DOI:10.33065/978-5-907216-08-2-2021-265-268

ЭНДЕМИЧНЫЕ АМФИБИИ ИЗ НИЖНЕГО ТРИАСА БУЗУЛУКСКОЙ ВПАДИНЫ (ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКАЯ ПЛАТФОРМА) И ИХ РОЛЬ В ВОССТАНОВЛЕНИИ ТЕТРАПОДНОГО СООБЩЕСТВА ПОСЛЕ ПОЗДНЕПЕРМСКОГО ВЫМИРАНИЯ

Новиков Игорь Витальевич

доктор биологических наук, кандидат геолого-минералогических наук, доцент,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН,
г. Москва, Казанский федеральный университет, г. Казань

Аннотация. В статье приводятся сведения об эндемичных темноспондильных амфибиях из нижнего триаса Бузулукской впадины. К ним относятся квантасиды, бентозухиды-сыртозухины, капитозавриды-селенокарины и отдельные формы бентозухин и трематозаврид. Показана роль этих эндемиков в восстановлении тетраподного сообщества после пермо-триасового кризиса.

Ключевые слова: эндемики, амфибии, нижний триас, Бузулукская впадина.

ENDEMIC AMPHIBIANS FROM THE LOWER TRIASSIC OF BUZULUK DEPRESSION (EASR EUROPEAN PLATFORM) AND THEIR ROLE IN RECOVERY OF THE TETRAPOD COMMUNITY AFTER THE LATE PERMIAN EXTINCTION

Novikov Igor Vitaljevich

Candidate of Geological and Mineralogical Sciences,
Doctor of Biological Sciences, Associate Professor,
Borissiak Paleontological Institute of RAS, Moscow, Kazan
Federal University, Kazan

Abstract. The article provides information about endemic temnospondyl amphibians from the Lower Triassic of the Buzuluk Depression. These include qantasids, syrtosuchine benthosuchids, selenocarine capitosaurids and some forms of benthosuchines and trematosaurids. The role of these endemics in the recovery of the tetrapod community after the Permo-Triassic crisis is shown.

Keywords: endemics, amphibians, Lower Triassic, Buzuluk Depression.

Бузулукская впадина Восточно-Европейской платформы характеризуется наиболее полным для Восточной Европы разрезом нижнего триаса, хорошо охарактеризованным остатками наземных позвоночных. Последние играют ведущую роль при расчленении и корреляции этих отложений и позволяют выделить здесь все семь горизонтов, известных для нижнего триаса Восточно-Европейской платформы и Приуралья (снизу вверх): вохминский (нижний инд), заплавненский (верхний инд), рыбинский, слудкинский, устьмыльский (все три горизонта отнесены к нижнему оленеку), федоровский и гамский (оба горизонта – верхний оленек). Эти горизонты характеризуются пятью последовательными фаунами тетрапод, обозначаемыми по доминирующим

родам темноспондильных амфибий как Tupilakosaurus (вохминский горизонт), Selenocara-Syrtosuchus (заплавненский горизонт), Benthosuchus (рыбинский горизонт), Wetlugasaurus (слудкинский и устьмыльский горизонты) и Parotosuchus (федоровский и гамский горизонты), причем в составе последних трех из них выделяются по две группировки [5].

Доминирующими элементами в этих тетраподных комплексах, как уже указывалось выше, являются темноспондильные амфибии, среди которых наиболее широкое распространение имеют капитозавриды и их дериваты – бентозухиды и трематозавриды. Гораздо реже встречаются остатки реликтовых антракозаврохрониозухий и рептилий. Планомерные комплексные экспедиционные исследования, проводимые с середины 1950-х годов сначала Институтом геологии Саратовского государственного университета, а затем Палеонтологическим институтом им. А.А. Борисяка РАН при участии ряда региональных и ведомственных музеев, а также Самарского палеонтологического общества, позволили установить присутствие в нижнем триасе рассматриваемой территории целого ряда новых форм темноспондильных амфибий, некоторые из которых являются эндемичными. Прежде всего это относится к трематозавроидам – монотипичным Qantasidae и Syrtosuchinae (сем. Benthosuchidae), представителям Thoosuchinae и Platysteginae из сем. Trematosauridae и Benthosuchinae (сем. Benthosuchidae), а также капитозавроидам – Selenocarinae (сем. Capitosauridae). Ниже приводится краткая характеристика этих эндемичных форм, а также обсуждается их роль в восстановлении тетраподного сообщества после позднепермского вымирания.

