

ОТЗЫВ

официального оппонента на диссертацию Новикова Игоря Витальевича «РАННЕТРИАСОВЫЕ АМФИБИИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ: ЭВОЛЮЦИЯ ДОМИНАНТНЫХ ГРУПП И ОСОБЕННОСТИ СМЕНЫ СООБЩЕСТВ», представленную на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности палеонтология и стратиграфия - 25.00.02.

После пермо-триасового кризиса, резко сократившего численность и разнообразие тетрапод вообще и амфибий в частности, в раннем триасе началось восстановление тетраподных сообществ. Для темноспондильных амфибий этот период ознаменовался интенсивной диверсификацией и экспансией в гондванских и лавразийских областях, в результате которых возникли и распространились новые филумы темноспондильных амфибий, заменившие позднепалеозойских доминантов. Наиболее полно раннетриасовая история темноспондильных амфибий документирована и исследована для Восточной Европы. Однако данные по раннетриасовым амфибиям Восточной Европы, накопленные за почти 100-летний период их изучения, 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 неодинаково и неоднократно пересматривались, 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 накопившихся к настоящему времени 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.

Все сказанное выше, безусловно, определяет актуальность и научную значимость диссертационного исследования И.В. Новикова.

В соответствии с актуальностью темы автором сформулирована цель работы – охарактеризовать раннетриасовый этап эволюции амфибий на территории Восточной Европы путем изучения 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. Для достижения этой цели были поставлены и решались следующие задачи:

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.

В основу диссертационной работы И.В. Новикова положены

результаты долговременных, проводившихся более 30 лет кропотливых исследований, в которых автор принимал личное участие на всех этапах работ - от постановки цели и задач исследования, сбора материала в полевых условиях и камеральной обработки его - до построения теоретических выкладок и глубокого анализа эмпирических данных. При проведении исследования использовалась информация из 424 опубликованных работ отечественных и зарубежных авторов.

Теоретическая и практическая значимость исследования очевидна. 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 схеме триасовых отложений Северного Приуралья, в актуализированной стратиграфической схеме триасовых отложений Прикаспийского региона и легли в основу унифицированной субрегиональной стратиграфической схемы триасовых отложений запада, центра и севера Восточно-Европейской платформы (принята МСК России 07.04.2011 г.).

Научная новизна работы И.В. Новикова несомненна, так как она представляет собой первое обобщающее исследование по фауне раннетриасовых амфибий Восточной Европы, где суммируются и

анализируются современные данные по ее таксономическому разнообразию, происхождению и путям диверсификации доминирующих в ней групп, а также их стратиграфическому и географическому распространению. Автором в соавторстве или самостоятельно описано 19 новых видов, установлено 9 новых родов, 4 новых подсемейств и одно семейство. Установлено присутствие ряда таксонов, ранее известных только за пределами Восточной Европы, а также впервые описаны некоторые палеозойские реликты. Обоснованы новые представления о филогенетических связях отдельных таксонов, выявлены и охарактеризованы этапы становления и начальной радиации доминантных групп темноспондильных амфибий. 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 раннетриасовых стратонов. Научная обоснованность и достоверность положений и выводов подтверждается обработкой большого массива фактического материала, использованием современного (химического) метода обработки ископаемого материала, критической оценкой конечных результатов. Результаты исследования обработаны и интерпретированы с помощью современных методов анализа. При проведении исследования использовалась информация из 424 опубликованных работ отечественных и зарубежных авторов

Проведенные исследования и анализ их результатов позволили И.В. Новикову сформулировать основные защищаемые положения:

1. Выявленный начальный этап в становлении лавразийских капитозаврид подтверждает их независимое развитие по отношению к гондванским представителям группы. Это подсемейство рассматривается как

исходное для двух позднейших эволюционных линий, представленных подсемействами *Wetlugasaurinae* и *Parotosuchinae*.

2. Надсемейство *Trematosauroidea* включает пять групп (*Benthosuchidae*, *Yarengiidae*, *Trematosauridae*, *Lonchorhynchidae* и *Qantasidae*), демонстрирующих различные варианты мозаичного сочетания продвинутых трематозавридных черт и более примитивных особенностей различного эволюционного уровня.

3. В раннем становлении раннетриасовых темноспондилов - бентозухид установлен прежде неизвестный позднеиндский этап, представленный новым монотипичным подсемейством *Syrtosuchinae*.

