тетраподной фауны раннего оленека региональные различия проявляются уже более ярко по сравнению с индским временем. Вместе с появлением прогрессивных проколофонов с дифференцированной зубной системой (семейство Procolophonidae) обнаруживаются и первые различия в составе их региональных сообществ. Наряду с родами, общими для северного и южноприуральского регионов (Tichvinskia и Orenburgia), отмечаются эндемики в Притиманье и Северном Приуралье (Timanophon, Insulophon, Lestanshoria) и на Общем Сырта (Samaria) (Новиков, 1991б; Новиков, Орлов, 1992; Ивахненко и др., 1997). Некоторые местные различия на видовом уровне отмечаются для архозавров, представленных в это время родами Chasmatosuchus и Tsylmosuchus, при этом южноприуральские виды отличаются более крупными размерами, а последний из указанных родов, по-видимому, появляется раньше (рыбинское время) именно на Общем Сырте (Сенников, 1995; Шишкин и др., 2006). Можно также отметить значительно большую частоту встречаемости остатков цильмозуха в Печорской синеклизе. Местные различия в других группах диапсид (например, среди пролацертилий) менее достоверны, т.к. основаны на единичных находках.

Позднеоленекский этап; яренское (федоровское и гамское) время. В позднеоленекское время на территории Восточной Европы сохраняется сезонный семиаридный климат, но тенденция к его смягчению нарастает (Шишкин и др., 2006). Общее снижение аридности в этом регионе документируется как по литологическим особенностям пород, так и составом фауны тетрапод, среди которых роль наземных форм (рептилий) в суммарном таксономическом разнообразии резко возрастает по сравнению с водными амфибиями – при существенном росте индивидуальных размеров среди наиболее крупных представителей в обеих группах (Очев, 1992а). Вместе с тем, абсолютное преобладание остатков амфибий в общей массе находок – вместе с крайней редкостью зверообразных рептилий и отсутствием типично растительноядных форм в этих сообществах – показывает, что набор биотопов, наиболее пригодных для

существования тетрапод, оставался примерно тем же, что и в предшествующие этапы раннего триаса. Основная масса форм продолжала обитать в ареалах, связанных с низинными водоемами. Соответственно, в составе растительных микрофоссилий продолжают преобладать споры прибрежных гигрофильных форм, среди которых главная роль принадлежит папоротникам. Для позднеоленекского времени также отмечаются признаки дифференциации и самих растительных сообществ (Шишкин и др., 2006).

В сравнении с предыдущими возрастными интервалами возможности анализа региональных различий тетраподных сообществ в целом, и амфибийных, в частности, для яренского времени дополнительно расширяются, благодаря новым данным по составу фауны южных окраин Восточно-Европейской платформы (юго-восточный склон Воронежской синеклизы (бассейн р. Дон) и Прикаспий (г. Большое Богдо)) (Рыков, Очев, 1966; Новиков и др., 2001, 2002; Сенников, Новиков, 2002; Новиков, 2007, 2010б; Novikov, Sennikov, 2004, 2006). В целом рассматриваемый фаунистический этап включает две фазы (группировки Inflectosaurus и Trematosaurus), отвечающие федоровскому и гамскому горизонтам. Хотя границы вертикального распространения таксонов, характерных для этих группировок, как и точное стратиграфическое положение некоторых местонахождений, не всегда определяются с уверенностью, все же ряд главных особенностей пространственной дифференциации позднеоленекских сообществ представляется достаточно очевидным.

Доминирующие группы позднеоленекских амфибий повсеместно показывают уменьшение систематического разнообразия. Капитозавриды и представители эндемичных «лавразийских брахиопид» (роды Parotosuchus и Batrachosuchoides соответственно) в разных биогеографических регионах обнаруживают лишь видовые различия. При этом для Parotosuchus, показывающего смену двух последовательных морфотипов в федоровском и гамском горизонтах соответственно (формы “helgolandiae-типа” и “nasutus-типа”), отмечается видовое разнообразие в пределах каждого из этих возрастных интервалов. Среди форм “helgolandiae-типа”, характеризующихся утолщенными и медиально изогнутыми “рогами” таблитчатых костей, южноприуральскому P. orientalis соответствует P. sp. из стратотипа федоровской свиты в Московской синеклизе и богдинской свиты Прикаспийской впадины. Более заметным видовым разнообразием характеризуются формы “nasutus-типа” с уплощенными и прямыми “рогами”. К ним относятся донской P. panteleevi, южноприуральский P. orenburgensis и северный P. komiensis (Конжукова, 1965; Очев, 1966; Новиков, 1986).

Пространственная дифференциация трематозаврид пока что с уверенностью не прослежена. Из аналогов федоровского горизонта (богдинская свита) в Прикаспии известен трематозаврид Inflectosaurus (I. amplus), присутствующий также и в одновозрастных отложениях (федоровская свита) Московской синеклизы (I. sp.) в бассейне р. Вятка (Новиков, 2007). В гамское время трематозавриды представлены более специализированным центральноевропейским родом Trematosaurus, который известен по многочисленным находкам (T. galae) в липовской свите Воронежской

антеклизы (бассейн р. Дон) и единичным (T. sp.) в гамской свите Мезенской синеклизы (Новиков, 2010б) и в верхах петропавловской свиты Южного Приуралья. Широкое распространение трематозаврид в липовской свите несомненно связано с образованием последней на морском побережье (см. ниже). Однако для другой трематозавроидной линии – яренгиид (выводимой от более древних бентозухид) на сегодня установлено достоверное присутствие лишь в северном регионе.

В отношении других групп амфибий наиболее значимым в биогеографическом отношении является присутствие в южноприуральском и прикаспийском регионах гондванского семейства Rhytidosteidae, представленного южноафриканским родом Rhytidosteus в первом из указанных регионов (Шишкин, 1994) и неопределимыми до рода остатками в прикаспийском (Новиков, 2010б; Сенников, Новиков, 2012). Хотя находки ритидостеид достаточно редки, обнаружение их в континентальных осадках именно в южноприуральском регионе показательно, так как согласуется с другими данными о раннетриасовых фаунистических связях последнего с гондванскими областями (см. выше). Среди других редких элементов позднеоленекской амфибийной фауны следует отметить присутствие в северном регионе (федоровском горизонт Московской синеклизы, бассейн р. Лузы) представителя трематозавроидов-лонхоринхид, близкого к приблизительно одновозрастному Cosgriffius из Северной Америки (Шишкин и др., 2006; Новиков, 2013; Shishkin, 2000), и появление ранних плагиозаврид (эндемичный род Melanopelta) – группы, имеющей, вероятно, гондванское происхождение, известных также в южноприуральском регионе.

Как и амфибии, рептилии позднеоленекского времени, существенно увеличившие свое систематическое разнообразие (Очев, 1992а), достигают максимума региональной дифференциации за всю раннетриасовую историю. Отчасти эти различия видны в составе проколофонов. В раннеяренское (федоровское время) они представлены в северном и южноприуральском регионах различными родами − Tichvinskia (T. vjatkensis) и Burtensia (B. burtensis) соответственно. Однако в гамское время вероятные потомки обоих этих родов – Macrophon и Kapes соответственно (Шишкин и др., 1995) − встречены совместно только в пределах северного региона, тогда как в прикаспийском (бассейн р. Дон), наряду с распространенным во всех биогеографических регионах родом Kapes, в качестве реликта сохраняется Orenburgia (O. enigmatica) (ср. Чудинов, Вьюшков, 1956; Ивахненко и др., 1997; Новиков и др., 2002).

Пространственная неоднородность состава рептилий наиболее отчетливо проявляется в отношении диапсид, поскольку в трех сравниваемых регионах – северном, южноприуральском и прикаспийском − среди них для позднеоленекского времени достоверно не обнаруживается общих родов (Шишкин и др., 2006). Так, в составе пролацертилий специфическим для южноприуральского региона (Общий Сырт) является присутствие гигантского рода Vritramimosaurus, близкого к среднетриасовому Malutinisuchus из того же региона (Сенников, 2005; Шишкин и др., 2006). В то же время, из прикаспийского региона (бассейн р. Дон) описана новая пролацертилия – танистрофеид Augustaburiania, сходная с Protanystropheus antiquus из Центральной и Западной Европы

(Сенников, 2011). В составе архозавров протерозухиды (Gamosaurus) известны только на севере (Мезенская синеклиза). Рауизухиды здесь представлены перешедшем из раннего оленека родом Tsylmosuchus (федоровское время) и сменяющим его в гамское время Vytschegdosuchus, тогда как на Общем Сырте их замещает Jaikosuchus, а в прикаспийском регионе (в бассейне р. Дон) – Scythosuchus, которому сопутствует эндемичный мелкий вид Tsylmosuchus (Шишкин и др., 2006). В Южном Приуралье фауна архозавров обнаруживает дополнительное свидетельство связей с гондванской биотой в виде присутствия здесь ранних эритрозухид (Garjainia).

В целом наибольшее своеобразие рептильного компонента восточноевропейской позднеоленекской фауны обнаруживается в пределах прикаспийского региона (бассейн р. Дон). Исключительно здесь встречены такие группы рептилий, как трилофозавры (Coelodontognathus, Doniceps, Vitalia), ктенозаврисциды (Bystrowisuchus) и древнейший представитель дицинодонтов-каннемейерид (Putillosaurus), известный по очень редким остаткам (Новиков и др., 2002; Сурков, 2005; Сенников, 2011, 2012). Палеогеографические особенности этого региона , располагавшегося на западном побережье северного залива Тетиса (Сенников, Новиков, 2002; Novikov, Sennikov, 2004, 2006), объясняют присутствие в нем ряда морских форм. Среди рыб это, в первую очередь, кистеперые-целаканты (? Halophagus: Новиков и др., 2009), а среди рептилий – ихтиоптеригии (?) (Очев, 1976) и древнейшая эозавроптеригия – циматозаврид Tanaisosaurus (Сенников, 2001). Состав местной фауны отчетливо указывает на ее связи с центральноевропейскими и более западными евроамериканскими тетраподными сообществами, что следует из присутствия в ней темноспондила Trematosaurus, трилофозавров, представителей циматозаврид, танистрофеид и ктенозаврисцид, а также доминирования здесь ранних архозавров-рауизухид (Сенников, Новиков, 2002; Шишкин и др., 2006; Novikov, Sennikov, 2006).

Таким образом, на протяжении всего раннего триаса территория Восточной Европы обнаруживает биогеографическую дифференциацию по фауне наземных позвоночных (в том числе амфибий). Эта неоднородность складывалась на фоне относительно сходных условий сезонного семиаридного климата, с преимущественной концентрацией наземной тетраподной биоты в биотопах, связанных с низинными водоемами. Максимум пространственной дифференциации в систематическом составе раннетриасовых наземных позвоночных Восточной Европы и для амфибий, и для рептилий приходится на конец раннего триаса (позднеоленекское время).

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

Триасовые отложения в Восточной Европе известны в пределах двух структурно-тектонических единицах – на Восточно-Европейской платформе и в Предуральском краевом прогибе. В свою очередь каждая из них подразделяется на несколько тектонических структур второго порядка, нижний триас в которых развит в той или иной степени и представлен в основном континентальными фациями. На территории Восточно-Европейской платформы раннетриасовые отложения, охарактеризованные остатками тетрапод, известны из следующих регионов: Московская, Мезенская и Печорская синеклизы, Волго-Уральская и Воронежская (юго-восточный склон) антеклизы, Прикаспийская впадина (юго-западная часть) и Припятский прогиб. В пределах Предуральского прогиба остатки раннетриасовых тетрапод встречены как в Северной, так и в Южной его частях (рис. 43).

Решением Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы для Московской, Мезенской синеклиз и Волго-Уральской антеклизы Восточно-Европейской платформы была принята унифицированная стратиграфическая схема (Решение…, 1982). В основу унификации была положена биостратиграфическая схема по тетраподам М.А. Шишкина и В.Г. Очева (1967), а также палеомагнитная схема Э.А. Молостовского (1983). Согласно этому решению в нижнем триасе этих регионов было выделено четыре горизонта (снизу вверх): вохминский, рыбинский, слудкинский и яренский, нижние три из них были объединены в ветлужский надгоризонт. Позднее в качестве дополнительного критерия для унификации нижнетриасовых схем стали успешно использоваться данные по ихтиофауне (Миних, 1977; Миних, Миних, 2006; Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016).

Дальнейшие исследования раннетриасовой фауны позвоночных Восточной Европы позволили не только внести уточнения в принятую совещанием унифицированную стратиграфическую схему нижнего триаса для указанных регионов платформы, но и распространить ее на прилегающие территории. Сначала диссертант с соавторами на основе новых данных по раннетриасовым тетраподам и рыбам Московской, Мезенской, а также Печорской синеклиз выделили новый, устьмыльский горизонт, занимающий наиболее высокое стратиграфическое положение в составе ветлужского надгоризонта (Новиков и др., 1990; Лозовский и др., 1992; Бюллетень…, 1993). Позднее решением Региональной межведомственной стратиграфической комиссии (РМСК) по центру и югу платформы по предложению М.Г. Миниха яренский горизонт был переведен в ранг надгоризонта и разделен на два горизонта – федоровский (нижний) и гамский (Бюллетень…, 1993). Таким образом, в составе нижнего триаса Московской, Мезенской синеклиз и Волго-Уральской антеклизы выделялось уже шесть последовательных горизонтов (вохминский, рыбинский, слудкинский, усть-мыльский, федоровский и гамский), объединяемых в два надгоризонта – ветлужский и яренский. В дальнейшем

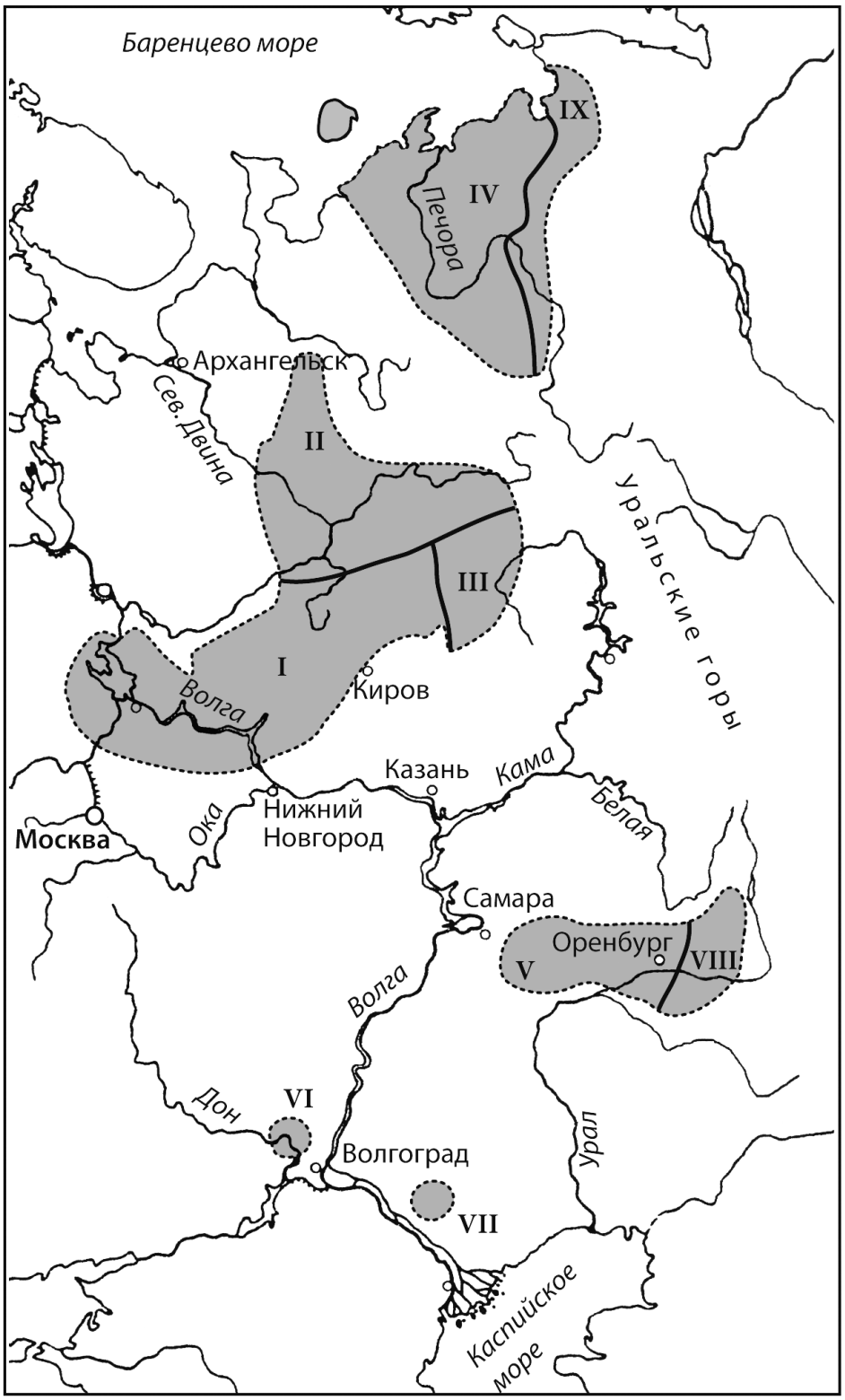


Рис. 43. Области развития костеносных раннетриасовых отложений на территории Европейской России. Обозначения: I – Московская синеклиза, II – Мезенская синеклиза, III – Вятско-Камская впадина Волго-Уральской антеклизы, IV – Печорская синеклиза, V – Бузулукская впадина Волго-Уральской антеклизы, VI – юго-восточный склон Воронежской антеклизы, VII – Прикаспийская впадина, VIII – южная часть Предуральского прогиба, IX – северная часть Предуральского прогиба.

эти же два стратона стали выделять в нижнем триасе Южного Приуралья (Шишкин и др., 1995) и Прикаспийского региона (Бюллетень…, 2001).

В 2000 г. В.Г. Очев и М.А. Шишкин, проанализировав масштабы и характер изменений сообществ тетрапод на рубежах биостратиграфических подразделений нижнего триаса, предложили выделить в его составе лишь три горизонта – вохминский, ветлужский (или вахневский) [27] и яренский, тогда как всем остальным подразделениям (рыбинскому, слудкинскому, усть-мыльскому, федоровскому и гамскому) был придан ранг подгоризонтов (Очев, Шишкин, 2000). Однако эта схема в дальнейшем не получила поддержки.

В 2011 г. была опубликована Уточненная субрегиональная стратиграфическая схема триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (Польско-Литовская, Московская и Мезенская синеклизы, Вятско-Камская впадина), разработанная коллективом авторов под руководством В.Р. Лозовского (Лозовский и др., 2011). В этой схеме закреплено расчленение нижнего триаса (прежде всего по наземным позвоночным) на шесть вышеуказанных горизонтов, впервые были выделены провинциальные зоны (лоны) и подлоны по ихтиофауне и остракодам, проведена корреляция установленных региональных и местных подразделений с ярусами и подъярусами Общей стратиграфической шкалы, а также детализирована палеомагнитная шкала. Принятую для этой территории региональную шкалу нижнего триаса было предложено рассматривать как унифицированную для всей Восточно-Европейской платформы, что и было сделано недавно при разработке и утверждении актуализированной стратиграфической схеме триасовых отложений Прикаспийского региона, включающего территорию Бузулукской впадины Волго-Уральской антеклизы, Хоперской и Приволжской моноклиналей Воронежской антеклизы, Преддонецкого прогиба и Прикаспийской впадины (Кухтинов и др., 2016). Уже после принятия триасовой схемы Прикаспийского региона автором совместно с В.П. Твердохлебовым и В.Р. Лозовским на основе верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины был выделен еще один раннетриасовый горизонт (заплавненский), промежуточный между вохминским и рыбинским (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

В других регионах Восточной Европы, в которых также встречены остатки раннетриасовых амфибий (Печорская синеклиза и Припятский прогиб Восточно-Европейской платформы, Северное Приуралье), стратиграфические схемы нижнего триаса рассматриваются в качестве корреляционных.

6.1. Московская, Мезенская синеклизы, Волго-Уральская и Воронежская антеклизы, Прикаспийская впадина Восточно-Европейской платформы и Южное Приуралье

В составе нижнего триаса этих структур в зависимости от полноты разреза выделяются или оба надгоризонта – ветлужский и яренский (Московская, Мезенская

---

[27] Расчленение ветлужских отложений на два горизонта (вохминский и вахневский) было впервые предложено В. Р. Лозовским (1967).

синеклизы, Волго-Уральская антеклиза, Прикаспийская впадина Восточно-Европейской платформы и Южное Приуралье) или только один − яренский (юго-восточный склон Воронежской антеклизы).

Ветлужский надгоризонт

В Московской, Мезенской синеклизах, Волго-Уральской антеклизе и в Прикаспийской впадине Восточно-Европейской платформы, а также в Южном Приуралье надгоризонт включает отложения, охарактеризованные прежде всего тетраподными фаунами Tupilakosaurus, Selenocara-Syrtosuchus, Benthosuchus и Wetlugasaurus [28]. По ихтиофауне в пределах этих структур он соответствует провинциальной зоне Gnathorhiza lozovskii – Hybodus spasskiensis. В качестве дополнительных характеристик ветлужского надгоризонта выступают данные палеомагнитного и палинологического анализов, а также комплексы остракод и филлопод. Надгоризонт по фауне наземных позвоночных подразделяется на пять горизонтов (снизу вверх): вохминский, заплавненский, рыбинский, слудкинский и устьмыльский, последний из которых также прослеживается в Печорской синеклизе (Новиков и др., 1990; Новиков, 1994), а заплавненский уверенно выделяется только в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы (ср. Лозовский и др., 2011; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016; Кухтинов и др., 2016). Следует также отметить, что в Прикаспийской впадине выделение рыбинского, слудкинского и устьмыльского горизонтов затруднено (Кухтинов др., 2016).

Вохминский горизонт

Впервые выделен В.Р. Лозовским (1967) и включает отложения, охарактеризованные тетраподной фауной Tupilakosaurus и ихтиокомплексом подзоны Blomolepis vetlugensis (ср. Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Горизонт представлен большей частью одноименной свиты в Московской синеклизе и Вятско-Камской впадине Волго-Уральской антеклизы, нижнесухореченской подсвитой в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы, нижней подсвитой красноборской свиты в Мезенской синеклизе и низами копанской свитой Южного Приуралья, а в юго-западной части Прикаспийской впадины – бугринской свитой (ср. Шишкин и др., 1995; Лозовский и др., 2011; Новиков, Сенников, 2014б; Сенников, Новиков, 2014; Твердохлебов, 2014; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016; Кухтинов и др., 2016). В палеомагнитном отношении он характеризуется ортозонами R_0T_1 и N_1T_1 и нижней частью ортозоны R_1T_1. Стратотип горизонта совпадает со стратотипом одноименной свиты и располагается в бассейне р. Вохмы у с. Спасское (Решение…, 1982).

Вохминская свита залегает с размывом на татарских отложениях верхней перми. Согласно Уточненной субрегиональной стратиграфической схемы триасовых отложений

---

[28] Фауны Benthosuchus и Wetlugasaurus соответствуют бентозуховой и ветлугазавровой группировкам схемы М.А. Шишкина и В.Г. Очева (1985), а фауна Selenocara-Syrtosuchus выделена нами (Новиков, 2016а; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016) из состава тупилакозавровой группировки этой же схемы (более подробно см. главу 4).

запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы наиболее полный разрез свиты расположен в Восточной части Московской синеклизы, где она была разделена на пять пачек (снизу вверх): недубровскую [29], асташихинскую, рябинскую, сарафанихскую и анисимовскую, причем первые три пачки включались в нижнюю подсвиту, а последние две – в верхнюю, краснобаковскую подсвиту (Лозовский и др., 2011). Следует отметить, что объем свиты таким образом был несколько увеличен по сравнению с принятым на Межведомственном стратиграфическом совещании 1979 г. (Решение…, 1982) за счет наращивания снизу первой из указанных пачек.

Уже после принятия данной схемы появились новые данные, позволившие уточнить возраст и характеристики вохминской свиты, а также установить в Московской синеклизе уровень, соответствующий принятой Международной стратиграфической комиссией (далее – МСК) нижней границы триаса по появлению конодонта Hindeodus parvus[30].

Изучение изотопного состава углерода $\delta^{13}C$ в пограничном интервале перми и триаса Московской синеклизы (Арефьев и др., 2015) показали возможность сопоставления континентальных отложений данного района с морским эталонным разрезом Мейшань в Южном Китае, где утвержденная Международной стратиграфической комиссией граница перми и триаса проведена в основании прослоя 27c (Yin et al., 2001). Полученные данные позволили говорить о пермском возрасте недубровской и асташихинской пачек[31] и о положении нижней границы триаса Международной стратиграфической шкалы (далее – МСШ) близко к пограничному интервалу между асташихинской и рябинской Общей стратиграфической шкалы (далее – ОСШ) России. На этом же уровне границу перми и триаса предлагается и другими исследователями (Лозовский, 2010; Голубев, Сенников, 2014; Голубев, 2017).

Таким образом, согласно ОСШ, граница перми и триаса в Московской синеклизе проводится в подошве недубровской пачки, где отмечено первое появление Tupilakosaurus и присутствие остракод провинциальной зоны Darwinula mera-Gerdalia variabilis (Лозовский и др., 2011). Однако по МСШ эта граница проходит несколько выше, внутри

---

[29] Триасовый возраст недубровской пачки до сих пор является предметом дискуссии и в последние годы неоднократно пересматривался (см. Лозовский и др., 2014, 2016, 2017).

[30] По мнению многих исследователей положение этой границы было выбрано не совсем удачно и является несколько завышенным, располагаясь в пределах интервала распространения Otoceras concavum, ранее целиком относимого к триасу (см. Караулов, Лозовский, 2002; Олейников, Гаврилова, 2008; Захаров и др., 2014; Lucas, 2013).

[31] При этом наиболее отчетливый негативный экскурс δ13C, выявленный по педогенным и аллювиальным карбонатам в переходной области от недубровских к асташихинским слоям, соответствует негативному экскурсу в пепловом слое 25 стратотипического разреза и позволяет сопоставить его с недубровской пачкой (Лозовский и др., 2016).

вохминской свиты – между асташихинской и рябинской пачками. Аналогичная ситуация с несоответствием принятой МСК пермо-триасовой границы в морских разрезах таковой в континентальных отложениях отмечена в Германском бассейне и других регионах развития континентального триаса (Лозовский и др., 2016). Для решения этой проблемы В.Р. Лозовским с соавторами (Лозовский и др., 2016) было высказано мнение в пользу более низкого, чем принято в настоящее время МСК, положения границы перми и триаса в основании слоя 26 Мейшанского разреза. При этом отмеченный здесь значительный С-изотопный минимум может служить хорошим маркером для ее установления в других регионах (в том числе Восточной Европе). Во избежание существования двух различных границ триаса в ОСШ России и МСШ этот же коллектив авторов также предложил использовать опыт создания Региональной стратиграфической схемы Германии на литостратиграфической основе, где нижняя граница триаса проводится по подошве формации Calvörde, т.е. ниже, чем подошва триаса в МСШ (Лозовский и др., 2016).

Что же касается уточнения датировки вохминской свиты, ранее (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011) целиком сопоставлявшейся с индским ярусом, то по результатам проведенного автором анализа всех имеющихся палеонтологических данных (темноспондильные амфибии, филлоподы, споры и пыльца) она в большей своей части, охарактеризованной фауной Tupilakosaurus, имеет скорее всего грисбахский (раннеиндский) возраст (Новиков, 2015а, б; Лозовский, Новиков, 2016). При этом верхи анисимовской пачки, слабо охарактеризованные пока остатками позвоночных и имеющие прямую остаточную намагниченность (Лозовский и др., 2014, 2015), нами условно сопоставляются с низами верхнего инда (динера) (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Нижняя подсвита вохминской свиты в настоящее время понимается в объеме трех пачек – недубровской, асташихинской и рябинской.

Недубровская пачка известна только в бассейне р. Юг и представлена в нижней части конгломератами и серовато-коричневыми, косослоистыми песками, которые перекрываются толщей коричневато-бурых и буровато-красных глин с прослоем зеленовато-серого, горизонтально-слоистого песчаника. Пачка охарактеризована остатками тетрапод (Tupilakosaurus sp., Vonhuenia (?) sp.), рыб (Blomolepis (?) sp., Saurichthys sp.), остракодами, немногочисленными конхостраками, комплексом макрофлоры, мегаспорами, характерным спорово-пыльцевым комплексом, а также насекомыми (Лозовский и др., 2001; Ярошенко, Лозовский, 2004; Миних, Миних, 2006; Сенников, Голубев, 2014; Лозовский и др., 2017) и имеет общую мощность около 14 м. Палеомагнитная характеристика пачки позволила выделить не известную ранее (Решение…, 1982; Молостовский, 1983) в триасе Восточно-Европейской платформы новую ортозону R_0T_1 (Лозовский и др., 2001, 2011).

Асташихинская пачка впервые выделена в ранге слоев в бассейне р. Ветлуги у д. Асташиха (Лозовский, 1983), где она сложена буровато-коричневыми глинами с тонкими прослоями голубовато-серых алевролитов и базальными зеленовато-серыми песками с прослоями песчаников и конгломератов. Мощность пачки, известной только в бассейнах

рек Ветлуги и Унжи, составляет до 30 м (Лозовский и др., 2015). Из стратотипического разреза пачки происходят находки дицинодонтов (Lystrosaurus georgii). Одновозрастные аналоги пачки в других районов Московской синеклизы содержат остатки Tupilakosaurus sp. (бассейны рек Юга и Клязьмы), Axitectum vjushkovi (бассейн р. Клязьма), Contritosaurus sp. (бассейн р. Клязьмы) и неопределимых до рода дицинодонтов-листрозаврид (Ивановское Поволжье) (Сенников, Новиков, 2011; Сенников, Голубев, 2012, 2014). Пачка также охарактеризована остракодами, конхостраками, и двумя палинокомплексами, а в палеомагнитном отношении относится к нижней части ортозоны N_1T_1, осложненной одной маломощной (1,5 – 2,5 м) субзоной обратной полярности $r_1N_1T_1$ (Ярошенко, Лозовский, 2004; ср. Лозовский и др., 2011, 2015; Голубев и др., 2016).

Рябинская пачка первоначально установлена в ранге горизонта Г.И. Бломом (1960) в бассейне р. Вятки у с. Ряби и прослежена в бассейне р. Ветлуги. Пачка состоит из красно-коричневых, местами сероцветных глин с прослоями алевролитов, песков и конгломератов общей мощностью до 40 м (Лозовский и др., 2011, 2015). Пачка охарактеризована остатками тетрапод (Tupilakosaurus sp., Phaanthosaurus sp., Contritosaurus sp., ближе не определимые листрозавриды), рыб, остракод, конхострак и спорово-пыльцевым комплексом (Ярошенко, Лозовский, 2004; Лозовский и др., 2011).В палеомагнитном отношении пачка отвечает верхам ортозоны N_1T_1.

Верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты впервые установлена в ранге горизонта Г.И. Бломом (1960) в бассейне р. Ветлуги у с. Красные Баки и прослеживается на всей территории Московской синеклизы. Подсвита состоит из двух пачек − сарафанихской и анисимовской, впервые предложенных В.Р. Лозовским (Лозовский и др., 2001), и характеризуется остаточной намагниченностью обратной полярности (нижняя часть ортозоны N_1T_1).

Сарафанихская пачка сложена красновато-коричневыми глинами с голубовато-серыми прожилками, линзами полимиктовых песков и песчаников и конгломератами в основании. Мощность пачки до 35 м (Лозовский и др., 2011). Из пачки известны находки тетрапод (Tupilakosaurus wetlugensis, T. sp., Luzocephalus blomi, Axitectum vjushkovi, Contritosaurus simus, C. convector), остракод и конхострак, а также характерный спорово-пыльцевой комплекс (Ярошенко, Лозовский, 2004; ср. Лозовский и др., 2011).

Анисимовская пачка в большей своей части (см. выше) представлена красно-коричневыми, местами голубовато-серыми глинами с прослоями (преимущественно в основании) полимиктовых косослоистых песков, алевролитов и конгломератов общей мощностью до 35 м (Лозовский и др., 2011, 2015). Стратотип пачки описан Г.И. Бломом (1972, с. 80) в овраге в 0,28 км ниже устья р. Лапшанги. В пачке встречен довольно разнообразный комплекс тетрапод, включающий Tupilakosaurus wetlugensis, Axitectum vjushkovi, Phaanthosaurus ignatjevi, Contritosaurus simus, Blomosaurus ivachnenkoi, Microcnemus sp., Blomosuchus georgii, Vonhuenia friedrichi и неопределимых до рода листрозаврид, а также остатки рыб, остракод и конхострак (Лозовский и др., 2011).

Красноборская свита, развитая в Яренском прогибе Мезенской синеклизы и впервые выделенная М.Г. Минихом (1984б), разделяется на две подсвиты – нижнюю и

верхнюю (Лозовский и др., 2011). Стратотип свиты располагается на правом берегу р. Большая Северная Двина на участке от г. Красноборска до пристани Пермогорье.

Нижняя подсвита красноборской свиты, содержащей характерные элементы фауны Tupilakosaurus (T. sp.), а также рыб, представлена пестроцветными песками с гравелитами в основании мощностью до 30 м и имеет обратную остаточную намагниченность (Лозовский и др., 2011).

Сухореченская свита утверждена совсем недавно (Кухтинов и др, 2017) по предложению В.П. Твердохлебовым (2002) для территории Бузулукской впадины Волго-Уральской антеклизы вместо ранее выделявшейся здесь и в Южном Приуралье копанской свиты (см. Решение…, 1982). Стратотип расположен на правобережье р. Самары, напротив г. Бузулука (Оренбургская область). В.П. Твердохлебовым (2014) в составе свиты выделяется две подсвиты – нижнесухореченская и верхнесухореченская, из которых только первая относится к вохминскому горизонту (Новиков, 2015а, б; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Нижнесухореченская подсвита сложена толщей пролювиальных отложений (переслаивание глин, алевролитов и глинистых песчаников), местами содержащих в верхней части пачку эоловых песков. Мощность подсвиты от 25 до 150 м (Твердохлебов, 2014). Известный отсюда комплекс тетрапод включает Tupilakosaurus sp., Axitectum vjushkovi, Microcnemus sp., Phaanthosaurus sp.[32], Proterosuchidae gen. indet. и Eosuchia fam. indet. Подсвита также охарактеризована остракодами и конхостраками (Твердохлебов, 2014).

Бугринская свита предложена Е.В. Мовшовичем (Решение…, 1982). Стратотип – разрез скв.2 Бугринская (инт. 2720-3000 м). Свита залегает с угловым несогласием на пермских отложениях и сложена преимущественно красноцветными переслаивающимися песчаниками, алевролитами и глинами остатками харофитов и остракод. Мощность свиты − 300-600 м (Решение…, 1982; Кухтинов и др., 2016).

Копанская свита выделена В.П. Твердохлебовым (1970а) первоначально в качестве горизонта. Стратотипом является разрез в 5 км к востоку от с. Копанское, в овраге Блюменталь и в верховьях оврага Кон-Су (Оренбургская область). С уверенностью к вохминскому горизонту может быть отнесена только нижняя часть свиты (толща красновато-бурых песчаников и конгломератов с прослоями красных глин и алевритов общей мощностью до 150 м), содержащая остатки Tupilakosaurus sp., Microcnemus (?) sp., Blomosuchus (?) sp. и обнажающаяся в бассейне р. Сакмары и в междуречье Урала и Сакмары (Шишкин и др., 1995; Новиков, Сенников, 2014б; Сенников, Новиков, 2014).

Присутствие в вохминском горизонте темноспондилов Tupilakosaurus и Luzocephalus, известных также из раннеиндских прибрежно-морских отложений Восточной Гренландии (рис. 37, 44), позволяет сопоставить его с нижнеиндским подъярусом, что подтверждается палинологическими данными и не противоречит данным по другим группам и палеомагнитного анализа (Ярошенко, Лозовский, 2004;

---

[32] Место хранения этого материала (Блом, 1968, с. 352) в настоящее время не известно.

Рис. 44. Корреляция базального триаса Восточной Гренландии, Арктической Канады и Восточно-Европейской платформы (Бузулукская впадина и Московская синеклиза) и распространение ведущих родов амфибий. Обозначения: Tu – Tupilakosaurus, L – Luzocephalus, Se – Selenocara, St – Stoschiosaurus, п/м – палеомагнитная зона (Новиков, 2015а).

Новиков 2015а,б; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Заплавненский горизонт

Выделен недавно автором совместно с В.П. Твердохлебовым и В.Р. Лозовским (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016) со стратотипом в овраге Сосновом у с. Заплавное Борского района Самарской области (рис. 45), детально описанном Г.И. Бломом (1974). Горизонт характеризуется тетраподной фауной Selenocara-Syrtosuchus, ведущие элементы которой пока известны только из верхнесухореченской подсвиты Бузулукской впадины. Дополнительной его характеристикой является отрицательная остаточная намагниченность значительной части слагающих его пород, относящихся к нижней части ортозоны R_1T_1, осложненной в низах горизонта маломощным (4,9 – 7,0 м) интервалом прямой намагниченности (субзона $n_1R_1T_1$). В пределах Московской синеклизы к горизонту условно отнесены верхи анисимовской пачки вохминской свиты в бассейнах рек Юга и Ветлуги, имеющие прямую остаточную намагниченность указывающую на возможную принадлежность этой части разреза к субзоне $n_1R_1T_1$ (Новиков и др., 2016), и пока слабо охарактеризованные остатками позвоночных (Лозовский и др., 2014, 2015). Возрастными аналогами горизонта в более северных регионах, вероятно, являются отложения, охарактеризованные спорово-пыльцевым комплексом Pechorosporites disertus, имеющим скорее всего динерский (позднеиндский) возраст (Ильина, 2001): нижняя подсвита чаркабожской свиты в Печорской синеклизе, низы глинисто-песчанистой толщи и нижней подсвиты лестаншорской свиты в Большесынинской и Коротаихинской впадинах Северного Приуралья соответственно (Ильина, 2001).

Сухореченская свита. *Верхнесухореченская подсвита* сложена толщей красноцветных и сероцветных песков и песчаников с линзами и прослоями глин и серых конгломератов общей мощностью до 50 м, содержащей богатый комплекс позвоночных (Selenocara rossica, Syrtosuchus samarensis, S. morkovini, Samarabatrachus bjerringi, Stoschiosaurus (?) sp., Tupilakosaurus sp. (единичны), Qantas sp., Prothoosuchus sp., Lonchorhynchidae gen. indet. и Cosgriffiinae gen. indet., не определимые до рода реликтовые антракозавры-быстровианиды, Contritosaurus sp. и акула Hybodus spasskiensis) и остатки конхострак (Новиков, 2015а, б, 2016а; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Вохминская свита. Верхняя часть *анисимовской пачки* представлена в бассейне р. Юг толщей коричневых глин с прослоями конгломератов, содержащих редкие остатки Tupilakosaurus sp. и Phaanthosaurus sp.[33], мощностью до 7,5 м (Лозовский и др., 2014), а в бассейне р. Ветлуги – серовато-зелеными песчаниками (Блом, 1968; Лозовский и др., 2015).

Позднеиндский возраст заплавненского горизонта обосновывается присутствием схожего с фауной Selenocara-Syrtosuchus комплекса тетрапод в миалиновых слоях (нижняя часть зоны Anodontophora fassaensis) формации Уорди Крик Восточной Гренландии (рис. 44), сопоставляющихся с верхнеиндским подъярусом (Новиков, 2015а,б, 2016а; Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

---

[33] Место хранения этих материалов в настоящее время не известно.

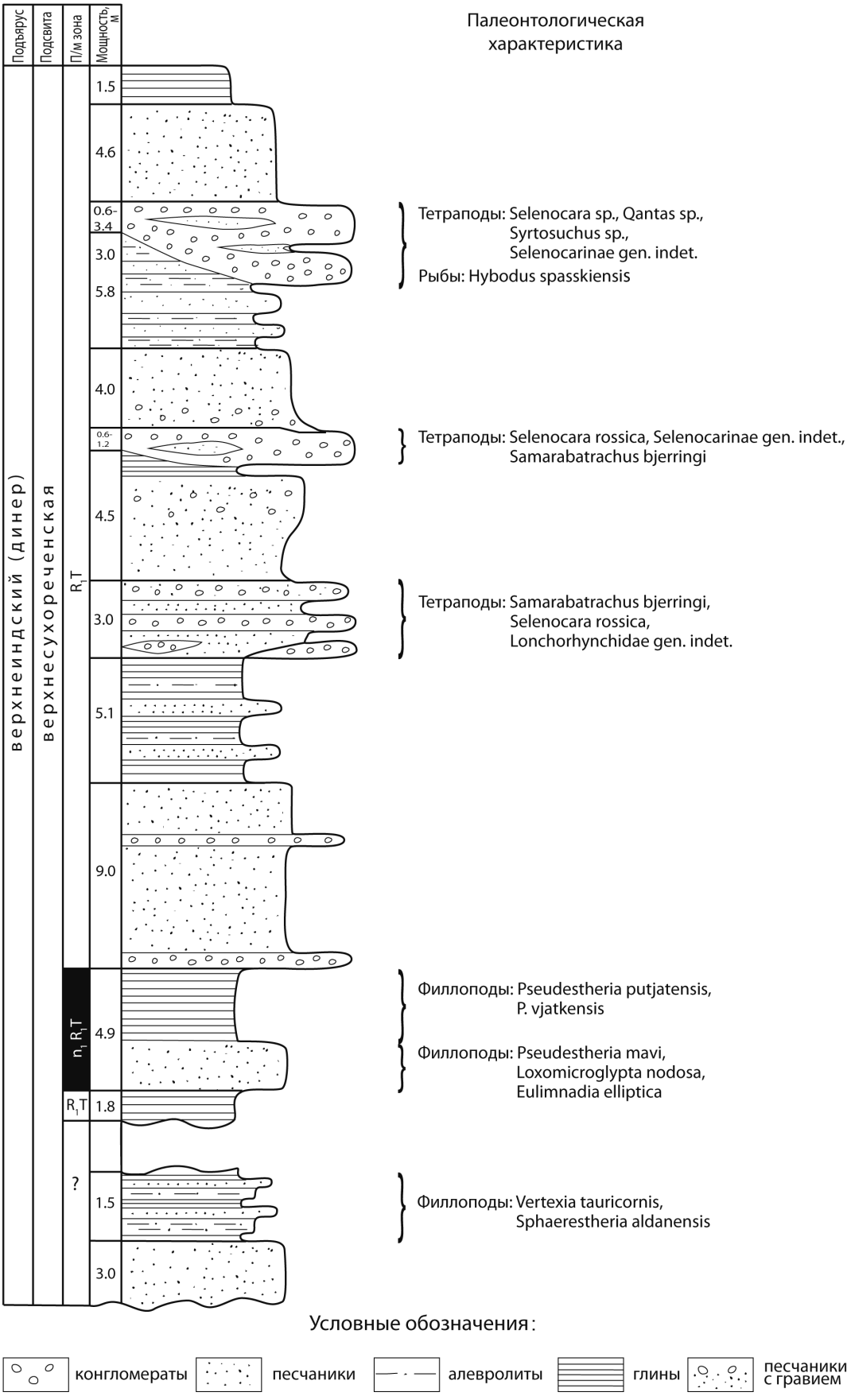


Рис. 45. Стратотипический разрез заплавненского горизонта с палеонтологической и палеомагнитной характеристиками (Новиков, Твердохлебов, Лозовский, 2016).

Рыбинский горизонт

Впервые установлен Н.И. Строком и Т.Е. Горбаткиной (1974) по одноименной свите и объединяет отложения, охарактеризованные фауной Benthosuchus и имеющие обратную остаточную намагниченность (верхняя часть зоны R_1T_1). По ихтиофауне горизонт соответствует нижней части подзоны Gnathorhiza triassica triassica (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Стратотип горизонта (он же является и стратотипом одноименной свиты) описан по керну скв. у д. Варегово (инт. 97,8–154 м) в 25 км южнее г. Рыбинска.

В связи с большой фациальной изменчивостью раннетриасовых надвохминских отложений в пределах Московской и Мезенской синеклиз выделены несколько структурно-фациальных районов со своими особыми чертами раннетриасового седиментогенеза, для каждого из которых разработана своя местная стратиграфическая схема (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011). Так, в западной и центральной частях Московской синеклизы рыбинскому горизонту соответствует одноименная свита, возрастным аналогом которой в восточной части является 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 каменноярская свита, в юго-западной части Прикаспийской впадины – нижняя часть ахтубинской свиты, а в Южном Приуралье – верхи копанской свиты и старицкая свита.