Квантасиды (Qantasidae). Остатки представителей типового рода этого монотипичного семейства (Qantas Novikov), характеризующегося мозаичным сочетанием признаков [2], известны только из семи местонахождений (Заплавное-Сосновое IV, Безымянный, Каменный Дол, Краснояр, Савельевка, Новая Таволжанка, Съезжая), приуроченных к широкому стратиграфическому интервалу (заплавненский – слудкинский горизонты).

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 в специфическом сочетании трематозавридных и бентозухидных черт (отмеченном из-за характера сохранности материала, главным образом, в строении нижней челюсти), к которым добавляется и ряд архаичных особенностей, необычных для триасовых

Temnospondyli. К типично бентозухидным признакам у *Qantas* относятся: хорошо выраженный ангулярный изгиб нижней челюсти, плохо развитый медиальный отросток *supraangulare*, скошенность назад дорсальной поверхности ретроартикулярного отростка и неучастие *praearticular* в строении его лингвальной поверхности. Черты типично трематозавровой организации у этого рода включают: разделенное широкой перегородкой передненёбное отверстие, расположение *foramen chordae tympani* целиком в пределах предсочленовой кости, четкое разделение медиальным гребнем лингвальной и дорсальной поверхностей ретроартикулярного отростка и преобладающее участие *supraangulare* в строении его дорсальной поверхности, сильно удлиненное и низко расположенное заднее меккелево отверстие. Необычным для триасовых темноспондиллов является наличие у *Qantas* таких архаичных черт, как присутствие шагрени и мелких зубов на всех короноидах и округлая форма оснований челюстных зубов.

За пределами рассматриваемой территории к квантасидам может относиться известный только по переднему концу морды монотипичный *Tirraturhinus Nield, Damiani et Warren* из низов триасового разреза Восточной Австралии [9].

Отмеченное выше своеобразие квантасид 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 трематозавровой организации. С учетом вероятной принадлежности к семейству плохо известного *Tirraturhinus* вполне допустимо гондванское происхождение этой группы.

Бентозухиды (*Benthosuchidae*). Помимо сыртозухин (*Syrtosuchinae*) несомненным эндемиком Бузулукской впадины является архаичный вид типового рода семейства – *Benthosuchus gusevae* Novikov. Остатки представителей *Syrtosuchinae* широко распространены в основании триасового разреза впадины и известны из более чем 20 местонахождений, приуроченных преимущественно к заплавненскому горизонту [4, 5]. Сыртозухины, как наиболее архаичные трематозавроиды, характеризуются слабой выраженностью типично трематозавроидных признаков (например, парности переднего небного отверстия, смещения супраорбитального канала на *lacrimal*). С другой стороны, типовой род этого монотипичного подсемейства (*Syrtosuchus* Novikov) по целому ряду признаков (мелкоячеистый характер покровного орнамента, слабое развитие системы боковой линии, положение и строение *crista obliqua* (низко расположенный, полого ориентированный в затылочном плане, с округлым сечением верхнего края) и др.) показывает значительное сходство с архаичными капитозавридами – селенокаринами, так же широко распространенными в разновозрастных отложениях Бузулукской впадины (см. ниже). Такая близость структурного плана может указывать на происхождение *Syrtosuchus* от

селенокарин или наличие у них непосредственного общего предка.

Benthosuchus gusevae является ведущим элементом одноименной нижней группировки фауны *Benthosuchus*, известной только на рассматриваемой территории (местонахождения Алексеевка I, Алексеевка II, Безымянный, Глинный II, Каменный II, Каменный Дол, Каменный овраг, Красная Яруга II, Репный).