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, образуют обособленное эволюционное направление.

5. 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*.

6. В результате анализа пространственной дифференциации тетраподных фаун в раннем триасе на территории Восточной Европы впервые выделены три региона, характеризующиеся особенностями зоогеографических связей и палеогеографической спецификой: 1) северный, включающий центральные и северо-восточные районы Восточно-

Европейской платформы и Северное Приуралье, 2) южноприуральский, охватывающий Общей (так в диссертации, видимо – Общий) Сырт и Южное Приуралье, и 3) прикаспийский, включающий территорию юго-восточного склона Воронежской антеклизы и юго-запада Прикаспийской впадины. _

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

Кратко остановимся на анализе содержания глав диссертационного исследования.

Во «**Введении**» автор описывает актуальность своего исследования, указывает цель, задачи, приводит положения, выносимые на защиту, новизну, теоретическое и практическое значение и информацию об апробация результатов исследования. В целом этот раздел диссертации изложен достаточно подробно (4 - 10 стр.), однако в нем не указано четко, что автор принимает за «Восточную Европу». Отсутствие определения сказывается на содержании последующих глав, в которых под «Восточной Европой» то подразумевается Европейская часть России (включая Восточно-Европейскую платформу, Прикаспий и Приуралье), то из Восточная Европы «исключаются» Южное Приуралье и Прикаспий (см. на стр. 51 – «Распространение *Parotosuchus*“), то в состав Восточной Европы включается Республика Беларусь (стр. 187).

Глава 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ РАННЕТРИАСОВЫХ АМФИБИЙ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

(стр. 11-34) содержит обзор данных по истории находок, сведения об использовании данных по триасовым амфибиям для биостратиграфических целей, эволюции представлений о составе и родственных связях амфибий раннего триаса с территории Восточной Европы.

Глава 2. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

(стр. 35-136) содержит ревизованные и собственные (за авторством диссертанта) диагнозы видов и более высоких таксонов – вплоть до семейств – доминирующих групп раннетриасовых амфибий Восточной Европы – капитозаврид и их трематозавроидных потомков – бентозухид, яренгиид и трематозаврид, а также – реликтовых антракозавров – хрониозухий. Всего приведены диагнозы 12 семейств, одно из которых установлено диссертантом, 13 подсемейств (в том числе четыре за авторством диссертанта), 26 родов и 42 видов (из них соответственно 9 и 19 описаны впервые автором в соавторстве или самостоятельно). Приводятся сравнения морфологических характеристик соответствующих таксонов. К сожалению, описания ревизованных диагнозов составлены так, что трудно оценить собственный вклад диссертанта в представленные диагнозы. Текст сопровождается 33 рисунками, более половины из которых (18 рисунков) заимствованы без изменений (судя по отсутствию в подписях к рисункам фразы «с изменениями») из работ других авторов, правда, с указанием авторства (Конжухова, Шишкин, Гетманов, Быстров и Ефремов).

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

(стр. 137-164) В главе приводятся имеющиеся на сегодняшний день данные (из литературных источников и оригинальные, полученные диссертантом) по становлению, родственным связям и путям диверсификации основных групп раннетриасовых батрахоморфных амфибий Восточной Европы капитозавроидов (капитозавриды и лидеккириниды), трематозавроидов (бентозухиды, яренгииды, трематозавриды, квантасиды, лонгоринхиды), ритидостеоидов, брахиопоидов и плагиозавроидов. При этом для оценки места происхождения («первичного очага экспансии») группы, помимо сведений о ее наиболее древних находках, учитывались в первую очередь данные об области ее максимальной структурной диверсификации («архаического многообразия») в геологическом прошлом. Помимо батрахоморфов, амфибии Восточной Европы были представлены в нижнем триасе рептилиоморфами - редкими реликтами палеозойских антракозавров – хронизухиями. Проведенный диссертантом совместно с соавторами (Шишкин, Новиков, Фортунни, 2014) анализ выявил в их историческом развитии два альтернативных направления. Текст главы сопровождается тремя иллюстрациями: 1) схемой предполагаемых филогенетических связей и стратиграфического распространения родов доминантных групп раннетриасовых амфибий Восточной Европы и 2) схемой радиации трематозауров и 3) схемой предполагаемых родственных отношений между основными линиями быстровианов (подсемейства *Bystrowianinae*, *Dromotectinae* и *Axitectinae*), основанной на различиях их остеодерм.