Рыбинская свита залегает на размытой поверхности вохминской и разделяется на три подсвиты (снизу вверх): тутаевская, паршинская и черемухинская, первоначально выделенные Н.И. Строком и Т.Е. Горбаткиной как слои (Строк, Горбаткина, 1974; Лозовский и др., 2011).

Тутаевская подсвита сложена розовато- и красновато-коричневыми, реже сероцветными тонкослоистыми глинами с тонкими прослоями мергелей и конкреционных известняков, а также полимиктовых песков. Мощность подсвиты до 13 м.

Паршинская подсвита несогласно залегает на тутаевской и представлена сероцветными тонкослоистыми глинами и частыми прослоями (0,05-0,2 м) тонкозернистых полимиктовых песков, а также тонкими пропластками и конкрециями мергелей. Мощность паршинских слоев до 27 м.

Черемухинская подсвита постепенно сменяет вверх по разрезу паршинскую и сложена розовато- и фиолетово-коричневыми, тонкослоистыми глинами с прослоями оолитовых и органогенно-обломочных известняков. Мощность черемухинской подсвиты достигает 32-34 м, а общая мощность рыбинской свиты − около 60 м.

Рыбинская свита содержит большое количество органических остатков. Отсюда происходят многочисленные находки тетрапод группировки Benthosushus sushkini (Thoosuchus yakovlevi, T. tuberculatus, Benthosuchus korobkovi, Wetlugasaurus angustifrons, W. sp., Chasmatosuchus rossicus и единичные Tupilakosaurus sp.), рыб, членистоногих (остракоды, конхостраки, хелицеровые, насекомые), моллюсков, макрофлоры, харофитов, кокколитофорид, а также определены спорово-пыльцевые комплексы (Гетманов, 1989;

Сенников, Новиков, 1996; Ивахненко и др., 1997; Киселев и др., 2003; Лозовский и др., 2011; Сенников, Новиков, Шамаев, 2014; Novikov, Sennikov, 1995; Novikov, 1999; Sennikov, Novikov, 2007).

Шилихинская свита впервые выделена Г.И. Бломом (1960) в ранге горизонта, залегает с размывом на вохминской свите и сложена коричнево-красными глинами и зеленовато-серыми алевролитами с прослоями и линзами песчаников и конгломератов. Стратотип описан у д. Шилиха на р. Ветлуга. Свита охарактеризована остатками тетрапод группировки Benthosuchus sushkini (Benthosuchus sushkini, Thoosuchus yakovlevi, Tupilakosaurus sp., Dromotectum spinosum, Chasmatosuchus rossicus, Tsylmosuchus sp., Microcnemus efremovi, Tichvinskia jugensis, Scharschengia enigmatica), конхострак и остракод (Гетманов, 1989; Ивахненко и др., 1997; Лозовский и др., 2011; Novikov, Shishkin, 2000). Общая мощность свиты достигает 67м.

Верхняя подсвита ***красноборской свиты*** представлена преимущественно пестроцветными глинами с подчиненными прослоями алевритов и песков лимнического происхождения и содержит остатки ведущего элемента группировки Benthosuchus sushkini, филлопод и остракод (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011). Мощность подсвиты до 39 м.

Ларкинская свита выделена М.Г. Минихом и А.В. Миних (1984г), залегает со значительным размывом на татарском ярусе верхней перми и сложена аллювиально-озерными фациями − серо-зелеными песками, песчаниками и конгломератами с прослоями красных глин и голубовато-серых алевролитов. Стратотип расположен на р. Пижма Мезенская (правый приток р. Мезени), на участке от с. Ларкино до устья р. Нижняя Сямженьга. В свите встречены неопределимые остатки темноспондильных амфибий, а также рыбы и конхостраки. Мощность свиты достигает 46 м (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011).

Копанская свита. Верхняя часть свиты, представленная в стратотипическом разрезе, содержит остатки тетрапод группировки Benthosuchus sushkini (Benthosuchus sushkini и Chasmatosuchus sp.:см. Новиков, 2012б; Новиков, Сенников, 2014а, б; Сенников, Новиков, 2014) и сложена мощной (до 127 м) толщей красноцветных песчаников и конгломератом с прослоями глин и алевролитов в средней части.

Каменноярская свита утверждена совсем недавно (Кухтинов и др, 2016) по предложению В.П. Твердохлебова (2002) для территории Бузулукской впадины Волго-Уральской антеклизы вместо ранее выделявшейся здесь и в Южном Приуралье старицкой свиты (см. Решение…, 1982).Стратотип свиты находится в овраге Каменный Яр в 19 км к юго-западу от г. Сорочинск. В.П. Твердохлебовым (2014) в составе свиты выделяются две подсвиты – нижнекаменноярская и верхнекаменноярская.

Нижнекаменноярская подсвита сложена красноцветными и сероцветными песчаниками с линзами конгломератов, глин и алевролитов общей мощностью до 28 м и характеризуется тетраподами группировки Benthosuchus gusevae (Benthosuchus gusevae, B. aff. gusevae, Qantas sp. и Syrtosuchinae (?) gen. indet., Chasmatosuchus sp., Samaria concinna: ср. Новиков, Сенников, 2012а, б; Твердохлебов, 2014).

Верхнекаменноярская подсвита представлена в нижней части пачкой красноцветных и сероцветных песчаников и конгломератов с остатками тетрапод группировки Benthosuchus sushkini (Benthosuchus sushkini, Prothoosuchus samariensis, P. blomi, Thoosuchus yakovlevi, T. tuberculatus, T. tardus, Qantas samarensis, Dromotectum spinosum, Tsylmosuchus samariensis, Chasmatosuchus sp., Exilisuchus (?) tubercularis, Tichvinskia cf. jugensis, Microcnemus sp. и Cymatosauridae gen. indet.) (Гетманов, 1989; Ивахненко и др., 1997; Новиков, Сенников, 2012 а, б; Твердохлебов, 2014; Сенников, Новиков, 2015; Novikov, Shishkin, 2000) и рыб (Миних, Миних, 2005), а в верхней – толщей глин и алевролитов с остатками конхострак (Твердохлебов, 2014). Мощность подсвиты в стратотипе 24,0 м, а общая мощность свиты – 42,0 м.

Ахтубинская свита первоначально выделена А.Н. Мазаровичем (1939а) как тананыкская, позднее переименована Е.В. Мовшовичем (см. Решение…, 1982). Стратотип расположен на г. Большое Богдо. Свита представлена красноцветными глинами и алевролитами максимально общей мощностью до 110 м и содержит комплекс миоспор и остатки позвоночных (в самых верхах). К рыбинскому горизонту относится только нижняя часть этой свиты (см. Кухтинов и др., 2016).

Старицкая свита выделена В.П. Твердохлебовым (1970а) первоначально в ранге горизонта. Стратотип расположен по оврагу Кон-Су, в 4 км восточнее с. Старицкое (Оренбургская область). Свита сложена серыми, красноцветными в основном косослоистыми песчаниками и конгломератами с обилием галек кремнистых пород, в верхней части – пачкой глин, алевролитов и глинистых песчаников. Свита содержит остатки тетрапод Benthosuchus cf. sushkini, Chasmatosuchus sp. и филлопод (ср. Шишкин и др., 1995; Новиков, Сенников, 2014а, б). Мощность свиты до 145 м.

Возраст рыбинского горизонта определяется как раннеоленекский прежде всего по присутствию близкого к Benthosuchus рода Benthosphenus (B. lozovskii) в песчаниках раннеоленекской местной аммонитовой зоны Anasibirites nevolini Южного Приморья (Шишкин, Лозовский, 1979). Другим доказательством такой датировки может служить схожесть палинокомплекса рыбинской свиты с палиноассоциацией из верхней подсвиты куманской свиты Восточного Предкавказья, также датируемой ранним оленеком по конодонтам (Шишкин, Очев, 1985, 1999). Палеомагнитные данные не противоречат такой датировке.

Слудкинский горизонт

Первоначально был выделен А.Н. Мазаровичем (1939б) в ранге свиты на р. Ветлуге у д. Б. Слудка (где расположен стратотип и свиты, и горизонта) и охватывает отложения, содержащие тетраподную группировку Wetlugasaurus angustifrons фауны Wetlugasaurus. По ихтиофауне он отвечает верхней части подзоны Gnathorhiza triassica triassica (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Нижняя часть горизонта соответствует самым верхам ортозоны R_1T_1, а его остальная часть – нижней части ортозоны N_2T_1.

В восточной части Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине Волго-Уральской антеклизы слудкинский горизонт представлен одноименной свитой, а в центре и на западе Московской синеклизы – низами юрьевецкой свиты (первой

(песчано-глинистой) пачкой: Лозовский и др., 2011). В Яренской впадине Мезенской синеклизы к слудкинскому горизонту соответствует нижняя часть вашкинской свиты, а в Сафоновском прогибе − чучепальская свита (ср. Лозовский и др., 2011). В Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы горизонту отвечает мечетинская свита, в юго-западной части Прикаспийской впадины – средняя часть ахтубинской свиты (условно), а в Южном Приуралье – кзылсайская (Шишкин и др., 1995;Твердохлебов, 2002, 2014; Кухтинов и др., 2016).

Слудкинская свита залегает несогласно на шилихинской. В основании свита сложена коричневатыми, розовыми и голубоватыми горизонтально- и косослоистыми песками с линзовидными прослоями песчаников и конгломератов. Верхняя часть свиты состоит из коричневатых и буроватых глин с пятнами голубого цвета и прослоями песков. Свита охарактеризована богатым комплексом тетрапод (Wetlugasaurus angustifrons, Poryolosuchus longicornis gen. et sp. nov.[34], Angusaurus (?) sp., Benthosuchus sp., Chasmatosuchus sp., Tsylmosuchus sp., Microcnemus sp., Blomosaurus ivachnenkoi, Scharschengia sp.) и рыб, а также остатками конхострак и остракод (Лозовский и др., 2011). Общая мощность свиты до 52 м.

Юрьевецкая свита выделена Н.И. Строком и Т.Е. Горбаткиной (1974) и согласно залегает на рыбинской свите. Стратотипом является разрез на правом берегу р. Волги у д. Загнетино Ивановской области (Верхнепермские…, 1984).

В составе свиты первоначально различались три литологически различные пачки, и свита в полном объеме была отнесена к слудкинскому горизонту (Решение…, 1982; Верхнепермские…, 1984). Впоследствии, только нижняя, *глинисто-песчаная,* из этих пачек, начинающаяся базальными песками и завершающаяся переслаиванием глин и песков блекло-коричневого цвета, была оставлена в слудкинском горизонте (Лозовский и др., 2011). В этой пачке встречены Wetlugasaurus angustifrons, Angusaurus weidenbaumi и A. sp. совместно с остатками рыб и остракодами (Новиков, 1994; Миних, 1998; Новиков, Сенников, 2010; Лозовский и др., 2011). Мощность пачки до 40 м, причем она обладает обратной остаточной намагниченностью (зона R_1T_1).

Вашкинская свита установлена А.В. Миних и М.Г. Минихом (1984д) со стратотипом на р. Куле (правом притоке р. Вашки). Свита залегает с размывом на красноборской свите и сложена переслаиванием пестроцветных песков, алевролитов и глин с линзовидными прослоями конгломератов общей мощностью до 75 м. В нижней части свиты встречены остатки тетрапод Wetlugasaurus cf. angustifrons, W. sp., Microcnemus sp., рыб и остракод (Лозовский и др., 2011). В палеомагнитном отношении здесь установлены зоны R_1T_1и N_2T_1 (Лозовский и др., 2011).

Чучепальская свита также впервые выделена М.Г. Минихом и А.В. Миних (1984а). Стратотип расположен на р. Пижма Мезенская, вблизи устья р. Сямуньги. Свита представлена толщей переслаивания красно-коричневых и голубовато-серых глин, алевролитов и песчаников с линзами конгломератов, залегающей со следами размыва

---

[34] Приуроченность этой формы к слудкинскому горизонту достоверно не установлена.

как на подстилающей ларкинской свите, так и на породах татарского яруса верхней перми (Решение…, 1982). Встреченные остатки позвоночных принадлежат темноспондильным амфибиям (Wetlugasaurus cf. angustifrons, Angusaurus sp.), проколофону Tichvinskia sp., пролацертилии Microcnemus sp., текодонту Chasmatosuchus sp. и рыбам (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011). Мощность свиты достигает до 60 м. Нижняя часть свиты обладает обратной остаточной намагниченностью (зона R_1T_1), а большая, верхняя – прямой (зона N_2T_1).

Мечетинская свита впервые установлена В.П. Твердохлебовым (2002) для территории Бузулукской впадины Волго-Уральской антеклизы вместо ранее выделявшейся здесь (Решение…, 1982) и в Южном Приуралье кзылсайской свиты. Стратотип свиты располагается в овраге Мечеть, правом притоке р. Таволжанка (бассейн р. Самары). Свита сложена в нижней части пестроцветными песками с линзами конгломератов, выше переходящими в красно-коричневые алевриты и глины. Мощность свиты до 30 м. Свита охарактеризована остатками тетрапод Wetlugasaurus angustifrons, W. aff. angustifrons, Angusaurus succedaneus, A. sp., Qantas samarensis, Benthosuchus sp., Prothoosuchus blomi, Trematotegmen otschevi, Chasmatosuchus sp. и Microcnemus sp., а также рыб, конхострак и остракод (Граница…, 1998; Миних, 1998; Новиков, Сенников, 2012а, б; Твердохлебов, 2014; Кухтинов и др., 2016). В разрезе стратотипа установлена только зона обратной намагниченности, что может свидетельствовать о значительном размыве верхней части свиты (Решение…, 1982).

Ахтубинская свита. Краткое описание состава свиты см. выше. К слудкинскому горизонту условно относится только ее средняя часть (Кухтинов и др. 2016).

Кзылсайская свита выделена первоначально В.П. Твердохлебовым (1970а) в качестве горизонта. Стратотипический разрез описан по оврагу Кон-Су у с. Старицкое и оврагу Кзыл-Сай у с. Андреевка (Оренбургская область). В основании свиты залегает пачка песчаников с линзами конгломератов, выше переходящая в толщу красно-коричневых алевролитов и глин. Общая мощность свиты до 235 м (Шишкин и др., 1995). В разрезе свиты встречены остатки Wetlugasaurus angustifrons, Benthosuchus bashkiricus, Trematotegmen otschevi, Exilisuchus tubercularis и рыб (Миних, Миних, 2005; Новиков, Сенников, 2014б; Шишкин и др., 1995). Низы свиты обладают обратной остаточной намагниченностью, а верхняя часть – прямой (Шишкин и др., 1995).

Устьмыльский горизонт

Впервые выделен И.В. Новиковым, В.Р. Лозовским, М.А. Шишкиным и М.Г. Минихом (1990), включает отложения, охарактеризованные тетраподной группировкой Wetlugasaurus malachovi фауны Wetlugasaurus, и отвечает по ихтиофауне подзоне Gnathorhiza triassica beresnikiensis. Породы горизонта имеют прямую остаточную намагниченность (зона N_2T_1) в нижней части разреза, в то время как его верхняя часть характеризуется обратной намагниченностью и рассматривается в качестве субзоны (rN_2T_1) внутри зоны N_2T_1 (Лозовский и др., 2011). Стратотип располагается на правом берегу р. Цильмы (левого притока р. Печоры), в 1,5 км ниже устья р. Мылы (Новиков и др., 1990).

Горизонт представлен березниковской свитой на востоке Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине, глинистой пачкой юрьевецкой свиты в западной части Московской синеклизы, верхней частью вашкинской свиты Яренской впадины и пижмомезенской свитой Сафоновского прогиба в Мезенской синеклизе, гостевской свитой в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы и верхней частью (за исключение самих верхов) ахтубинской свиты в юго-западной части Прикаспийской впадины, а также прослежен в Печорской синеклизе, где ему соответствует верхняя часть чаркабожской свиты (Новиков и др., 1990; Новиков, 1994; Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Вполне вероятно присутствие горизонта в Южном Приуралье, где ему могут соответствовать самые верхи кзылсайской свиты (Миних, Миних, 2006).

Березниковская свита впервые выделена в качестве самостоятельной пачки В.Р. Лозовским (1965) в бассейне р. Унжи, который ошибочно сопоставил ее с федоровским горизонтом. Позднее эти отложения были выделены как "березниковские слои" (Лозовский, 1969), слагающих самую верхнюю часть слудкинской свиты (Верхнепермские…, 1984), а затем выделены из состава последней в качестве самостоятельной свиты (Лозовский, 1992; Лозовский и др., 2011). Стратотип располагается на правом берегу р. Унже у д. Березники. Свита несогласно залегает на слудкинских отложениях и представлена в основании базальным конгломератом голубовато-серого и зеленоватого цвета, содержащем многочисленные остатки тетрапод и рыб черного цвета. Выше залегают голубовато-серые глины и алевролиты с известковистыми включениями и кристаллами пирита. Мощность свиты до 25 м. Из стратотипического разреза происходят находки Wetlugasaurus cf. malachovi, Microcnemus sp. и Proterosuchidae gen. indet., а также богатый комплекс двоякодышащих рыб (Миних, 1977; Новиков и др., 1990; Лозовский и др., 1992; Новиков, 1994; Граница…, 1998; Лозовский и др., 2011). В бассейне р. Лузы встречены остатки тетрапод Vladlenosaurus alexeyevi и Microcnemus sp., а также двоякодышащих рыб (Морковин, Новиков, 2000).

Юрьевецкая свита. *Глинистая пачка* свиты впервые была отнесена к устьмыльскому горизонту В.Р. Лозовским (1992) условно. Позднее диссертант палеонтологически обосновал ее принадлежность к этому горизонту (Садеков, Новиков, 2001). Пачка сложена чередующимися голубовато-серыми алевролитами, зеленовато-серыми песчаниками и красными глинами общей мощностью до 35 м. Встреченный в пачке комплекс позвоночных включает тетрапод Vladlenosaurus sp., Angusaurus sp., Microcnemus sp. и многочисленные остатки двоякодышащих рыб (Лозовский и др., 2011; Миних, Новиков, 2016; Новиков, 2016б).

Вашкинская свита. Краткое описание состава свиты см. выше. К устьмыльскому горизонту относится верхняя часть свиты, откуда происходит находка Wetlugasaurus cf. malachovi.

Пижмомезенская свита установлена М.Г. Минихом и А.В. Миних (1984б), которые первоначально отнесли ее к яренскому горизонту на основании присутствия фрагментарных остатков темноспондилов, близких к Parotosuchus и Trematosaurus, и проколофонов, отнесенных М.Ф. Ивахненко (1979) к заведомо яренской Burtensia burtensis

(Решение…, 1982). Однако впоследствии автором было доказана принадлежность остатков темноспондилов соответственно к Wetlugasaurus malachovi и Angusaurus tsylmensis (Новиков, 1990), а проколофона – к новому роду и виду Timanophon raridentatus (Новиков, 1991б). В итоге возраст свиты был определен как поздневетлужский, и она была отнесена к устьмыльскому горизонту (Новиков и др., 1990). Стратотип свиты находится на правом берегу р. Пижмы Мезенской, вблизи устья р. Нижней Сямуньги.

Свита сложена зеленовато-серыми песчаниками конгломератами с прослоями глин и алевролитов общей мощностью до 47 м и содержит богатый комплекс тетрапод (Wetlugasaurus malachovi, Angusaurus tsylmensis, Vyborosaurus mirus, Benthosuchus sp., Tsylmosuchus jakovlevi, Chasmatosuchus sp., Microcnemus sp., Timanophon raridentatus и Orenburgia sp.) и рыб (Новиков, 1994; Лозовский и др., 2011). Низы свиты характеризуются прямой остаточной намагниченностью, в то время как ее большая, верхняя часть − обратной (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011).

Гостевская свита впервые была описана В.П. Твердохлебовым (1970б), утверждена Межведомственным стратиграфическим совещанием по триасу Восточно-Европейской платформы (Решение…, 1982) и распространена преимущественно на западе Бузулукской впадины. Стратотип расположен у с. Гостевка в бассейне р. Таволжанка (Решение…, 1982).

Долгое время гостевская свита включалась в состав надветлужских (яренских по современной номенклатуре) отложений (Твердохлебов, 1970б; Решение…, 1982) на основании присутствия проблематичных остатков Trematosaurus в стратотипическом обнажении и, несомненно, яренского комплекса тетрапод в местонахождении Рассыпная (Ивахненко и др., 1997), отнесение костеносных отложений которого к гостевской свите было далеко не очевидно. В результате ревизии остатков тетрапод, происходящих из гостевской свиты стратотипического района, а также изучения самих упомянутых местонахождений автор совместно с А.Г. Сенниковым пришли к выводу об одновозрастности гостевского комплекса тетрапод фауне устьмыльского горизонта, выделенного в более северных районах платформы (Печорская и Мезенская синеклизы), в то время как вмещающие отложения местонахождения Рассыпная, содержащие несомненно позднеяренский (гамский) комплекс позвоночных, были отнесены к верхам более молодой, петропавловской свиты (Новиков и др., 1998; Новиков, Сенников, 2001).

Свита сложена серыми песками и песчаниками, перекрываемыми пестроцветными глинами и алевритами общей мощностью до 40 м и содержит остатки тетрапод Wetlugasaurus cf. malachovi, Angusaurus succedaneus, A. dentatus, Tsylmosuchus jakovlevi и рыб (Гетманов, 1989; Кухтинов и др., 2016). В стратотипе породы свиты охарактеризованы обратной остаточной намагниченностью (Решение…, 1982).

Ахтубинская свита. Краткое описание состава свиты см. выше. К устьмыльскому горизонту относится условно только верхняя часть (исключая самые верхи мощностью не менее 6, 45 м) свиты (Кухтинов и др., 2016).

Раннеоленекская датировка устьмыльского горизонта основана на палинологическом анализе костеносных отложений в стратотипическом разрезе (Ильина, Новиков, 1994).

Яренский надгоризонт

В Московской, Мезенской синеклизах, Волго-Уральской и Воронежской антеклизах, Прикаспийской впадине Восточно-Европейской платформы, а также в Южном Приуралье надгоризонт объединяет отложения, содержащие тетраподную фауну Parotosuchus (рис. 46). По ихтиофауне он отвечает провинциальной зоне Gnathorhiza triassica baskunchakensis – Ceratodus multicristatus. Дополнительными его характеристиками являются данные палеомагнитного анализа, спорово-пыльцевые спектры и характерный комплекс харофитов (Решение…, 1982; Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). По фаунам позвоночных надгоризонт подразделяется на два горизонта – федоровский и гамский.

Федоровский горизонт

Впервые установлен В.К. Соловьевым по материалам Г.И. Блома и В.И. Игнатьева в бассейне р. Кобры (Соловьев, 1956) и включает отложения, охарактеризованные группировкой Inflectosaurus фауны Parotosuchus и ихтиокомплексом подзоны Ceratodus multicristatus multicristatus (см. Кухтинов и др., 2016)[35]. В палеомагнитном отношении большая, нижняя часть горизонта относится верхам зоны N_2T_1, а верхняя часть – к нижней половине зоны R_2T_1 (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Стратотип горизонта совпадает со стратотипом одноименной свиты и располагается на р. Федоровки (правый приток р. Кобры) у пос. Окунево.

Горизонт представлен одноименной свитой на востоке Московской синеклизы и в Вятско-Камской впадине, первушинской свитой в центральной части Московской синеклизы, лопатинской свитой в Яренской впадине Мезенской синеклизы, самыми верхами ахтубинской свиты и богдинской свитой [36] 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 Южном Приуралье (Лозовский и др., 2011; Новиков, Сенников, 2012а, б, 2014а; Кухтинов и др., 2016).

Федоровская свита первоначально предложена В.К. Соловьевым в качестве горизонта (Соловьев, 1956). Свита начинается пачкой зеленовато-серых песков с прослоями конгломератов и песчаников, выше которых залегают голубовато-серые, местами красно-коричневые глины со стяжениями мергеля. Общая мощность до 20 м. Свита содержит богатый комплекс тетрапод (Parotosuchus sp., Inflectosaurus sp., Yarengiidae (?) gen. indet., Batrachosuchoides lacer, Axitectum georgi, Melanopelta antiqua,

---

[35] В уточненной субрегиональной стратиграфической схеме триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (Лозовский и др., 2011) федоровскому горизонту отвечали подлона Ceratodus multicristatus multicristatus и нижняя часть подлоны Ceratodus multicristatus lipovensis-C. jechatiensis.

[36] Отнесение верхов богдинской свиты на г. Большое Богдо к гамскому горизонту (Кухтинов и др., 2016) только на основании содержащегося ихтиокомплекса на наш взгляд является не совсем обоснованным и требует подтверждения данными по тетраподам.

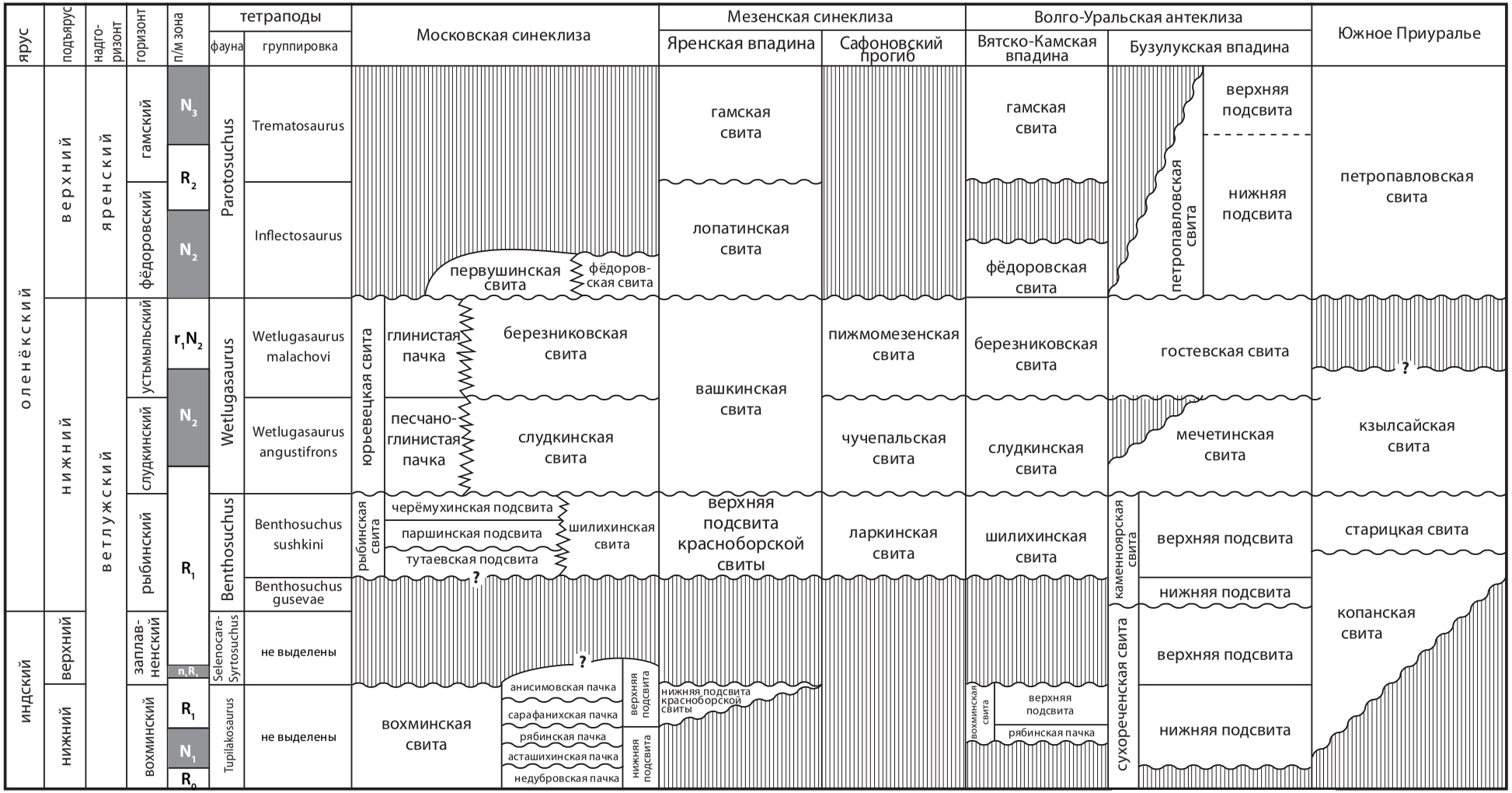


Рис. 46. Унифицированная стратиграфическая схема нижнего триаса Московской и Мезенской синеклиз, Волго-Уральской антеклизы и Южного Приуралья (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016, с изменениями и дополнениями).

Tichvinskia vjatkensis, Tsylmosuchus sp., Augustaburiania (?) sp. и Theriodontia gen. indet.), а также рыб (Ивахненко и др., 1997; Лозовский и др., 2011; Сенников, 2011).

Первушинская свита выделена В.Р. Лозовским (1992), отвечает ранее выделявшейся (Решение..., 1982) верхней глинистой пачке юрьевецкой свиты и представлена вишнево-красными глинами мощностью до 30 м. Стратотип свиты – разрез скважины 16 у д. Первушино (гл. 197-167 м). Свита охарактеризована богатым комплексом харовых водорослей (Лозовский и др., 2011).

Лопатинская свита установлена М.Г. Минихом (1984а) и сложена отложениями аллювиально-озерного генезиса – переслаиванием пестроцветных песков, алевролитов и глин с линзами конгломератов и песчаников общей мощностью до 45 м (Лозовский и др., 2011). Стратотип расположен на правом берегу р. Вычегды от с. Лопатино до пристани Козьмино. Свита охарактеризована остатками тетрапод (Parotosuchus sp., Proterosuchidae gen. indet., Tsylmosuchus sp., Prolacertidae gen. indet., Tichvinskia vjatkensis) и рыб (Граница…, 1998; Лозовский и др., 2011).

Ахтубинская свита. Краткое описание состава свиты см. выше. К федоровскому горизонту относится самая верхняя часть (мощностью не менее 6,45 м) свиты, откуда происходят находки Rhytidosteus uralensis, конхострак, остракод, миоспор, а также богатый ихтиокомплекс (см. Миних, Миних, 2005, 2006; Сенников, Новиков, 2012; Кухтинов и др. 2016).

Богдинская свита установлена А.Н. Мазаровичем (1939а) со стратотипом на вершине г. Большое Богдо (Решение…, 1982). Согласно залегает на ахтубинской свите и сложена сероцветными глинами и известняками (общей мощностью до 320 м), содержащими богатый комплекс органических остатков: аммониты (цератиты Tirolites cassianus, Dorikranites bogdoanus), тетраподы (темноспондильные амфибии Parotosuchus sp., Inflectosaurus amplus и Rhytidosteus (?) sp.), рыбы, двустворки, филлоподы, остракоды, харофиты, листовая флора и мегаспоры (Миних, Миних, 2005, 2006; Новиков, 2007; Лозовский и др., 2011; Сенников, Новиков, 2012; Кухтинов и др., 2016).

Петропавловская свита выделена В.П. Твердохлебовым (1966). Стратотип расположен в правобережье р. Сакмары у с. Петропавловка (Оренбургская область). В Бузулукской впадине свита расчленена на две подсвиты – нижнюю и верхнюю (Кухтинов и др., 2016).

В Бузулукской впадине *нижняя подсвита* сложена толщей красно-бурых песчаников с линзами конгломератов и прослоями красноцветных глин и алевролитов мощностью до 10-15 м. Нижняя, большая часть подсвиты (около 10 м) содержит богатый комплекс тетрапод (Parotosuchus sp., Inflectosaurus sp., Rhytidosteus uralensis, Batrachosuchoides lacer, Garjainia (?) sp., Tichvinskia sp., Theriodontia gen. indet.) и рыб (Новиков, Сенников, 2012а, б; Сенников, Новиков, 2012).

В Южном Приуралье нижняя часть свиты (до 160 м) представлена преимущественно красно-бурыми, косослоистыми песчаниками с прослоями алевролитов и глин и охарактеризована остатками тетрапод (Parotosuchus orientalis, Inflectosaurus sp., Rhytidosteus uralensis, Melanopelta antiqua, Batrachosuchoides lacer, Bystrowianidae gen.

indet., Burtensia burtensis, Garjainia prima, Galesauridae gen. indet.), рыб и филлопод (Шишкин и др., 1995; Миних, Миних, 2005, 2006; Новиков, Сенников, 2014а).

Гамский горизонт

Горизонт впервые выделен В.Р. Лозовским и В.И. Розановым (1969), которые условно отнесли его к среднему триасу. Объединяет отложения, охарактеризованные группировкой Trematosaurus фауны Parotosuchus и ихтиокомплексом подзоны Ceratodus multicristatus lipovensis (= лона Ceratodus multicristatus lipovensis-C. jechatiensis: Лозовский и др., 2011). Нижняя часть горизонта характеризуется отрицательной остаточной намагниченностью (зона R_2T_1), тогда как верхи горизонта − прямой (зона N_3T_{1-2}). Стратотип горизонта совпадает со стратотипом одноименной свиты и расположен на правом берегу р. Вычегды у пристани Гам.

Горизонт представлен одноименной свитой в Московской синеклизе и Яренской впадине Мезенской синеклизы, верхами нижней подсвиты и верхней подсвитой петропавловской свиты в Бузулукской впадине Волго-Уральской антеклизы и верхней частью одноименной свиты в Южном Приуралье, липовской свитой на юго-восточном склоне Воронежской антеклизы и, вероятно, енотаевской свитой в юго-западной части Прикаспийской впадины (Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016).

Гамская свита первоначально описана В.Р. Лозовским и В.И. Розановым (1969). В Яренской впадине Мезенской синеклизы свита сложена зеленовато-серыми косослоистыми песчаниками с прослоями алевролитов и глин серовато-зеленого и ярко-красного цвета, линзами гравелитов и частыми конкрециями сидерита общей мощностью до 15 м (Лозовский и др., 2011). Отсюда известны остатки тетрапод (Parotosuchus komiensis, Trematosaurus sp., Yarengia perplexa, Batrachosuchoides ochevi sp. nov., Macrophon komiensis, Kapes amaenus, Gamosaurus lozovskii, Vytshegdosuchus zheshartensis), рыб, а также спорово-пыльцевые комплексы (Решение…, 1982; Верхнепермские…, 1984; Ивахненко и др., 1997; Новиков, 2010б; Лозовский и др., 2011). В стратотипическом разрезе свиты установлена зона прямой намагниченности (зона N_3T_{1-2}).

В Московской синеклизе (бассейн р. Лузы) свита представлена зелеными косослоистыми песчаниками с прослоями конгломератов, содержащих Parotosuchus sp., Batrachosuchoides ochevi sp.nov., Yarengia (?) sp., Melanopelta antiqua, Vyushkoviana operta, Macrophon sp. и Rauisuchidae (?) gen. indet.[37], и песчаниками с сидеритовым цементом общей мощностью 15 м (ср. Лозовский и др., 2011).

Петропавловская свита. *Нижняя подсвита*. Краткое описание подсвиты дано выше. К гамскому горизонту относится только ее самая верхняя часть (до 5 м) с остатками темноспондильных амфибий Parotosuchus cf. komiensis, Rhytidosteus uralensis, Batrachosuchoides sp. и двоякодышащих рыб.

Верхняя подсвита в Бузулукской впадине сложена пачкой (до 30 м) переслаивающихся красноцветных глин и алевролитов с линзами плотного песчаника

---

[37] Этот комплекс тетрапод происходит из гамской свиты восточной части Московской синеклизы, а не из Вятско-Камской впадины, как указано в (Лозовский и др., 2011).

табачного цвета (Новиков и др., 1998; Кухтинов и др., 2016). Отсюда известен богатый комплекс тетрапод (Parotosuchus orenburgensis, Silphedosuchus orenburgensis, Jaikosuchus magnus, Vritramimosaurus dzerzhinskii, Garjainia triplicostata) и остатки двоякодышащих рыб (Ивахненко и др., 1997; Миних, Миних, 2005; Сенников, 2005; Новиков, Сенников, 2014б; Кухтинов и др., 2016).

Верхняя часть петропавловской свиты в Южном Приуралье сложена мощной (до 87 м) толщей буро-красных, косослоистых песчаников и глин, в которой обнаружены остатки тетрапод (Parotosuchus cf. komiensis, P. cf. panteleevi, Trematosaurus (?) sp., Batrachosuchoides sp., Vyushkoviana (?) sp., Kapes majmeskulae, K. sp., Garjainia sp., Jaikosuchus magnus), рыб, филлопод, листовой флоры и характерный спорово-пыльцевой комплекс (Шишкин и др., 1995; Новиков, Сенников, 2014а). В этом регионе верхняя часть свиты охарактеризована зоной обратной полярности (зона R_2T_1).

Липовская свита выделена С.В. Семихатовой. Стратотип располагается в балке Липовой на Донской Луке (Решение…, 1982). В стратотипическом районе свита залегает трансгрессивно на каменноугольных отложениях и представлена пестроцветными глинами с прослоями зеленовато- и желтовато-серых песчаников и конгломератов. Максимальная мощность свиты 75 м. Свита охарактеризована остатками тетрапод, рыб, остракод и харофитами. Тетраподы включают темноспондильных амфибий (Trematosaurus galae, Parotosuchus panteleevi, Yarengia (?) sp., Batrachosuchoides ochevi sp. nov., Melanopelta sp., Rhytidosteidae gen. indet.), хрониозухий (Dromotectum abditum), текодонтов (Scythosuchus basileus, Tsylmosuchus donensis, Bystrowisuchus flerovi, Garjainia (?) sp.), проколофонов (Orenburgia enigmatica, Kapes (?) sp.), пролацертилию Augustaburiania vatagini, трилофозавров (Coelodontognathus donensis, C. ricovi, Vitalia grata и Doniceps lipovensis), дицинодонтов (Putillosaurus sennikovi) и завроптеригий (Tanaisosaurus kalandadzei) (Новиков и др., 2002; Сурков, 2005; Новиков, 2010б; Сенников, 2011, 2012; Кухтинов и др., 2016).

Енотаевская свита предложена Е.В. Мовшовичем, известна локально (юго-запад Прикаспийской впадины) по разрезам скважин и залегает согласно на богдинской свите (Решение…, 1982). Стратотип – разрез скв.4 Бугринская (инт. 2400-2595 м). Свита сложена пестроцветными песчано-глинистыми породами мощностью до 210 м, охарактеризованными остакодами, харофитами и миоспорами (Кухтинов и др., 2016).

Яренский надгоризонт уверенно сопоставляется с верхним подъярусом оленекского яруса на основании присутствия в нем остатков темноспондильных амфибий Parotosuchus и Inflectosaurus, известных из морского верхнего оленека (зона Tirolites cassianus: рис. 37) Мангышлака (первый из названных родов) и Прикаспия (оба рода) (Лозовский, Шишкин, 1974; Шишкин, Очев, 1985).

6.2. Припятский прогиб Восточно-Европейской платформы

Согласно Решению Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (1979 г.) в составе нижнего триаса в этом регионе выделялись следующие свиты (снизу вверх): дудичская, кореневская и мозырская (Решение…, 1982), из которых первая в настоящее время отнесена к верхней перми.

Кореневская свита впервые описана Ф. Е. Лапчик (Решение…, 1982). Стратотип не установлен. Свита залегает на различных горизонтах палеозоя, подразделяется на три пачки (песчано-конгломератовую, песчано-оолитовую и песчано-глинистую) общей мощностью до 300 м и содержит остатки конхострак, остракод и харофитов, указывающих на ее индский возраст (Решение…, 1982; Шишкин и др., 2014).

Мозырская свита выделена В.К. Голубцовым, залегает трансгрессивно на кореневской свите и разделяется на нижнюю и верхнюю подсвиты (Решение…, 1982; Шишкин и др., 2014). Стратотип – Северный Гиневичев Груд, разрез скв. 40-С (инт. 377,0 – 491,4 м).

Нижняя подсвита сложена зеленовато-серыми и розовато-бурыми песчаниками и зеленовато- и голубовато-серыми глинами с прослоями гравелитов общей мощностью до 40 м. Содержит остатки конхострак, остракод и рыб (Шишкин и др., 2014).

Верхняя подсвита представлена красными и зеленовато-серыми глинами и голубоватыми мергелями с несколькими прослоями песчаников и остатками ведущего элемента паротозуховой фауны тетрапод (Parotosuchus sp.), конхострак, остракод и харофитов (Решение…, 1982; Шишкин и др., 2014). Общая мощность свиты до 143 м.

6.3. Печорская синеклиза Восточно-Европейской платформы

В разрезе нижнего триаса этого региона выделяются чаркабожская и харалейская свиты, раннетриасовый возраст которых обосновывался редкими и слабоинформативными остатками тетрапод, а также филлоподами и спорово-пыльцевыми комплексами (см. Решение…, 1982). Новые палеонтологические данные, полученные за последние 25 лет автором (позвоночные) и Н.В. Ильиной (споры и пыльца), позволили не только уверенно обосновать соответственно индско-раннеоленекский и позднеоленекский возраст этих свит, но и выделить новый горизонт в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы, отнеся к нему верхнюю часть чаркабожской свиты (Новиков и др., 1990; Лозовский и др., 1992; Ильина, Новиков, 1994; Новиков, 1994).

Чаркабожская свита установлена Ф.И. Енцовой и И.З. Калантар (1966). Стратотип – разрез скв. Кипиево-I (гл. 782-552 м) у д. Чаркабожская. Свита представлена красно-коричневыми глинами, алевролитами и зеленовато-серыми песчаниками, в основании – с прослоями серой глины с растительным детритом. В юго-восточной части синеклизы в составе свиты выделяются две подсвиты: нижняя и верхняя.

Нижняя подсвита сложена переслаивающими красно-коричневыми глинами и зеленовато-серыми песчаниками мощностью 158 м и известна только по данным бурения. В северо-восточной части, на западном борту вала Сорокина в основании разреза свиты отмечены базальты (мощностью 27-160 м). Подсвита охарактеризована остатками териодонта Scalopognathus multituberculatus, вероятно, одновозрастного фауне Selenocara-Syrtosuchus, и спорово-пыльцевым комплексом Pechorosporites disertus (Новиков, 1994; Ильина, 2001).

Верхняя подсвита (до 258 м) представлена слабосцементированными, косослоистыми песчаниками с прослоями пестрых глин. Подсвита содержит разнообразный комплекс тетрапод, представленный элементами фаун Benthosuchus

(Tichvinskia sp.[38], T. cf. jugensis) и Wetlugasaurus (Wetlugasaurus malachovi, Angusaurus tsylmensis, Vyborosaurus mirus, Boreopricea funerea, Microcnemus sp., Insulophon morachovskayae, Timanophon raridentatus, Orenburgia sp., Tsylmosuchus jakovlevi, Chasmathosuchus sp.), а также рыб, конхострак и охарактеризована раннеоленекским спорово-пыльцевым комплексом (Ильина, Новиков, 1994; Новиков, 1994; ср. Ивахненко и др., 1997; Ильина, 2001).

Общая мощность свиты до 620 м, и она, в целом, сопоставляется с верхнеиндским и нижнеоленекским подъярусами (Новиков, 1994).

Харалейская свита впервые выделена И.З. Калантар и Ф.И. Енцовой (1979) и в качестве нижнего элемента входит в состав шапкинской серии. Стратотип – разрез скважины 74-Шапкина (инт. 523-598 м), расположенной на левом берегу р. Шапкина в районе оз. Харалей. Свита сложена красно-коричневыми глинами с подчиненными прослоями серых глин и зеленовато-серых песчаников и алевролитов. В северо-восточной части синеклизы свита представлена серыми песчаниками. Общая мощность до 120 м. Свита содержит остатки филлопод, редких наземных позвоночных (зубы темноспондильных амфибий) и спорово-пыльцевой комплекс, позволяющих сопоставить ее с верхнеоленекским подъярусом (Новиков, 1994; Ильина, 2001).

6.4. Северное Приуралье

В пределах Северного Приуралья раннетриасовые отложения, содержащие остатки тетрапод, известны в следующих структурно-фациальных зонах: Большесынинская, Верхнепечорская и Коротаихинская впадины и гряда Чернышева, для каждой из которой принята своя стратиграфическая схема.