Несмотря на то, что эта форма является уже представителем типичных бентозухид – бентозухин (*Benthosuchinae*), она сохраняет ряд наиболее полно выраженных капитозавроидных черт (параболические очертания черепа в плане, расположение межхоанального зубного ряда в виде широкого клина, расширенные и уплощенные задние отростки сошников, сильное развитие *crista falciformis*, укороченный симфизеальный отдел нижней челюсти и др.) подобно селенокаринам и другим ранним капитозавридам – ветлугазавринам, причем среди селенокарин этот вид наиболее близок с типовым родом *Selenocara Novikov* [3, 5]. С другой стороны, *Benthosuchus gusevae* обнаруживает значительное сходство и с появившимися несколько раньше сыртозухинами по таким признакам (помимо типично бентозухидных), как: слабое развитие системы боковой линии, мелкоячеистый характер покровного орнамента, расширенные и уплощенные задние отростки сошников, а также положение *foramen chordae tympani* близко к уровню наружного супраангулярного отверстия и постоянное присутствие зубов на передних короноидах. Однако непосредственная филогенетическая преемственность *Syrtosuchus* и *Benthosuchus* представляется маловероятной ввиду присутствия у первого из этих родов ряда специализированных черт (например, прямые боковые края черепа и 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 ветвей бентозухид – сыртозухин и бентозухин – от общего капитозавроидного предка, морфотип которого близок к таковому рода *Selenocara* [5].

Трематозавриды (*Trematosauridae*). Среди представителей этого несомненно монофилетического и лавразийского по происхождению семейства тоозухин *Prothoosuchus Getmanov* и платистегин *Trematotegmen Getmanov* достоверно известны только на рассматриваемой территории. Остатки наиболее архаичного и раннего среди всех трематозаврид рода *Prothoosuchus* довольно редки и известны из шести местонахождений (Корольки, Федоровка, Десятинный II, Каменный Яр-Сухушка, Новая Таволжанка, Корнеевка II) заплавненско – устьмыльского возраста. Специфическим для этого рода является присутствие ряда педоморфных черт (маленькие размеры; относительно крупные орбиты, расположенные на уровне середины длины черепа; приближенность pineального отверстия к уровню задних краев орбит; вхождение наружных крыловидных костей в края межптеригоидных ям; наличие эктоптеригоидных клыков и др.) в сочетании

со взрослыми (окастеневавшие плевроцентры) и демонстрирует влияние педоморфоза на формирование трематозаврового плана организации.

Монотипичный род *Trematotege*, впервые описанный из слудкинского горизонта Бузулукской впадины [1] и известный из четырех разновозрастных местонахождений (Кострикин Дол, Нижнеозерное II, Прокаевка, Кон-Су III), является среди примитивных трематозаврид (тоозухин и платистегин) наиболее продвинутым в сторону трематозавровой организации. Это выражается в более высоком затылке, особенностях системы боковой линии (полное развитие, очень широкие и глубокие желобки, отсутствие *flexura lacrimalis*), строении *exoccipitale* (редукция нижнеушного отростка и его субпродольная ориентация), слабом развитии *crista falciformis* и вращении видиева канала в тело парасфеноида. Вместе с тем этот род обнаруживает ряд признаков (прежде всего сильная укороченность костей заднетеменного ряда – *postparietalia* и *tabularia*), отличающих его как от тоозухин и платистегин, так и от собственно трематозаврин, и указывающих на отклонение от магистрального пути становления трематозаврового морфотипа [5].

Селенокарины (*Selenocarinae*) являются наиболее архаичной группой среди капитозаврид и включают позднеиндские роды *Selenocara* Bjerring и *Samarabatrachus* Novikov, причем последний род известен только из заплавненского горизонта Бузулукской впадины [4, 5]. Ряд структурных особенностей *Samarabatrachus* (также как и *Selenocara*) сближает его с древнейшими капитозавроморфами-ринезухидами – преимущественно позднепермской группой, известной только из гондванских областей, а также с другими палеозойскими темноспондилами. К типично ринезухидным чертам здесь относятся: слабое развитие преорбитального отдела черепа, коленообразная форма слезного изгиба (*flexura lacrimalis*) инфраорбитального сенсорного канала, положение заднего края *supratemporale* каудальнее уровня вершины ушных вырезов, наличие *fodina vomeralis*, расположение вершин межптеригоидных окон у заднего края хоан, сильное развитие шагрени на небной поверхности, глубокие «карманы» для вентральных шейных мышц, относительно длинная тимпанальная часть затылочного фланга *squamosum*, резкая выраженность *crista tympanica*, сильное окастение *basioccipitale*. Следует также отметить присутствие такой архаичной черты, как наличие пре- и посторбитальных продольных валиков и бугров на дорсальной поверхности крыши черепа.