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

(стр. 165-193) В начале главы приводятся сведения по истории создания биостратиграфической схемы континентального нижнего триаса Восточной Европы, основанной на этапности развития сообществ наземных

позвоночных. В результате проведенного исследования истории смены пионерных тетраподных сообществ в раннетриасовой Восточной Европе по доминирующим родам темноспондильных амфибий выделяются пять последовательных этапов – фаун: *Tupilakosaurus*, *Selenocara-Syrtosuchus*, *Benthosuchus*, *Wetlugasaurus* и *Parotosuchus*, в составе последних трех из которых в отдельных районах Восточной Европы выделяются по две группировки.

Фауна *Tupilakosaurus* образует резко обедненное посткризисное сообщество, включающее тетрапод мелкого размерного класса. Амфибии представлены формами, принадлежащими двум глобально распространенным темноспондильным группам – тупилакозавридам (*Tupilakosaurus*) и лидеккеринидам (*Luzocephalus*), а также редким палеозойским реликтам среди антракозавров (хрониозухии – быстровианиды из подсемейства *Axitectinae*).

Фауна *Selenocara-Syrtosuchus* характеризуется возросшим разнообразием и представлена в большинстве впервые появляющимися темноспондильными группами, включая раннетриасовых доминантов – *Capitosauridae* и *Benthosuchidae*, а также ряд трематозавроидных линий (квонтасиды, трематозавриды и лонхоринхиды).

Фауна *Benthosuchus* помимо бентозухин представлена в основном примитивными трематозавридами (тоозухинами), при этом в составе капитозаврид появляются первые ветлугазаврины. В нескольких местонахождениях отмечены реликтовые сыртозухины и квонтасиды. Реликтовые антракозавры-хрониозухии представлены быстровианидами.

Фауна *Wetlugasaurus* помимо руководящего рода *Wetlugasaurus* широко представлена капитозавридами, среди которых отмечен еще один ветлугазаврин *Vladlenosaurus*, а также, видимо, первый представитель

партозухин (*Poryolosuchus longicornis*) – группы, типичной для более позднего времени. Преобладание в этом сообществе капитозаврид сопровождается снижением роли трематозавроидов. Остатки бентозухид (*Benthosuchus bashkiricus* и *B. sp.*) редки. Трематозавриды представлены платистегинами (*Angusaurus* и *Trematotegmen*), а также реликтовыми тоозухинами (*Prothoosuchus blomi*). Находки квонтасид (*Qantas samarensis*) единичны. В составе фауны выделяются группировки *Wetlugasaurus angustifrons* и *W. malachovi*.

Фауна *Parotosuchus* включает в себя ведущий элемент - партозухина *Parotosuchus*, при этом типичные трематозавриды *Infectosaurus* и *Trematosaurus* образуют совместно с представителями тоозухин и платистегин из предшествующих фаун морфологический ряд: *Thoosuchus* – *Angusaurus* – *Infectosaurus* – *Trematosaurus*. Потомки бентозухид представлены типовым родом яренгиид (*Yarengia*). Впервые появляются эндемичные «лавразийские брахиопиды» (*Batrachosuchoides*). Среди темноспондилов ритидостеид документировано присутствие *Rhytidosteus*, известного первоначально только из Южной Африки. Обнаружено присутствие *Trematosaurus* и *Batrachosuchoides*, известных также из Германского бассейна и карстовых заполнений Южной Польши. Фауна *Parotosuchus* подразделяется на две последовательные группировки – *Infectosaurus* и *Trematosaurus*, отвечающие двум этапам развития типичных трематозаврид.

Текст сопровождается пятью схемами-иллюстрациями: 1) Распространение некоторых родов темноспондильных амфибий в прибрежно-морском триасе, 2) Сопоставление биостратиграфических схем нижнего триаса Восточной Европы по тетраподам, 3) Распространение родов амфибий в раннетриасовых комплексах тетрапод Восточной Европы, 4) Распространение родов рептилий в раннетриасовых комплексах тетрапод Восточной Европы и 5) Биостратиграфическая схема нижнего триаса и

систематический состав раннетриасовых комплексов тетрапод Восточной Европы.