6.4.1. Большесынинская и Верхнепечорская впадины

В принятой Межведомственным стратиграфическим совещанием, состоявшимся в 1977 г., стратиграфической схеме в пределах этой впадин к нижнему триасу были отнесены (снизу вверх): устьберезовская, бызовская и краснокаменская свиты, причем в качестве восточного крупнообломочного аналога двух последних свит была утверждена переборская толща (Объяснительная…, 1980). Позднее автором и Н.В. Ильиной на основании находок позвоночных и спорово-пыльцевых комплексов возраст этих стратонов был существенно уточнен или впервые надежно обоснован, в результате чего краснокаменская свита была отнесена к среднему триасу (Ильина, Новиков, 1990,1991; Новиков, Шишкин, 1992; Новиков, 1994). Более того, автором по результатам изучения стратотипических и опорных разрезов выделенных в Большесынинской впадине свит была установлена неправомерность названия «устьберезовская свита» для нижнего стратона триаса в этом регионе и предложено для него новое название “глинисто-песчанистая толща” (Новиков, 1992б, 1994).

---

[38] Эта находка, известная из керна скв. 152-Василково, приурочена, скорее всего, к низам верхней подсвиты чаркабожской свиты, а не к нижней подсвите, как предполагалось ранее (Новиков, 1994).

Глинисто-песчанистая толща соответствует ранее выделявшейся «устьберезовской» свите (Объяснительная…, 1980) и представлена в основном чередованием зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин с преобладанием первых. В некоторых районах (бассейны рек Б. Сыни, Березовки) в основании свиты залегает пачка крупногалечного конгломерата мощностью от 5, 5 м до 20 м. Общая мощность свиты определяется от 240 м до 300 м. Свита охарактеризована остатками тетрапод (Prolacertilia (?) gen. indet.), филлопод и двумя спорово-пыльцевыми комплексами, позволяющими говорить о ее позднеиндском – позднеоленекском возрасте (Ильина, Новиков, 1990; Новиков, 1994; Ильина, 2011).

Бызовская свита впервые выделена В.К. Ливановым (Результаты…, 1934). Лектостратотип свиты расположен на р. Печоре у д. Бызовой. Свита сложена мощной (310-520 м) толщей зеленовато- и желтовато-серых косослоистых песчаников с песчано-карбонатными конкрециями (в нижней части) и редкими линзами красных глин и алевролитов. В юго-восточной части Большесынинской впадины верхняя часть (20-30 м) представлена нижней пачкой *переборской толщи*, состоящей из фиолетовых валунно-галечных конгломератов с единичными прослоями фиолетово-красных песчаников. Свита содержит остатки филлопод, рыб, тетрапод, листовой флоры, гастропод и миоспор. В нижней своей части она охарактеризована элементами группировки Wetlugasaurus angustifrons (Angusaurus (?) sp., Wetlugasaurus sp., Chasmatosuchus (?) sp., Tsylmosuchus sp., Tichvinskia sp. и Microcnemus sp.), а в верхней – фауны Parotosuchus (крупные текодонтов из семейства Erythrosuchidae или Rauisuchidae, Tichvinskia (?) sp. и ближе не определимые темноспондильные амфибии) проколофоны – из верхней), указывающими на оленекский (раннеоленекский – для нижней части и позднеоленекский – для верхней) возраст свиты. Такая датировка подтверждается и данными по спорам и пыльце (Ильина, Новиков, 1990; Новиков и др., 1992; Новиков, 1994; Ильина, 2001; Novikov, Ilyina, 1995). В бассейне р. Б. Сыни свита характеризуется обратной остаточной намагниченностью (Новиков и др., 1992).

6.4.2. Коротаихинская впадина

Решением III-го Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Урала в Коротаихинской впадине к нижнему триасу была отнесена лестаншорская свита в полном объеме (Объяснительная…, 1980). Новые данные по тетраподам и миоспорам, полученные в конце 1980-х и начале 1990-х годов Н.В. Ильиной, Л.П. Ильиной и автора, подтвердили раннетриасовый возраст только нижней подсвиты лестаншорской свиты, тогда как ее верхняя подсвита на основании данных по тетраподам и спорово-пыльцевого анализа была сопоставлена с нижнеанизийским подъярусом среднего триаса (Ильина, Новиков, 1990; Новиков, Шишкин, 1992; Новиков, 1994; Ильина, 2001; Novikov, Ilyina, 1995).

Лестаншорская свита выделена Н.В. Шмелевым, Л.Л. Хайцером и Ф.И. Енцовой (см. Калантар, 1980). Стратотип свиты находится в среднем течении р. Хей-Яги (правого притока р. Коротаихи) ниже устья ручья Угольный. Свита подразделяется на две подсвиты – нижнюю и верхнюю.

Нижняя подсвита представлена в основном толщей зеленовато-серых, местами косослоистых песчаников, содержащих песчано-карбонатные конкреции, в основании с прослоями конгломератов, красно-коричневых, реже серых с растительным детритом аргиллитов и алевролитов. На юго-западном борту впадины в нижней части подсвиты отмечена толща базальтов мощностью 38 м с прослоем туффитов и туфопесчаников в средней части, а в юго-восточной ее части нижней подсвите соответствует тальмаюская толща (до 1000 м), сложенная конгломератами и песчаниками с двумя покровами базальтов в нижней части. Общая мощность подсвиты до 1500 м. Подсвита охарактеризована тетраподами, рыбами, листовой флорой, филлоподами и спорово-пыльцевыми комплексами. Нижняя часть подсвиты, содержащая элементы обеих группировок фауны Wetlugasaurus (Wetlugasaurus sp., Angusaurus sp., Thoosuchinae gen. indet., Microcnemus sp., Lestanshoria massiva и Orenburgia bruma), сопоставлена с нижним подъярусом оленекского яруса, а верхняя ее часть с элементами паротозуховой фауны (Parotosuchus cf. komiensis, Trematosauridae gen. indet.[39], Batrachosuchoides impressus и ближе неопределимые рауизухиды и пролацертилии) – с верхнеоленекским подъярусом (Новиков, 1994). Подсвита охарактеризована тремя палинокомплексами позднеиндского, ранне- и позднеоленекского возраста (Ильина, Новиков, 1990; Ильина, 2001; Novikov, Ilyina, 1995). Таким образом, в целом подсвита сопоставляется с верхнеиндским подъярусом и оленекским ярусом.

6.4.3. Гряда Чернышева

В связи со своеобразием строения и слабой изученностью для триасовых отложений этой структуры принята своя местная схема расчленения, причем для северной и южной ее частей схемы существенно отличаются. Так, в северной части в составе нижнего триаса выделены (снизу вверх): терригенная, эффузивно-осадочная и надбазальтовая толщи, в то время как в южной части − усинокушшорская толща и две вышележащие пачки – зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин и пачка конгломератов и охристо-желтых глин (Объяснительная …, 1980).

Терригенная толща представлена красными и серыми глинами, зеленовато-серыми песчаниками с прослоем конгломерата в основании общей мощностью до 10 м. Вышезалегающая *эффузивно-осадочная толща* сложена пестроцветными алевролитами и аргиллитами с прослоями зеленовато-серыми песчаников с двумя покровами базальтов и имеет мощность от 25 м до 90 м. По комплексу конхострак и миоспор, а также единичным находкам листовой флоры обе эти толщи отнесены к индскому ярусу (Объяснительная…, 1980).

Надбазальтовая толща состоит из красно-коричневых и зеленых глин, зеленовато-серых песчаников с прослоями брекчий или конгломератов, а также прослоев охристо-желтых глин. Мощность толщи 50-140 м. Данные по конхостракам и спорово-пыльцевым

---

[39] Первоначально (Ильина, Новиков, 1990; Новиков, 1994; Novikov, Ilyina, 1995) эта находка была определена как Inflectosaurus (?) sp.

спектрам позволили сопоставить толщу с верхами индского яруса и оленекским ярусом (Объяснительная…, 1980).

Усинокушшорская толща представлена серыми глинами и алевролитами, чередующими с зеленовато-серыми песчаниками общей мощностью до 26 м и охарактеризована остатками конхострак, листовой флоры и предположительно индским комплексом миоспор (Объяснительная…, 1980).

Пачка зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин и *пачка конгломератов и охристо-желтых глин,* сопоставляющиеся с надбазальтовой толщей северных районов, были первоначально отнесены к нижнему триасу условно по единичным находкам филлопод и литологическому составу (Объяснительная…, 1980). Недавние находки остатков темноспондильных амфибий (Trematosauroidea gen. indet.) и рыб в пачке зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин бассейна р. Шарью не только подтвердили ее триасовый возраст, но и позволили сопоставить вмещающие отложения с верхнеоленекским подъярусом (Новиков, 1994).

***

Раннетриасовые костеносные отложения в Московской синеклизе, Сафоновском прогибе Мезенской синеклизы, Волго-Уральской и Воронежской антеклизах перекрываются несогласно породами юрского возраста различного генезиса, в то время как на остальной части Восточной Европы (Яренская впадина Мезенской синеклизы, Печорская синеклиза, Прикаспийская впадина и Припятский прогиб, Северное и Южное Приуралье) они подстилают среднетриасовые образования. Ведущую роль при проведении верхней границы со средним триасом в большинстве из указанных структур имеют данные по спорам и пыльце и остракодам (Миних, Макарова, 1990; Ильина, 2001; Лозовский и др., 2011; Кухтинов и др., 2016). Только в Приуралье и Прикаспийской впадине для этих целей также успешно используются остатки позвоночных (Очев и др., 1964; Шишкин, Очев, 1985; Ильина, Новиков, 1990, 1991; Новиков, Шишкин, 1992; Шишкин и др., 1995; Миних, Миних, 2006; Ilyina, Novikov, 2000).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Исследование таксономического разнообразия фауны раннетриасовых амфибий ВЕ показало, что она включает не менее 44 видаов, относящихся к двум подклассам, пяти отрядам, 12 семействам и 26 родам. В их числе диссертантом выделено и описано (лично или в соавторстве) одно семейство, пять подсемейств, 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 аберрантных трематозавроидов, выделенных в семейство Qantasidae. Выявлены возможные ранние представители Yarengiidae (Vyborosaurus) и типичных капитозаврид (Poryolosuchus), связывающие эти группы, соответственно с семейством Benthosuchidae и новым подсемейством Selenocarinae. Установлены представители поздних этапов в развитии «лавразийского брахиопида» Batrachosuchoides (B. ochevi), а также капитозавридных родов Wetlugasaurus (W. malachovi) и Parotosuchus (P. komiensis).

2. Выявлен начальный этап в развитии лавразийских капитозаврид, охарактеризованный позднеиндским подсемейством Selenocarinae. 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 аберрантных вариантов относится монотипичное семейство Qantasidae, сохраняющее некоторые архаичные черты, редкие среди триасовых Temnospondyli. Относимое ранее к трематозавроидам семейство Heylerosauridae (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 темноспондилов – установлен прежде не известный позднеиндский этап, представленный новым монотипичным подсемейством Syrtosuchinae. Эта примитивная группа вместе с типичными бентозухидами (подсемейство Benthosuchinae) представляет 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.

5. В историческом развитии трематозаврид выделяются две линии, одна из которых, наиболее полно представленная в нижнем триасе Восточной Европы, включает наиболее примитивные морфотипы и объединяет представителей четырех раннетриасовых подсемейств: Thoosuchinae Getmanov, Platysteginae Schoch et Milner, Lyrocephaliscinae Kuhn и Trematosaurinae Watson. Остальные подсемейства, известные в основном за пределами Восточной Европы (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 антракозаворв-хрониозухий, представленных в нижнем триасе Восточной Европы 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. Фортуни) 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 Восточной Европы включает пять крупных этапов, обозначаемых по доминантным родам темноспондильных амфибий как фауны Tupilakosaurus, Selenocara-Syrtosuchus, Benthosuchus, Wetlugasaurus и Parotosuchus. Фауна Tupilakosaurus характеризует вохминский горизонт Восточно-Европейской платформы и Южного Пприуралья 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Пприуралья. 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья, 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 Восточно-Европейской платформы и Южного Приуралья, где она подразделяется соответственно на группировки Inflectosaurus и Trematosaurus. Отдельные ее элементы также отмечены в одновозрастных отложениях Припятского прогиба, Северного Приуралья и, вероятно, Печорской синеклизы.

9. На протяжении всего раннего триаса территория Восточной Европы 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 Южное Приуралье) 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 Восточно-Европейской платформы, 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 Южного Приуралья (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 Восточно-Европейской платформы установлен новый, заплавненский горизонт, промежуточный между вохминским и рыбинским. Уточнен возрастной диапазон копанской свиты Южного Приуралья, 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 Коротаихинской 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 краснокаменская свита) содержат уже среднетриасовые палинокомплексы (Ильина, 2001) и остатки тетрапод.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ

aa – ala anterior
am – area marginalis
An – angulare
Ar – articulare
Bo – basioccipitale
ca – commissura anterior
car – crista articularis
carc – crista arcuata
cas – crista ascendens
cf – crista falciformis
ch – choana
cl – crista lateralis
cm – crista media
cmd – crista medialis (для temnospondyli)
cmdl – crista medialis (для chroniosuchia)
cmp – crista muscularis parasphenoidei
cms – crista muscularis supraangularis
co – crista obliqua (для temnospondyli)
cob – crista obliqua (для chroniosuchia)
coc – crista occipitalis
Cor – coronoideum
cp – crista posterior
cpp – crista parapterygoidea
cpro − crista praeotica laminae ascendens
csm – comissura sulci mandibularis
ct – crista tympanica
ctr – crista terminalis
D – dentale
dv – depressio ventralis
Ecpt – ectopterygoideum
Ept – epipterygoideum
Ex – exoccipitale
F – frontale
fa – facies alaris
fap – foramina angularia posterior
fcht – foramen chordae tympani
fd – facies dorsalis
fex – facies exoccipitalis
fl – flexura lacrimalis

fma – foramen meckelianum anterior
fmp – foramen meckelianum posterior
fpa – foramen palatinum anterior
fsa – foramen supraangulare externum
fsm – fossa subrostralis media
fo – fovea ovalis
fv – fodina vomeralis
hf – гиоидная фасетка
Icor – intercoronoideum
If – interfrontale
J – jugale
L – lacrimale
La – lamina articularis
lan – lamina anterior
las – lamina ascendens pterygoidei
lp – lamina posterior parasphenoidei
lpl – lamina paraquadrata lateralis
lpp – lamina parapterygoidea
lpr – lamina praeotica
Mx – maxillare
N – nasale
P – parietale
pa – processus accessories
Part – praearticulare
pc – processus cultriformis parasphenoidei
Pcor – praecoronoideum
Pf – postfrontale
PlL – palatolacrimale
pfa – processus fenestralis anterior
Pl – palatinum
pm – processus medialis
Pmx – praemaxillare
Po – postorbitale
Pp – postparietale
pr – processus retroarticularis
Prf – praefrontale
Ps – parasphenoideum
pso – processus suboticus
Psp – postspleniale
Pt – pterygoideum
pv – processus ventralis

Q – quadratum
Qj – quadratojugale
rc – recessus conoideus
sa – sulcus articularis
sac – sulcus accesorius sulci mandibularis
saci – sulcus arteriae carotis internae
San – supraangulare
sbt – sulcus buccalis transverses
sd – sulcus dentalis
sdpr – sulcus depressorius
sio – sulcus infraorbitalis
sj – sulcus jugalis
sm – sulcus mandibularis
smd – sulcus medius
Smx – septomaxillare
so - sulcus oralis
Sp – spleniale
Sph – sphenethmoideum
Sq – squamosum
ssm – sulcus supramaxillaris
St – supratemporale
st – sulcus temporalis
stl – sulcus temporalis lateralis
stm – sulcus temporalis medialis
Stp – stapes
T – tabulare
th − tuberculum hyoideum

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеев, А. С., Агаджанян, А. К., Арешин, А. В., Барсков, И. С., Горденко, Н. В., Ефимов, М. Б., Кабанов П.Б., Красилов В.А., Красников Н.М., Лебедев О.А., Розанова А. А., Сенников А.Г., Смирнова С.Б., Суханов, В.Б. Фокин П.А., Шмидт А.В. Открытие уникального местонахождения среднеюрской фауны и флоры в Подмосковье // Докл. АН. 2001. Т. 377. № 3. С. 359-362.

Арефьев М.П., Кулешов В.Н., Покровский Б.Г. Изотопный состав углерода и кислорода в континентальных карбонатах поздней перми и раннего триаса Русской плиты: глобальный экологический кризис на фоне меняющегося климата // Докл. АН. 2015. Т. 460. № 2. С. 193-197.

Арефьев М.П., Шелехова М.Л. Палинологическое обоснование возраста паршинских слоев нижнего триаса Московской синеклизы // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1991. Т. 66. № 3. С. 73-77.

Ауэрбах И.Б. Гора Богдо. Исследования, произведенные по поручению Императорского Русского географического общества в 1854 г. СПб., 1871. 81 с.

Блом Г.И. Нижнетриасовые отложения Волго-Вятского междуречья // Тр. Всесоюз. совещания по уточнению унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Т. 1. Триасовая система. Л.: Гостоптехиздат, 1960. С. 70–75.

Блом Г.И. Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1968. 376 с.

Блом Г.И. Нижний триас востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1969. 242 с.

Блом Г.И. Фации и палеогеография Московкой синеклизы и Волжско-Камской антеклизы в раннетриасовую эпоху. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1972. 367 с.

Блом Г.И. Стратотипы нижнего триаса Московской синеклизы и Волжско-Камской антеклизы. М.: Недра, 1974. 115 с.

Быстров А.П. Некоторые данные о скульптуре и росте накладных костей черепа стегоцефалов // Арх. анат., гистол. и эмбриол. 1935. Т. 15. № 4. С. 583-609.

Быстров А.П., Ефремов И.А. Benthosuchus sushkini Efr. - лабиринтодонт из эотриаса р. Шарженги. М.: Изд-во АН СССР, 1940. 152 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.10. Вып.1).

Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 1993. Вып. 2. М. 187 с.

Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. 2001. Вып. 3. М. 185 с.

Верхнепермские и нижнетриасовые отложения Московской синеклизы. М.: Недра, 1984. 140 с.

Воробьева Э.И. Морфология и особенности эволюции кистеперых рыб. М.: Наука, 1977. 239 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 163).

Вьюшков Б.П. Тупилакозавр – новая палеонтологическая загадка // Природа. 1957а. № 9. С. 112-113.

Вьюшков Б.П. Новые необыкновенные животные из отложений татарского яруса Европейской части СССР // Докл. АН СССР. 1957б. Т. 113. № 1. С. 183-186.

Гартман-Вейнберг А.П. Melosaurus uralensis H. von Meyer – верхнепермский архегозавроид // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1939. Т. 5. С. 7-20

Гартман-Вейнберг А.П., Кузьмин Ф.М. Нижнетриасовые стегоцефалы СССР. Lyrocephalus acutirostris nov. sp. // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1936. Т. 1. С. 75-84.

Гаряинов В.А., Очев В.Г. Каталог местонахождений позвоночных в пермских и триасовых отложениях Оренбургского Приуралья и юга Общего Сырта. Саратов: изд-во Сарат. ун-та, 1962. 62 с.

Гетманов С.Н. 1979. О строении нижней челюсти у раннетриасовых лабиринтодонтов // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 106-114.

Гетманов С.Н. О некоторых закономерностях роста черепа у бентозухид // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 110-116.

Гетманов С.Н. Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 103-108.

Гетманов С.Н. О характере индивидуальной изменчивости черепа у бентозухид в связи с развитием трематозаврового плана организации. // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 81-91.

Гетманов С.Н. Триасовые амфибии Восточно-Европейской платформы. М.: Наука, 1989. 102 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 236).

Голубев В.К. Узкопанцирные хрониозухии (Amphibia, Anthracosauromorpha) поздней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1998. № 3. С. 64-73.

Голубев В.К. Пермские и триасовые хрониозухии и биостратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам. М.: Наука, 2000. 174 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 276).

Голубев В.К. У вопросу о границе перми и триаса на Восточно-Европейской платформе // Палеострат-2017. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 30 января – 1 февраля 2017 г. Тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2017. С. 21 - 22.

Голубев В.К., Балабанов Ю.П., Сенников А.Г. Палеонтологическая и палеомагнитная характеристика пограничных отложений перми и триаса Восточно_Европейской платформы // Палеострат-2016. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 26 – 28 января 2016 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2016. С. 27.

Голубев В.К., Сенников А.Г. К характеристике границы перми и триаса в Московской синеклизе // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция)

секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27 – 29 января 2014 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2014. С. 26-27.

Голубева Л.П., Макарова И.С., Романовская Г.М., Семенова Е.В. Палинокомплексы триаса Восточно-Европейской платформы и их роль при корреляции одновозрастных отложений // Триасовые отложения Восточно-Европейской платформы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1985. С. 77-87.

Граница перми и триаса в континентальных сериях Восточной Европы (Материалы к Международному симпозиуму «Верхнепермские стратотипы Поволжья»). М.: ГЕОС, 1998. 246 с.

Губин Ю.М. О систематическом положении и возрасте некоторых лабиринтодонтов из верхнепермских отложений Западного Приуралья // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 94-99.

Губин Ю.М. Пермские архегозавроидные амфибии СССР. М.: Наука, 1991. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 249).

Губин Ю.М., Петровичев Н.Н., Соловьев Ю.Н., Кочергина Н.В., Лукьянченко А.Б., Марков С.М. Новообразование покровных костей черепа раннетриасовой амфибии // Вопросы онкологии. 2001. Т. 47. № 4. С. 449-455.

Добрускина И.А. Триасовые флоры Евразии. М.: Наука, 1982. 196 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 365).

Енцова Ф.И., Калантар И.З. Триасовые отложения Тимано-Печорской нефтегазоносной провинции // Материалы по геологии востока Русской платформы. Казань: Изд-во Казан. ун-та. 1966. Вып. 1. С. 138-179.

Ефремов И.А. Материалы по пермо-триасовым лабиринтодонтам. М.: Изд-во АН СССР, 1932. С. 57 – 67 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. Т. 1).

Ефремов И.А. Заметки о пермских Tetrapoda и местонахождениях их остатков. III. Melosaurus uralensis // Тр. ПИН АН СССР. 1937а. Т. 8. Вып. 1. С. 7–17.

Ефремов И.А. О стратиграфическом подразделении континентальной перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных // Докл. АН СССР. Н.С. 1937б. Т. 16. № 2. С. 125-132.

Ефремов И.А. Предварительное описание новых форм пермской и триасовой фауны наземных позвоночных СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 156 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т.10. Вып. 2.).

Ефремов И.А. Краткий обзор фауны пермских и триасовых Tetrapoda СССР // Советская геология. 1941. № 5. С. 96-103.

Ефремов И.А. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. Геол. 1952. № 6. С. 49-75.

Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 185 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 46).

Ефремов И.А., Кузьмин Ф.М. Пермотриас северной части Русской платформы и его местонахождения лабиринтодонтов. М.: Изд-во АН СССР, 1932. С. 207-217 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. Т. 1).

Захаров Ю. Д., Бяков А. С., Хорачек М. Глобальная корреляция базальных слоев триаса в свете первых изотопно-углеродных свидетельств по границе перми и триаса на Северо-Востоке Азии // Тихоокеанская геология, 2014. Т. 33. С. 3–19.

Ивахненко М.Ф. Новые данные по раннетриасовым лабиринтодонтам Русской платформы: (о видовом составе рода Thoosuchus) // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1971. Т. 46. Вып. 6. С. 145-146.

Ивахненко М.Ф. Новый бентозухид из нижнего триаса Верхнего Поволжья // Палеонтол. журн. 1972. № 4. С. 93-99.

Ивахненко М.Ф. Пермские и триасовые проколофоны Русской платформы. М.: Наука, 1979. 80 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 164).

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М., Каландадзе Н.Н., Новиков И.В., Сенников А.Г., Раутиан А.С. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 268).

Ивахненко М.Ф., Твердохлебова Г.И. Систематика, морфология и стратиграфическое значение верхнепермских хрониозухов востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1980. 69 с.

Ильина Н.В. Палиностратиграфия среднего триаса Тимано-Североуральского региона. Екатеринбург: УрО РАН, 2001. 230 с.

Ильина Н.В., Новиков И.В. Новые данные об объеме среднего триаса в Большесынинской впадине Северного Приуралья // Докл. АН СССР. 1990. Т. 315. № 1. С. 168-171.

Ильина Н.В., Новиков И.В. Триасовые отложения Северного Приуралья. Сыктывкар: Коми науч. Центр УрО АН СССР, 1991. 25 с.

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

Ископаемые позвоночные России и сопредельных стран. Ископаемые рептилии и птицы. Часть 1 / Ред. Ивахненко М.Ф., Курочкин Е.Н. М.: ГЕОС, 2008. 348 с.

Каландадзе Н.Н. Первая находка листрозавра на территории Европейской части СССР. Палеонтол. журн. 1975. № 4. С. 140-142.

Каландадзе Н.Н., Очев В.Г., Татаринов Л.П., Чудинов П.К., Шишкин М.А. Каталог пермских и триасовых тетрапод СССР // Верхнепалеозойские и мезозойские земноводные и пресмыкающиеся СССР. М.: Наука, 1968. С. 72-92.

Калантар И.З. Новое в стратиграфии триасовых отложений Полярного Предуралья // Новое в стратиграфии триаса Палеоурала. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 46-61.

Караулов В.Б., Лозовский В.Р. О разных подходах к совершенствованию общей стратиграфической шкалы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 3–19.

Киселев Д.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С., Новиков И.В., Сенников А.Г. Атлас геологических памятников природы Ярославской области. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2003. 120 с.

Козинцева Т.М., Новиков И.В., Гусева Л.В., Варенова Т.В., Варенов Д.В., Моров В.П., Любославова Л.Н. Уникальные находки темноспондильных амфибий в вохминском горизонте (нижний триас) Общего Сырта // Объекты палеонтологического и геологического наследия и музеев в их изучении и охране. Кунгур: Кунгурский историко-архитектурный и художественный музей-заповедник, 2013. С. 70-73.

Конжукова Е.Д. Пермские и триасовые лабиринтодонты Поволжья и Приуралья // Материалы по пермским и триасовым наземным позвоночным СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 5-88 (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 49).

Конжукова Е.Д. Новый паротозавр из триаса Приуралья // Палеонтол. журн. 1965. № 1. С. 97-104.

Коцур Х., Лозовский В.Р., Лопато А.Ю., Мовшович Е.В. О стратиграфическом положении важнейших находок вертексиид в триасовых отложениях Европы // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1983. Т. 58. Вып.5. С. 60-72.

Кузьмин Ф.М. Нижнетриасовые стегоцефалы северной части Окско-Цнинского вала // Ежегодн. Русск. Палеонтол. о-ва. 1935. Т. 10. С. 39-48.

Кузьмин Ф.М. Примитивные черты в структуре черепа поздних стегоцефалов // Проблемы палеонтологии. М.: Изд-во МГУ, 1938. Т. 4. С. 9-45.

Кухтинов Д.А., Ярошенко О.П., Шишкин М.А., Сенников А.Г., Миних А.В., Миних М.Г., Твердохлебов В.П., Левина В.И., Прохорова Н.П., Воронкова Е.А. Актуализированная стратиграфическая схема триасовых отложений Прикаспийского региона. М.: ФГБУ «ВНИГНИ», 2016. 36 с.

Лозовский В.Р. Стратиграфия нижнетриасовых отложений бассейнов рек Унжи, Ветлуги и Юга // Сб. статей по геол. и инженерной геологии. 1965. Вып. IV. С. 1-18.

Лозовский В.Р. Новые данные по стратиграфии нижнетриасовых отложений Московской синеклизы // Сб. статей по геологии и гидрогеологии. 1967. Вып. VI. С. 121-128.

Лозовский В.Р. Триасовые отложения осевой зоны Московской синеклизы. Автореф. дис…канд. геол.-мин. наук. М., 1969. 28 с.

Лозовский В.Р. О возрасте слоев с Lystrosaurus в Московской синеклизе // Докл. АН СССР. 1983. Т. 272. № 6. С. 1433 - 1437.

Лозовский В.Р. Триасовые озера Московской и Польско-Литовской синеклиз // История озер позднего палеозоя и раннего мезозоя. Л.: Наука, 1987. С. 199-213.

Лозовский В.Р. Раннетриасовый этап развития Западной Лавразии. Автореф. дис. … д-ра геол.-минер. наук. М.: ПИН РАН, 1992. 51 с.

Лозовский В.Р. Корреляция триасовых отложений Восточно-Европейского и Германского бассейнов и проблема границы перми и триаса // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Лавразии. Материалы V Муждународной

конференции, посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860-1917). Москва, 22-23 ноября 2010. М.: ПИН РАН. 2010. С. 86-87.

Лозовский В.Р., Балабанов Ю.П., Пономаренко А.Г., Новиков И.В., Буслович А.Л., Морковин Б.И., Ярошенко О.П. Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 1. Бассейн р. Юг // Бюл. МОИП. Отд. геол. 2014. Т. 89. Вып.2. С. 62-72.

Лозовский В.Р., Балабанов Ю.П., Новиков И.В., Морковин Б.И., Ярошенко О.П. Стратиграфия, палеомагнетизм и петромагнетизм нижнего триаса Московской синеклизы. Статья 2. Бассейны рек Ветлуги и Унжи // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2015. Т. 90. Вып. 3. С. 27-43.

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

Лозовский В.Р., Красилов В.А., Афонин С.А., Пономаренко А.Г., Щербаков Д.Е., Аристов Д.С., Ярошенко О.П., Кухтинов Д.А., Буров Б.В., Буслович А.Л., Морковин И.В. О выделении новой пачки в составе вохминской свиты нижнего триаса Московской синеклизы // Бюлл. РМСК по Центру и Югу Русской платформы. 2001. Вып.3. С. 151-163.

Лозовский В.Р., Морковин Б.И., Кухтинов Д.А., Миних А.В., Балабанов Ю.П. Недубровская пачка имеет раннетриасовый возраст! // Палеострат-2017. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 30 января – 1 февраля 2017 г. Тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН, 2017. С. 39 - 40.

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

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

Лозовский В.Р., Новиков И.В. Стратиграфическая схема триасовых отложений Московской и Мезенской синеклиз: состояние и проблемы // Состояние стратиграфической базы центра и юго-востока Восточно-Европейской платформы. Материалы совещания (Москва, ВНИГНИ, 23-25 ноября 2015 г.). М.: ФГБУ «ВНИГНИ», 2016. С. 80-87.

Лозовский В.Р., Новиков И.В., Сенников А.Г., Шишкин М.А., Миних М.Г. О подразделении раннетриасовой фауны Parotosuchus Восточной Европы // Тезисы докл. Всероссийской конференции « Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии». М.: Палеонтол. ин-т РАН , 1995. С. 20-21.

Лозовский В.Р., Новиков И.В., Шишкин М.А. О выделении нового горизонта в нижнем триасе Московской синеклизы // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 1992. Вып.1. С. 91-95.

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

Лозовский В.Р., Розанов В.И. Стратиграфия триасовых отложений северной части Московской синеклизы // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1969. № 10 С. 15-22.

Лозовский В.Р., Шишкин М.А. Первые находки лабиринтодонтов в нижнем триасе Мангышлака // Докл. АН СССР. 1974. Т.214. № 1. С. 169-172.

Лутугин Л.И. Геологические и географические исследования Волжско-Северодвинских водоразделов, произведенные в 1890-1891 гг. // Изв. Имераторского Русского геогр. об-ва. 1892.Т. XXVIII. С. 608-610.

Мазарович А.Н. Стратиграфия пестроцветных образований верхней перми и нижнего триаса Русской платформы // Бюл. МОИП. Отд. Геол. 1939а. Т. XVII. № 1. С. 3-22.

Мазарович А.Н. О триасовых отложениях бассейна Ветлуги и Вятки // Уч. зап. Моск. Гос. ун-та. 1939б. Вып. 26. С. 75-92.

Миних А.В. К тафономии нижнетриасового местонахождения фауны и флоры у с. Тихвинское Ярославской области // Тафомия и вопросы палеогеографии. Саратов: Изд-во Сарат. гос. ун-та, 1984. С. 50-62.

Миних М.Г. Триасовые двоякодышащие рыбы востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1977. 96 с.

Миних М.Г. Описание лопатинской свиты. Саратов: изд-во Сарат. ун-та. 1984а. 6 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6211 – 84 Деп.).

Миних М.Г. Описание красноборской свиты. Саратов: изд-во Сарат. ун-та. 1984б . 5 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6240 – 84 Деп.).

Миних М.Г. Позднепермская и триасовая ихтиофауна Европейской России. Автореф. дис… д-ра геол.-минер. наук. Саратов: Ареал, 1998. 62 с.

Миних М.Г., Макарова И.С. К вопросу о стратиграфическом положении гамской свиты в триасе Мезенской синеклизы // Тр. 11 геол. Конф. Коми АССР. 1990. Т. 1. С. 233-239.

Миних М.Г., Миних А.В. Описание чучепальской свиты. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1984а. 6 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6210 – 84 Деп.).

Миних М.Г., Миних А.В. Описание пижмомезенской свиты. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1984б. 8 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6212 – 84 Деп.).

Миних М.Г., Миних А.В. Описание ларкинской свиты. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1984 г. 6 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6238 – 84 Деп.).

Миних М.Г., Миних А.В. Описание вашкинской свиты. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1984д. 5 с. (Депонировано в ВИНИТИ, № 6239 – 84 Деп.).

Миних М.Г., Миних А.В. Ихтиофауна в корреляции разрезов триаса Южного Приуралья, Воронежской и юго-востока Волго-Уральской антеклиз и Прикаспийской впадины // Недра Поволжья и Прикаспия. 2005. Вып.42. С. 35-45.

Миних М.Г., Миних А.В. Зональная схема триаса Европейской России по ихтиофауне // Изв. Сарат. ун-та. Нов. серия. Серия Науки о Земле. 2006. Вып. 1. С. 63-71.

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

Молин В.А. Новые местонахождения позвоночных в пермских и триасовых отложениях Западного Притиманья // Изв. Коми филиала Всесоюз. геогр. Общества. 1965. № 10. С. 103-106.

Молостовский Э.А. Палеомагнитная стратиграфия верхней перми и триаса востока Европейской части СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1983. 168 с.

Морковин Б.И. Асимметрия черепных структур у раннетриасовых лабиринтодонтов Восточно-Европейской платформы // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия. Тезисы конференции (Москва, 14-16 ноября 2012 г.). М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2012. С. 32-33.

Морковин Б.И. Становление типичных особенностей черепа капитозаврид (Amphibia:Temnospondyli) в эволюции форм ветлугазаврового уровня // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. VIII Всерос. Научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2011а. С. 33-34.

Морковин Б.И. Некоторые особенности эволюции черепа капитозавридных лабиринтодонтов в раннем триасе // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). М: ПИН РАН. 2011б. С. 29-30.

Морковин Б.И. Ассиметрия черепных структур у раннетриасовых лабиринтодонтов Восточно-Европейской платформы // Морфогенез в индивидуальном и историческомразвитии: симметрия и асимметрия. Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2012. С. 32-33.

Морковин Б.И. О развитии покровного орнамента костей черепа в онтогенезе раннетриасовых бентозухид (Amphibia, Temnospondyli) // Палеонтол. журн. 2015а. № 1. С. 52-64.

Морковин Б.И. О положении скулового канала боковой линии у ранних трематозавроидов (Temnospondyli: Trematosauroidea) из нижнего триаса Европейской платформы // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XII Всерос. научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2015б. С. 27-28.

Морковин Б.И. Соотношение шагрени и орнамента на небных ветвях pterygoideum у некоторых раннетриасовых капитозавроморф (Amphibia: Temnospondyli) как пример разнонаправленности их развития // Палеострат-2016. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 26 – 28 января 2016 г.). Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН. 2016а. С. 55-56.

Морковин Б.И. Особенности возрастных изменений постфенестрального зубного ряда у раннетриасового капитозавроморфа Benthosuchus (Amphibia: Temnospondyli) // Современная палеонтология: классические и новейшие методы. XIII Всерос. научная школа молодых ученых-палеонтологов. Тезисы. М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2016б. С. 20-21.

Морковин И.В. Новые находки нижнетриасовых наземных позвоночных в верховьях р. Лузы и их стратиграфическое значение // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1999. № 1. С. 16-20.

Морковин И.В., Новиков И.В. Новый лабиринтодонт из нижнего триаса в бассейне р. Лузы (Республика Коми) // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2000. № 3.С. 29-35.

Несов Л.А. Позднеюрский лабиринтодонт (Amphibia, Labyrinthodontia) среди других реликтовых групп позвоночных Северной Ферганы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 82-90.

Никитин С.Н. Геологический очерк Ветлужского края // Материалы для геологии России Т. IX. СПб., 1883. Отдельный оттиск. 50 с.

Никитин С.Н. Общая геологическая карта России. Лист 56 (Ярославль) // Тр. Геол. ком. 1884. Т. 1. № 2. 153 с.

Никитин С.Н. Общая геологическая карта России. Лист 71 (Кострома) // Тр. Геол. ком. 1885. Т. 2. № 1. 218 с.

Новиков И.В. Новый вид Parotosuchus (Amphibia, Labyrinthodontia) из триасовых отложений бассейна р. Вычегды // Палеонтол. журн. 1986. № 3. С. 129-131.

Новиков И.В. Предварительные данные о новых находках позвоночных в чаркабожской свите (нижний триас) бассейна р. Цильмы // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1988. № 3. С. 112-115.

Новиков И.В. О комплексах триасовых тетрапод Тимано-Североуральского региона // Докл. АН СССР. 1989. Т. 307. № 4. С. 937-939.

Новиков И.В. Новые раннетриасовые лабиринтодонты Среднего Приуралья // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 86-100.

Новиков И.В. О биостратиграфической схеме нижнего триаса Восточной Европы по фауне тетрапод // Докл. АН СССР. 1991а. Т. 318. № 2. С. 433-437.

Новиков И.В. Новые данные по проколофонинам СССР // Палеонтол. журн. 1991б. № 3. С. 73-85.

Новиков И.В. Основные этапы развития раннетриасовой фауны тетрапод Восточной Европы и стратиграфическое распространение ее ведущих групп // Бюлл. МОИП. Сер. геол. 1992а. Т. 67. Вып. 4. С. 44-51.

Новиков И.В. О номенклатуре триасовых стратонов Большесынинской впадины Северного Приуралья // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1992б. № 3. С. 26-30.

Новиков И.В. Биостратиграфия континентального триаса Тимано-Североуральского региона по фауне тетрапод. М.: Наука, 1994. 139 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 261).

Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 1. Род Inflectosaurus Shishkin, 1960 // Палеонтол. журн. 2007. № 2. С. 51-58.

Новиков И.В. Динамика разнообразия трематозавроидных амфибий // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. Материалы VII научных чтений, посвященных памяти профессора М.В. Муратова. М.: РГГРУ. 2010а. С. 85-87.

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

Новиков И.В. Новые данные по триасовым темноспондильным амфибиям Общего Сырта // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). М: ПИН РАН. 2011а. С. 35-37.

Новиков И.В. О биостратиграфической схеме нижнего триаса Восточно-Европейской платформы по тетраподам // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2011б. Т. 86. № 5. С. 42-46.

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

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

Новиков И.В. Триасовые амфибии Общего Сырта и их биостратиграфическое значение // Самарский край в истории России. Вып.4. Материалы Межрегиональной научной конференции, посвященной 160-летию Самарской губернии и 125-летию со дня основания Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина. Самара: Изд-во СНЦ РАН, 2012в. С. 21-25.

Новиков И.В. Лонхоринхиды (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы // Проблемы геологии Европейской России. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора Бориса Александровича Можаровского. Саратов: СГТУ, 2013. С. 148-155.

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

Новиков И.В. Фауна тетрапод Tupilakosaurus триаса Восточной Европы: систематический состав и возраст // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2015б. Т. 90. Вып. 3. С. 44-49.

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

Новиков И.В. Комплексы триасовых тетрапод Ярославского, Костромского, Ивановского Поволжья и Унжинско-Костромского Междуречья // XIV Плесские чтения: материалы науч.- практ. конф., Плес, 13-14 ноября 2015 г. Иваново: Изд-во «Иванов. гос. ун-т», 2016б. С. 132-139.

Новиков И.В., Гусева Л.В., Моров В.П., Варенова Т.В., Варенов Д.В. Научные результаты экспедиций отдела природы СОИКМ им. П.В. Алабина по мониторингу триасовых отложений юго-востока Самарской области (2010-11 гг.) // Самарский

край в истории России.Вып.4. Материалы Межрегиональной научной конференции, посвященной 160-летию Самарской губернии и 125-летию со дня основания Самарского областного историко-краеведческого музея им. П.В. Алабина. Самара: Изд-во СНЦ РАН, 2012. С. 10-20.

Новиков И.В., Ильина Н.В., Канев Г.П., Добрецова Ю.Г., Кочегура В.В. Новые данные по триасовым отложениям Большесынинской впадины (Северное Приуралье) // Докл. АН. 1992. Т. 326. № 2. С. 318-322.

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

Новиков И.В., Лебедев О.А., Крупина Н.И. Новые данные по раннетриасовым саркоптеригиям (Pisces: Actinistia и Dipnoi) Восточной Европы // Исследования по палеонтологии и биостратиграфии древних континентальных отложений (Памяти профессора В.Г. Очева). Саратов: Изд-во «Научная книга», 2009. С. 158-170.

Новиков И.В., Лозовский В.Р., Шишкин М.А., Миних М.Г. Новый горизонт в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы // Докл. АН СССР. 1990. Т. 315. № 2. С. 453-456.

Новиков И.В., Орлов А.Н. Новые данные по раннетриасовым позвоночным о. Колгуев // Палеонтол. журн. 1992. № 1. С. 133-136.

Новиков И.В., Сенников А.Г. О возрасте гостевской свиты (нижний триас) Общего Сырта // Бюлл. РМСК по центру и югу Русской платформы. 2001. Вып. 3. С. 147-150.

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

Новиков И.В., Сенников А.Г. Комплексы триасовых тетрапод Общего Сырта // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения профессора Виталия Георгиевича Очева / Отв. ред. А.В. Иванов. Саратов: СГТУ, 2012а. С. 78 – 87.

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

Новиков И.В., Сенников А.Г. Комплексы раннетриасовых тетрапод Южного Приуралья // Геология, полезные ископаемые и проблемы геоэкологии Башкортостана, Урала и сопредельных территорий: Материалы и доклады / 10-я Межрегиональная научно-практическая конференция. Уфа, 13-15 мая, 2014 г. Уфа: Дизайн Пресс, 2014а. С. 72-74.

Новиков И.В., Сенников А.Г. Новые данные по стратиграфии и палеонтологической характеристике нижнего триаса южного Приуралья // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Отв. ред. А.В. Иванов. Саратов: СГТУ, 2014б. С. 54 – 57.

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

Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних М.Г., Миних А.В., Букина Т.Ф. Новые данные по раннетриасовым позвоночным в местонахождении "Донская Лука" (Волгоградская область). Статья 1. // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2001. № 6. С. 33-38.

Новиков И.В., Сенников А.Г., Миних М.Г., Миних А.В., Букина Т.Ф. Новые данные по местонахождению раннетриасовых позвоночных Донская Лука (Волгоградская область). Статья II // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2002. № 2. С. 43-53.

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

Новиков И.В., Шишкин М.А. Новые среднетриасовые лабиринтодонты Печорского Приуралья // Палеонтол. журн. 1992. № 3. С. 71-80.

Объяснительная записка к унифицированным и корреляционным стратиграфическим схемам Урала. Свердловск: УНЦ АН СССР. 1980. Ч. 2. 133 с.

Олейников А.Н., Гаврилова В.А. Триасовая система // Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2008. С. 77–85.

Орлов А.Н. Математический метод исследования позвоночных // Палеонтол. журн. 1990. № 2. С. 112-118.

Очев В.Г. Новые данные по фауне триасовых позвоночных Оренбургского Приуралья // Докл. АН СССР. 1958. Т.122. № 3. С. 485-488.

Очев В.Г. Некоторые вопросы стратиграфии триасовых отложений Оренбургского Приуралья по фауне позвоночных // Тр. ВНИГНИ. 1960а. Т.29. С. 35-40.

Очев В.Г. К стратиграфии континентальных триасовых отложений востока Европейской части СССР // Уч. зап. Сарат. гос. ун-та. Вып. геол. 1960б. С. 131-138.

Очев В.Г. О континентальном перерыве между палеозоем и мезозоем на востоке Европейской части СССР // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1960в. №3. С. 32-36.

Очев В.Г. О находках малоизвестных групп триасовых позвоночных // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1962. № 9. С. 25-28.

Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1966. 184 с.

Очев В.Г. Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока европейской части СССР. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1972. 269 с.