С другой стороны, оба рода селенокарин резко противопоставляются наиболее ранним гондванским представителям семейства (род *Rewanobatrachus* Schoch et Milner) по строению *crista obliqua* восходящей пластины птеригоида (низко расположенный, полого ориентированный в затылочном плане, с округлым сечением верхнего края – у селенокарин и высокий, заостренный и круто направленный – у *Rewanobatrachus*), подтверждая мнение ряда исследователей [6, 8] о наличии двух независимых линий в развитии капитозаврид – лавразийской и гондванской.

Особый интерес также представляет присутствие у *Samarabatrachus* такого ключевого для капитозавроидов признака, как вхождение лобной кости в край орбиты. Так, с открытием этого селенокарин ранее господствующее представление [6, 8] о близко родственных связях родов *Parotosuchus* Otschev et Shishkin и *Wetlugasaurus* Riabinin, характеризующихся противоположными модальностями этого признака, было пересмотрено, и показана их принадлежность к двум различным ветвям восточноевропейских капитозаврид [4, 5]. При этом именно *Samarabatrachus* был позиционирован как предковая форма для *Parotosuchus*.

Присутствие эндемичных форм амфибий в раннетриасовых тетраподных сообществах Бузулукской впадины, с одной стороны, подчеркивает их своеобразие и отличие от разновозрастных фаунистических комплексов более северных районов Восточной Европы, а, с другой, – показывает сходство с триасовыми фаунами более удаленных регионов (Южная Африка, Австралия). Эти обстоятельства позволяют рассматривать Бузулукскую впадину совместно с сопредельной территорией Южного Приуралья в качестве особого (южноприуральского) биогеографического региона, характеризующегося особенностями зоогеографических связей [5, 7]. Так, известный только из позднеиндского тетраподного сообщества (фауна *Selenocara*-*Syrtosuchus*) селенокарин *Samarabatrachus* (так же как и типовой род подсемейства), несомненно, имеет родственные связи с южногондванскими ринезухидами. Более того, именно к этому времени относится первое появление трематозавроида *Qantas*, обнаруживающего наибольшее сходство с плохо известным австралийским *Tirraturhinus*.

Результаты изучения разнообразия раннетриасовых амфибийных сообществ Бузулукской впадины также позволили сделать вывод, что эта территория может рассматриваться в качестве центра происхождения трех близко родственных доминантных групп раннетриасовых темноспондилов, представленных семействами *Capitosauridae* (включающего лавразийские подсемейства *Selenocarinae* Novikov, *Wetlugasaurinae* Säve-Söderbergh и *Parotosuchinae* Schoch et Werneburg), *Benthosuchidae* и *Trematosauridae* [5]. Основой для такого заключения, помимо сведений о наиболее древних находках представителей каждой из этих групп (селенокарины *Selenocara* и *Samarabatrachus* – среди капитозаврид, *Syrtosuchus* – среди бентозухид и *Prothoosuchus* – среди трематозаврид), учитывался и тот факт, что именно территория Бузулукской впадины является областью максимальной структурной диверсификации («архаического многообразия») каждого из этих семейств.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проект №№ 20-05-00092), за счет средств субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету для выполнения государственного задания № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности, а также в рамках государственной программы повышения конкурентоспособности Казанского (Приволжского) федерального университета среди ведущих мировых научно-образовательных центров.

Список литературы:

1. Гетманов С.Н. Лабиринтодонт из нижнего триаса Общего Сырта // Палеонтол. журн. – 1982. – № 2. – С. 103–108.
2. Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 3. *Qantas samarensis* gen. et sp. nov. // Палеонтол. журн. – 2012а. – № 2. – С. 68–77.
3. Новиков И.В. Новые данные по трематозавроидным лабиринтодонтам Восточной Европы. 4. Род *Benthosuchus* Efremov, 1937 // Палеонтол. журн. – 2012б. – № 4. – С. 68–79.
4. Новиков И.В. Новые темноспондильные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) // Палеонтол. журн. – 2016. – № 3. – С. 88–100.
5. Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. – М.: РАН, 2018. – 358 с.
6. Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. – Саратов: Изд-во Саратов. ун-та, 1966. – 184 с.
7. 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.
8. Maryańska 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.
9. 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.