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

(стр. 194-203) Диссертант (в соавторстве с М.А. Шишкиным и А.Г. Сенниковым), анализируя биогеографическую дифференциацию раннетриасовых тетрапод Восточной Европы, выделяет три самостоятельных биогеографических региона: 1) северный, включающий центральные и северо-восточные районы Восточно-Европейской Платформы и Северное Приуралье, 2) южноприуральский, охватывающий Общий Сырт и Южное Приуралье, и 3) прикаспийский, включающий территорию юго-восточного склона Воронежской антеклизы и юго-запада Прикаспийской впадины. Среди причин, обусловивших своеобразие этих регионов, подчеркиваются биогеографические особенности, связанные с влиянием региональных биот, существовавших за пределами Восточной Европы, а также их приуроченность к специфическим биотопам. Так, южноприуральский регион на протяжении почти всего раннего триаса выделяется сохранением отчетливых фаунистических связей с гондванскими областями. Своеобразие прикаспийского региона обусловлено связью с Германским бассейном и более западными областями Евразии. Для северного региона очевидна высокая степень фаунистической общности с северным шельфом Гренландии.

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

(стр. 204-231) В главе приводятся краткие характеристики (литология, мощность, данные палеомагнитного анализа, выверенные списки

позвоночных, обоснование возраста) раннетриасовых стратонов, выделенных в различных структурах региона (включая впервые установленные диссертантом совместно с коллегами. Триасовые отложения в Восточной Европе известны в пределах двух структурно-тектонических единиц – 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.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

(стр. 232-235) 1. Исследование таксономического разнообразия фауны раннетриасовых амфибий Восточной Европы показало, что она включает не менее 44 видов, относящихся к двум подклассам, пяти отрядам, 12 семействам и 26 родам. В их числе диссертантом выделено и описано (лично или в соавторстве) одно семейство, 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 aberrантных 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 aberrантных вариантов относится монотипичное семейство *Qantasidae*, сохраняющее некоторые архаичные черты, редкие среди триасовых *Temnospondyli*. Относимое ранее к трематозавроидам семейство *Neyleosauridae* (Гетманов, 1989; Новиков, 1992а; Шишкин, 1980) принадлежит особой линии развития капитозавроидных дериватов и выделяется в самостоятельное надсемейство.

4. В раннем становлении бентозухид – одной из регионально доминирующих групп раннетриасовых 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 антракозавров-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. Фортунни) 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 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 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, характеризующиеся 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 аннеиндское 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, заправненский 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 краснокаменная свита) содержат уже среднетриасовые палинокомплексы (Ильина, 2001) и остатки тетрапод.

Высказанные в отзыве замечания не снижают общего впечатления о высоком уровне проведенного исследования и достоверности полученных выводов. Результаты, безусловно, обладают научной новизной и практически значимы, демонстрируют вклад автора в развитие современных представлений об эволюции темноспондильных амфибий. Представляется целесообразным опубликовать материалы диссертационной работы в виде монографии, тем более, что сама диссертация уже «построена» в формате монографии.

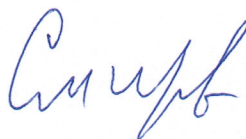
Представленная автором диссертация является законченным научно-исследовательским трудом. Текст автореферата полностью соответствует содержанию диссертационной работы. Основные положения диссертации были представлены в 86 публикациях, в том числе четырех монографиях, одна из которых персональная, 62 статьях (из них 34 - в журналах, рекомендованных ВАК) и 20 тезисах докладов, прочитанных на 30 всероссийских и международных научных конференциях и совещаниях. Полученные научные результаты могут быть использованы для решения ряда фундаментальных задач в области палеонтологии и эволюции животного мира, а так же - прикладных задач в области геологии и добычи полезных

ископаемых.

Диссертационная работа отвечает всем требованиям пп 9-14 Постановления Правительства Российской Федерации от 24 сентября 2013 г. N 842 «О порядке присуждения ученых степеней», а ее автор, Новиков Игорь Витальевич, заслуживает присуждения ученой степени доктора биологических наук по специальности 25.00.02 – палеонтология и стратиграфия.

Я, Смирнов С.В., даю согласие на размещение моих персональных данных в сети «Интернет»

Официальный оппонент:
Д.б.н., С.В. Смирнов



Смирнов Сергей Васильевич
Доктор биологических наук (03.00.08)
Заведующий лабораторией проблем эволюционной морфологии
Института проблем экологии и эволюции РАН им. А.Н. Северцова
117234, г. Москва, Ленинский проспект, 33



Подпись Смирнова С.В.
Заверяю, зав. канц. ИПЭЭ РАН Григорьев
"12" "09" 2017 г.