Очев В.Г. К морфологии нижней челюсти некоторых триасовых лабиринтодонтов // Вопр. геологии Южного Приуралья и Поволжья. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. 1974. Вып. 9. Ч. 1. С. 73-87.

Очев В.Г. Необычный зуб из нижнего триаса Донской Луки // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1976. № 8. С. 176-177.

Очев В.Г. К истории триасовых позвоночных Приуралья // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1992а. Т. 67. Вып. 4. С. 30-43.

Очев В.Г. О второй достоверной находке аномодонтов в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1992б. № 2. С. 132-133.

Очев В.Г., Рыков С.П. О некоторых проблематичных остатках позвоночных из триаса СССР // Вопросы геологии Южного Урала. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1984. Вып. 24. С.52-56.

Очев В.Г., Шишкин М.А. Об иерархии стратонов в нижнем триасе востока Европейской России // Докл АН. 2000. Т. 374. № 4. С. 520-523.

Очев В.Г., Шишкин М.А., Гаряинов В.А., Твердохлебов В.П. Новые данные о стратиграфическом расчленении триаса Оренбургского Приуралья по позвоночным // Докл. АН СССР. 1964. Т. 158. № 2. С. 363-365.

Очев В.Г., Шишкин М.А., Кухтинов Д.А., Твердохлебов В.П., Макарова И.С. О некоторых нерешенных проблемах статиграфии триаса Восточной Европы // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 3. С. 51-64.

Результаты геолого-разведочных работ в Ухто-Печорском районе и на о. Вайгач (1929-1932). Ухто-Печорский трест. Чибью, 1934. 96 с.

Решение Межведомственного стратиграфического совещания по триасу Восточно-Европейской платформы (Саратов, 1979 г.). Л.: ВСЕГЕИ, 1982. 64 с.

Рыков С.П., Очев В.Г. О местонахождениях триасовых позвоночных на Донской Луке // Вопр. геол. Южн. Урала и Поволжья. 1966. Т. 3. №1. С. 58-62.

Рябинин А.Н. Trematosuchus yakovlevi nov.sp. из нижнетриасовых отложений окрестностей г. Рыбинска // Изв. Геол. ком-та. 1927. Т.45. С. 519-528.

Рябинин А.Н. Wetlugasaurus angustifrons nov.gen., nov.sp. из нижнего триаса Ветлужского края // Ежегодн. Русск. палеонтол. о-ва. 1930. Т. 8. С. 49-71.

Садеков А.Ю., Новиков И.В. Новые находки раннетриасовых позвоночных в окрестностях г. Плес (Ивановская область) // Бюлл. РМСК по Центру и Югу Русской платформы. 2001. Вып.3. С. 144-146.

Сайдаковский Л.Я., Киселевский Ф.Ю. Значение харовых водорослей для стратиграфии триаса Восточно-Европейской платформы // Триасовые отложения Восточно-Европейской платформы. Саратов: Изд-во Сарат.. ун-та, 1985. С. 67-77.

Сенников А.Г. Новый ветлугазавр из бассейна реки Самары // Палеонтол. журн. 1981. № 2. С. 143-148.

Сенников А.Г. Новые данные по рауизухидам Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1990. № 3. С. 3-16.

Сенников А.Г. Ранние текодонты Восточной Европы. М.: Наука, 1995. 140 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 263).

Сенников А.Г. Открытие примитивной завроптеригии из нижнего триаса Донской Луки и распространение триасовых морских рептилий в России // Палеонтол. журн. 2001. № 3. С. 76-85.

Сенников А.Г. Новая специализированная пролацертилия (Reptilia: Archosauromorpha) из нижнего триаса Оренбургской области // Палеонтол. журн. 2005. № 2. С. 88-97.

Сенников А.Г. Новые танистрофеиды (Reptilia: Archosauromorpha) из триаса Европы // Палеонтол. журн. 2011. № 1 С. 82-96.

Сенников А.Г. Первый ктенозаврисцид (Reptilia: Archosauromorpha) из раннего триаса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2012. № 5. С. 53-66.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Пограничные отложения перми и триаса района гг. Вязники и Гороховец (Владимирская область) // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V Междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения Владимира Прохоровича Амалицкого (1860–1917).Москва, 22–23 ноября 2010 г. М.: ПИН РАН, 2010.С. 102–107.

Сенников А.Г., Голубев В.К. К фаунистическому обоснованию границы перми и триаса в континентальных отложениях Восточной Европы.1. Гороховец – Жуков овраг // Палеонтол. журн. 2012. № 3. С. 88-98.

Сенников А.Г., Голубев В.К. Находки древнейших быстровианид Axitectum и протерозухид Vonhuenia // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27 – 29 января 2014 г. Тезисы докладов. А.С. Алексеев (ред.). М.: ПИН РАН. 2014. С. 60-61.

Сенников А.Г., Новиков И.В. Фауна позвоночных нижнего триаса Верхнего Поволжья // VI Золотаревские чтения. Тезисы докл. конференции (21-22 янв. 1997 г.) Рыбинск: Рыбинский истор.-арх. и худ. музей-заповедник. 1996. С. 1-3.

Сенников А.Г., Новиков И.В. Нижнетриасовое местонахождение Донская Лука как пример регионального своеобразия фауны позвоночных // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всероссийская конференция 4-5 апреля 2002, Москва. Тезисы докладов. М.: ПИН РАН. 2002. С. 88.

Сенников А.Г., Новиков И.В. Раннетриасовые дицинодонты Восточной Европы // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 2011. Т. 86. Вып. 5. С. 61-64.

Сенников А.Г., Новиков И.В. О находках Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Восточной Европы и возможных пищевых адаптациях представителей этого семейства // Палеострат-2012. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества. Москва, 30 января – 1 февраля 2012 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. (ред.). М.: ПИН РАН. 2012. С. 60-61.

Сенников А.Г., Новиков И.В. К палеонтологической характеристике пограничных отложений перми и триаса в Южном Приуралье и на Общем Сырте // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 27–29 января 2014 г.). Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН. 2014. С. 61-63.

Сенников А.Г., Новиков И.В. Редкие элементы в триасовой фауне тетрапод Европейской России // Палеострат-2015. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 26 – 28 января 2015 г.). Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН. 2015. С. 65-67.

Сенников А.Г., Новиков И.В., Шамаев Р.Ю. Первая находка Tupilakosaurus в раннеоленекском местонахождении Тихвинское (Ярославское Поволжье) // Палеострат-2014. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН (Москва, 27 – 29 января 2014 г.). Тезисы докладов. Ред. А.С. Алексеев. М.: ПИН РАН. 2014. С. 63-64.

Соловьев В.К. К вопросу о стратиграфии нижнего триаса Поволжья // Докл. АН СССР. 1956. Т. 110. № 3. С. 430-433.

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

Строк Н.И. Стратиграфия нижнетриасовых отложений западной части Московской синеклизы // Мат. по геологии и полезным ископаемым центр. районов Европейской части СССР. 1970. Вып. 6. С. 147-156.

Строк Н.И., Горбаткина Т.Е. Стратиграфия нижнетриасовых отложений западной и центральной частей Московской синеклизы // Изв. вузов. Геол. и разведка. 1974. № 7. С. 26-36.

Строк Н.И., Горбаткина Т.Е. История развития центральной и западной частей Московской синеклизы в раннетриасовую эпоху // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1976. Т. 51. № 5. С. 39-47.

Сурков М.В. Новый среднетриасовый дицинодонт (Kannemeyeriinae) из Печерского района // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 83-84.

Сурков М.В. Первая находка остатков дицинодонтов из верхов нижнего триаса Европейской России и заметки о некоторых аспектах эволюции жевательного аппарата этих терапсид // Палеонтол. журн. 2005. № 1. С. 76-82.

Твердохлебов В.П. О подразделении ветлужской серии (индского яруса) в пределах Южного Приуралья и Общего Сырта // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1970 а. № 12. С. 101-105.

Твердохлебов В.П. Баскунчакские отложения левобережья бассена р. Самары и Общего Сырта (Оренбургское и Башкирское Приуралье) // Проблемы геол. Южн. Урала и Поволжья. 1970б. Вып. 7. Ч.1. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та. С. 96-101.

Твердохлебов В.П. Нижний триас Общего Сырта // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всеросс. конф., 4-5 апреля 2002, Москва. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2002. С. 93-94.

Твердохлебов В.П. Новые свиты нижнего триаса на юго-востоке Волго-Уральской антеклизы как отражение цикличности посткризисного развития экосистем региона // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник трудов Всероссийской

научной конференции, посвященной памяти профессора Виталия Георгиевича Очева / Отв. ред. А.В. Иванов. Саратов: СГТУ, 2014. С. 148-155.

Твердохлебов В.П., Сурков М.В., Твердохлебова Г.И. Континентальные палеоэкосистемы рубежа палеозоя и мезозоя. Статья 3. Поздневятское-вязниковское и раннекопанское время, юго-восток Восточно-Европейской платформы // Изв. вузов. Геол. и разведка. 2007. № 1. С. 3- 10.

Хименков В.Г. Геологическое строение и фосфориты бассейнов рек Сысолы и Лузы Усть-Сысольского уезда Вологодской губернии // Тр. Комиссии Моск. ин-та по исследованию фосфоритов. Сер. 2. 1915. Т. 7. С. 1-32.

Чудинов П.К., Вьюшков Б.П. Новые данные о мелких котилозаврах из перми и триаса СССР // Докл. АН СССР. 1956. Т. 108. № 3. С. 547-550.

Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука, 1990. 179 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 241).

Шишкин М.А. О новом семействе триасовых лабиринтодонтов Yarengiidae // Палеонтол. журн. 1960а. № 1. С. 97-106.

Шишкин М.А. Новый триасовый трематозаврид Inflectosaurus amplus // Палеонтол. журн. 1960б. № 2. С. 130-148.

Шишкин М.А. Новые данные о Tupilakosaurus // Докл. АН СССР. 1961. Т.136. № 4. С. 938-941.

Шишкин М.А. Подотряд Stereospondyli // Основы палеонтологии: Земноводные, пресмыкающиеся, птицы. М.: Наука, 1964. С. 83-112.

Шишкин М.А. Брахиопоидный лабиринтодонт из триаса Русской платформы // Палеонтол. журн. 1966. № 2. С. 93-108.

Шишкин М.А. Плагиозавры в триасе СССР // Палеонтол. журн. 1967. № 1. С. 92-99.

Шишкин М.А. О базиптеригоидном сочленении у бесхвостых амфибий // Докл. АН СССР. 1967б. Т. 174. № 6. С. 1425-1428.

Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 137).

Шишкин М.А. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocephalidae // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 104-119.

Шишкин М.А. Новые данные о плагиозаврах из триаса СССР // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1986. Т. 61. № 3. С. 97-102.

Шишкин М.А. Эволюция древних амфибий. М.: Наука, 1987. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).

Шишкин М.А. Лабиринтодонт из поздней юры Монголии // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 81-95.

Шишкин М.А. Гондванский ритидостеид (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Южного Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 104-119.

Шишкин М.А. Лабиринтодонты // Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. С. 56-72.

Шишкин М.А. О реликтах палеозойских архегозавроидов (Amphibia, Temnospondyli) в триасе Еврамерики // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. IV Всероссийская конференция 4-5 апреля 2002, Москва. Тезисы докладов. М.: Палеонтол. ин-т, 2002. С. 99.

Шишкин М.А. Древние амфибии в мезозое Монголии // Палеонтология Центральной Азии. Тезисы докладов Международной конференции к 40-летию Совместной российско-монгольской палеонтологической экспедиции (СРМПЭ) (18-19 ноября 2009 г., ПИН РАН, Москва). М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2009. С. 90-91.

Шишкин М.А. Начальная диверсификация амфибий после терминального пермского кризиса // Палеонтология и стратиграфия перми и триаса Северной Евразии. Матер. V Междунар. конф., посвященной 150-летию со дня рождения В. П. Амалицкого (1860-1917) (Москва, 22-23 ноября 2010 г.). М.: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН, 2010. С. 119-122.

Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса: происхождение и вопрос об очаге экспансии// Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Материалы конференции, посвященной 80-летию со дня рождения Виталия Георгиевича Очева (1931-2004) (6 декабря 2011 г., ПИН РАН, Москва). М: Палеонтол. ин-т им. А.А. Борисяка РАН. 2011. С. 53-57.

Шишкин М.А. Проблема происхождения посткризисной фауны амфибий раннего мезозоя // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей. Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (3-7 апреля 2017 г., Санкт-Петербург). СПб., 2017. С. 224-225.

Шишкин М.А., Вавилов М.Н. Находка ритидостеида (Amphibia, Labyrinthodontia) в триасе СССР // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282. № 4. С. 971-975.

Шишкин М.А., Лозовский В.Р. Лабиринтодонт из триаса Приморья // Докл. АН СССР. 1979. Т. 246. № 1. С. 201-205.

Шишкин М.А., Лозовский В.Р., Очев В.Г. Обзор местонахождений триасовых наземных позвоночных Азиатской части СССР // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1986. Т. 61. Вып. 6. С. 51-63.

Шишкин М.А., Новиков И.В. Реликтовые антракозавры в раннем мезозое Восточной Европы // Докл. АН. 1992. Т. 325. № 4. С. 829-832.

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

Шишкин М.А., Плакс Д.П., Толстошеев В.И., Кручек С.А. О находке темноспондильной амфибии в нижнем триасе Беларуси // Літасфера. 2014. № 2 (41). С. 10-18.

Шишкин М.А., Очев В.Г. К вопросу об эволюции эндокрания у древних земноводных // Докл. АН СССР. 1966. Т. 169. № 5. С. 1167-1170.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР// Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеоген-неогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР. Л.: Наука, 1967. С. 74-82.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Значение наземных позвоночных для стратиграфии триаса Восточно-Европейской платформы // Триасовые отложения Восточно-Европейской платформы. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1985. С. 28-43.

Шишкин М.А., Очев В.Г. О пространственной дифференциации фауны наземных позвоночных в раннем триасе // Фауна и экосистемы геологич. прошлого. М.: Наука, 1993. С. 98-108.

Шишкин М.А., Очев В.Г. Тетраподы как основа расчленения и корреляции континентального триаса Европейской России // Вопр. общей стратиграфич. корреляции. Саратов: Изд-во Сарат. гос. ун-та, 1999. С. 52-77.

Шишкин М.А., Очев В.Г., Твердохлебов В.П., Вергай И.Ф., Гоманьков А.В., Каландадзе Н.Н., Леонова Е.М., Лопато А.Ю., Макарова И.С., Миних М.Г., Молостовский Э.А., Новиков И.В., Сенников А.Г. Биостратиграфия континентального триаса Южного Приуралья. М.: Наука, 1995. 205 с.

Шишкин М.А., Сенников А.Г., Новиков И.В., Ильина Н.В. Дифференциация тетраподных сообществ и некоторые особенности биотических событий в раннем триасе Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 3-12.

Яковлев Н.Н. Триасовая фауна позвоночных из пестроцветной толщи Вологодской и Костромской губерний // Геол. вестник. 1916. Т. 2. № 4. С.157-165.

Ярошенко О.П. Палинофлористическая перестройка на границе перми и триаса (на примере палинокомплексов Восточно-Европейской платформы) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 4. С. 78-85.

Ярошенко О.П., Голубева Л.П., Калантар И.З. Миоспоры и стратиграфия нижнего триаса Печорской синеклизы. М.: Наука, 1991. 135 с.

Ярошенко О.П., Лозовский В.Р. Палинокомплексы континентального нижнего триаса Восточной Европы и их межрегиональная корреляция. Статья. 1. Палинокомплексы индского яруса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 3. С. 65-75.

Bachmann G. H., Kozur H.W. The Germanic Triassic: correlations with the international chronostratigraphic scale, numerical ages and Milankovitch cyclity // Hallesches Jahrb. Geowiss. 2004. Bd 26. S. 17- 62.

Bjerager M., Seidler L., Stemmerik L., Surlyk F. Ammonoid stratigraphy and sedimentary evolution across the Permian–Triassic boundary in East Greenland // Geol. Mag. 2006. V. 143. P. 635–656.

Bjerring H.C. The question of the Eotriassic tetrapod genus Wetlugasaurus in Greenland and thoughts on the fossa coniformis entopterygoidea // Meddel. Grønland. 1997. № 34. P. 1-24.

Bjerring H.C. A new amphibious tetrapod from the Greenlandic Eotriassic // Meddel. Grønland. 1999. № 38. P. 1-42.

Borsuk-Białynicka M., Maryańska T., Shishkin M.A. New data jn the age of the bone breccia from the locality Czatkowice 1 (Cracow Upland, Poland) // Acta Palaeontologica Polonica. 2003. № 48. P.153-155.

Braun C.F.W. Ueber zwei von ihm bei Bernburg entdeckte Saurier // Verh. Ges. Deutsch. Naturforsch. 1842. Arzte 9. S. 74-75.

Braun C.F.W. Ueber Trematosaurus. // N. Jb. Min. Geol. Paläontol. 1844. S. 569-571.

Broom R. Notice of some new South African fossil amphibians and reptiles // Ann. S. Afr. Mus. 1909. V. 7. P. 270-278.

Buchwitz M., Foth C., Kogan I., Voigt S. On the use of osteoderm features in a phylogenetic approach on the internal relationships of the Chroniosuchia (Tetrapoda: Reptiliomorpha) // Palaeontology. 2012. V. 55. Part 3. P. 1–18.

Burmeister H. Die Labyrinthodonten aus dem bunten Sandstein von Bernburg. I. Abteilung. Trematosaurus. Berlin (Reimer). 1849. 71 S.

Bystrow A.P. Morphologische Untersuchungen der Deckknochen des Schädels der Wirbeltiere // Acta zool. 1935. Bd. 16. S. 65- 141.

Bystrow A.P. Zahnstruktur der Labyrinthodonten // Acta zool. 1938. Bd. 19. S. 387-425.

Bystrow A.P. Blutgefässystem der Labyrinthodonten // Acta zool. 1939. Bd. 20. S. 125-155.

Bystrow A.P. Hydrophilous und xerophilous labyrinthodonts // Acta zool. 1947. Bd. 28. S. 137-164.

Case E.C. A census of the determinable genera of the Stegocephalia // Trans. Amer. Philos. Soc. N. S. 1946. V. 35. № 4. P. 325 – 420.

Chernin S., Cosgriff J.W. Further consideration of the capitosaurids from the Upper Luangwa valley, Zambia // Palaeont. Afr. 1975. № 18. P. 143-148.

Colbert E.H., Cosgriff J.W. Labyrinthodont amphibians from Antarctica // Am. Mus. Navit. 1974. № 2552. P. 1-30.

Cosgriff J. A new genus of Temnospondyli from the Triassic of Western Australia // J. Roy. Soc. W. Austral. 1965. V. 48. Pt. 3. P. 65-90.

Cosgriff J.W. Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania // Geol. Soc. Amer. Spec. Papers. 1974. V. 149. P. 1-130.

Cosgriff J.W. The temnospondyl labyrinthodonts of the earliest Triassic // J. Vertebr. Paleontol. 1984. V. 4. № 1. P. 30-46.

Cosgriff J., Garbutt N. Erythrobatrachus noonkanbahensis, a trematosaurid species from the Blina Shale // Roy. Soc. West. Austral. Journ. 1972. V. 55. №1. P. 5-13.

Cosgriff J., Zawiskie J. A new species of Rgytidosteidae from the Lystrosaurus zone and a review of the Rhytidosteoidea // Paleontol. afr. 1979. V. 22. P. 1-27.

Damiani R.J. A systematic revision and phylogenetic analysis of Triassic mastodonsauroids (Temnospondyli: Stereospondyli) // Zool. Journ. Lin. Soc. 2001. V. 133. P. 379-482.

Damiani R. Cranial anatomy and relationships of Microposaurus casei, a temnospondyl from the Middle Triassic of South Africa // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 3. P. 533-541.

Damiani R., Neveling J., Hancox P.L., Rubidge B.S. First trematosaurid temnospondyl from the Lystrosaurus Assemblage Zone of South Africa and its biostratigraphic implications // Geol. Mag. 2000. V. 137. № 6. P. 659-665.

Damiani R., Yates A. The Triassic Amphibian Thoosuchus yakovlevi and the relationships of the Trematosauroidea (Temnospondyli: Stereospondyli) // Records of the Australian Museum. 2003. V. 55. № 33. P. 331-342.

Damiani R.J., Warren A. A new look at members of the superfamily Brachyopoidea (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Triassic of Queensland and a preliminary analysis of brachyopoid relationships // Alcheringa. 1996. V. 20. P. 277-300.

Damiani R.J., Welman J. A long-snouted trematosaurid amphibian from the Early Triassic of South Africa // South African Journal of Science. 2001. V. 97. P. 318-320.

Dias-Da-Silva S., Ilha R. On the presence of a pustulated temnospondyl in the Lower Triassic of southern Brazil // Acta Palaeontologica Polonica. 2009. V. 54. № 4. P. 609–614.

Dias-da-Silva S., Marsicano C. Phylogenetic reappraisal of Rhytidosteidae (Stereospondyli: Trematosauria), temnospondyl amphibians from the Permian and Triassic // J. Systematic Palaeontology. 2011. № 9. P. 302-325.

Dias-Da-Silva S., Milner A. The pustulated temnospondyl revisited — a plagiosternine plagiosaurid from the Lower Triassic of Brazil // Acta Palaeontologica Polonica. 2010. V. 55. № 3. P. 561–563.

Efremov I.A. Benthosaurus sushkini, ein neuer Labyrinthodont der permotriassischen Ablagerungen der Sharschenga Flusses // Bull. Acad. Sci. USSR. 1929. № 8. S. 757-770.

Efremov J.A. Über die Labyrinthodonten der U.d.S.S.R. II. Permische Labyrinthodonten des früheren Gouvernements Wjatka. Л.: Изд-во АН СССР, 1933. С. 117-163 (Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР. Т. II).

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

Hammer W.R. Paleoecology and phylogeny of the Trematosauridae // Gondwana Six: Stratigraphy, Sedimentology and Paleontology / Ed. G.D. McKenzie. Washington: Amer. Geophys. Union., 1987. P. 73-83.

Hammer W.R. Triassic terrestrial vertebrate faunas of Antarctica // Antarctic Paleobiology: its role in the reconstruction of Gondwana / Ed. Taylor T.N., Taylor E.L. New York: Springer, 1990. P. 42-50.

Hartmann-Weinberg A.P., Kusmin T.M. Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. Capitosaurus volgensis nov. sp. // Проблемы палеонтологии. М. : Изд-во МГУ, 1936. Т. 1. С. 35-61.

Haughton S.H. Investigations in South African fossil reptiles and Amphibia. On a new species of Trematosaurus (T. sobeyi) // Ann. S .Afr. Mus. 1915. V.12. P. 47-51.

Hellrung H. Gerrothorax pustuloglomeratus, ein Temnospondyle (Amphibia) mit knöcherner Branchialkammer aus dem Unteren Keuper von Kupferzell (Süddeutschland) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde, Serie B (Geologie und Paläontologie). 2003. № 330. P. 1–130.

Hewison R.H. The skull and mandible of the stereospondyl Lydekkerina huxleyi, (Tetrapoda: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa, and a reappraisal of the family Lydekkerinidae, its origin, taxonomic relationships and phylogenetic importance // J. Temnospond. Palaeontol. 2007. V. I. № 1. P. 1-80.

Howie A.A. A new capitosaurid labyrinthodont from East Africa // Palaeontology. 1970. V. 13. Part 2. P. 210-253.

Huene F. von. Gonioglyptus, ein alttriassischer Stegocephale aus Indien // Acta Zool. 1920. №1. S. 433-464.

Huene F. von. Eine Reptilfauna aus der ältesten Trias Nordrusslands // Neues Jb. Mineral., Geol. u. Palaeontol. 1940. Beil-Bd 84. Abt. B. S. 1-23.

Huene F von. Short review of the lower tetrapods // Roy. Soc. S. Afr. 1948. V. 65. 106 pp.

Huene F. von. Paläontologie und Phylogenie der Niederen Tetrapoden. Jena: G. Fischer Verl., 1956. 716 S.

Huxley T.H. On a collection of vertebrate fossils from the Panchet rocks, Raniganj, Bengal // Palaeont. Indica. 1865. Ser. 4. V. 1. P. 3-24.

Ilyina N.V., Novikov I.V. Lower-Middle Triassic boundary in the Timan-Northern Urals region // Abstracts of the International Workshop on the Early-Middle Triassic boundary. Tulsa, 2000. P. 35-37.

Jaekel O. 1922. Neues über Hemispondyla // Paläont. Zeit. 1922. Bd. 5. S. 1-125.

Jenkins F.F., Shubin N.H., Gatesy S.M., Warren A.A. Gerrothoraz pulcherrimus from the Upper Triassic Fleming Fjord Formation of East Greenland and a reassessment of head lifting in temnospondyl feeding // Journal of Vertebrate Paleontology. 2008. № 28. P. 935-950.

Jeannot A.M., Damiani R., Rubidge B.S. Cranial anatomy of the early Triassic Stereospondyl Lydekkerina huxleyi (Tetrapod: Temnospondyli) and the taxonomy of South African lydekkerinids / J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 4. P. 822-838.

Jupp R., Warren A.A. The mandibles of the Triassic temnospondyl amphibians // Alcheringa. 1986. № 10. P. 99-124.

Kamphausen D. Der Schadel von Eocyclotosaurus woschmidti Ortlam (Amphibia, Stegocephalia) aus dem Oberen Buntsandstein (Trias) des Schwarzwaldes (SW-Deutschland) // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser.B. 1989. № 149. P. 1-65.

Kozur H. Range charts of conchostracans in the German Buntsandstein // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993. V 3. P. 249-253.

Kuhn O. Amphibien und Reptilien stellen nur eine Klasse der Wirbeltiere dar // Neues Jahrb. Geol. und Palaeontol. Monatsch. 1957. H.1. S. 37-42.

Kuhn O. Die Familien der rezenten und fossilen Amphibien und Reptilien. Bamberg: Meisenbach, 1961. S. 1-79.

Kusmin T.M. Untertriadische Stegocephalen der Oka-Zna Antiklinale. III. Volgasaurus kalajevi gen. et sp. nov. // Пробл. Палеонтол. 1937. Т. 2-3. С. 621-648.

Lavina E.L., Barberena M.C. Anfibios ritidosteideos e lidekkerinideos de Formacao Sanga do Cabral (Triassico Inferior do Rio Grande do Sul) – Implicacoes bioestratigraficas e geocronologicas // Iheringia, Ser. Geol. 1985. № 10. P. 19-27.

Lehman J.-P. Les stegocephales du Trias de Madagascar // Ann. Paléont. (Vertébr.). 1961. V. 47. P. 109-154.

Lehman J.-P. Nouveaux stégocéphales de Madagascar // Ann. Paléontol. 1966. V. 52. P. 117-139.

Lehman J.-P. Remarques concernant l'evolution des labyrinthodontes // Colloq. Internat. C.N.R.S. 1967. № 163. P. 215-222.

Lehman J.-P. Nouveaux trematosaures de Madagascar: les stégocéphales Malgaches et leur paleoecologie // Ann. Paléontol. (Vert.). 1979. V. 65. P. 35-53.

Li J., Cheng Z. New anthracosaur and temnospondyl amphibians from Gansu, China // Vertebr. PalAsiat. 1999. V. 37. № 7. P. 234–247.

Liu J., Xu L., Jia S-H., Pu H-Y., Liu X-L. The Jijuan tetrapod fauna of the Upper Permian of China-2. Stratigraphy, taxonomical review, and correlation. // Vertebr. PalAsiat. 2014. V. 52. № 3. P. 328-339.

Lozovsky V.R. Early Triassic Pangea // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993. V 3. P. 289-291.

Lozovsky V.R. Some Peculiarities of Development of East European and North American Platforms during Early Triassic. 28 Intern. Geol. Congress. Abstracts. 1989. V. 2. P. 329-330.

Lozovsky V., Korchagin O. The Permian ended with the empact of a "Sibiria" comet on Earth // The Carboniferous-Permian Transition. New Mexico Museum of Natural History and Science. Bull. 2013. № 60. P. 224-229.

Lozovsky V.R., Molostovsky E.A. Constructing the Early Triassic Magnetic Polarity Time Scale // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993. V 3. P. 297-300.

Lucas S.G. A new Triassic timescale // New Mexico Mus. Nat. Hist. Science Bull. 2013. № 61. P. 366-374.

Maganuco S., Pasini G., Auditore M. A revision of the short-faced stereospondyls Mahavisaurus dentatus and Lyrosaurus australis from the Lower Triassic of Madagascar: cranial anatomy, ontogenetic remarks, palaeoecology and rhytidosteid phylogeny // Memorie della Società Italiana di Scienze Naturali e del Museo Civico di Storia Naturale di Milano. 2014. V. XXXIX. P. 1-64.

Maisch M.W., Matzke A.T., Sun G. A relict trematosauroid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Jurassic of the Junggar Basin (NW China) // Naturwissenschaften. 2004. № 91. P. 589-593.

Marsicano C., Perea D., Ubilla M. A new temnospondyl amphibian from the Lower Triassic of South America // Alcheringa. 2000. V. 24. P. 119-123.

Marsicano C.A., Warren A. The first Palaezoic rhytidosteid: Trucheosaurus major (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli) // Bull. Nat. Hist. Mus. Geol. Ser. 1998. V. 54. P. 147-154.

Maryanska T., Shishkin M.A. New Cyclotosaurid (Amphibia: Temnospondyli) from the Middle Triassic of Poland and some problems of interrelationships of capitosauroids // Pr. Muzeum Ziemi. 1996. № 43. P. 53-82.

Mazin J.-M., Janvier P. L'anatomie de Lyrocephaliscus euri (Wiman), Trématosaure du Trias inférieur du Spitsberg: arrière-crâne, squelette axial et ceinture scapulaire // Palaeovertebrata. 1983. V. 13. P. 13-31.

Meyer H. von. Über fossile Saurier-knochen des Orenburgischen Gouvernements // Neues Jb. Miner. Geol. Paleontol. 1857. S. 539-543.

Meyer H. von. Labyrinthodonten aus dem Bunton Sandstein von Bernburg // Palaeontigraphica. 1858. Bd 6. S. 221.

Milner A.R. The radiations of the temnospondyl amphibians // Major evolutionary radiations / Ed. Taylor P.D., Larwood G.P. Oxford: Clarendon Press, 1990. P. 321-349.

Milner A.R., Sequeira S.E.K. Slaugenhopia texensis (Amphibia: Temnospondyli) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // J. Vertebr. Paleontol. 2004. V. 24. № 2. P. 320-325.

Morales M., Kamphausen D. Odenwaldia heidelbergensis, a new benthosuchid stegocephalian from the Middle Buntsandstein of the Odenwald, Germany // N. Jb. Geol. Palaont. Mh. 1984. H. 11. P. 673-683.

Mukherjee R.N., Sengupta D.P. New capitosaurid amphibians from the Triassic Denwa Formation of the Satpura Gondwana Basin, Central India // Alcheringa. 1998. № 22. P. 317-327.

Nield C.M., Damiani R., Warren A. A short-snouted trematosauroid (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Early Triassic of Australia: the oldest known trematosaurine // Alcheringa. 2006. № 30. P. 263-271.

Nielsen E. The Permian and Eotriassic vertebrate bearing beds at Godthaab Gulf (East Greenland) // Meddel. Grønland. 1935. V. 98. №1. P. 1–111.

Nielsen E. Tupilakosaurus heilmani n.g. et sp.n. – an interesting batrachomorph from Triassic of East Greenland // Medd. Grønland. 1954. V.72. № 8. P. 1-33.

Nilsson T. Cleithrum und Humerus der Stegocephalen und rezenten Amphibien auf Grund neuer Funde von Plagiosaurus depressus Jaekel // Acta Univ. Lund. 1939. Bd. 35. № 10. S. 1-39.

Nilsson T. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitsbergen. 1. Descriptive part // Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl. 1943b. Ser. (3). B. 20. № 9. S. 1-46.

Nilsson T. On the morphology of the lower jaw of Stegocephalia with special reference to Eotriassic stegocephalians from Spitsbergen. 2. General part // Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl. 1944. Ser. B. 21. № 1. S. 1-70.

Nilsson T. On the genus Peltostega Wiman and the classification of the Triassic stegocephalians // Kgl. sven. vetenskapsakad. handl. Ser.3. 1946. Bd. 23. № 3. S. 1-55.

Novikov I.V. On the major stages of Lower Triassic tetrapod faunal development in Eastern Europe // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993a. V 3. P. 369-370.

Novikov I.V. Triassic tetrapod assemblages of the Timan-North Urals region // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993b. V 3. P. 371-373.

Novikov I.V. Unique Permo-Triassic land tetrapod fossil sites of Russia // Towards the Balanced Management and Conservation of the Geological Heritage in the New Millenium. Madrid (Spain), 1999. P. 102-106.

Novikov I.V. El mayor yacimiento de tetrapodos del Triásico Temprano en Europa Oriental: ciencia y geoturismo // Naturaleza Aragonesa. 2006. № 17. P. 18-22.

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

Novikov I.V., Sennikov A.G. A unique continental Lower Triassic vertebrate locality in the European part of Russia // J. Vertebr. Paleontol. Abstracts of papers. 55 annual meeting SVP, Carnegie Mus.Nat. Hist., Pittsburg, Pennsylvania. 1995. V. 15. Suppl. to № 3. P. 47 A.

Novikov I.V., Sennikov A.G. The tetrapod assemblage from the Early Triassic locality "Donskaya Luka", Russia. Abstracts of 2nd EAVP Meeting. 2004. Brno. P. 24.

Novikov I.V., Sennikov A. The regional tetrapod fauna of the Central European type in the Lower Triassic of Eastern Europe // Mus. North. Arizona Bull. 2006. № 62. P. 171.

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

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

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

Ochev V.G., Shishkin M.A. On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods // Acta Palaeontol. Polonica. 1989. V. 34. № 2. P. 149-173.

Olson E.C. Relationships of Seymouria, Diadected and Chelonia // Am. Zool. 1965. V. 5. P. 295-307.

Owen R. On a labyrinthodont amphibian (Rhytidosteus capensis) from the Trias of the Orange Free State, Cape of Good Hope // Quart. J. Geol. Soc. London. 1884. V. 40. P. 333-339.

Panchen A.L. A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa // Phil. Trans. Roy. Soc. London B. 1959. V. 242. P. 207-281.

Paton R.L. A replacement name for Parotosaurus Jaekel (Amphibia; Labyrinthodontia) // Palaeontology. 1976. V. 19. № 2. P. 415-416.

Pawley K., Warren A. A terrestrial stereospondyl from the Lower Triassic of South Africa: the postcranial skeleton of Lydekkerina huxleyi (Amphibia: Temnospondyli) // Palaeontology. 2005. V. 48. №. 2. P. 281-298.

Roček Z. Ethmoidal endocranium in primitive Triassic amphibians // Paläont. Z. 1991. V. 65. № 3/4. P. 351-361.

Romer A.S. Review of the Labyrinthodontia // Bull. Mus. Comp. Zool. 1947. V. 99. № 1. P. 3-368.

Romer A.S. Notes and Comments on Vertebrate Paleontology. Chicago: Chicago Univ. Press, 1968. P. 1-304.

Ruta M., Pisani D., Lloyd G., Benton M. A supertree of Temnospondyli: cladogenetic patterns in the most species-rich group of early tetrapods // Proceedings of the Royal Society, Ser. B. 2007. V. 274. P. 3087-3095.

Säve-Söderbergh G. On the dermal bones of the head in labyrinthodont stegocephalians and primitive Reptilia with special reference to Eotriassic stegocephalians from East Greenland // Meddel. Grønland. 1935. V. 98. № 3. P. 1-211.

Säve-Söderbergh G. On the morphology of Triassic stegocephalians from Spitzbergen and the interpretation of the endocranium in the Labyrinthodontia // Kgl. Svenska vetenskapsakad. handl. 1936. Ser. 3. Bd 16. № 1. P. 1-181.

Säve-Söderbergh G. On the dermal skulls of Lyrocephalus, Aphaneramma, and Benthosuchus, labyrinthodonts from the Triassic of Spitsbergen and N. Russia // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1937. Bd. 27. P. 189-208.

Schoch R.R. The status and osteology of two new cyclotosaurid amphibians from the Upper Moenkopi Formation of Arizona (Amphibia: Temnospondyli; Middle Triassic) // N. Jb. Geol. Palaont. 2000. Abh. 216. P. 387-411.

Schoch R.R. A complete trematosaurid amphibian from the Middle Triassic of Germany // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. № 1. P. 29-43.

Schoch R.R. The Capitosauria (Amphibia): characters, phylogeny, and stratigraphy // Palaeodiversity. 2008. № 1. P. 189-226.

Schoch R.R. The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // J. Systematic Palaentology. 2013. № 1. P. 1-33.

Schoch R.R., Milner A.R. Stereospondyli // Encyclopedia of Paleoherpetology. Pt 3B. München: Pfeil, 2000. P. 1–203.

Schoch R.R., Milner A.R., Witzmann F. Skull morphology and phylogenetic relationships of a new Middle Triassic plagiosaurid temnospondyl from Germany, and the evolution of plagiosaurid eyes // Palaeontology. 2014. V. 57. P. 5. P. 1045-1058.

Schoch R., Voigt S., Buchwitz M. A chroniosuchid from the Triassic of Kyrgyzstan and analysis of chroniosuchian relationships // Zool. J. Linn. Soc. 2010. V. 160. P. 515–530.

Schoch R.R., Werneburg R. The Triassic labyrinthodonts from Germany // Zbl. Geol. Paläontol. Teil I. 1998. Hf. 7-8. S. 629-650.

Seidlitz W. von. Trematosaurus fuchsi, ein Labyrinthodont aus dem thüringischen Buntsandstein // Palaeontogr. 1920. Bd 63. S. 87-96.

Sennikov A.G. New data on the herpetofauna of the Early Triassic Donskaya Luka locality, Volgograd region // Paleontol. Journ. 2015. V. 49. № 11. P. 1161–1173.

Sennikov A.G., Novikov I.V. La primera comunidad poscrisis diversificada del Triasico lacustre de Europa Oriental // Naturaleza Aragonesa. 2007. № 19. P. 10-15.

Shishkin M.A. On the cranial arterial system of the labyrinthodonts // Acta zool. 1968. Bd 20. S. 1-22.

Shishkin M.A. Post-extinction events in the land tetrapod communities during Permo-Triassic faunal turnover // UNESCO-IGCP Project 335: Biotic Recoveries from Mass Extinctions. "Recoveries 97". Conference Abstract Book - APPENDIX. Prague, 1997. P.1-3

Shishkin M.A. Olenekian-Anisian boundary in the history of land tetrapods // Workshop on the Lower-Middle Triassic (Olenekian-Anisian) Boundary (7-10 June, Tulcta, Rjmania. Conf. Section Intern. Union of Geol. Sciences; Triassic Subcommission) / Ed. E. Gradinaru. Bucharest, 2000. P. 60-69.

Shishkin M.A. On possible relicts of the Paleozoic archegosauroids (Amphibia, Temnospondyli) in the Triassic of Euramerica // J. Vertebr. Paleontol. Abstracts of Papers. 2002. V. 22. № 3. P. 106-107.

Shishkin M.A. The patterns of recovery of tetrapod communities in the Early Triassic of Europe and Southern Gondwana: a comparison and implications // Albertiana. 2005. № 33. P. 71-73.

Shishkin M.A. Patterns of recovery of amphibian diversity in the Triassic // The Global Triassic / Lucas S.G., Spielmann J.A. (eds.) // New Mexico Mus. Nat. Hist. Bull. 41. 2007. P. 369-370.

Shishkin M.A. Initial stage of amphibian recovery after the end-Permian extinction event // International Symposium on terrestrial Paleogene biota and stratigraphy of Eastern Asia. Abstracts and guidebook. Beijing: IVPP, 2009a. P. 49-51.

Shishkin M.A. On the origin of the Metoposauridae (Amphibia, Temnospondyli) // 7th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Abstract Volume. Berlin: Shaker Verlag. 2009b. P. 63.

Shishkin M.A. Tupilakosaurid amphibians (Temnospondyli) and interrelationships of the Trimerorhachomorpha // 11th Annual Meeting of the European Association of Vertebrate Palaeontologists. Abstract Volume. Villers-sur-Mer. 2013. P. 62.

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

Shishkin M.A., Ochev V.G. The Permo-Triassic transition and the Early Triassic history of the Euramerican tetrapod fauna // Bull. New Mexico Museum Nat. History Sci. 1993. V 3. P. 435-437.

Shishkin M.A., Ochev V.G. Patterns of change in terrestrial vertebrate communities during Paleozoic-Mesozoic transition // Proc. Internat. Symp. Global Stratotype Permian-Triassic Boundary and Paleozoic-Mesozoic Events / Ed. Jiaxin Yan, Yuanqiao Peng. China: Changxing. 2001. P. 90-93.

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

Shishkin M.A., Rubidge B.S. A relict rhinesuchid (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Triassic of South Africa // Palaeontology. 2000. V. 43. № 4. P. 653-670.

Shishkin M.A., Rubidge B., Hancox J. Comparison of tetrapod faunal evolution during early Triassic in Eastern Europe and South Africa // Abstr. 9th Biennial Conf. of S. Afr. Palaeontol. Soc. Stellenbosch. 1996. P. var.

Shishkin M.A., Rubidge B.S., Hancox J., Welman J. Re-evaluation of Kestrosaurus Haughton, a capitosaurid temnospondyl amphibian from the Upper Beaufort Group of South Africa // Russian Journ. of Herpetol. 2004. V. 11. № 2. P. 121-138.

Shishkin M.A., Rubidge B.S., Kitching J.W. A new lydekkerinid (Amphibia, Temnospondyli) from the lower Triassic of South Africa: implications for evolution of the early capitosauroid cranial pattern // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Series B. 1996. V. 351. P. 1635-1659.

Shishkin M.A., Sulej T. The Early Triassic temnospondyls of the Czatkowice 1 tetrapod assemblage // Palaeontologia Polonica. 2009. V. 65. P. 31-77.

Shishkin M.A., Welman J. A new find of Trematosuchus (Amphibia, Temnospondyli) from the Cynognathus Zone of South Africa // Palaeontol. afr. 1994. V. 31. P. 39-49.

Steyer J.S. The first articulated trematosaur 'amphibian' from the Lower Triassic of Madagascar: implication for the phylogeny of the group // Palaeontology. 2002. V. 45. Pt 4. P. 771-793.

Steyer J.S. A revision of the Early Triassic "capitosaurs" (Stegocephali, Stereospondyli) from Madagascar with remarks on their comparative ontology // J. Vertebr. Paleontol. 2003. V. 23. № 3. P. 544-555.

Sulej T., Niedzwiedzki G. A new large capitosaur temnospondyl amphibian from the Early Triassic of Poland // Acta Palaeontologica Polonica. 2013. V. 58. № 1. P. 65-75.

Sushkin P.P. On the modification of the mandibular and hyoid arches and their relations to the braincase in the early tetrapods // Paläontol. Z. 1927. Bd 8. № 4. S. 263-321.

Taylor G.K., Tucker C., Twitchett R., Kearsey N., Benton M.J., Newell A.J., Surkov M.V., Tverdokhlebov V.P. Magnetostratigraphy of Permian/Triassic boundary sequences in the Cis-Urals, Russia: No evidence for a major temporal hiatus // Earth and Planetary Science Letters. 2009. № 281. P. 36-47.

Tozer E.T. A standard for Triassic time // Bull. Geol. Surv. Canada. 1967. № 156, P. 1-103.

Tripathi C. Fossil labyrinthodonts from the Panchet Series of the Indian Gondwanas // Palaeont. Indica, N.S. 1969. V. 38. P. 1-43.

Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Surkov M.V., Benton M.J. Tetrapod localities from the Triassic of the SE of European Russia // Earth-Science Rev. 2002. V. 60. P. 1-66.

Warren A. Triassic Australian plagiosauroid // J. Paleontol. 1985a. V. 59. № 1. P. 236-241.

Warren A. Two long-snouted temnospondyls (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Triassic of Queensland // Alcheringa. 1985b. № 9. P. 293-295.

Warren A. Karoo tupilakosaurid: a relict from Gondwana // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Earth Sci. 1999.V. 89. P. 145-160.

Warren A., Black T. A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the Early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia, and a consideration of the relationships of Triassic Temnospondyls // J. Vertebr. Paleont. 1985. V. 5. № 4. P. 303-327.

Warren A.A., Damiani R., Yates A.M. The South African stereospondyl Lydekkerina huxleyi (Tetrapoda, Temnospondyli) from the Lower Triassic of Australia // Geol. Mag. 2006. V. 143. № 6. P. 877-886.

Warren A.A., Hutchinson M.N. The last labyrinthodont? A new Brachyopoid (Amphibia, Temnospondyli) from the Early Jurassic Evergreen formation of Queensland, Australia // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1983. V. 303. № 1113. P. 1-62.

Warren A., Hutchinson M.N. The Madagascar capitosaurs // Bull. Mus. Nat. Hist. Natur. Ser. C. 1988. № 10. P. 23-30.

Warren A.A., Marsicano C. A phylogeny of the Brachiopoidea (Temnosponduli, Stereospondyli) // J. Vertebr. Paleontol. 2000. V. 20. P. 462-483.

Watson D.M.S. The structure, evolution and origin of the Amphibia. The orders Rhachitomi and Stereospondyli // Philos. Trans. Roy. Soc. London. B. 1919. V. 209. P. 1-73

Watson D.M.S. The brachyopid labyrintodonts // Bull. Brit. Mus. Natur. Hist. Geol. 1956. V. 2. № 8. P. 317-391.

Welles S.P. A review of the lonchorhynchine trematosaurs (Labyrinthodontia), and a description of a new genus and species from the Lower Moenkopi Formation of Arizona // PaleoBios. 1993. V. 14. № 3. P. 1-24.

Welles S.P., Cosgriff J. A revision of the labyrinthodont family Capitosauridae and a description of Parotosuchus peabody, n. sp. from the Wupatki Member of the Moenkopi Formation of Northern Arizona // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1965. V. 54. P. 1-148.

Werneburg R. Trematosaurus (Amphibia) aus dem Mittleren Buntsandstein (Untertrias) von Thüringen // Veröff. Naturhist. Mus. Schleusingen. 1993. № 7/8. S. 17-29.

Werneburg R., Steyer J.S., Sommer G., Gand. G., Schneider J.W., Vianey-Liaud M. The earliest tupilakosaurid amphibian with diplospondylous vertebrae from the Late Permian of southern France // J. Vertebr. Paleontol. 2007. V. 27. № 1. P. 26-30.

Wiman C. Über die Stegocephalen aus der Trias Spitzbergens // Bull. Geol. Inst. Uppsala. 1914 (1915). V. 13. S. 1-34.

Wiman C. Uber die Stegocephalen Tertrema und Lonchorhynchus // Bull. Geol. Inst. Univ. Uppsala. 1917. № 14. P. 229-240.

Witzmann F., Schoch R.R., Maisch M.W. A relic basal tetrapod from the Middle Triassic of Germany // Naturwissenschaften. 2007. № 95. S. 67-72.

Woodward A.S. On two new labyrinthodont skulls of the genera Capitosaurus and Aphaneramma // Proc. Zool. Soc. London. 1904. № 2.P. 170-176.

Yates A.M., Warren A.A. The phylogeny of the ‘higher’ temnospondyls (Vertebrata: Choanata) and its implications for the monophyly and origins of the Stereospondyli // Zool. J. Linn. Soc. 2000. V. 128. P. 77-121.

Yin H., Zhang K., Jinnan T. et al. The Global Stratotype Section and Point (GSSP) of the Permian–Triassic Boundary // Episodes. 2001. V. 24. № 2. P. 102–114.

Young C.C. A new Late Permian fauna from Jiyuan, Henan // Vertebr. PalAsiat. 1979. V. 17. № 2. P. 99–113.

Zittel K.V. Text-book in palaeontology. V. 2 / Ed. A.S. Woodward. L.: MacMillan, 1932. 464 p.

ПРИЛОЖЕНИЕ

КАТАЛОГ МЕСТОНАХОЖДЕНИЙ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

1. Александровка

Оренбургская обл., Новосергиевский р-н.

Aleksandrovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 5556/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

2. Алексеевка I

Самарская обл., Борский р-н.

Alekseevka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus gusevae: СОИКМ, № КМК КП-23420; ПИН, №№ 4513/6, 47, 48, 54 (верхи разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4513/1 (верхи разреза).

Syrtosuchus morkovini: ПИН, №№ 4513/36, 52(средняя часть разреза).

Syrtosuchinae gen. indet.: ПИН, № 4513/30 (верхняя часть разреза).

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 4513/3, 49, 53 (средняя часть разреза).

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, №№ 4513/29 (средняя часть разреза), 37 (низы разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus (низы и средняя часть разреза) и группировка Benthosuchus gusevae фауны Benthosuchus (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; низы и средняя часть разреза – верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита; верхи разреза – нижнеоленекский подъярус, нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

3. Алексеевка II

Самарская обл., Борский р-н.

Alekseevka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus gusevae: ПИН, №№ 4513/42, 43 (низы разреза).

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 4513/44 (верхи разреза).

Benthosuchus sushkini: СОИКМ, № ВРХ-5032 (верхи разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4513/24 (верхи разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus gusevae (нижняя часть) и Benthosuchus sushkini (верхняя часть).

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

4. Алексеевка III

Самарская обл., Борский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4700/1-21.

Bystrowianidae

Axitectum (?) sp.: ПИН, № 4700/23.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

5. Алексеевское

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Алексеевское: Блом, 1968.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, №№ 2429/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

6. Алексеевское I

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Alekseevka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 2429/3.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

7. Алексеевское II

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Сев. Алексеевское: Блом, 1968.

Alekseevka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 2429/4-6.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

8. Алексеевское III

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Alekseevka III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 2429/9.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

9. Ананино

Кировская обл., Подосиновский р-н.

Ананинское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5418/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты.

10. Анисимово

Нижегородская область, Варнавинский р-н.

Анисимовское: Блом, 1968.

Анисимово: Ивахненко и др., 1997.

Bystrowianidae

Axitectum vjushkovi: ПИН, № 2888/7.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis : ПИН, №№ 2888/1-6, 8, 9, 11-13.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты, анисимовская пачка.

11. Арефино

Владимирская обл., Гороховецкий р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5418/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, нижняя часть вохминского горизонта, нижняя подсвита вохминской свиты.

12. Астрахановка II

Оренбургская обл., Тюльганский р-н.

Астрахановка II: Шишкин и др., 1995.

Astrakhanovka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 2431/5.

“Brachyopidae”

Batrachosuchoides sp.: ПИН, №№ 2431/4, 13.

Trematosauridae

Trematosaurus sp.: ПИН, №№ 2431/1, 12.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, яренский надгоризонт, гамский горизонт, верхи петропавловской свиты.

13. Астрахановка III

Оренбургская обл., Тюльганский р-н.

Астрахановка III: Шишкин и др., 1995.

Astrakhanovka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4587/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижняя часть копанской свиты.

14. Бакас

Башкортостан, Куюргазинский р-н.

Бакас: Гаряинов и др., 1967; Шишкин и др., 1995.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4596/1, 2, 9.

“Brachyopidae”

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 4596/8.

Trematosauridae

Trematosaurus (?) sp.: ПИН, № 4596/10.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, яренский надгоризонт, гамский горизонт, верхи петропавловской свиты.

15. Безымянный

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Марковка: Ефремов, Вьюшков, 1955 (частично); Ивахненко и др., 1997 (частично).

Markovka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus gusevae: ПИН, №№ 3362/ 10, 19-21 (низы разреза).

Benthosuchus aff. gusevae: ПИН, № 3362/ 2 (низы разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, № 3362/22.

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 3362/28 (верхи разреза).

Qantasidae

Qantas sp.: ПИН, № 3362/ 21(низы разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировки Benthosuchus gusevae (низы разреза) и Benthosuchus sushkini (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, низы разреза – нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярской подсвита, верхи разреза – верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

16. Беловская

Ивановская обл., Пучежский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ОМ САП, №№ 3089/1, 5.

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 5399/1.

Trematosauridae

Thoosuchus (?) sp.: ПИН, № 5399/2.

Thoosuchinae gen. indet.: ОМ САП, № 3089/4.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, рыбинская свита.

17. Белогоры I

Оренбургская обл., Саракташский р-н.

Белогоры: Гаряинов, Очев, 1962.

Белогоры I: Шишкин и др., 1995.

Belogory I: Tverdokhlebov et sl., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4169/3.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4169/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) мечетинская свита.

18. Белогоры II

Оренбургская обл., Саракташский р-н.

Белогоры II: Шишкин и др., 1995.

Belogory II: Tverdokhlebov et sl., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4169/4.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

19. Березник I

Архангельская обл., Ленский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 5404/1.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 5404/2.

Фаунистический комплекс: Фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, лопатинскя свита.

20. Березники

Костромская обл., Шарьинский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. malachovi: ПИН, №№ 4462/14, 20, 23, 26, 100, 154, 155, 159, 161, 169.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4462/38-41, 43, 47.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

21. Березята

Нижегородская обл., Тоншаевский р-н.

Березята: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4572/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

22. Блюменталь I

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Блюменталь I: Гаряинов, Очев, 1962; Шишкин и др., 1995.

Блюменталь 1: Ивахненко и др., 1997.

Blyumental: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 4167/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхняя часть копанской свиты.

23. Боевая Гора II

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5442/4.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

24. Большая Слудка

Нижегородская обл., Ветлужский р-н.

Слудка Большая: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 2253/6.

Wetlugasaurus sp.: ЦНИГР, № 4/1562 (=Rhinesuchus wolgo-dwinensis); ПИН, №№ 524/3, 4, 24-27, 32, 123, 127, 129, 136, 138, 139, 141, 142, 151, 153, 154, 156.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ЦНИГР, № 6/ 1562 (=Rhinesuchus wolgo-dwinensis); ПИН, № 524/5.

Trematosauridae

Angusaurus (?) sp.: ПИН, №№ 524/142, 145, 159; 2244/44.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, слудкинская свита.

25. Большечерновское

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 5470/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка W. angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский (?) горизонт, мечетинская (?) свита.

26. Большие Глушицы

Самарская обл., Большеглушицкий р-н.

Бол. Глушицкое: Блом, 1966

Bolsheglushitzkoe II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4588/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

27. Большое Аксилово

Вологодская обл., Никольский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 5410/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

Замечание. В.Р. Лозовским (Лозовский и др., 2014) в нижней части разреза этого местонахождения, относящейся к верхам анисимовской пачки вохминской свиты, были найдены остатки Tupilakosaurus и Phaanthosaurus, в настоящее время утерянные.

28. Большое Богдо I

Астраханская обл., Ахтубинский р-н.

Rhytidosteidae

Rhytidosteus uralensis: ПИН, № 4505/13.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, верхи ахтубинской свиты.

29. Большое Богдо II

Астраханская обл., Ахтубинский р-н.

Большое Богдо: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Trematosauridae

Inflectosaurus amplus: ПИН, №№ 2242/1, 2, 48-51; 2246/ 2; 2247/ 3, 5.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 2246/1; 2242/23.

Rhytidostidae

Rhytidosteus (?) sp.: ПИН, № 2242/52.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус (слои с Dorikranites), федоровский горизонт, нижняя часть богдинской свиты.

30. Большое Садомово II

Нижегородская обл., Тонкинский р-н.

Б. Садомовское II: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН, №№ 2889/1-7.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты.

31. Большое Сидорово

Нижегородская обл., Тонкинский р-н.

Б. Сидоровское: Блом, 1968.

Bystrowianidae

Axitectus vjushkovi: ПИН, №№ 4483/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

32. Борщевка

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Борщевское: Блом Г.И., 1968.

Борщевка: Ивахненко и др., 1997.

Borshevskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Angusaurus succedaneus: ПИН, № №2428/1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

33. Борщевка II

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 2428/6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

34. Бузулукское I

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Бузулукское: Блом, 1968.

Monastyrskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara (?) sp.: ПИН, № 4665/ 10.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

35. Бузулукское II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Buzulukskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4663/ 1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

36. Бузулукское III

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Buzulukskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, № 4665/ 9.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

37. Бызовая

Республика Коми, Печорский р-н.

Бызовая: Новиков, 1994; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4347/3, 4.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, низы бызовской свиты.

38. Ваймос

Республика Коми, Прилузский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4122/10, 11.

Yarengiidae (?) gen. indet: ПИН, № 4122/21.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides (?) sp.: ПИН, № 4122/49.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, федоровская свита.

39. Варнавино

Нижегородская обл., Варнавинский р-н.

Варнавинское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4579/1, 2/

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

40. Вахнево [40]

Вологодская обл., Никольский р-н.

Вахнево: Ефремов, Вьюшков, 1955; Блом, 1968; Ивахненко и др., 1997.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 2243/1*, 2, 3, 5-28, 32-41, 46-69, 73-86, 91-107, 121-152, 163, 169-171, 173, 174, 193, 227, 229, 2252/5, 2354/1-3; ЦНИГР, № 4/ 1562 (=Rhinesuchus wolgo-dwinensis); BMNH R 7992.

Trematosauridae

Thoosuchus sp.: ПИН, № 2243/4.

---

[40] Здесь и далее образцы, отмеченные звездочкой (*), утеряны.

Bystrowianidae

Dromotectus spinosum: ПИН, № 2252/397.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

41. Великая Охта

Архангельская обл., Вилегодский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 4536/5.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4537/ 1, 6-8, 10, 11, 19.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, вашкинская свита.

42. Великий I (Кысса)

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Angusaurus (?) sp.: ПИН, № 4340/4.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльскийгоризонт, пижмомезенская свита.

43. Великорецкое

Кировская обл., Халтуринский р-н.

Великорецкое: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4582/1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

44. Ветлянка I

Оренбургская обл., Новосергиевский р-н.

Vetlyanka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 4786/6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

45. Ветляновский I

Самарская обл., Борский р-н.

Vetlyanovsky I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Samarabatrachus bjerringi: ПИН, №№ 4522/1, 51, 63.

Selenocara rossica: ПИН, № 4522/64.

Selenocara sp.: ПИН, № 4522/54.

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 4522/61.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 4522/53, 55.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

46. Ветляновский II

Самарская обл., Борский р-н.

Vetlyanovsky II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara rossica: СОИКМ ВРХ 4007 (низы разреза).

Selenocara sp.: ПИН, № 4522/28 (низы разреза).

Samarabatrachus sp.: ПИН, № 4522/65 (низы разреза).

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, №№ 4522/22, 61(низы разреза).

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4522/ 62 (низы разреза).

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 4522/ 27 (верхи разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4522/ 18, 19, 24 (верхи разреза).

Trematosauridae

Thoosuchus (?) sp.: ПИН, № 4522/ 25 (верхи разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus (низы разреза) и группировка Benthosuchus sushkini (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; низы разреза - верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита, верхи разреза – нижнеоленекский подъярус, верхнекаменноярская подсвита.

47. Ветляновский III

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Syrtosuchus morkovini: ПИН, № 4522/33.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

48. Волчий II

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Volchiy II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Lydekkerinidae (?) gen. indet.: ПИН, № 4507/12.

Фаунистический комплекс: фауна (?) Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, (?) нижнеиндский подъярус, (?) вохминский горизонт, (?) нижнесухореченская подсвита.

49. Волчий III

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Volchiy III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, № 4507/ 4.

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 4507/1-3, 25.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

50. Воробьёвское I

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Vorobyovskoe I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Captosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4787/ 6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

51. Вшивцево

Костромская обл., Пыщугский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4575/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

52. Выбор II

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Выбор II: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Выбор-2: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 3360/6, 7.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3360/13, 19-21, 23, 24.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ПИН, №№ 3360/9, 11.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ПИН, №№ 3360/8, 10.

Angusaurus (?) sp.: ПИН, №№ 3360/35, 36, 39.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

53. Гам

Республика Коми, Усть-Вымский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus komiensis: ПИН, № 3361/166.

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 3361/167, 169.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

54. Гвардейцы

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 3895/1.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

55. Георгиевское

Костромская обл., Межевской р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4462/212.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

56. Глиняный Овраг

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Глиняный Овраг: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Глиняный Овраг I: Новиков, 2016.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 1531/12.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

57. Глинный II

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Glynniy II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Syrtosuchinae gen. indet.: ПИН, № 1531/29.

Benthosuchus gusevae: ПИН, № 1531/31.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

58. Глинный III

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 1531/ 28.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

59. Горюн

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4586/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, индский ярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

60. Горяиновка

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Горяиновка: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Гореиновское: Блом , 1968.

Goryainovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4000/3, 5.

Trematosauridae

Thoosuchus tardus: ПИН, №№ 4000/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

61. Гостевка I

Самарская обл., Борский р-н.

Gostevka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 4663/1.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4663/ 10-12.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

62. Гусевский

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus aff. gusevae: ПИН, № 4419/42.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus gusevae.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

63. Девятичный II

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Devyatichniy: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Prothoosuchus sp.: ПИН, № 4507/14.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

64. Девятичный III

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4507/ 22.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

65. Донгуз IX

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Донгуз IX: Гаряинов, Очев, 1962; Шишкин и др., 1995.

Mescheryakovka II (Donguz IX): Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Parotosuchus cf. komiensis: ПИН, №№ 2649/4; 4187/12 (=СГУ, № 104/3269), 30 (=СГУ, № 104/3253).

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4187/6 (=СГУ, № 104/3228), 10 (=СГУ, № 104/229), 13 (=СГУ, № 104/3547).

Trematosauridae

Trematosaurus (?) sp.: ПИН, № 4187/8 (=СГУ, № 104/3235).

Brachyopidae

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 2649/1.

Bystrowianidae

Vyushkoviana (?) sp.: ПИН, № 4187/46.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, верхи петропавловской свиты.

Замечание. Все вышеуказанные материалы по капитозавридам (кроме экз. ПИН, № 2649/4) и трематозавридам были первоначально отнесены В.Г. Очевым (1972) к Parotosuchus orenburgensis.

66. Донская Лука

Волгоградская обл., Иловлинский р-н.

Донская Лука: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus panteleevi: ПИН, №№ 4173/1, 3- 5, 10-16, 18-24, 34-38, 42-44, 54, 65, 67, 70-77, 79, 80, 85, 93, 96, 99-102, 106-113, 115-120, 125; 1043/ 41, 43, 689-691, 693-695, 703, 777, 780, 789, 798, 800-803, 805, 816-818, 917, 981, 982, 994, 1186, 1189-1191, 1256, 1280, 1407, 1408, 1410, 1550, 1551, 1576, 1581, 1582.

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 1043/49, 182-184, 188, 189, 191, 193, 194, 196, 202-205, 237, 298, 360, 683-688, 692-696, 709, 922, 995, 1157, 1263, 1284, 1558, 1559.

Yarengiidae

Yarengia (?) sp.: ПИН, № 1043/114.

Trematosauridae

Trematosaurus galae: ПИН, №№ 1043/52, 54, 59, 68-70, 76, 75, 77, 92-98, 110, 101, 104, 105, 107, 109, 115-120, 121, 123, 124, 127, 195, 303, 342, 343, 347, 351, 357, 370, 390, 501, 655, 672-675, 678, 774, 775, 779, 758, 783, 792, 793, 806–808, 810, 867, 869, 872- 875, 877, 878, 880, 886, 891-893, 903, 904, 906, 912, 915, 923, 949-955, 957– 959, 972, 973, 976, 977, 978, 987-993, 996-999, 1004, 1050, 1084-1089, 1091, 1093, 1097, 1098, 1099, 1541.

Trematosaurus sp.: ПИН, №№ 1043/693, 1332.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides ochevi: ПИН, №№ 1043/ 31, 611, 653, 788, 937, 975, 1053, 1113, 1341, 1531; 4173/124.

Batrachosuchoides sp.: ПИН, №№ 1043/30, 32-34, 36, 40, 55, 654, 938, 939, 985, 986, 1103, 1151, 1376, 1473-1478, 1504-1506; 4173/122, 123.

Rhytidosteidae gen. indet.: ПИН, № 1043/1239.

Plagiosauridae

Melanopelta sp.: ПИН, № 1043/39.

Bystrowianidae

Dromotectum abditum: ПИН, № 1043/1104.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, липовская свита.

67. Дремов I

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Dremov I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4224/14, 15.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

68. Дремов II

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Dremov II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, №№ 4224/11, 13.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

69. Дьяконов I

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Дьяков I: Новиков, 2012в.

Rhytidosteidae

Rhytidosteus uralensis: ПИН, №№ 5497/1, 2.

Capitosauridae

Parotosuchus cf. komiensis: ПИН, № 5497/22.

Parotosuchus (?) sp.: ПИН, № 5497/3.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, верхи нижней подсвиты петропавловской свиты.

70. Дьяконов II

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Дьяков II: Новиков, 2012в.

Capitosauridae

Parotosuchus cf. komiensis: ПИН, № 5497/20 (верхи разреза).

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 5497/12, 13.

Trematosauridae

Inflectosaurus sp.: ПИН, № 5497/7 (низы разреза).

Rhytidosteidae

Rhytidosteus sp.: ПИН, №№ 5497/8-11.

“Brachyopidae”

Batrachosuchoides lacer: ПИН, №№ 5497/15-18 (низы разреза).

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 5497/14.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировки Inflectosaurus (низы разреза) и Trematosaurus (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский (низы разреза) и гамский (верхи разреза) горизонты, нижняя подсвита петропавловской свиты.

71. Елва Вымская

Республика Коми, Усть-Вымский р-н.

Елва Вымская: Молин, 1965.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 3998/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, верхняя подсвита красноборской свиты.

72. Елховка

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Elkhovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4666/33.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

73. Елховка II

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Elkhovka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4736/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

74. Елшанка II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Elshanka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, №№ 4629/8, 9.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

75. Елшанка III

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 3893/1.

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, № 3893/2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

76. Елшанское

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 4789/2.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides (?) sp.: ПИН, № 4789/3.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленеский подъярус, федоровский горизонт, нижняя часть петропавловской свиты.

77. Жешарт

Республика Коми, Усть-Вымский р-н.

Жешарт: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus komiensis: ПИН, №№ 3361/18-22, 30, 44, 50, 52, 79, 80, 103, 151, 154, 156, 165.

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 3361/15-17, 28, 37, 38, 46-48, 75-78, 81-84, 87, 88, 102, 158, 163.

Trematosauridae

Trematosaurus sp.: ПИН, №№ 3361/41, 149.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides ochevi: ПИН, №№ 3361/ 43, 164.

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 3361/42.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

78. Жуков Овраг II

Владимирская обл., Гороховецкий р-н.

Жуков Овраг-2: Сенников, Голубев, 2010, 2012, 2014.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 5351/3, 4.

Bystrowianidae

Axitectum sp.: ПИН, № ПИН, № 5351/9.

Bystrowianidae gen. indet.: ПИН, № 5351/2.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижняя подсвита вохминской свиты.

79. Загнетино

Ивановская обл., Юрьевецкий р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 3819/7, 8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, нижняя часть юрьевецкой свиты.

80. Заживный

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Zazhuvniy: Tverdokhlebov et al., 2002

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5479/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

81. Занулье

Республика Коми, Прилузский р-н.

Plagiosauridae

Melanopelta sp.: ПИН, № 4122/3.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, федоровская свита.

82. Заплавное I

Самарская обл., Борский р-н.

Zaplavnoe I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, № 2426/14.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт; верхнесухореченская подсвита.

83. Заплавное II

Самарская обл., Борский р-н.

Zaplavnoe II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 2426/6.

Benthosuchidae

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, № 2426/7.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

84. Заплавное-Березовое

Самарская обл., Борский р-н.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, №2426/20.

Lonchorhynchidae gen. indet.: ПИН, № 2426/18.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

85. Заплавное-Сосновое I

Самарская обл., Борский р-н.

Заплавное-Сосновое I: Блом, 1968.

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, № 4522/10.

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 2427/7.

Benthosuchidae

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, № 4522/36.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

86. Заплавное-Сосновое II

Самарская обл., Борский р-н.

Заплавное-Сосновое II: Блом, 1968

Zaplavnoe-Sosnovoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, №№ 2426/1, 12, 15; СОИКМ ВРХ № 4008.

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 2426/13.

Samarabatrachus bjerringi: ПИН, №№ 2426/2, 16.

Samarabatrachus sp.: ПИН, № 2426/19.

Lonchorhynchidae gen. indet.: ПИН, № 2426/17.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

87. Заплавное-Сосновое IV

Самарская обл., Борский р-н.

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, №№ 2427/5, 6.

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 4522/9.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 2427/2-4; 2426/10.

Qantasidae

Qantas sp.: ПИН, № 4522/34.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

88. Заплавное-Сосновое V

Самарская обл., Борский р-н.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, № 2426/4.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 4522/45, 46.

Syrtosuchus cf. samarensis: ПИН, № 4522/44.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

Замечание. Точное стратиграфическое положение находок в сводном разрезе оврага Сосновый не ясно.

89. Знаменское I

Нижегородская обл., Воскресенский р-н.

Знаменское I: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4573/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, нижняя часть вохминского горизонта, нижняя подсвита вохминской свиты, рябинская пачка.

90. Зубовское

Костромская обл., Шарьинский р-н.

Зубовское: Ефремов, Вьюшков, 1955; Блом, 1968; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ЦНИГР, № 3417/1.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 524/205, 208-210, 219, 220.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 524/ 195, 196, 204.

Trematosauridae

Prothoosuchus (?) sp.: ПИН, №№ 524/ 221, 224.

Thoosuchidae gen. indet.: ЦНИГР, № 5/ 1562.

Angusaurus (?) sp.: ПИН, №№ 524/ 197-200, 211-213, 222.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, слудкинская свита.

91. Ирта

Архангельская обл., Ленский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 5415/1.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, лопатинская свита.

92. Каменка

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Kamenka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4453/1, 5.

Trematosauridae

Thoosuchus (?) sp.: ПИН, №№ 4453/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская поднесвита.

Замечание. Ранее 11 образцов (экз. ПИН, №№ 4453/1-11) из этого местонахождения были отнесены к Benthosuchus sushkini (Очев, 1972). Переизучение этого материала показало, что семь из них (экз. ПИН, №№ 4453/4, 6-11) не определимы даже до семейства, а два (см. выше) – принадлежат роду Benthosuchus. Оставшиеся два экземпляра (экз. ПИН, №№ 4453/2, 3), представляющие собой фрагменты нижних челюстей, по нашему мнению, относятся к примитивным трематозавридам (скорее всего Thoosuchus). Основанием для этого послужили такие признаки рассматриваемых образцов, как сильно вытянутое заднее меккелево отверстие, строение симфиза, распространение praearticulare в пределы ретроартикулярного отростка и сильное удлинение последнего (индекс длина отростка более чем в два раза превосходит длину гленоидной впадины в осевой части).

93. Каменный I

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Kamenny I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Марковка: Ивахненко и др., 1997 (частично).

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4195/ 16, 24, 26.

Trematosauridae

Thoosuchinae gen. indet.: ПИН, № 4195/ 25.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

94. Каменный II

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Kamenny II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Марковка: Ивахненко и др., 1997 (частично).

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, № 4195/32 (низы разреза).

Benthosuchidae

Syrtosuchus samarensis: ПИН, № 4195/2 (низы разреза).

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4195/23 (низы разреза).

Benthosuchus gusevae: ПИН, № 4195/31 (средняя часть разреза).

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 4195/1, 9, 12, 20, 30(верхи разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4195/27-29 (верхи разреза.)

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus (низы разреза), группировка Benthosuchus gusevae фауны Benthosuchus (средняя часть разреза) и группировка Benthosuchus sushkini фауны Benthosuchus (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; низы разреза − верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита; средняя часть разреза – нижнеоленекский подъярус, нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита; верхи разреза − нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнесухореченская подсвита.

95. Каменный Дол

Самарская обл., Борский р-н.

Usmanka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Syrtosuchinae gen. indet.: ПИН, № 4419/12 (низы разреза).

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 4419/10, 14, 41, 55, 61; СОИКМ № ВРХ-5031 (верхи разреза).

Benthosuchus gusevae: ПИН, №№ 4419/49, 56, 60 (низы разреза).

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4419/4, 8, 53.

Qantasidae

Qantas samarensis.: ПИН, №№ 4419/1, 2 (верхи разреза).

Bystrowianidae gen. indet.: ПИН, № 4419/47 (верхи разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировки Benthosuchus gusevae (низы разреза) и Benthosuchus sushkini (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт: низы разреза – нижнекаменноярская подсвита, верхи разреза – верхнекаменноярская подсвита.

96. Каменный овраг

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. gusevae: ПИН, № 3897/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus gusevae.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, нижняя часть рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

97. Каменный Яр - Сухушка

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 4197/67, 72-76, 95, 96, 106, 112-114, 125, 126, 132-134, 139-146, 148-151, 153, 154, 156, 159.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4197/70, 97, 107, 108, 119-121, 127, 135, 136, 147.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, № 4197/117.

Thoosuchus sp.: ПИН, №№ 4197/152, 155, 157.

Prothoosuchus blomi: ПИН, № 4197/118.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

98. Каменный Яр I

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Kamenny Yar I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 4197/17.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) мечетинская свита.

99. Каменный Яр II

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Kamenny Yar II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, № 4197/20.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, № 4197/63.

Thoosuchinae gen. indet.: ПИН, №№ 4197/18, 19, 38, 45.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

100. Каменный Яр III

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Kamenny Yar III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4197/37.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 4197/5.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4197/26, 65.

Trematosauridae

Thoosuchus sp.: ПИН, № 4197/30.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас;нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

101. Каменный Яр VI

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 4197/3, 4.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4197/7, 8, 12, 13.

Trematosauridae

Thoosuchus tuberculatus: ПИН, № 4197/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

102. Каменный Яр VII

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 4197/46.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

103. Касьяновцы

Кировская обл., Даровской р-н.

Касьяновское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis : ПИН, №№ 2890/1-4, 6-8.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты.

104. Кештома

Ярославская обл., Пошехонский р-н.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: РМЗ, № НВФ-7031.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

105. Кзыл-Оба II

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Кзыл-Оба II: Шишкин и др., 1995.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 2394/59.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, кзылсайская свита;

106. Кзыл-Сай I

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Кызыл-Сай I: Гаряинов, Очев, 1962.

Кзыл-Сай I: Шишкин и др., 1995.

Кзыл-Сай-1: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 2394/29

Trematosauroidea gen.indet.: ПИН, №2394/1.

Rhytidosteidae

Rhytidosteus uralensis: ПИН, №№ 2394/17-19, 53-55.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides lacer: ПИН, № 2394/52.

Batrachosuchoides sp.: ПИН, №№ 2394/14, 15.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, нижняя часть петропавловской свиты.

107. Кзыл-Сай II

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Кызыл-Сай II: Гаряинов, Очев, 1962.

Кзыл-Сай II: Шишкин и др., 1995.

Кзыл-Сай-2: Ивахненко и др., 1997.

Trematosauridae

Inflectosaurus (?) sp.: ПИН, № 2394/28.

Plagiosauridae

Melanopelta antiqua: ПИН, № 2394/3.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

108. Кзыл-Сай III

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Кызыл-Сай III: Гаряинов, Очев, 1962.

Кзыл-Сай III: Шишкин и др., 1995.

Кзыл-Сай -3A: Ивахненко и др., 1997.

Кзыл-Сай-3B: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 2394/22, 25, 45, 60 (низы разреза).

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4171/1-3, 24, 26; (низы разреза).

Parotosuchus orientalis: ПИН, № 4172/1 (верхи разреза).

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 2394/2 (верхи разреза).

Rhytidosteidae

Rhytidosteus uralensis: ПИН, № 2394/19 (верхи разреза).

Bystrowianidae gen. indet.: ПИН, №№ 2394/42; 4172/3(верхи разреза).

` Фаунистический комплекс: группировка Wetlugasaurus angustifrons фауны Wetlugasaurus (низы разреза) и группировка Inflectosaurus фауны Parotosuchus (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; низы разреза - нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, кзылсайская свита; верхи разреза - верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

109. Киево

Костромская обл., Рождественский р-н.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 5405/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus или фауна Wetlugasaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть ветлужского надгоризонта.

110. Киевский

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Chernovskoe I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4224/12.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) мечетинская свита.

111. Кинделя II

Оренбургская обл., Новосергиевский р-н.

Kyndelya II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4735/2, 3.

Trematosauridae

Thoosuchus sp.: ПИН, № 4735/1.

Фаунистический комплекс: Фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

112. Клиновец

Ивановская обл., Вичугский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus sp.: ПИН, № 5018/16.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты.

113. Козлятево

Ивановская обл., Юрьевецкий р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5398/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

114. Колгуев III

Ненецкий автономный округ, о. Колгуев

Скважина Песчаноозерская-35: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ВНИГРИ, № 842/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

115. Коммуна-93

Республика Беларусь, Гомельская обл., Ельский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus (?) sp.: ПИН, № 5478/1.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, верхняя подсвита мозырской свиты.

116. Канаки

Кировская обл., Омутнинский р-н.

Konaki: Novikov, Shishkin, 1995.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН № 2891/1.

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 2891/3.

Lydekkerinidae

Luzocephalus (?) sp.: ПИН, № 2891/4.

Bystrowianidae

Axitectum vjushkovi: ПИН, № 2891/2.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский ярус, вохминский горизонт, вохминская свита, нижняя подсвита, сарафанихская пачка.

117. Кон-Су I

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Кон-Су I: Гаряинов, Очев, 1962; Шишкин и др., 1995.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 5557/1.

Фаунистический комплекс: Фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, старицкая свита.

118. Кон-Су III

Оренбургская обл., Беляевский р-н.

Trematosauridae

Trematotegmen otschevi: ПИН, № 5557/2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, кзылсайская свита.

119. Коренной Дол I

Самарская обл., Борский р-н.

Korennoy Dol I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 4663/ 9.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка (?) Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) верхняя часть рыбинского горизонта, (?) верхнекаменноярская подсвита.

120. Коренной Дол II

Самарская обл., Борский р-н.

Korennoy Dol II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. angustifrons: ПИН, № 4663/ 3.

Trematosauridae

Platysteginae gen. indet.: ПИН, № №4663/ 13, 14.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

121. Коржа

Кировская обл., Прилузский р-н.

Черный Бор: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Коржинское: Блом, 1968.

Capitosauridae

Vladlenosaurus alexeyevi: ПИН, № 3583/21.

Vladlenosaurus sp.: ПИН, №№ 3583/2, 3, 22.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

122. Кормица (Коровка)

Ярославская обл., Рыбинский р-н.

Кормица: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 4701/1.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4701/2.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ЦНИГР, № 2169/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

123. Корнеевка I

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Корнеевское I: Блом, 1968.

Korneevka I: Tverdokhlebov et al., 2002

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 3997/5.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, №№ 3997/2-4, 6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

124. Корнеевка II

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Корнеевское II: Блом, 1968.

Korneevka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Prothoosuchus samariensis: ПИН, № 3997/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка (?) Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, верхнекаменноярская (?) подсвита.

125. Корольки

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Trematosauridae

Prothoosuchus sp.: ПИН, № 4489/1.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

Замечание. При определении стратиграфического положения этого местонахождения мы руководствовались, главным образом, данными палеомагнитного анализа (Taylor et al., 2009) и неопубликованными данными, любезно предоставленными В.П. Твердохлебовым. По письменному сообщению последнего остатки протоозуха были найдены в 35 м выше границы перми и триаса в аллювиальных отложениях верхнесухореченской свиты. Отрицательная остаточная намагниченность этой части разреза оврага Корольки (Taylor et al., 2009, рис. 4) вполне согласуется с такой стратиграфической привязкой.

126. Коростелево

Ивановская обл., Кинешемский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus sp.: ПИН, №№ 5017/6, 10, 21, 24.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты.

127. Кострикин Дол I

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Kostrikin Dol I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4586/19.

Trematosauridae

Trematotegmen sp.: ПИН, № 4586/14.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

128. Кострикин Дол III

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Kostrikin Dol III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Thoosuchus sp.: ПИН, № 4586/16.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

129. Красная Яруга I

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Krasnaya Yaruga I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, № 4495/ 15.

Benthosuchidae

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, № 4495/2.

Фаунистический комплекс: фауна Selnocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

130. Красная Яруга II

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Krasnaya Yaruga II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus gusevae: ПИН, № 4495/11(низы разреза).

Bystrowianidae

Dromotectum spinosum: ПИН, № 44951/14 (верхи разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировки Benthosuchus gusevae (низы разреза) и (?) Benthosuchus sushkini (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

131. Краснодольский

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 5444/1.

Benthosuchus sp.: ПИН, № 5444/2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

132. Краснояр

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Красноярское I: Блом, 1968.

Красноярское II: Блом, 1968.

Krasnoyarskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4687/2, 5, 7, 11.

Qantasidae

Qantas samarensis: ПИН, № 4687/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

133. Красные Пожни

Костромская обл., Красносельский р-н.

Красные Пожни: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Capitosauridae

Wetlugasaurinae gen. indet.: ПИН, № 155/12.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 155/200.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 5016/6.

Trematosauridae

Thoosuchus tuberculatus: ПИН, № 5016/1.

Angusaurus sp.: ПИН, № 5016/7.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 155/201.

Фаунистический комплекс: группировка Benthosuchus sushkini фауны Benthosuchus и группировка Wetlugasaurus angustifrons фауны Wetlugasaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский и слудкинский горизонты, рыбинская свита и нижняя часть юрьевецкой свиты.

Замечание. Находки позвоночных найдены в различные годы разными исследователями. В большинстве случаев их точная стратиграфическая привязка в разрезе достоверно не известна.

134. Куданга

Вологодская обл., Никольский р-н

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. malachovi: ПИН, № 5411/4.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 5411/3, 5, 6.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, №№ 5411/7, 8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

135. Кудрино

Вологодская обл., Никольский р-н.

Кудрино: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 2355/1-23, 35.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 2355/8, 28-31.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, шилихинская свита.

136. Кузьмино

Вологодская обл., Кичменгско-Городецкий р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5412/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, нижняя часть вохминского горизонта, нижняя подсвита вохминской свиты, недубровская пачка.

137. Кула II

Республика Коми, Удорский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 3705/12.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3705/11, 15.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 3705/ 5.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, чучепальская свита.

138. Кулагино I

Оренбургская обл., Новосергиевский р-н.

Kulagino I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae gen. indet.: ПИН, № 4735/ 11.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) мечетинская свита.

139. Кундузлутамак

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Kunduzlutamak: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5471/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

140. Купай

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 5443/1-3.

Benthosuchus sp.: ПИН, № 5443/4.

Trematosauridae

Thoosuchinae gen. indet.: ПИН, № 5443/5.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

141. Лестаншор II

Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н.

Лестаншор-II: Новиков, 1994

Лестаншор-2: Ивахненко и др., 1997.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides impressus: ПИН, № 4370/1.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка (?) Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, верхи нижнелестаншорской подсвиты.

142. Лестанвож

Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н.

Trematosauridae

Trematosaurinae gen. indet.: ПИН, № 4370/7.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, верхи нижнелестаншорской подсвиты.

143. Летниково I

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Летниковское I: Блом, 1968.

Zetnikovskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 4688/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

144. Липово

Кировская обл., Шабалинский р-н.

Липово: Ивахненко и др., 1997.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН, №№ 3355/5-9, 15.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты.

145. Липовка.

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Zypovskoe II: Tverdokhlebov et al., 2002

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 3892/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

146. Логачевка.

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Логачевка: Ивахненко и др., 1997 (частично).

Logachevka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4196/17, 21-24.

Trematosauridae

Angusaurus dentatus: ПИН, № 4196/1.

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 4196/18, 19.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

147. Луза

Кировская обл., Лузский р-н.

Луза: Ивахненко и др., 1997.

Lydekkerinidae

Luzocephalus blomi: ПИН № 3784/2.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, верхняя часть вохминского горизонта, верхняя (краснобаковская) подсвита вохминской свиты.

Замечание. М.А. Шишкин (1980), ссылаясь на письменное сообщение Г.И. Блома, указывает на присутствие в этом местонахождении позвонков Tupilakosaurus sp.

148. Лукинка

Ивановская обл., Пучежский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 3819/1.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 3819/6.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 3819/3-5.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, нижняя часть юрьевецкой свиты.

149. Лунка

Ярославская обл., Даниловский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus korobkovi: МЕИЦР, № Тих-4.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

150. Макарьев

Костромская обл., (?) Макарьевский р-н.

Макарьев: Ивахненко и др., 1997.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 3783/132.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 3783/1*, 2, 65.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 2483/1-6; 3783/ 3, 5-17, 48, 62, 66, 67, 65, 134.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт.

Замечание. Точная географическая привязка неизвестна. Предположительно, окрестности г. Макарьева (см. Гетманов, 1989).

151. Максимовка

Нижегородская обл., Уренский р-он.

Максимовское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4578/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

152. Малая Кортюга

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 5403/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

153. Малая Погромка I

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Malaya Pogromka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 4507/10.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 4507/11.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

154. Малое Выдрицкое I

Кировская обл., Нагорский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus alexeyevi: ПИН, № 4865/ 1.

Vladlenosaurus sp.: ПИН, №№ 4865/ 2, 3, 8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

155. Малое Разречь

Нижегородская обл., Нагорский р-н.

Мал. Разречьенское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4580/1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

156. Мантурово

Костромская обл., Мантуровский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4903/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

157. Марьевка

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 3894/1.

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, № 3894/2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

158. Матвеевка III

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Matveevka III: Tverdokhlebov et al., 2002

Captosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4787/8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

159. Матвеевская

Ивановская обл., Пучежский р-н.

Trematosauridae

Thoosuchus (?) sp.: ОМ САП, № 3206/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка (?) Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

160. Межог I

Республика Коми, Усть-Вымский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus komiensis: ПИН, № 4383/2.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

161. Мечеть I

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Мечетинское I: Блом, 1968.

Mechet III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 2424/11, 60, 72.

Lonchorhynchidae gen. indet.: ПИН, № 2424/85.

Bystrowianidae

Dromotectum spinosum: ПИН, № 2424/ 65.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

162. Мечеть II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Мечетинское II: Блом, 1968.

Мечеть-2: Ивахненко и др., 1997.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 2424/1-5, 9, 10, 14.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 2424/83, 84.

Bystrowianidae

Dromotectum spinosum: ПИН, № 2424/ 23.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

163. Мечеть IV

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Mechet IV: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 2424/37.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

164. Мечеть V

Самарская обл., Борский р-н.

Mechet V: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН № 2424/9.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

165. Мещеряковка

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Мещеряковка: Шишкин и др., 1995.

Mescheryakovka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4400/2, 5, 6.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, верхняя часть петропавловской свиты.

166. Мишаковская (Ляпомоз)

Республика Коми, Прилузский р-н.

Мишаковская: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4833/12, 13, 15.

Yarengiidae

Yarengia (?) sp.: ПИН, № 4833/14.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, №№ 4833/5, 7.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides ochevi: ПИН, № 4833/6.

Batrachosuchoides sp.: ПИН, №№ 4833/2-4.

Plagiosauridae

Melanopelta sp.: ПИН, № 4833/1.

Bystrowianidae

Vyushkoviana operta: ПИН, № 4833/17.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

167. Михайловка

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Mikhaylovskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, № 4455/ 2.

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4455/ 1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

168. Мотьма

Архангельская обл., Котласский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. malachovi: ПИН, № 5413/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть вашкинской свиты.

169. Мойка I

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, № 3890/1.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocata-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхнеиндский подъяруса, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

170. Мойка II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, №№ 3890/2-4.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленеский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

171. Мурапталово II

Башкортостан, Куюргазинский р-н.

Мурапталово II: Шишкин и др., 1995; Гаряинов и др., 1967.

Mupartalovo: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 4375/5.

Trematosauridae

Inflectosaurus sp.: ПИН, № 4375/6.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, яренский надгоризонт, федоровский горизонт, нижняя часть петропавловской свиты.

172. Мутусья

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Мутусья: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 4389/6.

Trematosauroidea gen. indet.: ПИН, № 4389/2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, чучепальская свита.

173. Надейтаю-II

Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н.

Надейтаю-II: Новиков, 1994.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 4370/24.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, средняя часть нижнелестаншорской подсвиты.

174. Недуброво

Вологодская обл., Кичменгско-Городецкий р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 5412/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, нижняя часть вохминского горизонта, нижняя подсвита вохминской свиты.

175. Нижнеозерное I

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Нижне-озерное: Гаряинов, Очев, 1962.

Nizhneozernoe I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 4734/ 7.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4734/ 2-4, 6.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

176. Нижнеозерное II

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Nizhneozernoe II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Trematotegmen sp.: ПИН, № 4746/1.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, №№ 4746/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

177. Нижнеозерное III

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН № 4734/1.

Фаунистический комплекс: фауна (?) Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) мечетинская свита.

178. Нижняя Сямуньга I

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3359/ 4, 5.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 3359/ 8, 9.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, чучепальская свита.

179. Нижняя Сямуньга II

Архангельская обл., Лешуконский р-он.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. angustifrons : ПИН, № 3359/ 6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, чучепальская свита.

180. Нижняя Сямуньга III

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Нижняя Сямженьга III: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 3359/37.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ПИН, № 3359/26.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 3359/42

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

181. Нижняя Сямуньга IV

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Нижняя Сямженьга IV: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 3359/28, 185.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3359/182, 183, 184.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ПИН, №№ 3359/ 22-25.

Angusaurus (?) sp.: ПИН, №№ 3359/ 50, 181.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

182. Нижняя Сямуньга V

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 3359/18, 19.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 3359/ 44.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 3359/45.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

183. Нижняя Сямуньга VI

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. malachovi: ПИН, № 3359/54.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3359/51, 53.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

184. Нижняя Сямуньга X

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Нижняя Сямженьга X: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 3359/20, 21.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

185. Нижняя Сямуньга XII

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Нижняя Сямженьга XII: Новиков, 1994.

Нижняя Сямженьга-12: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3359/29-31.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ПИН, № 3359/27.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

186. Низьма I

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, №№ 4339/2, 3.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4339/34.

Trematosauridae

Angusaurus (?) sp.: ПИН, №№ 4363/6, 7, 29.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский, чучепальская свита.

187. Низьма II

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4339/36.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

188. Низьма III

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ПИН, № 4363/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

189. Никольское

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Nikolskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4454/ 2 (низы разреза).

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4454/1.

Lonchorhynchidae

Stoschiosaurus (?) sp.: ПИН, № 4454/8 (верхи разреза).

Cosgriffiinae gen. indet.: ПИН, №№ 4454/3, 4.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus (низы разреза) и фауна Selenocara-Syrtosuchus (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; низы разреза - нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита, верхи разреза – верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

Замечание. Точная стратиграфическая привязка остатков косгриффиин и Syrtosuchus sp. не ясна. По нашему мнению, они скорее всего происходят из верхней части разреза.

190. Новая Таволжанка

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Ново-Таволжанское - I: Блом, 1968.

Новая Таволжанка: Ивахненко и др., 1997.

Мечеть – I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, № 2424/73 (верхи разреза).

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 2424/80, 81 (верхи разреза).

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 2423/ 11 (низы разреза).

Qantasidae

Qantas samarensis: ПИН, №№ 2423/7, 8 (низы разреза).

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 2424/ 74-78 (верхи разреза); 2423/13 (низы разреза).

Platysteginae gen. indet.: ПИН, № 2424/79 (верхи разреза).

Prothoosuchus blomi: ПИН, №№ 2423/1, 2 (низы разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus; группировки Wetlugasaurus angustifrons (низы разреза) и Wetlugasaurus malachovi (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас; нижнеоленекский подъярус; низы разреза – нижняя часть слудкинского горизонта, нижняя часть мечетинской свиты, верхи разреза – устьмыльский горизонт, гостевская свита.

191. Одоевское

Костромская обл., Шарьинский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4576/1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонта, вохминская свита.

192. Окуневское

Кировская обл., Нагорский р-н.

Окуневское: Блом Г.И., 1968.

Федоровка: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 953/113, 117-127, 129-132, 134, 135, 151, 155, 157, 162-164, 186-189, 194, 195, 198, 265, 268, 294, 295, 313, 316, 317.

Yarengiidae (?) gen. indet.: ПИН, №№ 953/147, 150, 152, 154.

Trematosauridae

Inflectosaurus sp.: ПИН, №№ 953/100, 144, 190, 193.

Brachyopidae

Batrachosuchoides lacer: ПИН, №№ 953/2, 3, 5-31, 37-39, 111-114.

Plagiosauridae

Melanopelta antiqua: ПИН, №№ 953/101-106.

Bystrowianidae

Axitectum georgi: ПИН, №№ 953/ 392-394.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, федоровскя свита.

193. Орловка

Оренбургская обл., Оренбургский р-н.

Orlovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Thoosuchinae (?) gen. indet.: ПИН, № 4224/10.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка (?) Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

194. Орсъю

Республика Коми, Княжпогостский р-он.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 3818/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, слудкинская свита.

195. Павельев Яр

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Логачевка: Ивахненко и др., 1997 (частично).

Pavelev Yar: Tverdokhlebov et al., 2002

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 4196/3.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

196. Патракеево

Нижегородская обл., Краснобаковский р-н.

Патракеевское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4485/2, 3.

Bystrowianidae

Axitectum vjushkovi: ПИН, № 4485/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

197. Перевозинка

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Perevoznikovo: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4584/1-26.

Bystrowianidae

Axitectum vjushkovi: ПИН, №№ 4584/27, 28.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

198. Переволоцкое

Оренбургская обл., Переволоцкий р-н.

Perevolotzkoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4790/1-333.

Bystrowianidae gen. indet.: ПИН, № 4790/335.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

199. Петраковская

Архангельская обл., Котласский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 5494/ 1-4.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

200. Петропавловка I

Оренбургская обл., Сакмарский р-н.

Петропавловка I: Шишкин и др., 1995; Ивахненко и др., 1997.

Petropavlovka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4365/9, 11, 41, 45.

Trematosauridae

Inflectosaurus sp.: ПИН, № 4365/7.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 4365/6.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 4365/ 12.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

201. Петропавловка II

Оренбургская обл., Сакмарский р-н.

Петропавловка II: Шишкин и др., 1995.

Capitosauridae

Parotosuchus cf. panteleevi: ПИН, № 4365/42.

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4365/14, 15.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides ochevi: ПИН, № 4365/44.

Batrachosuchoides sp.: ПИН, № 4365/43.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, верхняя часть петропавловской свиты.

202. Пижма I

Архангельская обл., Лешуконский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 4364/14, 29, 34.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4364/4, 8, 11, 13, 29, 31, 34.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ПИН, №№ 4364/1, 2.

Vyborosaurus (?) sp.: ПИН, № 4364/12.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 4364/3, 18-20.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, №№ 4364/23, 24.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, пижмомезенская свита.

203. Плес

Ивановская обл., Приволжский р-н.

Плес: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 155/2 (=Volgosuchus cornutus).

Trematosauridae

Angusaurus weidenbaumi: ПИН, № 155/10.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, нижняя часть юрьевецкой свиты.

204. Подсараица

Вологодская обл., Великоустюгский р-н.

Подсараица: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5416/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита, нижняя подсвита.

205. Пор-Иоль

Республика Коми, Прилузский р-н.

Пор-Иоль: Ефремов, Вьюшков, 1955

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4123/2, 4.

Poryolosuchus longicornis: ПИН, №№ 4123/13-15, 17.

Фаунистический комплекс: фауны Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) слудкинская свита.

206. Пробуждение

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Capitosauridae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 5495/2.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

207. Прокаевка

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Прокаевка: Ивахненко и др., 1997.

Prokaevka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Trematotegmen otschevi: ПИН, №№ 4200/1-3, 5.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

208. Проскурино

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Proskurino: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus (?) sp.: ПИН, №№ 4585/1, 2.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, №№ 4585/5.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4585/3, 4.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхекаменноярская подсвита.

209. Радовка

Оренбургская обл., Переволоцкий р-н.

Radovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН № 5472/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

210. Рассыпная

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Россыпное: Ефремов, Вьюшков, 1955; Гаряинов, Очев, 1962.

Рассыпная: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus orenburgensis: ПИН, №№ 951/42, 66-68.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, верхняя подсвита петропавловской свиты.

211. Репный

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Repniy: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus cf. gusevae: ПИН, № 3362/25.

Benthosuchus sp.: ПИН, № 3362/26.

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, №№ 3362/23, 24.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus gusevae.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, низы рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

212. Решемка

Ивановская обл., Кинешемский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus sp.: ПИН, № 4418/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты.

213. Родионовка I

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Rodionovka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4586/ 3.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, вернесухореченская подсвита.

214. Родионовка II

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Rodionovka II: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocara (?) sp.: ПИН, № 4586/8.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, верхнесухореченская подсвита.

215. Родионовка III

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Rodionovka III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 4586/7.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

216. Родниковый Дол

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Rodnikoviy Dol: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 4534/2 (низы разреза).

Benthosuchus gusevae: ПИН, № 4534/1 (верхи разреза).

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus (низы разреза), фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus gusevae (верхи разреза).

Стратиграфический уровень: нижний триас: низы разреза − верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита; верхи разреза – нижнеоленекский подъярус, низы рыбинского горизонта, нижнекаменноярская подсвита.

217. Рожиха

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Grachevka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Platysteginae gen.indet.: ПИН, №№ 4630/ 1, 17.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

218. Ромашкино I

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Romashkino I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Trematosauridae

Thoosuchus sp.: ПИН, № 4586/ 6.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, верхнекаменноярская подсвита.

219. Ромашкино IV

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Romashkino IV: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4586/10.

Benthosuchidae

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, № 4586/21.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 4586/20.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

220. Роте-Фане

Оренбургская обл., Соль-Илецкий р-н.

Trematosauridae gen. indet.: ПИН, № 5498/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

221. Руковишникова гора

Вологодская обл., Великоустюгский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5407/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита, нижняя подсвита.

222. Рыбинск

Ярославская обл., Рыбинский р-н.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, № 4001/1.

Thoosuchus sp.: ПИН, №№ 4001/2, 3; РМЗ, № РБМ-19172 (ПЛ-23).

Benthosuchidae

Benthosuchus sp: ПИН, № 4001/ 4.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

223. Ряби

Кировская обл., Нагорский р-н.

Рябинское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4581/1.

Bystrowianidae gen. indet.: МВГ, № 164/2294.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита, рябинская пачка.

224. Савельевка

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Benthosuchidae:

Benthosuchus cf. sushkini: ПИН, №№ 3891/1, 5.

Benthosuchus sp.: ПИН, № 3891/4.

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, №№ 3891/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

225. Саусара

Республика Коми, Усть-Цилемский р-н.

Саусара: Ефремов, Вьюшков, 1955; Новиков, 1994.

Capitosauridae gen. indet.: ПИН, № 160/2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

226. Свободный

Оренбургская обл., Переволоцкий р-н.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 5480/1.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

227. Семигорье

Ивановская обл., Вичугский р-н.

Семигорье: Ефремов, Вьюшков, 1955

Capitosauridae

Vladlenosaurus sp.: ПИН, № 155/4.

Vladlenosaurus (?) sp.: ПИН, № 155/60 (=Capitosaurus volgensis).

Wetlugasaurus cf. angustifrons: ПИН, № 155/11 (=Volgasaurus kalajevi).

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, вероятно, группировки Wetlugasaurus angustifrons и Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, вероятно слудкинский и устьмыльский горизонты, юрьевецкая свита.

Примечание. Местонахождение ныне не существует. Точная стратиграфическая привязка указанных выше находок в разрезе местонахождения не известна.

228. Серъёль

Республика Коми, Прилузский р-н

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 5409/1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка (?) Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, (?) слудкинский горизонт, (?) чучепальская свита.

229. Скоба (Микуш)

Республика Коми, Прилузский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus alexeyevi: ПИН, №№ 4831/1-7, 10, 12-17, 28, 30, 33, 44.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, березниковская свита.

230. Слуда

Кировская обл., Подосиновский р-н.

Слуда: Блом, 1968

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН, №№ 2892/1-8.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

231. Соколово

Костромская обл., Солигаличский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 5397/ 1, 2.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, шилихинская свита.

232. Спасское

Нижегородская обл., Ветлужский р-н.

Спасское-I: Блом, 1968; Ивахненко и др., 1997.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН, №№ 1025/1- 3, 30-185, 300-333, 465-534, 536-559.

Bystrowianidae

Axitectum vjushkovi: ПИН, №№ 1025/334-343, 428-431.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита, анисимовская пачка.

233. Спасское-Семеновское

Костромская обл., Вохомский р-н.

Спасское-Семеновское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 2482/1-5.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

234. Старая Тепловка

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Staraya Terlovka: Tverdokhlebov et al., 2002

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, №№ 4666/1-28.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

235. Староалександровка I

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Capitosauridae

Selenocara sp.: ПИН, № 5496/10.

Selenocarinae gen. indet.: ПИН, № 5496/4.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 5496/1-3; СОИКМ ВРХ-5030.

Syrtosuchus (?) sp.: ПИН, № 5496/12.

Bystrowianidae gen. indet.: ПИН, № 5496/11.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

236. Староалександровка II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Capitosauridae

Selenocara rossica: ПИН, № 5496/6.

Benthosuchidae

Syrtosuchus sp.: ПИН, № 5496/7, 9.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

237. Суриково I

Самарская обл., Курманаевский р-н.

Surykovo I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4629/ 1-3.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, индский ярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

238. Сухая Таволжанка

Оренбургская обл., Борский р-н.

Tavolzhanka: Tverdokhlebov et al., 2002

Benthosuchidae

Benthosuchus (?) sp.: ПИН, № 1531/7.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

239. Суходол

Архангельская обл., Ленский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, № 5414/2.

Фаунистический комплекс: Фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, лопатинская свита.

240. Суходольный III

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Sukhodolny III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5466/ 3.

Trematosauridae

Platysteginae gen. indet.: ПИН, № 5466/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, гостевская свита.

241. Суходольный IV

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 5466/ 2.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurua angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

242. Сухоречка II

Оренбургская обл., Бузулукский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus: ПИН, № 3896/1.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

243. Сухушка-Суходол

Оренбургская обл., Тоцкий р-н.

Nevezhkino: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, № 4792/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

244. Съезжая

Самарская обл., Алексеевский р-н.

Qantasidae

Qantas samarensis: ПИН, № 2429/ 7.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

245. Телянино

Вологодская обл., Никольский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus wetlugensis: ПИН, № 2893/1.

Фаунистический комплекс: фауна (?) Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, (?) верхнеиндский подъярус, (?) заплавненский горизонт, верхи вохминской свиты, верхи анисимовской пачки.

246. Терновый

Самарская обл., Борский р-н.

Ternovoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, № 4362/ 1.

Wetlugasaurus aff. angustifrons: ПИН, № 4362/ 19.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4362/ 3, 4, 22.

Trematosauridae

Angusaurus succedaneus: ПИН, № 4362/ 10.

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 4362/ 11, 18, 21, 23.

Platysteginae gen. indet.: ПИН, № 4362/ 7.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurua angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

247. Терюхан

Кировская обл., Нагорский р-н.

Терюхан: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, №№ 3581/29, 31, 33, 52, 101, 115, 124.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 3581/ 2-4, 11, 35, 56, 116, 125.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, № 3581/ 148.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, слудкинская свита.

248. Тихвинское

Ярославская обл., Рыбинский р-н.

Тихвинское: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 3200/ 519, 520.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, №№ 3200/ 6*, 7*, 8, 9, 19, 20, 26, 34, 35, 36*, 37, 38*, 39*, 40, 42-46, 47, 59-62, 70, 81*, 82*, 83*, 84, 86-89, 91-94, 95*, 96*, 98-115, 117-120, 126-128, 132*, 138-153, 154*, 155, 158, 159, 160*, 161, 162, 163*, 164, 170, 187*, 190, 192*, 195, 199-203, 204, 206, 208, 209, 210, 211, 218*, 219, 220, 225*, 229, 230, 234, 235, 239, 241, 242, 246, 251, 252, 257, 259-262, 268, 270, 273, 277-281, 326, 327, 406, 407, 441, 456, 466, 467, 470, 471, 473-475, 477, 485, 504, 505, 514; СГУ, №10/34; РМЗ, №№ РБМ-18042 (ПЛ-8), РБМ-19171 (ПЛ-22), РБМ-29817 (ПЛ-206), РБМ-36523 (ПЛ-221), РБМ-36684 (ПЛ-223), НВФ-9189; ЯГПУ, №№ 1Т/ 150, 154, 155, 163-165; AM F98271; WAM 96.8.1.

Thoosuchus sp.: ПИН, №№ 3200/ 18, 85, 90, 116, 196, 198, 265-267, 282, 316, 317, 328, 329, 331, 380, 381, 383, 384, 438, 453, 483; РМЗ, №№ НВФ-7944, 7985; МЕИЦР, № Тих-2.

Benthosuchidae

Benthosuchus korobkovi: ПИН, №№ 3200/ 1, 2, 11-13, 15-17, 27, 32, 33, 48, 49, 52-58, 63, 64, 65*,66-68, 70-75, 77, 79, 80, 122-125, 129, 131, 133-137, 166-169, 171, 173-182, 185, 186, 188, 189, 193, 205, 207, 221, 223, 224, 236, 238, 240, 247-250, 258, 263, 264, 275, 276, 289,

323, 324, 405, 442, 443, 448, 449, 457, 458, 460, 508, 510, 515; РМЗ, №№ РБМ-18462 (ПЛ-11), РБМ-36492/1 (ПЛ-215), НВФ-9190, НВФ-9191; ГГМ, № ГГМ-0277-14/ПВ-00650; МЕИЦР, № Тих-5; ЯГПУ, №№ 1Т/ 128, 151, 157-160.

Benthosuchus sp.: РМЗ, №№ РБМ-18463 (ПЛ-12), РБМ-18913 (ПЛ-19), РБМ-19177 (ПЛ-26), РБМ-32254 (ПЛ-210), НВФ-4183; ЯГПУ №№ 1Т/ 152, 153, 156, 161, 162.

Capitosauridae

Wetlugasaurus angustifrons: ПИН, №№ 3200/ 237, 243, 435.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

249. Тихоновское-Горское

Костромская обл., Вохомский р-н.

Тихоновское-Горское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4577/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, индский ярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

250. Трепоздин

Республика Коми, Прилузский р-н.

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4122/53, 4832/1.

Yarengiidae (?) gen. indet.: ПИН, №№ 4122/50, 51.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, федоровская свита.

251. Троицкое I

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Troyitzkoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4197/33, 34.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

252. Троицкое II

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Benthosuchidae

Syrtosuchus morkovini: ПИН, № 4197/160.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвиты.

253. Тупиковка

Оренбургская обл., Бузулукский р-н

Тупиковка: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Lonchorhynchidae gen. indet.: ПИН, № 5496/8.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

254. Тутаев

Ярославская обл., Тутаевский р-н.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, №№ 4260/1, 2.

Benthosuchidae:

Benthosuchus korobkovi: ПИН, №№ 4260/3-6.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

255. Уральский Дол

Самарская обл., Борский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 4663/15.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская подсвита.

256. Уста

Нижегородская обл., Краснобаковский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5406/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

257. Федоровка

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Fedorovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 4630/4, 19.

Trematosauridae

Prothoosuchus sp.: ПИН, №№ 4630/7-12.

Thoosuchus (?) sp.: ПИН, № 4630/5.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, верхнекаменноярская свита.

258. Федоровка III

Оренбургская обл., Сорочинский р-н.

Fedorovka III: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Selenocarinae gen. indet.: ПИН № 4495/ 10.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

259. Фомино

Кировская обл., Подосиновский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5408/1-8.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

260. Хей-Яга I

Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н.

Хей-Яга-I: Новиков, 1994.

Хей-Яга-1: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus (?) sp.: ПИН, № 4370/12.

Trematosauridae gen. ind.: ПИН, № 4370/8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, средняя часть нижнелестаншорской подсвиты.

261. Хей-Яга II

Ненецкий автономный округ, Заполярный р-н.

Хей-Яга-II: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Parotosuchus cf. komiensis: ПИН, № 4370/16.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, верхи нижнелестаншорской подсвиты.

262. Цильма I

Республика Коми, Усть-Цилемский р-н.

Цыльма: Ефремов, Вьюшков, 1955.

Цильма-I: Новиков, 1994.

Цильма-1: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ПИН, №№ 4333/1, 2, 3, 11, 12; ВНИГРИ, № 843/ 8.

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 160/1; 4333/54-59.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ПИН, № 4333/6; ИГ КНЦ, № 135/19.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ИГ КНЦ, № 135/20.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

263. Цильма II

Республика Коми, Усть-Цилемский р-н.

Цильма-II: Новиков, 1994

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, № 4333/60.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ВНИГРИ, № 843/7; ПИН, № 4333/61.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

264. Цильма V

Республика Коми, Усть-Цилемский р-н.

Цильма-V: Новиков, 1994.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ВНИГРИ, №№ 843/2, 3.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachvi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

265. Черепанка III

Республика Коми, Усть-Цилемский р-н.

Черепанка-III: Новиков, 1994.

Черепанка-3: Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Wetlugasaurus malachovi: ВНИГРИ, № 843/1.

Yarengiidae

Vyborosaurus mirus: ВНИГРИ, № 843/8.

Trematosauridae

Angusaurus tsylmensis: ВНИГРИ, №№ 843/4-6.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть чаркабожской свиты.

266. Черная I

Оренбургская обл., Илекский р-н.

Черная I: Гаряинов, Очев, 1962

Capitosauridae

Wetlugasaurus sp.: ПИН, №№ 4224/1, 2, 9.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

267. Шаболовка

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Shabolovka: Tverdokhlebov et al., 2002.

Capitosauridae

Wetlugasaurus cf. angustifrons: ПИН, №№ 4628/7, 8.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, мечетинская свита.

268. Шарью

Республика Коми, Усинский р-н.

Шарью: Новиков, 1994.

Trematosauroidea gen. indet.: ПИН, № 4370/23.

Фаунистический комплекс: фауна (?) Parotosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, (?) верхнеоленекский подъярус, пачка зеленовато-серых песчаников и красно-коричневых глин.

269. Шилиха II

Нижегородская обл., Ветлужский р-н.

Шилихинское II: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 2484/2.

Benthosuchidae

Benthosuchus sushkini: ПИН, № 2484/1.

Benthosuchus sp.: ПИН, №№ 2484/6, 7.

Trematosauridae

Thoosuchus yakovlevi: ПИН, № 3999/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, шилихинская свита.

270. Шолга

Кировская обл., Подосиновский р-н.

Шолгинское: Блом, 1968.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 5417/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

271. Шоргутово

Костромская обл., Кологривский р-н.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4574/1.

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, вохминская свита.

272. Шохонка

Ивановская обл., Приволжский р-н.

Capitosauridae

Vladlenosaurus sp.: ПИН, №№ 5019/8-11.

Trematosauridae

Angusaurus sp.: ПИН, №№ 5019/12.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus malachovi.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, устьмыльский горизонт, верхняя часть юрьевецкой свиты.

273. Шулаевка

Оренбургская обл., Курманаевский р-н.

Шулаевка: Ивахненко и др., 1997

Shulaevka I: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Syrtosuchus samarensis: ПИН, № 4627/ 1.

Syrtosuchus sp.: ПИН, №№ 4627/ 5-7.

Фаунистический комплекс: фауна Selenocara-Syrtosuchus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеиндский подъярус, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита.

274. Юроксикт (Лихачево)

Республика Коми, Прилузский р-н.

Plagiosauridae

Melanopelta antiqua: ПИН, № 4122/1.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

275. Яблоновый Враг

Самарская обл., Волжский р-н.

Яблоново-Врагское: Блом, 1968.

Yablonovo-vragskoe: Tverdokhlebov et al., 2002.

Tupilakosauridae

Tupilakosaurus sp.: ПИН, № 4589/1

Фаунистический комплекс: фауна Tupilakosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеиндский подъярус, вохминский горизонт, нижнесухореченская подсвита.

276. Ягшордын

Республика Коми, Прилузский р-н

Capitosauridae

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 4484/ 4, 29, 30.

Yarengiidae

Yarengiidae (?) sp.: ПИН, №№ 4484/ 2, 34.

Lonchorhynchidae gen. indet.: ПИН, № 4484/ 1.

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Inflectosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, федоровская свита.

277. Яковка

Ярославская обл., Рыбинский р-н.

Benthosuchidae

Benthosuchus korobkovi: ПИН, № 5400/1.

Фаунистический комплекс: фауна Benthosuchus, группировка Benthosuchus sushkini.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, верхняя часть рыбинского горизонта, рыбинская свита.

278. Якутово

Башкортостан, Куюргазинский р-н.

Мурапталово I: Гаряинов и др., 1967; Шишкин и др., 1995.

Мурапталово-1: Ивахненко и др., 1997.

Yakutovo: Tverdokhlebov et al., 2002.

Benthosuchidae

Benthosuchus bashkiricus: ПИН, № 4168/1.

Фаунистический комплекс: фауна Wetlugasaurus, группировка Wetlugasaurus angustifrons.

Стратиграфический уровень: нижний триас, нижнеоленекский подъярус, слудкинский горизонт, кзылсайская свита.

279. Яренга

Архангельская обл., Яренский р-н.

Яренга: Ефремов, Вьюшков, 1955; Ивахненко и др., 1997.

Capitosauridae

Parotosuchus komiensis: ПИН, № 1584/21.

Parotosuchus sp.: ПИН, №№ 1584/14, 15.

Yarengiidae

Yarengia perplexa: ПИН, № 1584/ 5.

«Brachyopidae»

Batrachosuchoides ochevi.: ПИН № 1584/8.

Batrachosuchoides sp.: ПИН №№ 1584/9, 10.

Plagiosauridae

Melanopelta antiqua: ПИН № 1584/7

Фаунистический комплекс: фауна Parotosuchus, группировка Trematosaurus.

Стратиграфический уровень: нижний триас, верхнеоленекский подъярус, гамский горизонт, гамская свита.

ОБЪЯСНЕНИЯ ФОТОТАБЛИЦ

Таблица I

Фиг. 1. Wetlugasaurus angustifrons Riabinin, экз. ПИН, № 3200/237, череп: 1а – сверху, 1б − снизу, 1в – сзади; Ярославская обл., Рыбинский р-н, местонахождение Тихвинское; нижний триас, рыбинский горизонт, рыбинская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица II

Фиг. 1. Vladlenosaurus alexeyevi Novikov, экз. ПИН, № 3583/21, череп: 1а – сверху, 1б − снизу, 1в – сзади; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Малое Выдрицкое I; нижний триас, устьмыльский горизонт, березниковская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица III

Фиг. 1. Selenocara rossica Novikov, голотип ПИН, № 5496/6, неполный череп: 1а – снизу, 1б – сзади; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Староалександровка II; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица IV

Фиг. 1. Selenocara rossica Novikov, экз. ПИН, № 2426/12, левая ветвь нижней челюсти: 1а – с лабиальной стороны, 1б – с лингвальной стороны, 1в − сверху; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Фиг. 2. Syrtosuchus sp., экз. ПИН, № 2427/4, неполная левая ветвь нижней челюсти: 2а – с лабиальной стороны, 2б – с лингвальной стороны, 2в − сверху; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое IV; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица V

Фиг. 1. Samarabatrachus bjerringi Novikov, голотип ПИН, № 2426/16, череп: 1а – сверху, 1б – снизу, 1в – сзади; Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Заплавное-Сосновое II; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица VI

Фиг. 1. Parotosuchus orenburgensis (Konzhukova, 1965), голотип ПИН, № 951/42, череп: 1а – сверху, 1б – снизу, 1в – сзади; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпная; нижний триас, гамский горизонт, верхняя подсвита петропавловской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица VII

Фиг. 1. Parotosuchus orenburgensis (Konzhukova, 1965), экз. ПИН, № 951/42, левая ветвь нижней челюсти: 1а – с лабиальной стороны, 1б – с лингвальной стороны, 1в – сверху; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Рассыпная; нижний триас, гамский горизонт, верхняя подсвита петропавловской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица VIII

Фиг. 1. Parotosuchus orientalis (Otschev, 1966), голотип ПИН, № 4172/1, задняя часть черепа сверху; Оренбургская обл., Беляевский р-н, местонахождение Кзыл-Сай III; нижний триас, федоровский горизонт, нижняя часть петропавловской свиты.

Фиг. 2. Parotosuchus komiensis Novikov, голотип ПИН, № 3361/18, правая посторбитальная часть черепа сверху; Республика Коми, Усть-Вымьский р-н, местонахождение Жешарт; нижний триас, гамский горизонт, гамская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица IX

Фиг. 1. Parotosuchus panteleevi (Otschev, 1966), экз. ПИН, № 1043/1581, череп: 1а – сверху, 1б – снизу; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица X

Фиг. 1. Parotosuchus panteleevi (Otschev, 1966), экз. ПИН, № 1043/41, левая ветвь нижней челюсти: 1а – с лабиальной стороны,1б – с лингвальной стороны, 1в – сверху; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XI

Фиг. 1. Poryolosuchus longicornis Novikov et Shishkin gen. et sp. nov., голотип ПИН, № 4123/13, задняя половина черепа: 1а – сверху,1б – снизу, 1в – сзади; Республика Коми, бассейн р. Лузы, местонахождение Пор-Йоль; нижний триас, (?) слудкинский горизонт, (?) слудкинская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XII

Фиг. 1. Benthosuchus bashkiricus Otschev, 1972, голотип ПИН, № 4168/1; правая половина основания черепа снизу; Башкортостан, Куюргазинский р-н, местонахождение Якутово; нижний триас, слудкинский горизонт, кзылсайская свита.

Фиг. 2. Trematosaurus galae Novikov, 2010, экз. ПИН, № 1043/1541; затылочная часть черепа сзади; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Фиг. 3. Stoschiosaurus (?) sp., экз. ПИН, № 4454/8; фрагмент левой посторбитальной части черепа сверху; Оренбургская обл., Оренбургский р-н, местонахождение Никольское; нижний триас, заплавненский горизонт, верхнесухореченская подсвита. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XIII

Фиг. 1. Benthosuchus gusevae Novikov, 2012, голотип СОИКМ, № КМК КП_23420, неполный череп: 1а – сверху, 1б – снизу; Самарская обл., Борский р-н, бассейн р. Таволжанка, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, низы рыбинского горизонта, нижняя подсвита каменноярской свиты (по Новиков, 2012б). Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XIV

Фиг. 1. Benthosuchus gusevae Novikov, 2012, экз. ПИН, № 4495/11, левая ветвь нижней челюсти: 1а – с лабиальной стороны, 1б – с лингвальной стороны, 1в – сверху; Оренбургская обл., Сорочинский р-н, местонахождение Красная Яруга II; нижний триас, низы рыбинского горизонта, нижняя подсвита каменноярской свиты (по Новиков, 2012б). Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XV

Фиг. 1. Syrtosuchus samarensis (Sennikov, 1981), голотип ПИН, № 4627/1, неполный череп: 1а – сверху, 1б – снизу. Оренбургская обл., Курманаевский р-н, местонахождение Шулаевка; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты (по Новиков, 2016а). Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XVI

Фиг. 1. Syrtosuchus morkovini Novikov, 2016, голотип ПИН, № 4513/36, задняя половина черепа: 1а – сверху, 1б – снизу. Самарская обл., Борский р-н, местонахождение Алексеевка I; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты (по Новиков, 2016а). Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XVII

Фиг. 1. Tupilakosaurus wetlugensis Shishkin, 1961, голотип ПИН, № 1025/1-1, череп сверху; Нижегородская обл., Ветлужский р-н, местонахождение Спасское; нижний триас, ветлужский надгоризонт, вохминский горизонт, вохминская свита.

Фиг. 2. Melanopelta antiqua Shishkin, 1967, голотип ПИН, № 1584/7, фрагмент межключицы снизу; Архангельская обл., Ленский р-н, местонахождение Яренга; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, гамская свита.

Фиг. 3. Yarengia perplexa Shishkin, 1960, голотип ПИН, № 1584/5, фрагмент основания черепа: 3а – снизу, 3б − сверху; Архангельская обл., Ленский р-н, местонахождение Яренга; нижний триас, яренский надгоризонт, гамский горизонт, гамская свита.
Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XVIII

Фиг. 1. Cosgriffiinae gen. indet., экз. ПИН, № 4454/3, фрагмент пренариальной части левой половины черепа: 1а – снизу, 1б – сверху; Оренбургская обл., Оренбургский р-н, бассейн р. Урал, местонахождение Никольское; нижний триас, заплавненский (?) горизонт, верхняя (?) подсвита сухореченской свиты.

Фиг. 2. Cosgriffiinae gen. indet., экз. ПИН, № 4454/4, передний конец правой ветви нижней челюсти: 2а – снизу, 2б – сверху; Оренбургская обл., Оренбургский р-н, бассейн р. Урал, местонахождение Никольское; нижний триас, заплавненский (?) горизонт, верхняя (?) подсвита сухореченской свиты.

Фиг. 3. Lonchorhynchidae gen. indet., экз. ПИН, № 5396/2, неполная левая ветвь нижней челюсти: 3а − с лабиальной стороны, 3б – с лингвальной стороны, 3в – сверху; Общий Сырт; нижний триас; точная географическая и стратиграфическая привязки неизвестны.

Фиг. 4. Lonchorhynchidae gen. indet., экз. ПИН, № 5496/ 8, фрагмент правой половины симфизеального отдела нижней челюсти: 4а – снизу, 4б – сверху; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, бассейн р. Винная, местонахождение Тупиковка; нижний триас, заплавненский горизонт, верхняя подсвита сухореченской свиты.

Фиг. 5. Lonchorhynchidae gen. indet., экз. ПИН, № 4484/ 1, фрагмент симфизеального отдела нижней челюсти: 5а – сверху, 5б – снизу; 5в – спереди; Республика Коми, Прилузский р-н, бассейн р. Лузы, местонахождение Ягшордын; нижний триас, федоровский горизонт, федоровская свита.

Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XIX

Фиг. 1. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, экз. ПИН, № 2394/18, неполный правый эктоптеригоид с фрагментом небной ветви птеригоида, вид сверху; Оренбургская обл., Беляевский р-н, бассейн р. Бурти, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Фиг. 2. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, экз. ПИН, № 2394/19, неполное левое nasale сверху; Оренбургская обл., Беляевский р-н, бассейн р. Бурти, местонахождение Кзыл-Сай III; нижний триас, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Фиг. 3. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, голотип ПИН, № 2394/17, передняя часть левой ветви нижней челюсти: 3а – сверху, 3б – снизу; Оренбургская обл., Беляевский р-н, бассейн р. Бурти, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, федоровский горизонт, нижняя часть петропавловской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XX

Фиг. 1. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, экз. ПИН, № 2394/ 55, фрагмент левого praemaxillare снизу; Оренбургская обл., Беляевский р-н, бассейн р. Бурти, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Фиг. 2. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, экз. ПИН, № 4505/ 13, правое praemaxillare сверху; Астраханская обл., Ахтубинский р-н, местонахождение Большое Богдо I; нижний триас; верхнеоленекский подъярус, федоровский горизонт, низы богдинской свиты.

Фиг. 3. Rhytidosteus uralensis Shishkin, 1994, экз. ПИН, № 5497/ 2, средняя часть правой ветви нижней челюсти: 3а – сверху, 3б – сбоку; Оренбургская обл., Илекский р-он, местонахождение Дьяконов I; нижний триас, гамский горизонт, верхи нижней подсвиты петропавловской свиты. Длина масштабной линейки 10 мм.

Таблица XXI

Фиг. 1. Batrachosuchoides lacer Shishkin, 1966, голотип ПИН, № 953/2, передняя часть черепа: 1а – сверху, 1б – снизу; Кировская обл., Нагорский р-н, местонахождение Окуневское; нижний триас, федоровский горизонт, федоровская свита.

Фиг. 2. Batrachosuchoides lacer Shishkin, 1966, экз. ПИН, № 5497/ 17, левое exoccipitale сбоку; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Дьяконов II; нижний триас, федоровский горизонт, низы нижней подсвиты петропавловской свиты.

Фиг. 3. Batrachosuchoides lacer Shishkin, 1966, экз. ПИН, № 5497/ 15, правое ectopterygoideum снизу; Оренбургская обл., Илекский р-н, местонахождение Дьяконов II; нижний триас, федоровский горизонт, низы нижней подсвиты петропавловской свиты.

Фиг. 4. Batrachosuchoides lacer Shishkin, 1966, экз. ПИН, № 2394/ 52, задняя половина правой ветви нижней челюсти: 4а – с латеральной стороны, 4б – с лингвальной стороны; Оренбургская обл., Беляевский р-н, местонахождение Кзыл-Сай I; нижний триас, федоровский горизонт, низы петропавловской свиты.

Фиг. 5. Batrachosuchoides ochevi Novikov et Shishkin, sp. nov., голотип ПИН, № 1043/ 653, левое exoccipitale сбоку; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Фиг. 6. Batrachosuchoides ochevi Novikov et Shishkin, sp. nov., экз. ПИН, № 1043/ 975, левое ectopterygoideum снизу; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

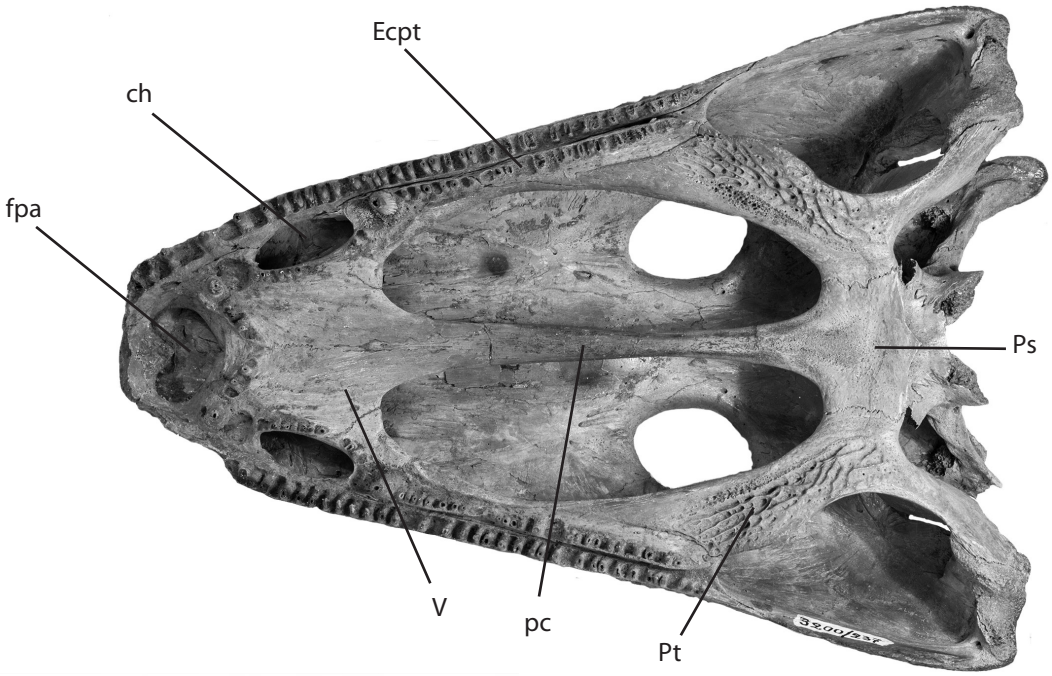
Таблица XXII

Фиг. 1. Dromotectum spinosum Novikov et Shishkin, 2000, голотип ПИН, № 2424/23, туловищный щиток: 1а – сверху, 1б – снизу, 1в – сзади; Оренбургская обл., Бузулукский р-н, местонахождение Мечеть II; нижний триас, рыбинский горизонт, каменноярская свита.

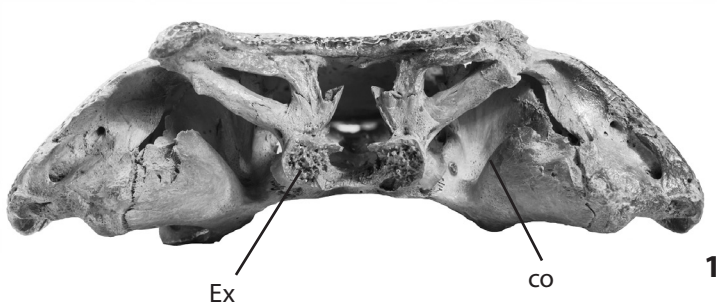
Фиг. 2. Dromotectum abditum Shishkin, Novikov, Fortuny, 2014, голотип ПИН, № 1043/1104, неполный туловищный щиток: 2а – сверху, 2б – снизу, 2в – сзади; Волгоградская обл., Иловлинский р-н, бассейн р. Дон, местонахождение Донская Лука; нижний триас, гамский горизонт, липовская свита.

Фиг. 3. Vyushkoviana operta Shishkin, Novikov, Fortuny, 2014, голотип ПИН, № 4833/17, неполный туловищный щиток: 3а – сверху, 3б – снизу, 3в – сзади; Республика Коми, р. Луза, местонахождение Ляпомоз; нижний триас, гамский горизонт, гамская свита. Длина масштабной линейки 10 мм.

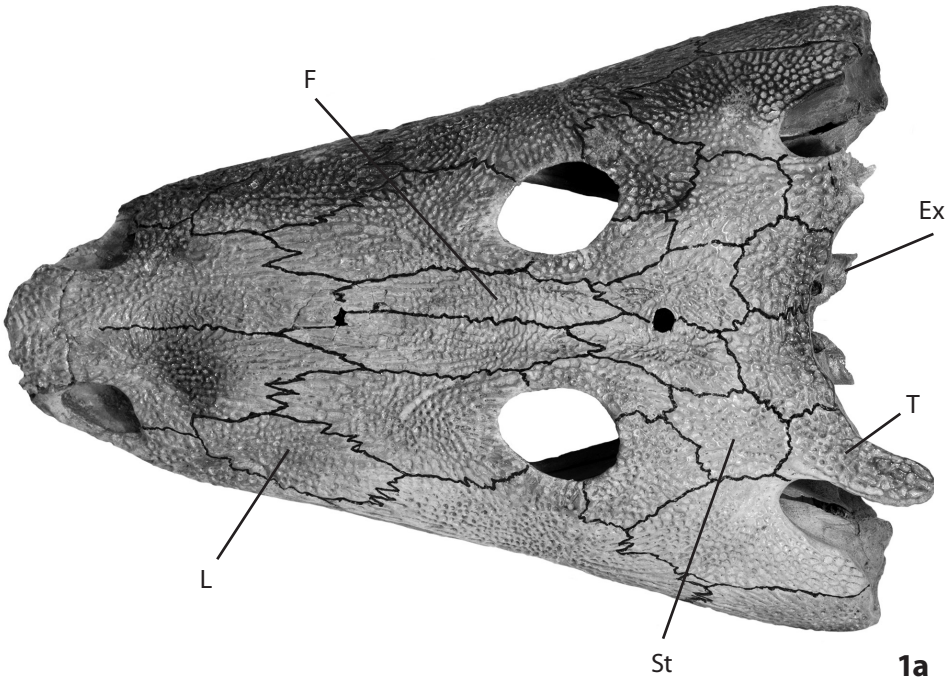
Таблица I



1б

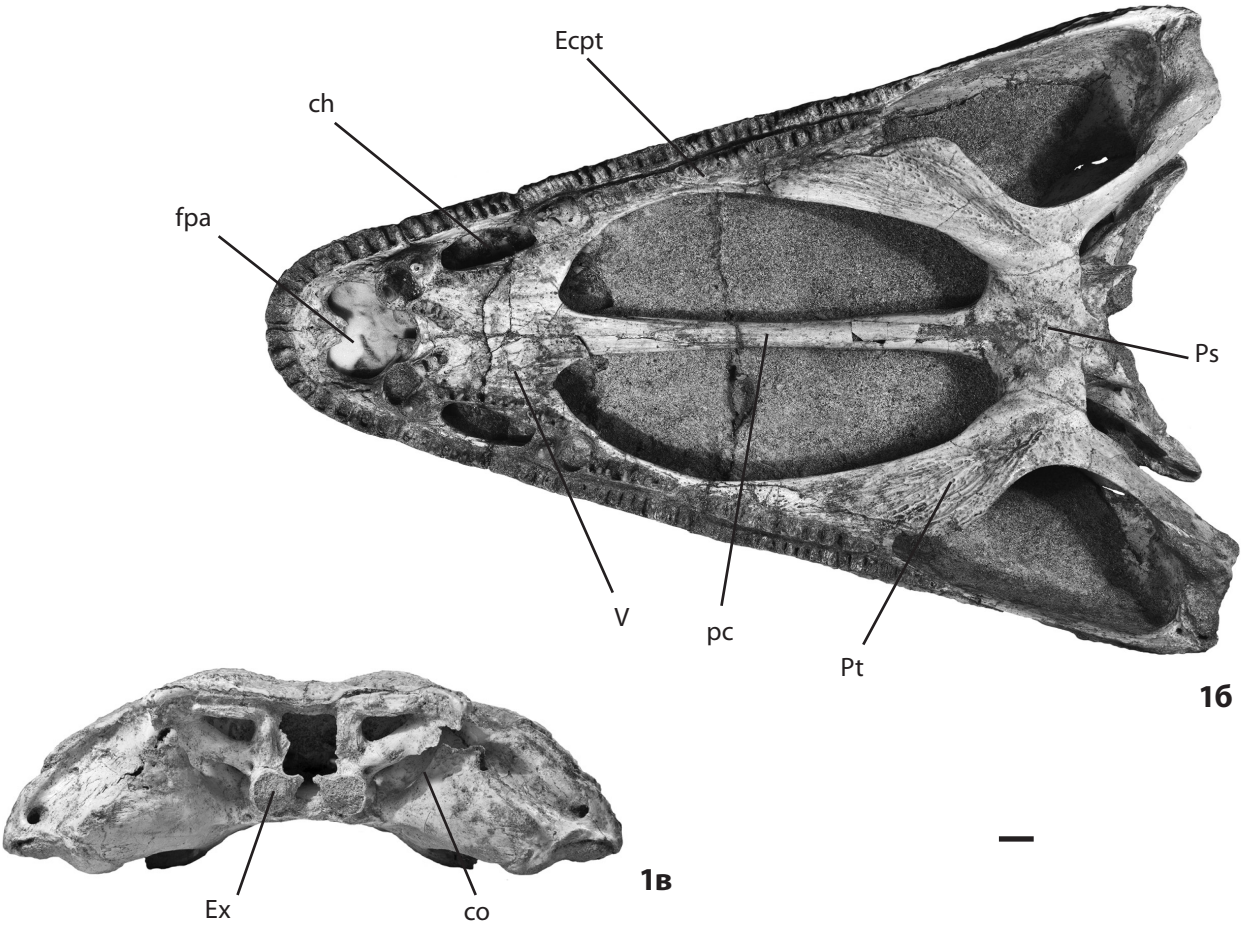


1в



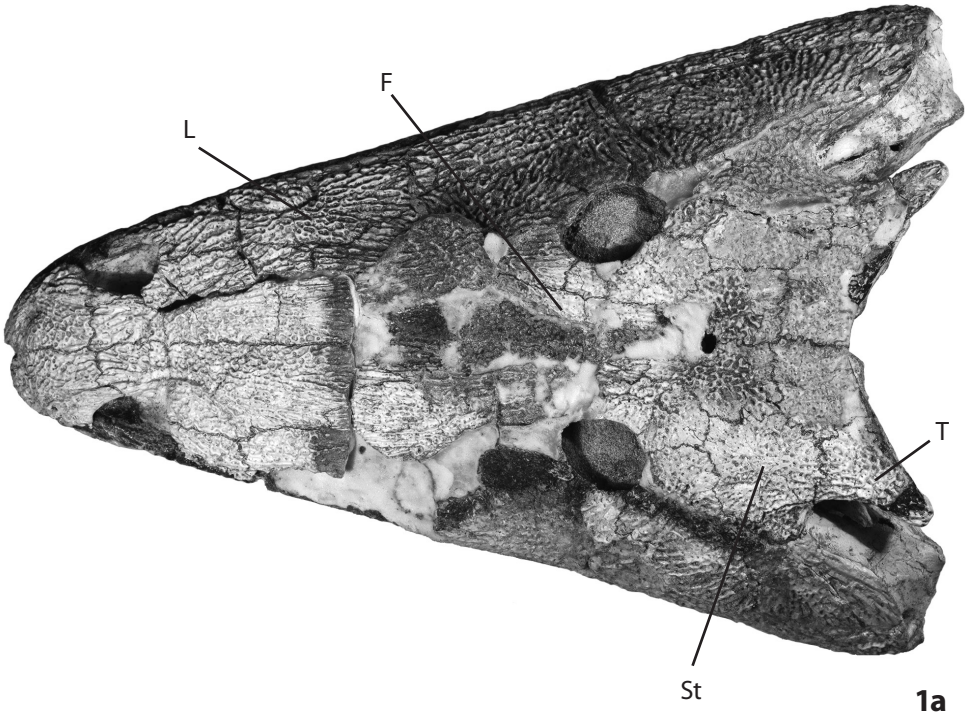
1а

Таблица II



1б

1в



1а

Таблица III

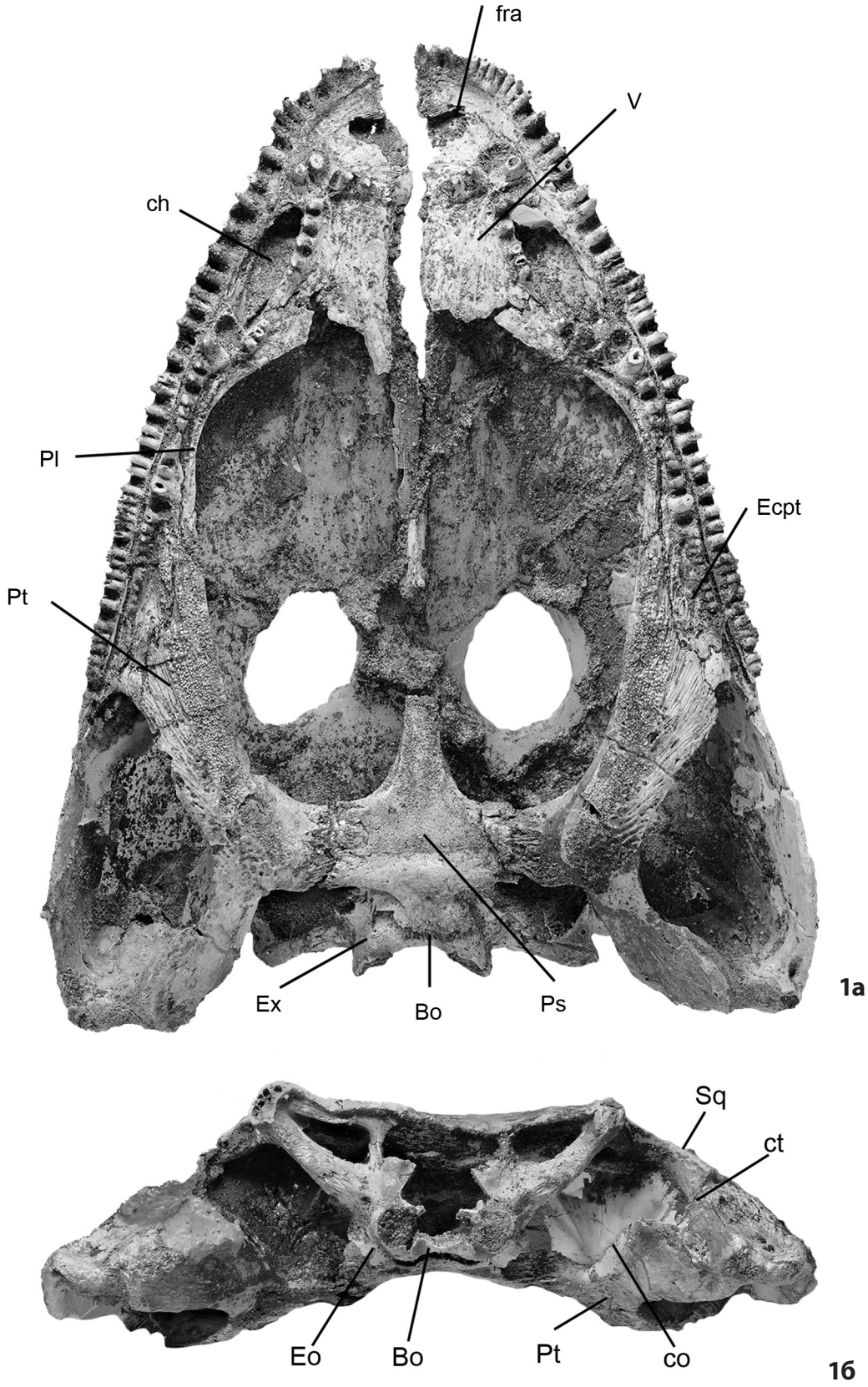
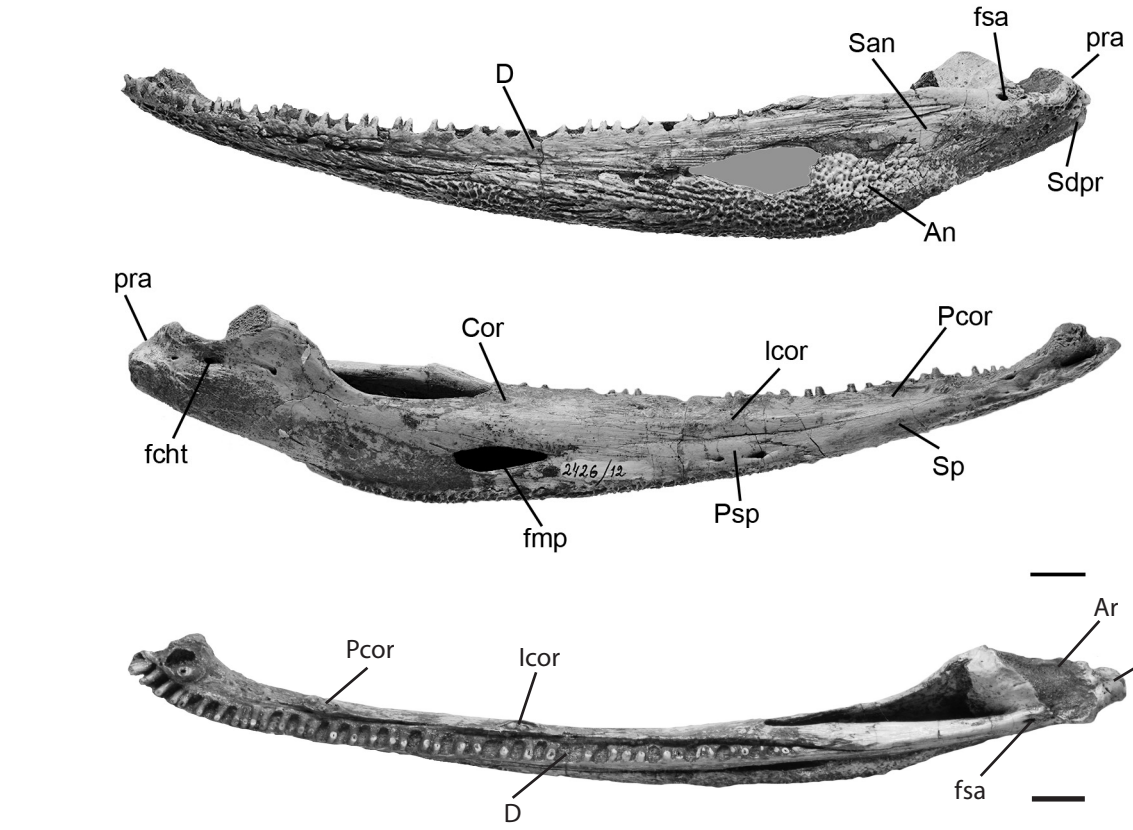


Таблица IV


fsa
San
pra
D
Sdpr
An
1а
pra
Cor
Pcor
Icor
fcht
Sp
2426/12
Psp
fmp
1б
Ar
pr
Pcor
Icor
D
fsa
1в

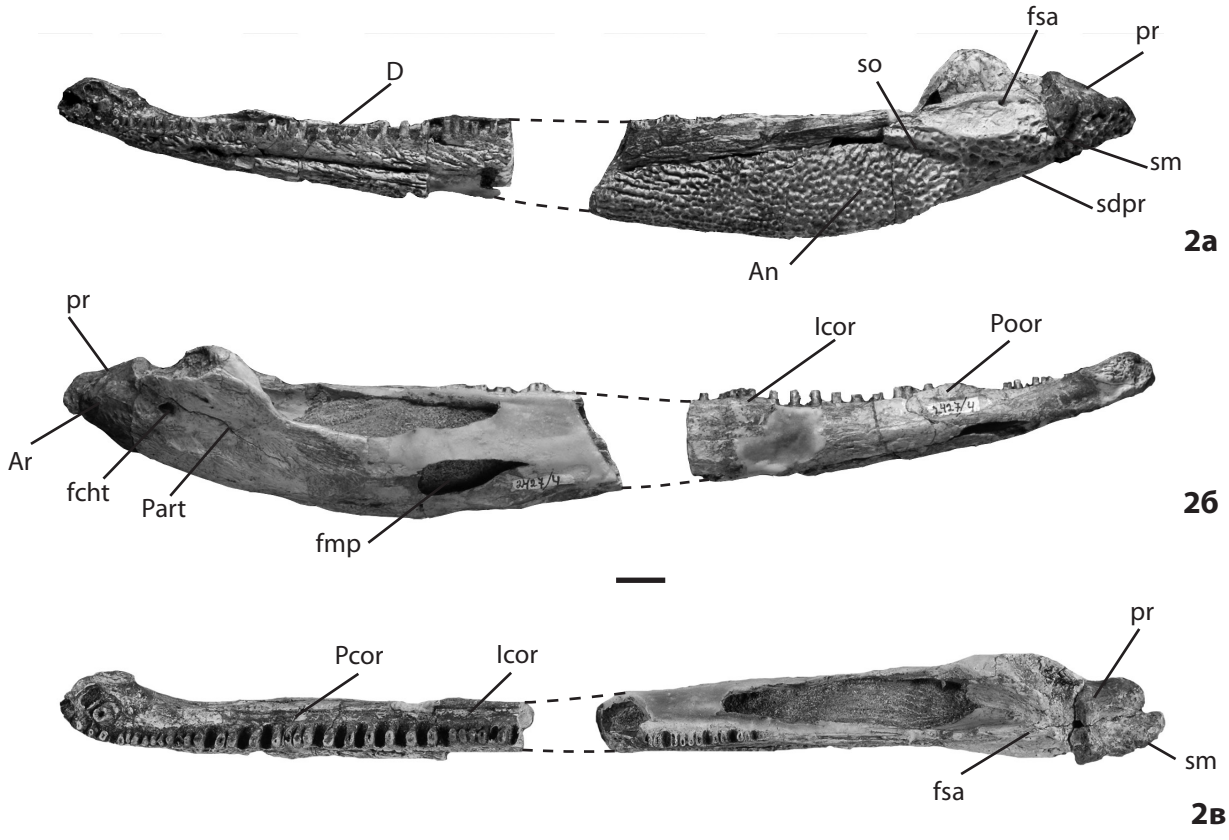

fsa
pr
D
so
sm
sdpr
An
2а
pr
Icor
Poor
Ar
fcht
Part
fmp
2б
pr
Pcor
Icor
sm
fsa
2в

Таблица V

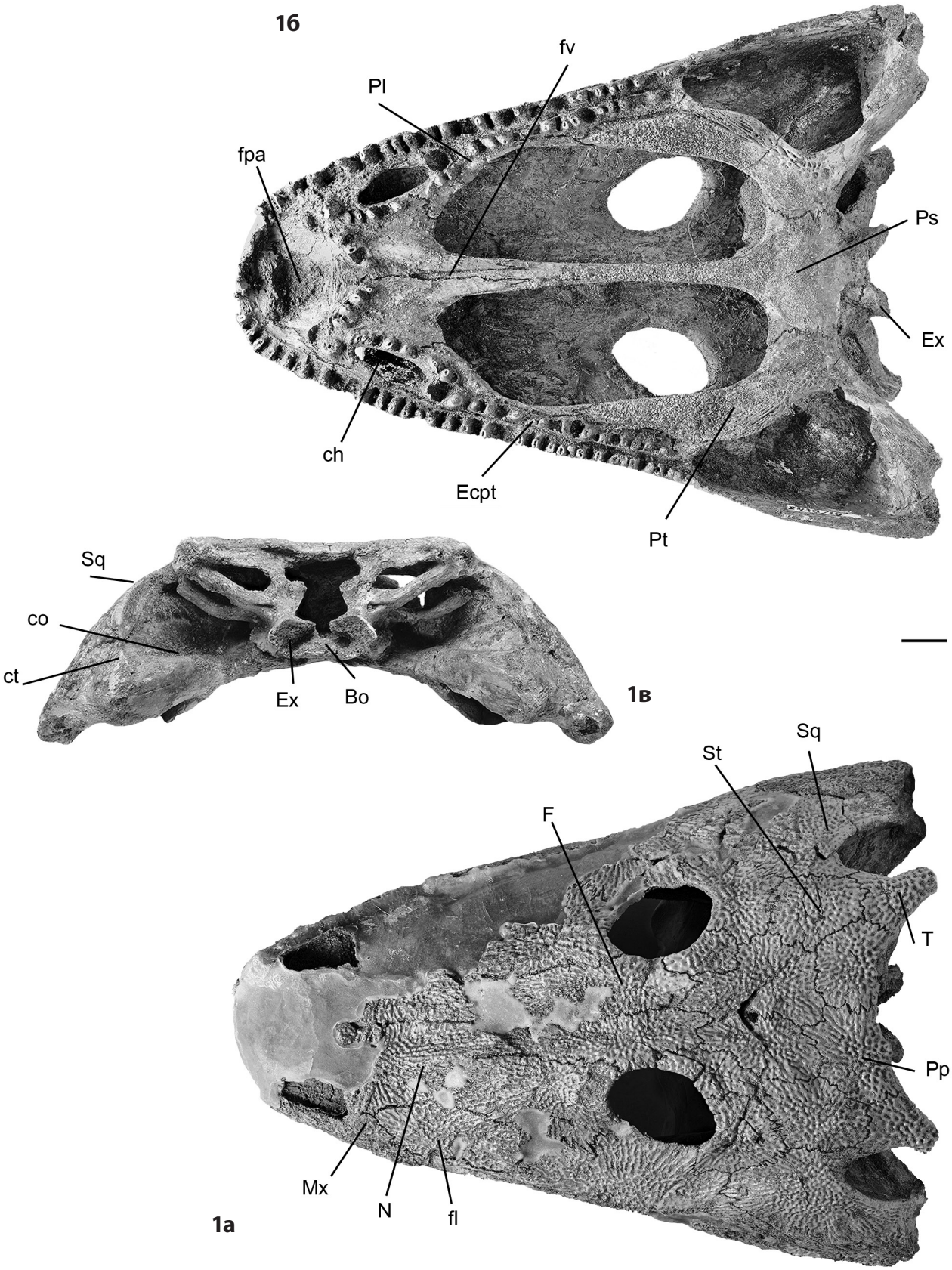
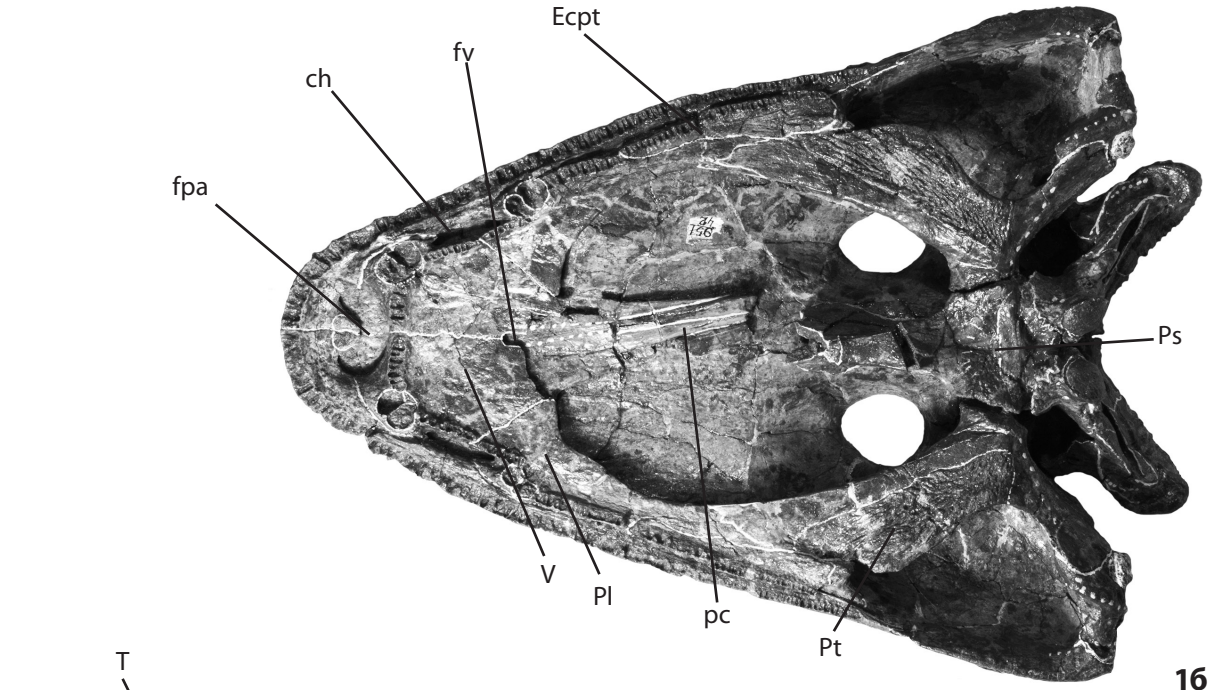
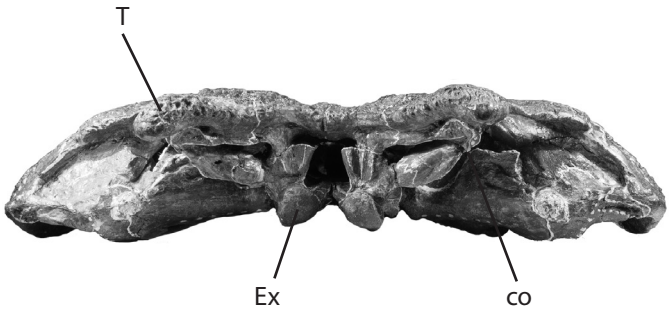


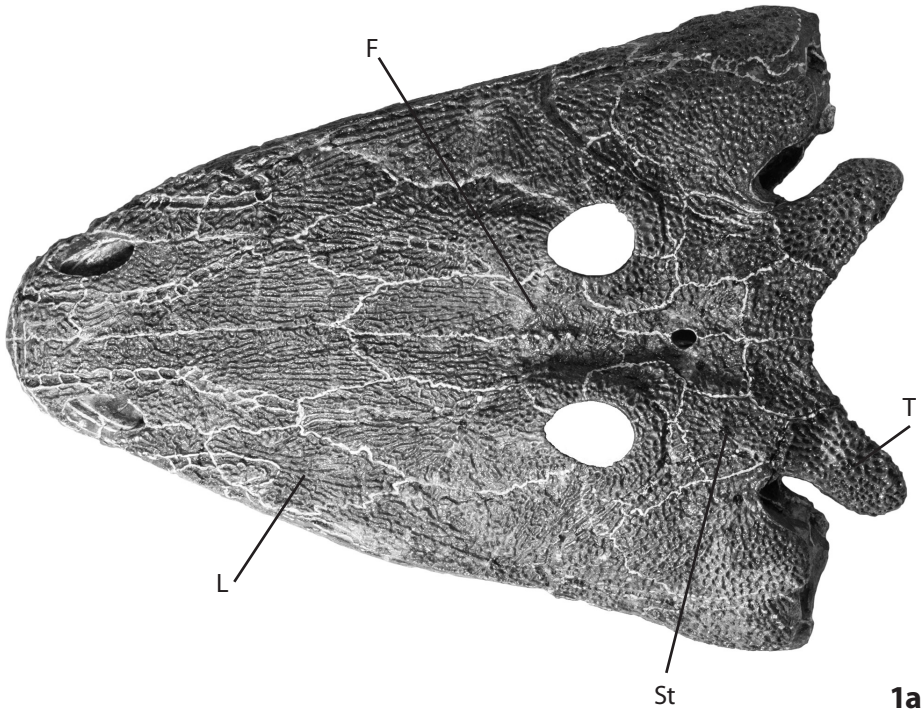
Таблица VI



1б



1в



1а

Таблица VII

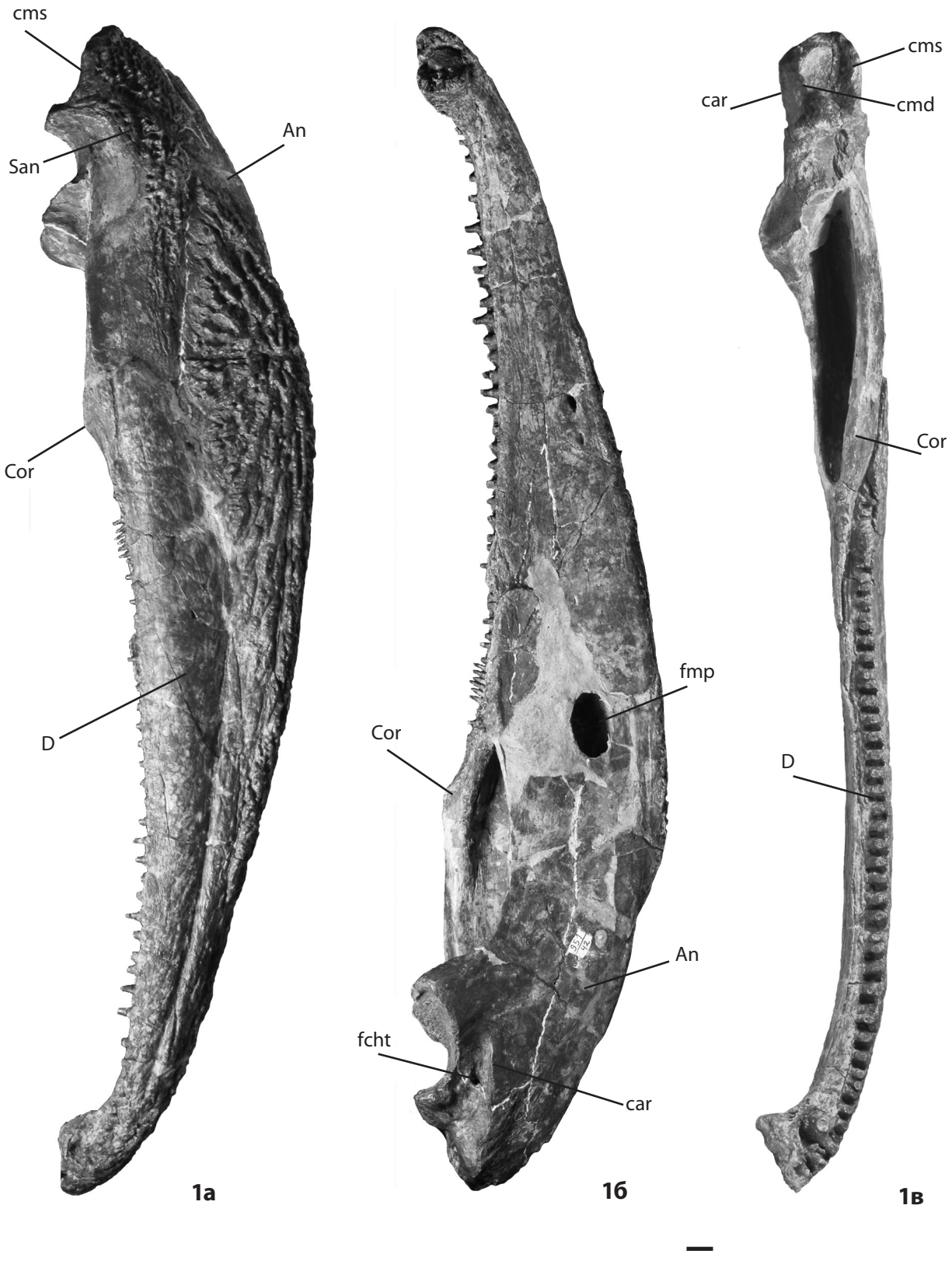
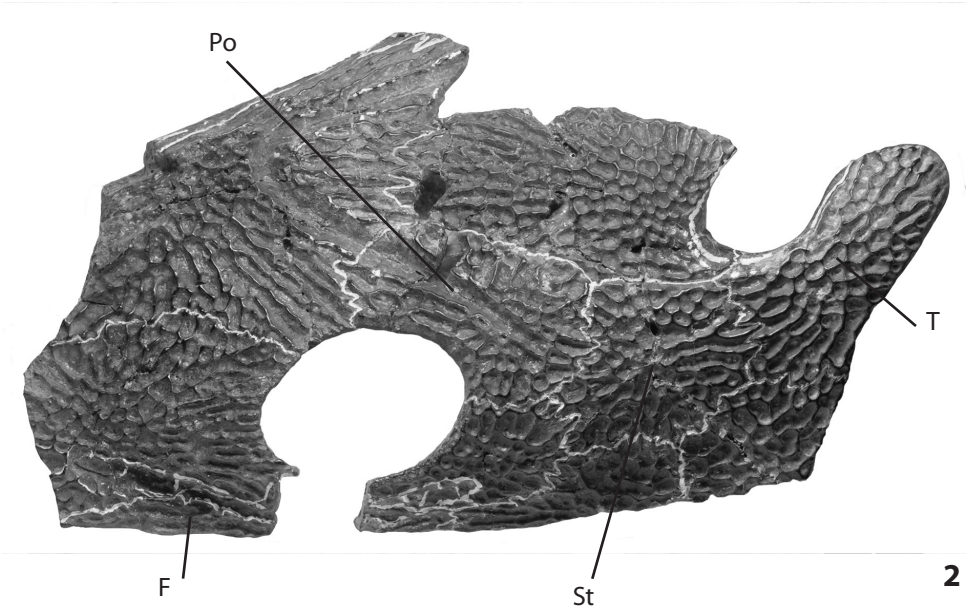
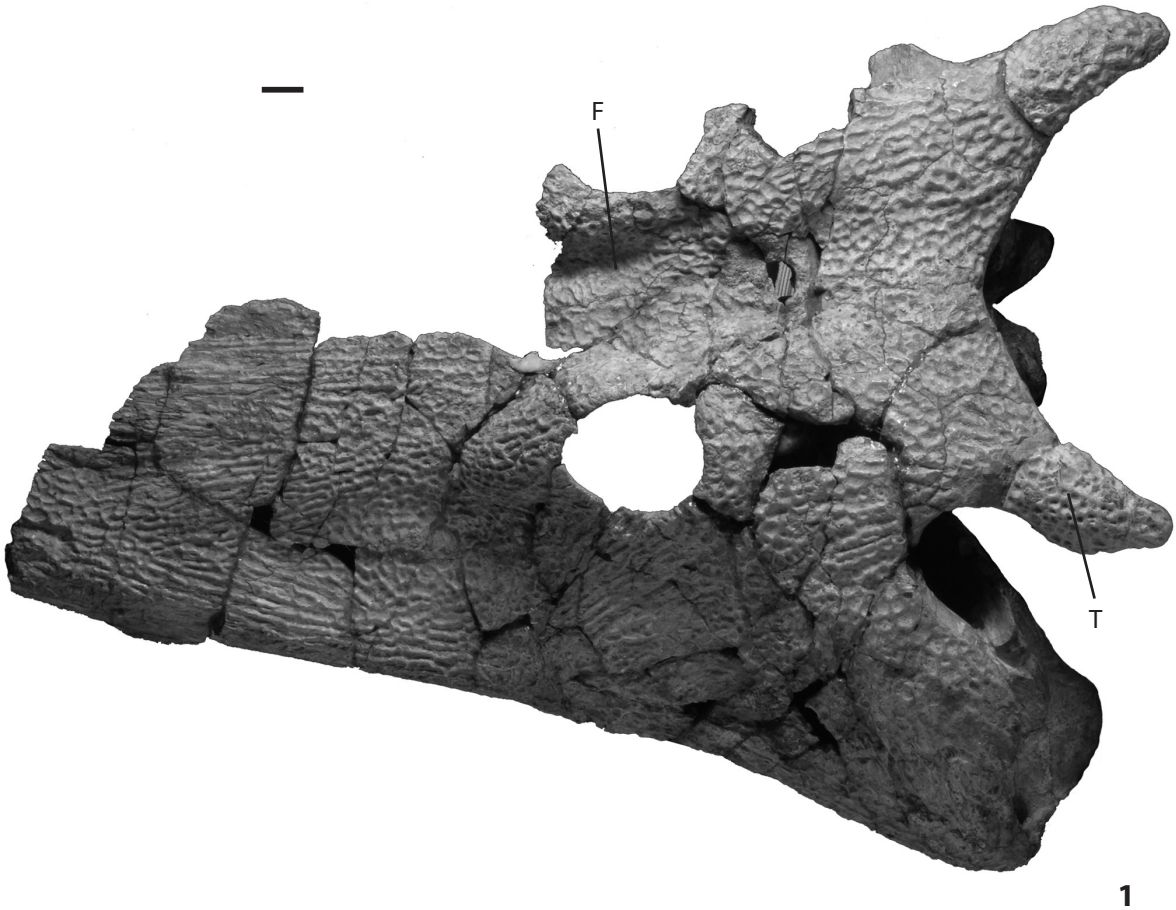


Таблица VIII

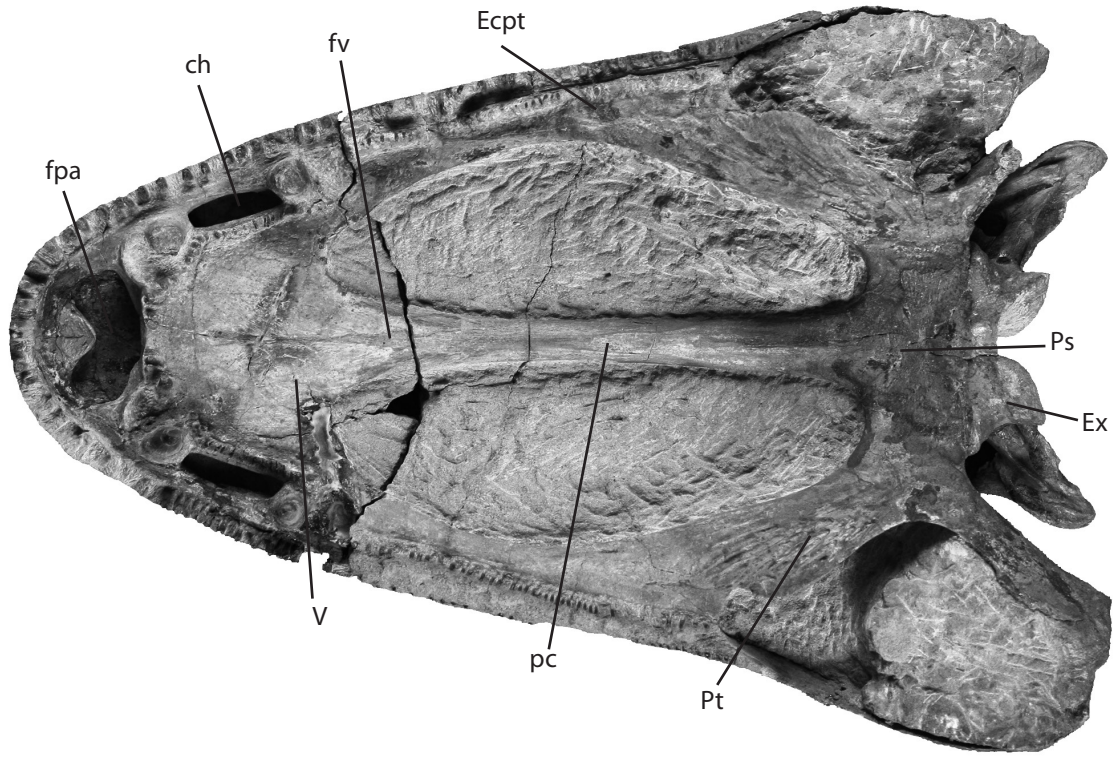


2

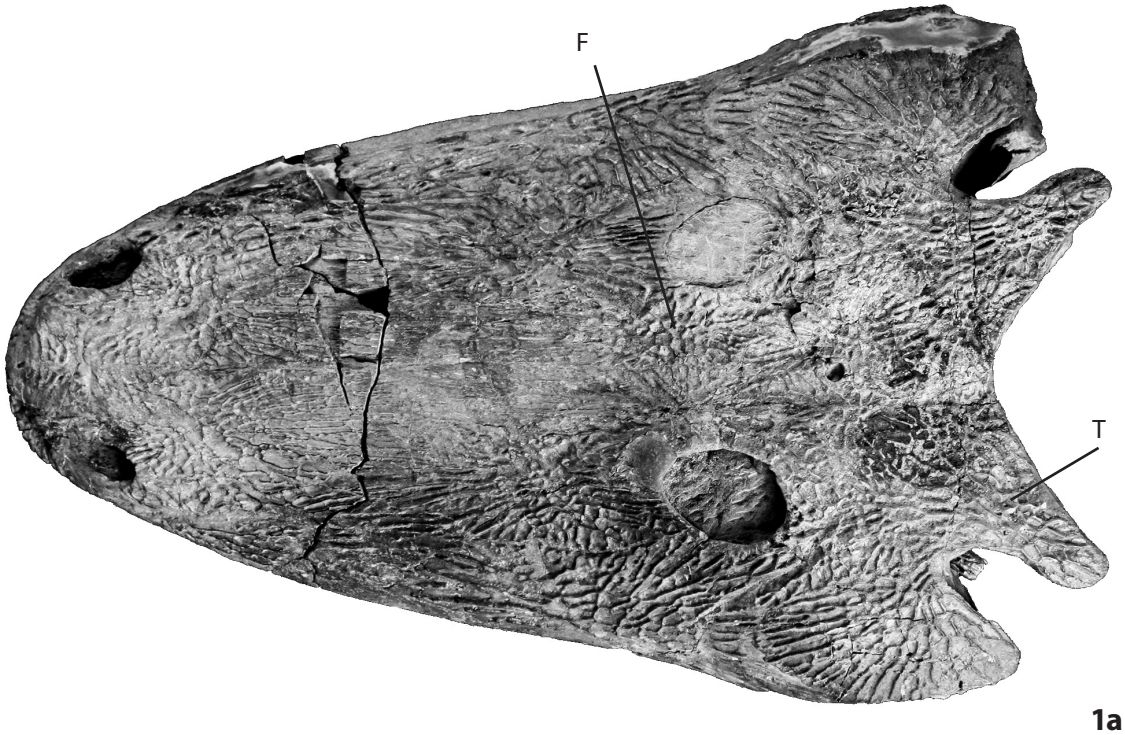


1

Таблица IX



1б



1а

Таблица X

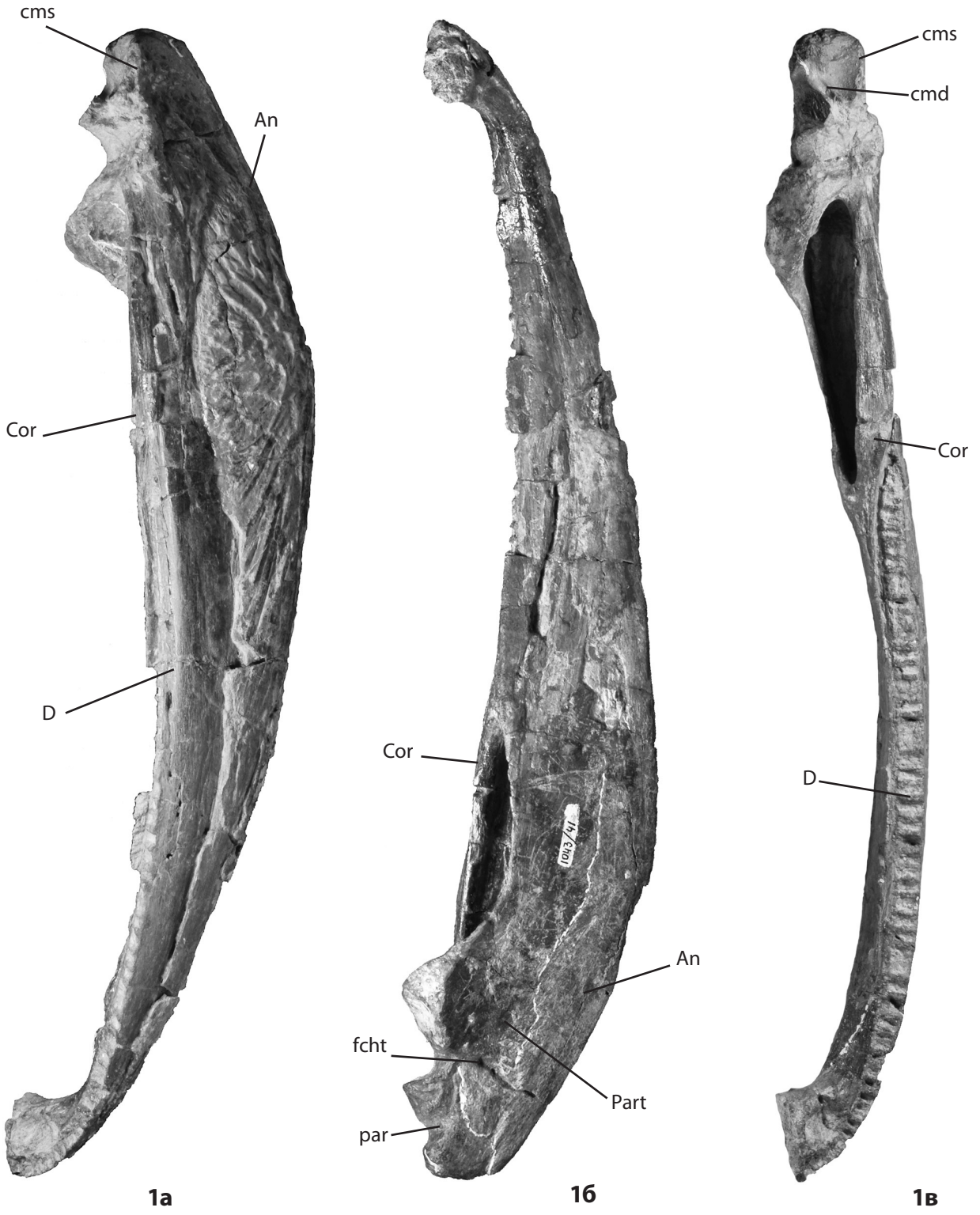


Таблица XI

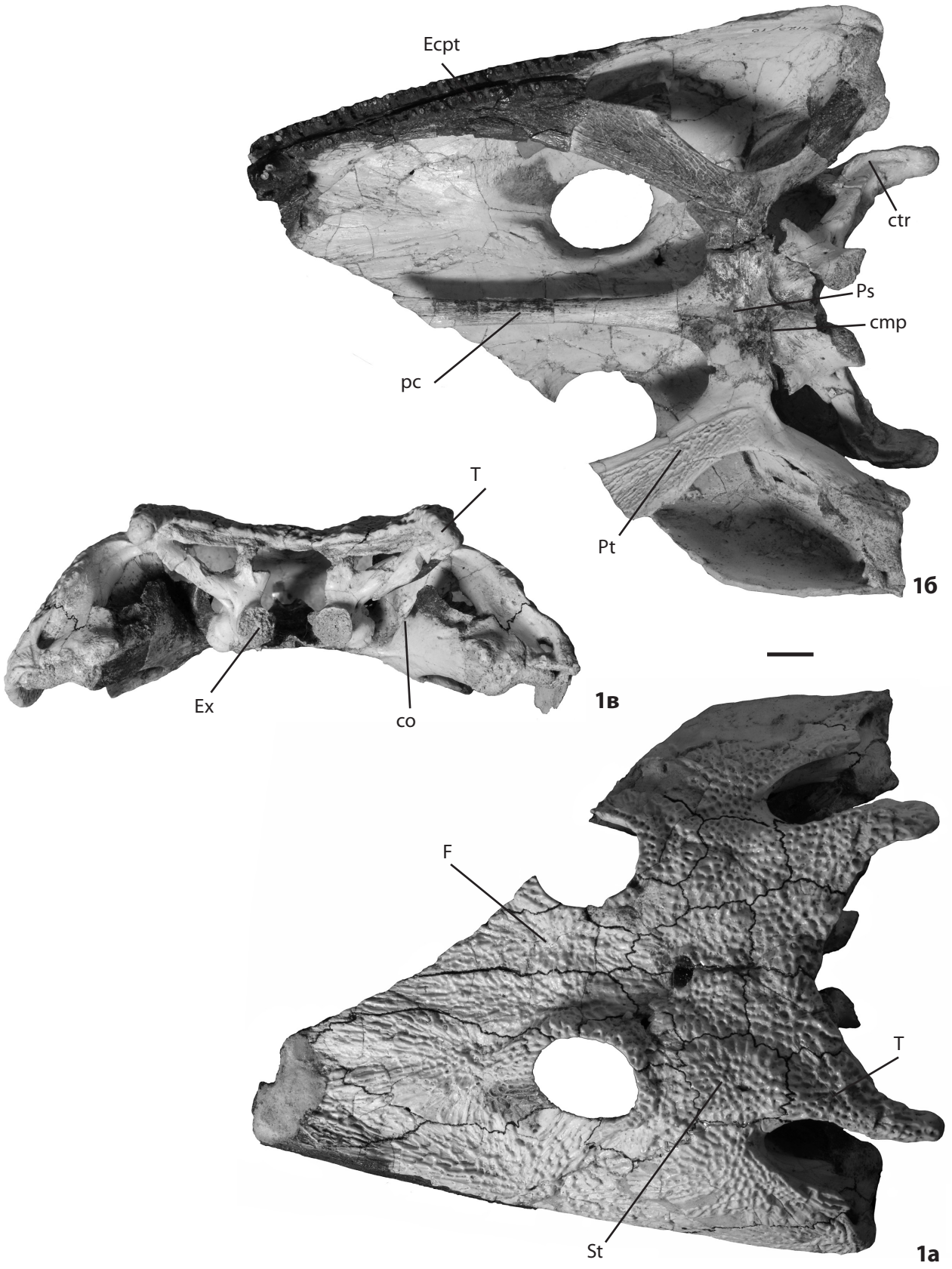
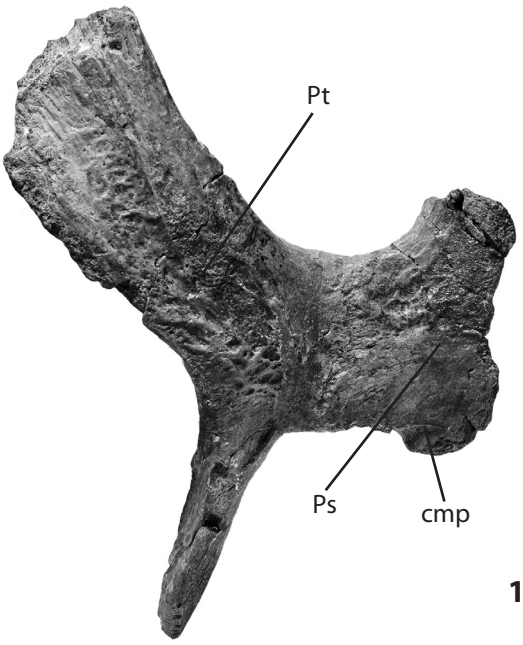
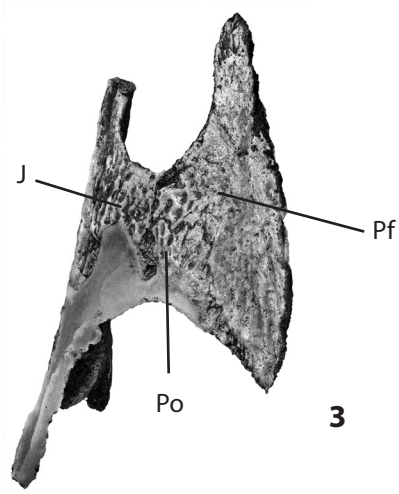


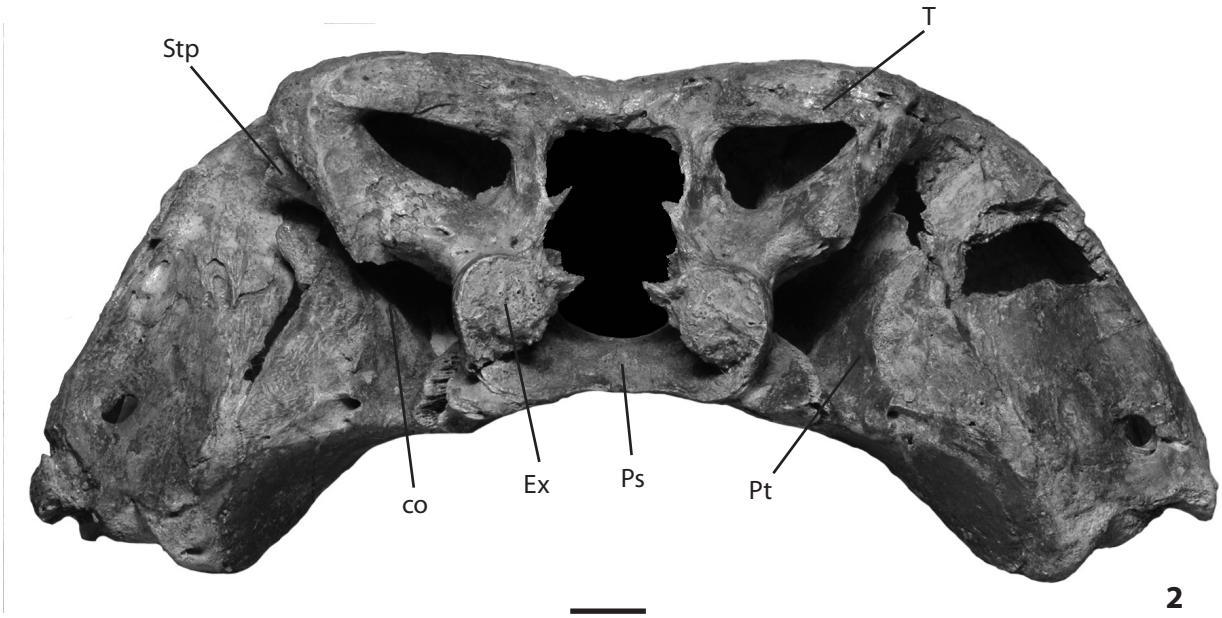
Таблица XII



1

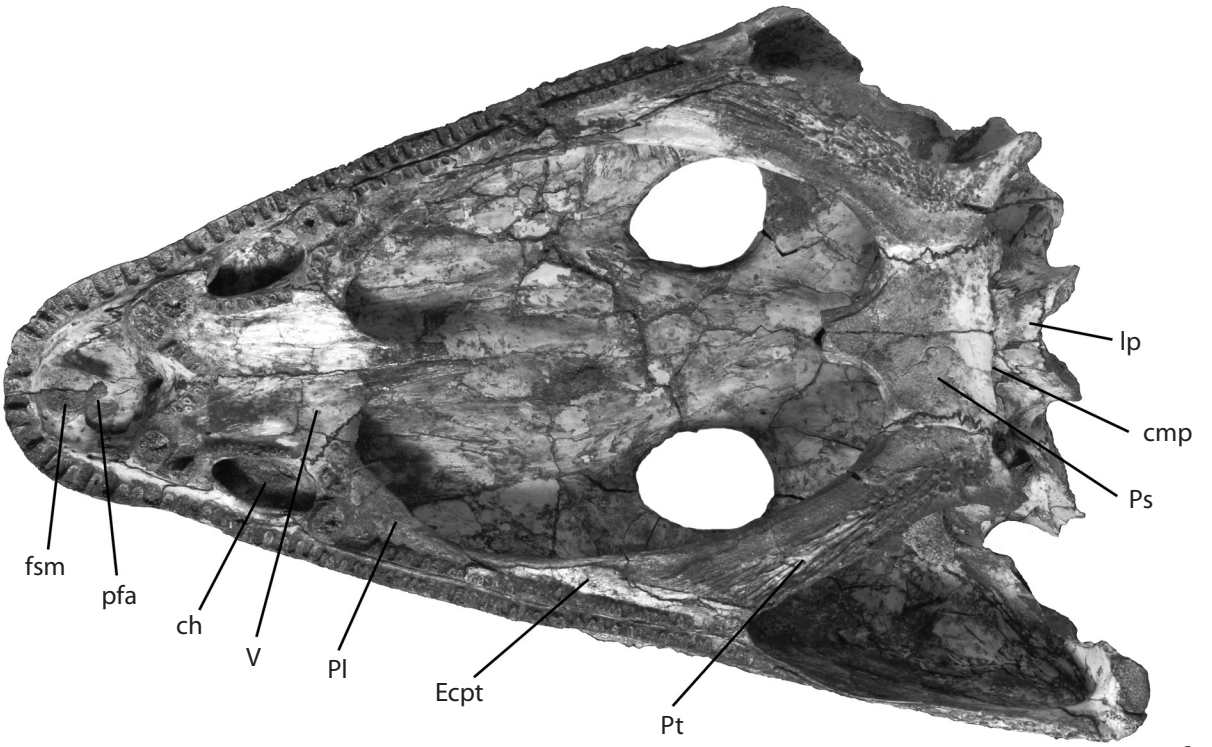


3

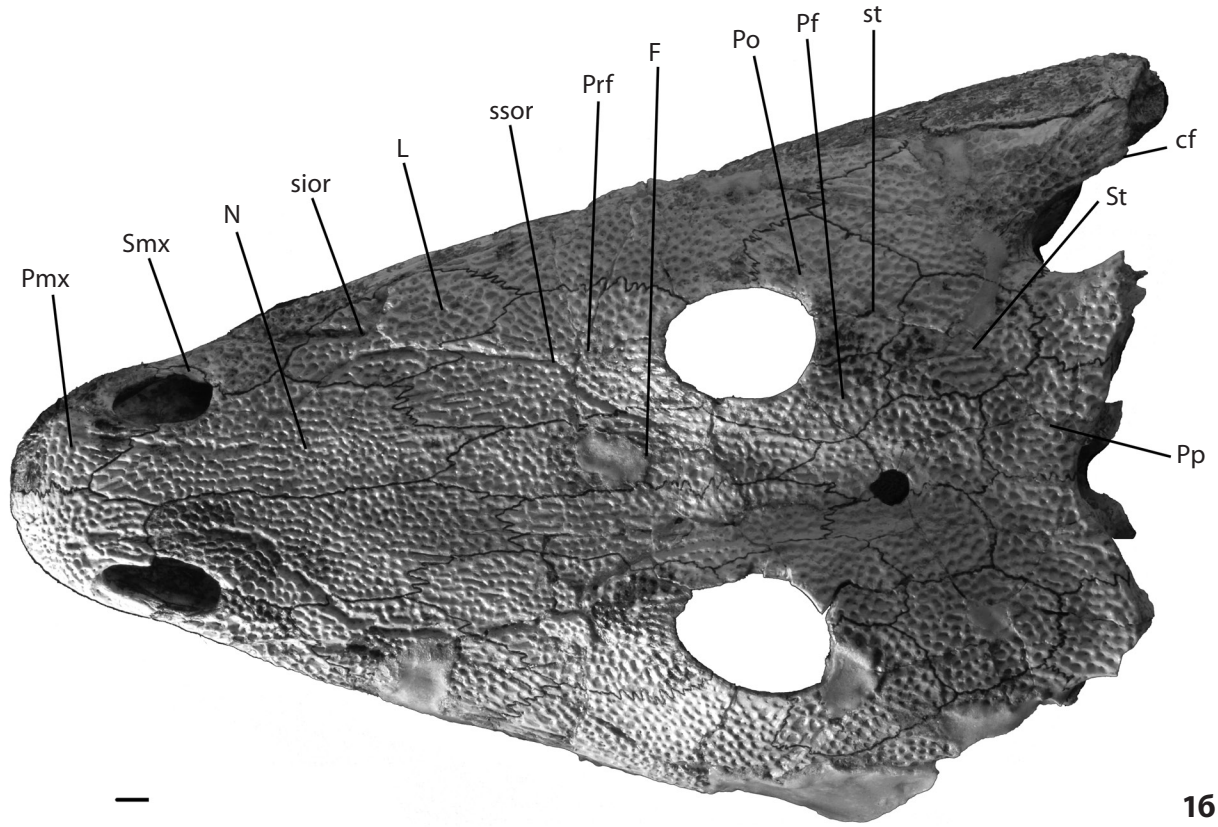


2

Таблица XIII

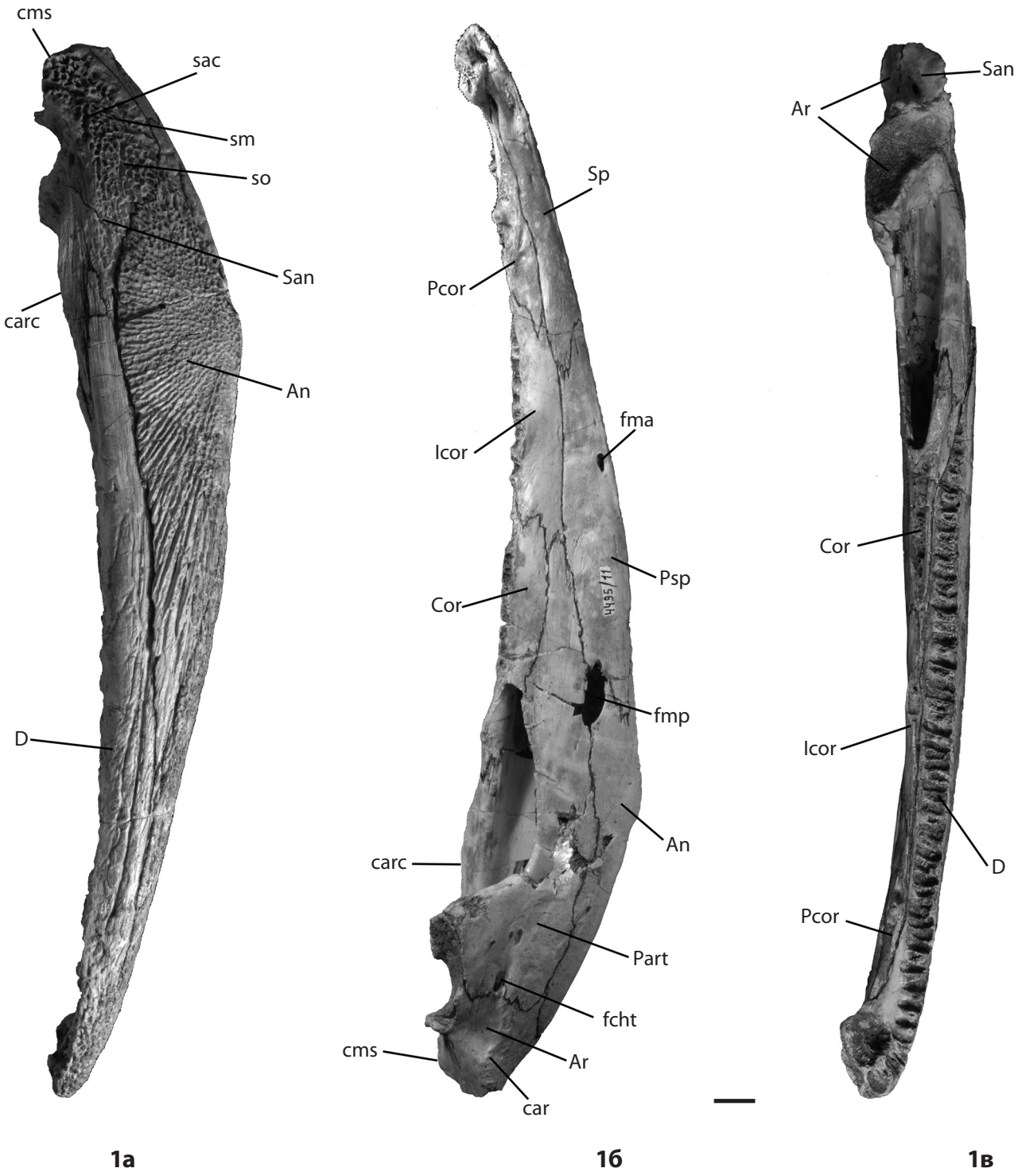


1а



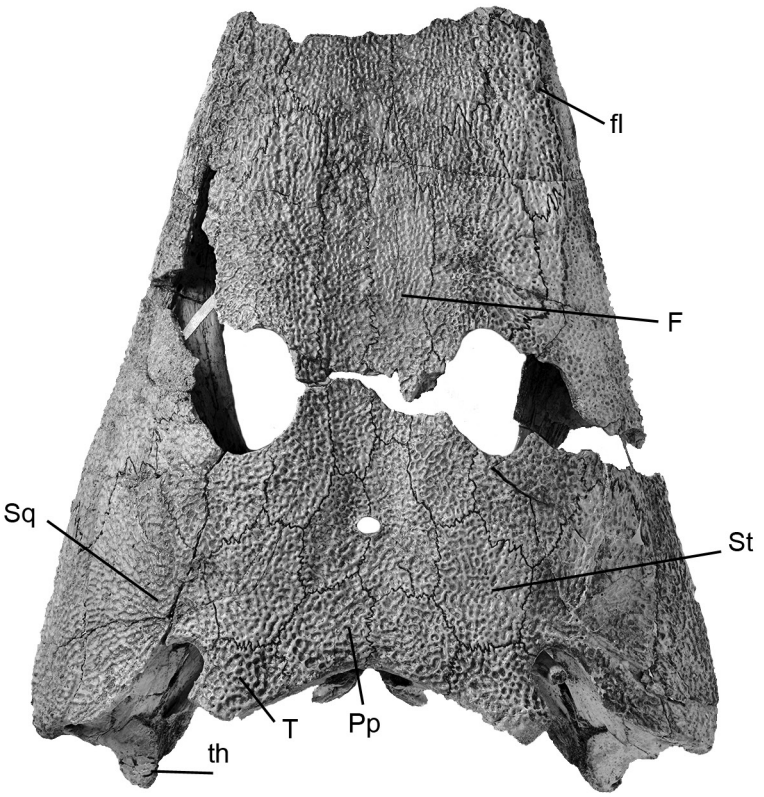
1б

Таблица XIV

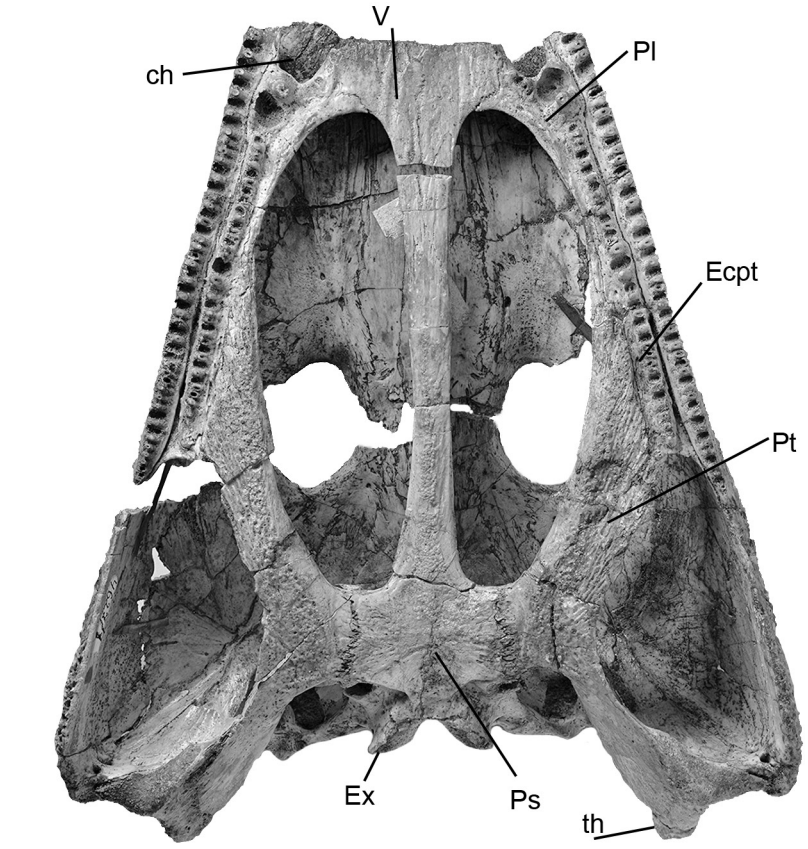


1а **1б** **1в**

Таблица XV

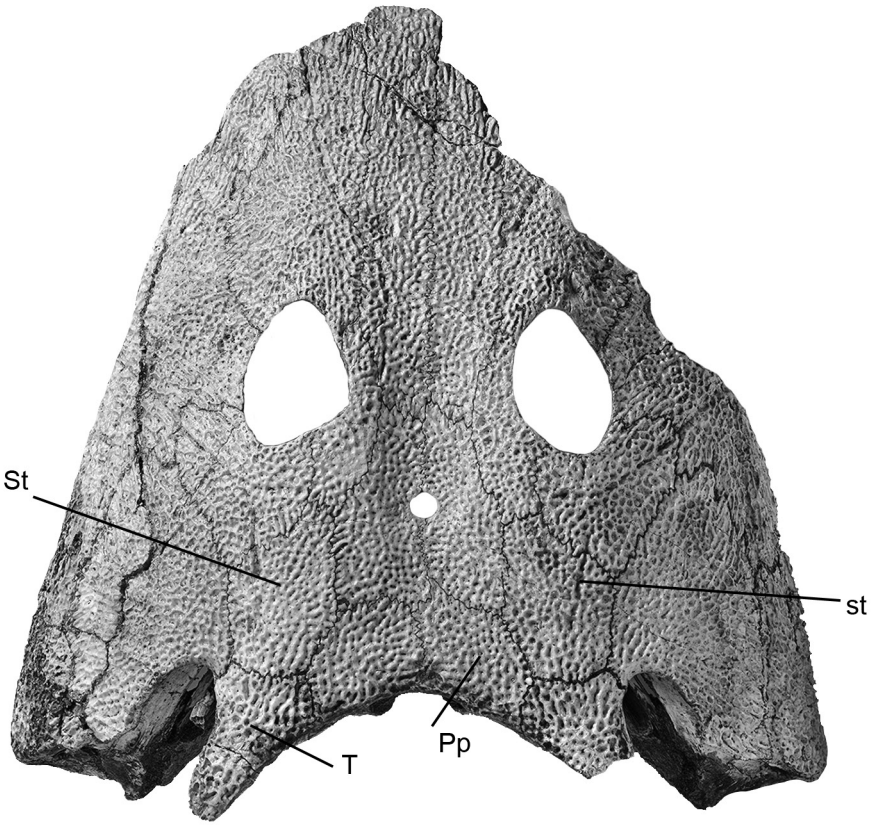


1а

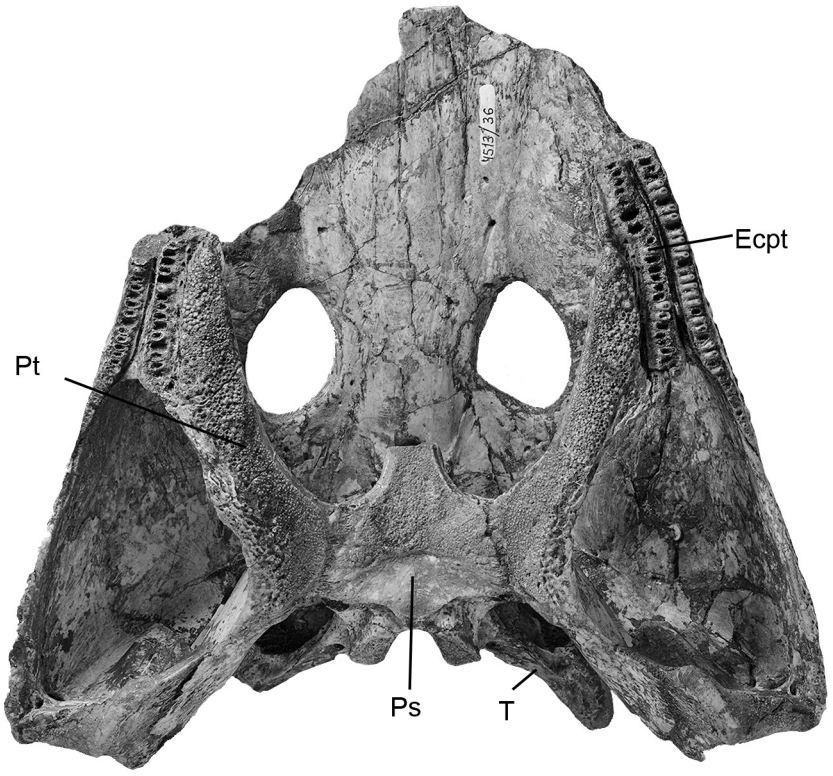


1б

Таблица XVI

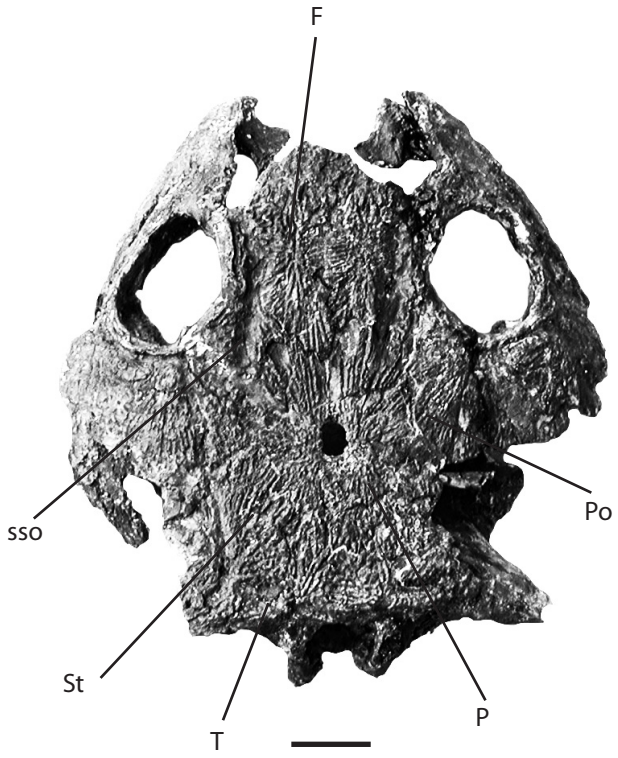


1а

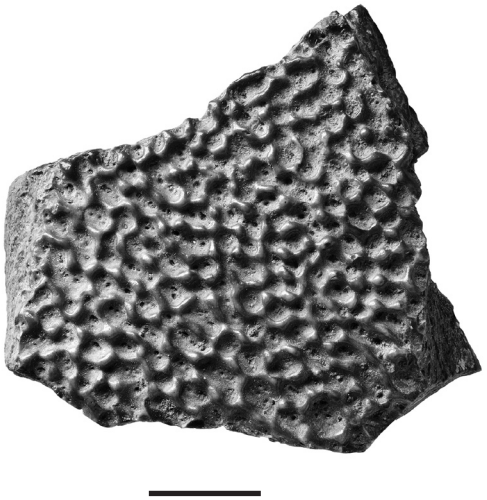


1б

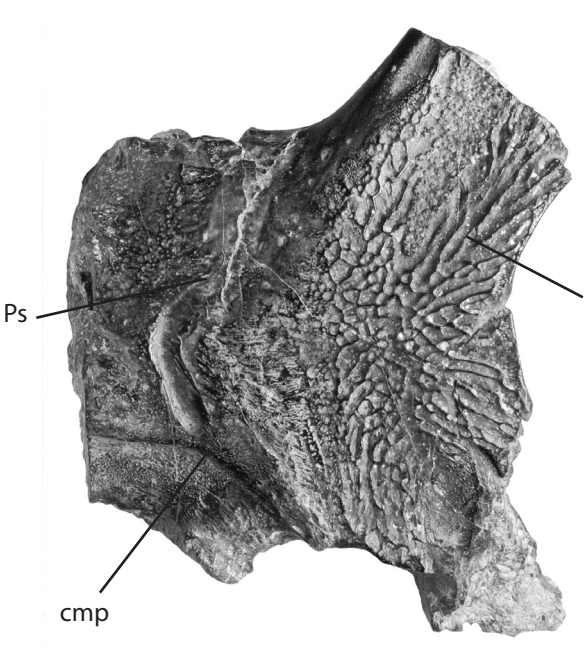
Таблица XVII



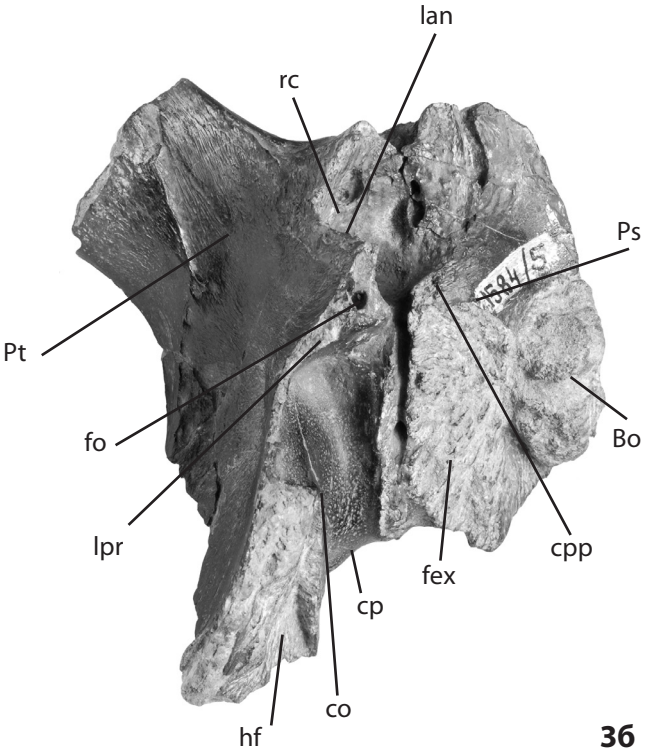
1



2



3а



3б

Таблица XVIII

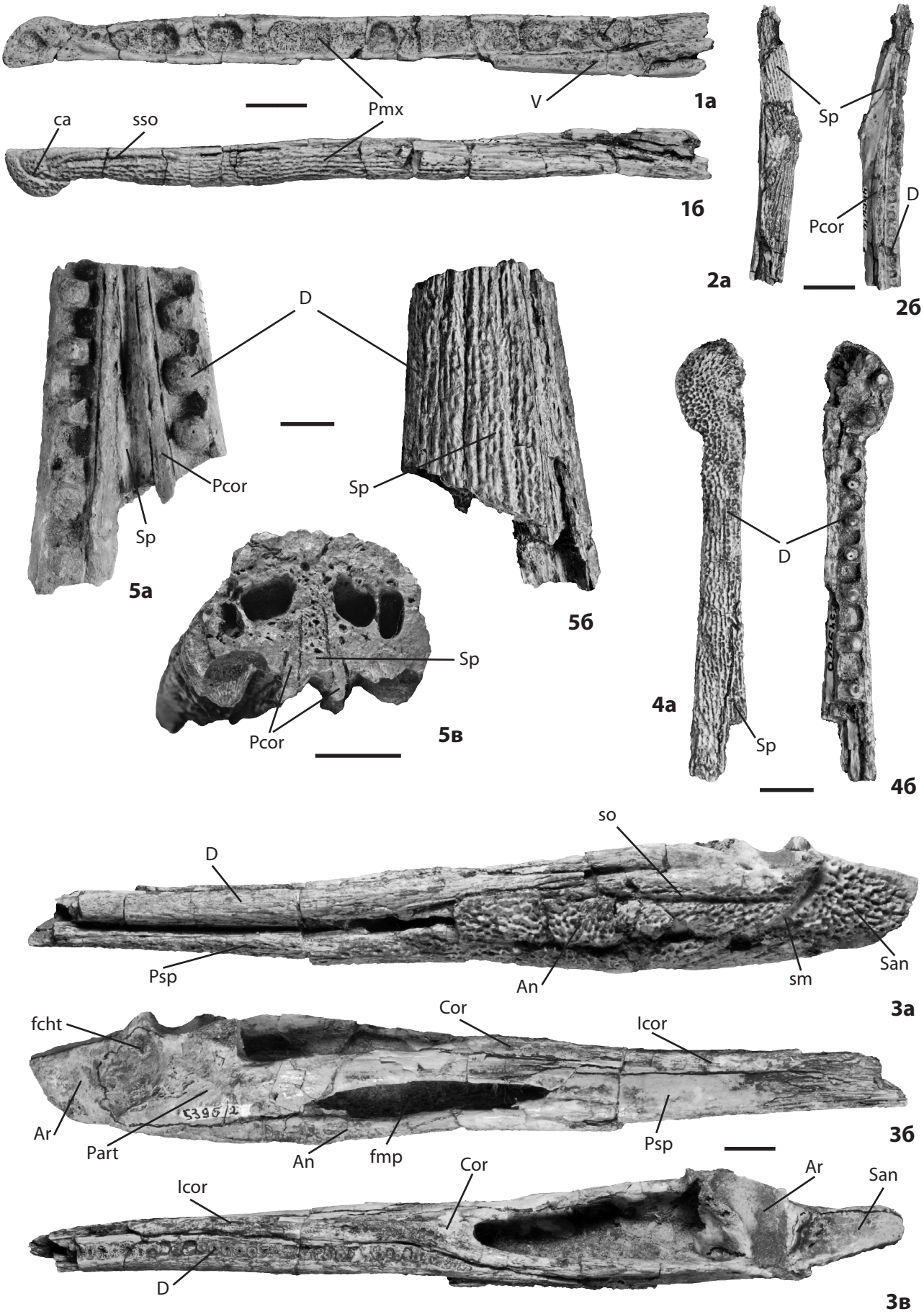
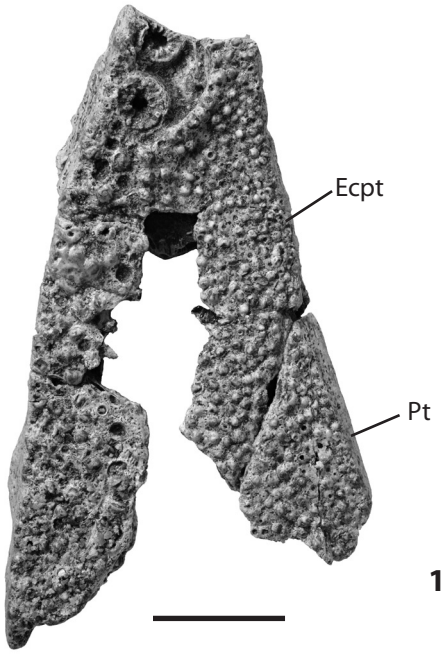
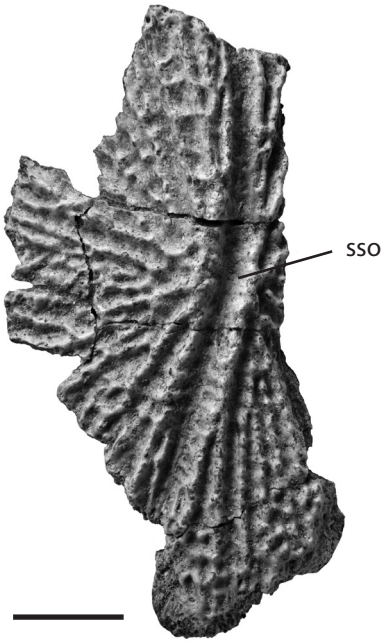


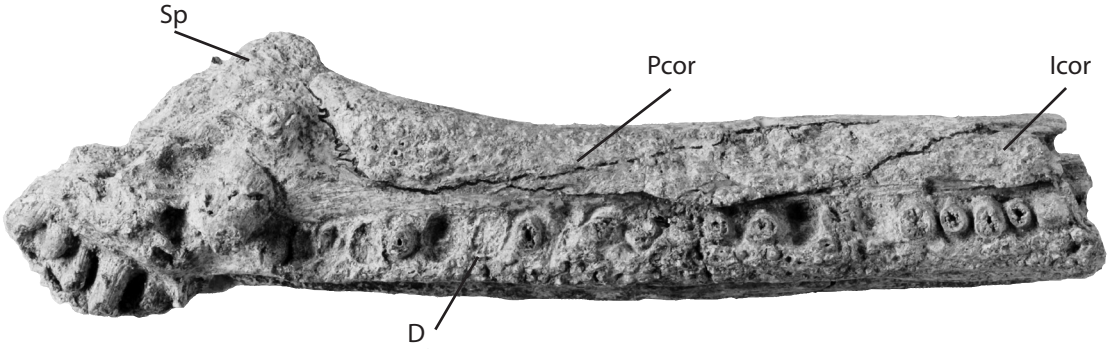
Таблица XIX



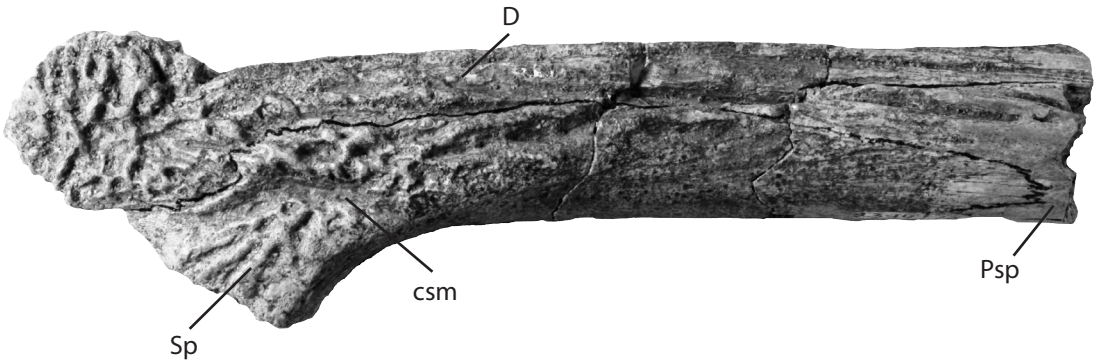
1



2

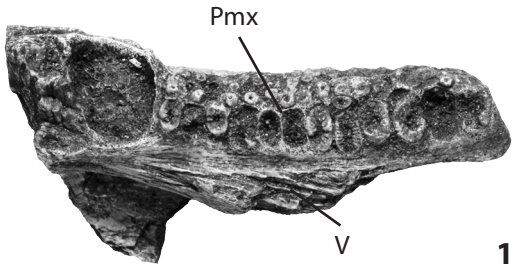


3а

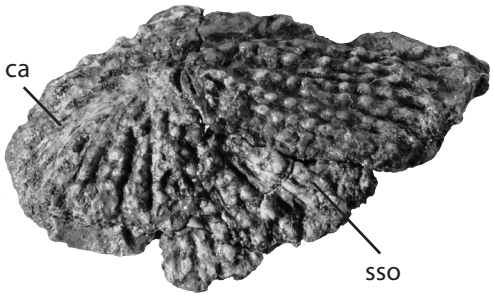


3б

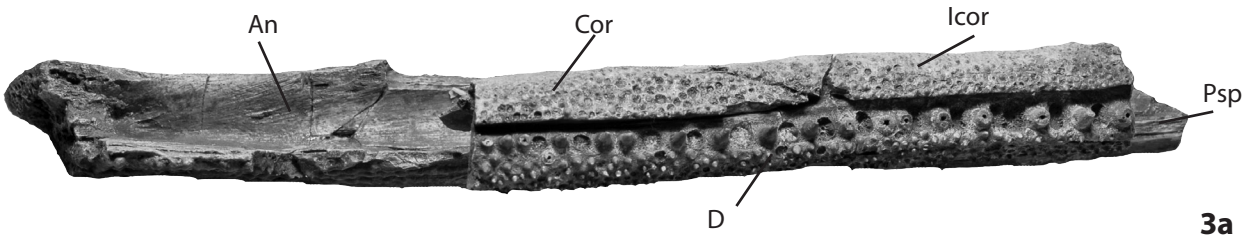
Таблица XX



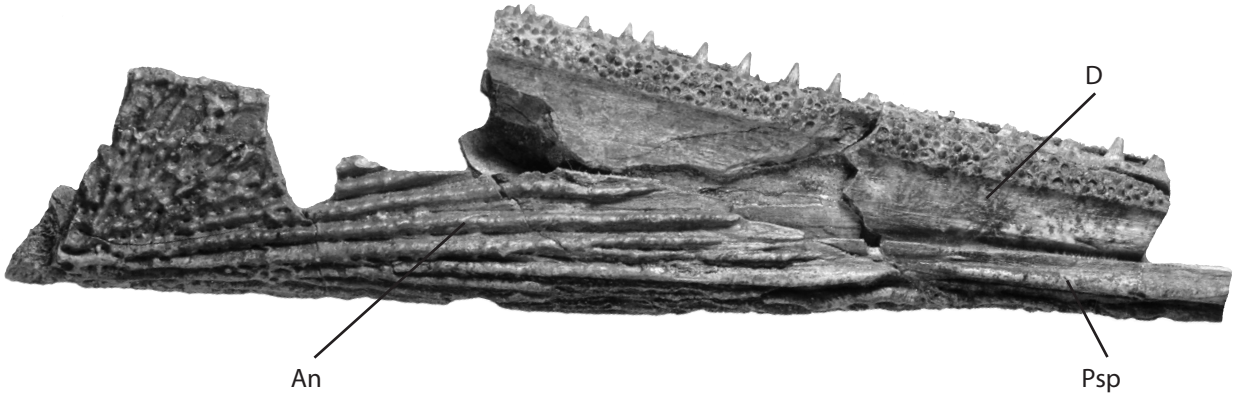
1



2



3а



3б

Таблица XXI

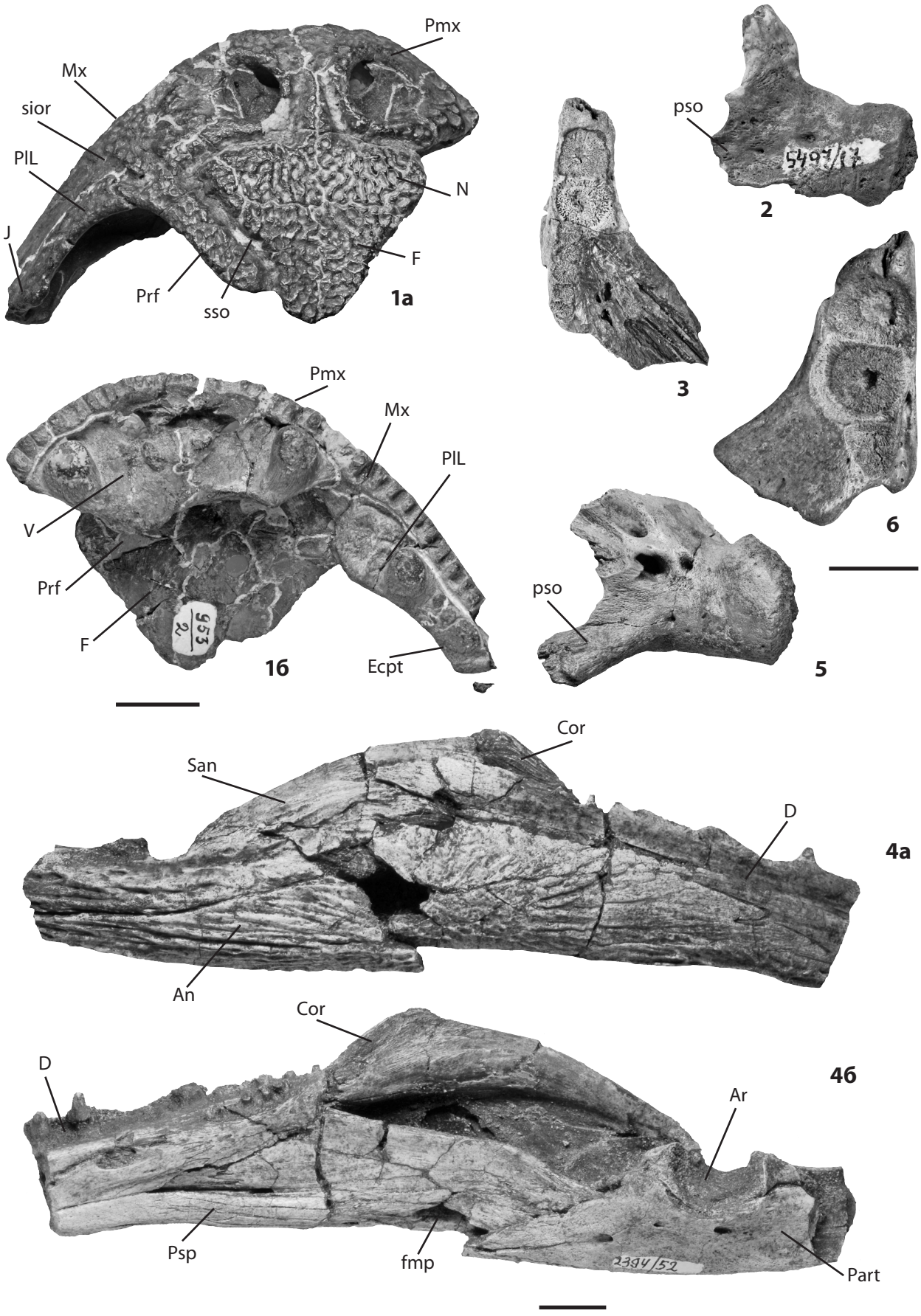

Pmx
Mx
sior
PlL
N
J
F
Prf
sso
1a
pso
2
3
6
Pmx
Mx
PlL
V
Prf
F
1б
Ecpt
pso
5
Cor
San
D
4a
An
Cor
D
Ar
4б
Psp
fmp
Part

Таблица XXII

