

## СТРАТИГРАФИЧЕСКАЯ ЯРУСНОСТЬ И ДИНАМИКА СТРУКТУРЫ ПЕРМСКО-КАРБОНОВЫХ СООБЩЕСТВ ТЕТРАПОД ЗАПАДНОЙ ЕВРОПЫ

В основу работы положены материалы по ископаемым тетраподам позднего палеозоя из коллекций палеонтологических музеев и музеев естественной истории стран Западной Европы, данные фондовых, литературных и интернет-источников по древним сеймуриаморфам территории региона. Изучалась палеонтологическая летопись палеозойских тетрапод Западной Европы на протяжении с башкирского по кунгурский ярус, охватывая период около 40 млн лет. Именно в позднем карбоне начинается постепенное освоение суши древними сеймуриаморфами и появляются первые тетраподы способные перемещаться по суше. В течение этого отрезка времени происходила последовательная смена фаун тетрапод Западной Европы на территории нынешних Германии, Чехии, Франции, Испании, Италии (Сардиния), Польши и Румынии [3]. Ряд фаун известен также из Великобритании, но в силу их большей близости к североамериканским комплексам в данной работе они не рассматриваются.

Всего для рассматриваемого периода по состоянию на 2011 г. известно 15 отрядов, 37 семейств, 72 рода и 107 видов тетрапод (таблица 1).

В позднем карбоне — ранней перми территория современной Европы входила совместно с Северной Америкой в единый массив суши — Пангеи-2, образовавшейся за счёт объединения мегаконтинентов Гондваны и Лавруссии и, согласно зоогеографическому районированию Н. Н. Каландадзе и А. С. Раутиана, относилась к Катазийской фаунистической области. Фауна тетрапод Западной Европы имела много общего с фаунами Северной Америки (пеликозавры, эрипоиды, микрозавры) и Катазии [2], характеризовавшейся широким разнообразием сеймуриаморф и архегозавроидов, но, учитывая огромные размеры этого позднелпалеозойского материка, тетраподы территории Европы, несомненно, должны были иметь свои специфические таксономические особенности.

Изучение структуры сообществ первых позднелпалеозойских сеймуриаморф позднего карбона — ранней перми показало, что в это время происходит смена первичной водных сообществ тетраногих и рыб сперва смешанными водно-наземными, а потом и преимущественно наземными семействами водоразделов. Примером первой может служить формация Ныраны (Московский ярус, Чехия), где преобладают водные лепоспандилы, другой — Нидэрхаслиш (Сакмарский ярус, Саксония), в котором отмечаются как обитатели водоёмов (пресных и солёных), так и водоразделов, третьей — Тамбах (Артынско — Кунгурский ярус, Саксония), где уже наблюдается преобладание амниот, порвавших тесные связи с водной средой.

Исследование структуры позднелпалеозойских палеосообществ рептилий, амфибий и синапсид, уточнение и систематизация их стратиграфической ярусности (таблица 2), позволили выявить индивидуальные черты европейских сеймуриаморф. Западноевропейские комплексы тетрапод, имея большое количество эндемичных таксонов высокого ранга (отрядов и семейств), существенно отличались от Американских и Катазиатских сообществ, что даёт основание выделить территорию рассматриваемого региона в отдельную подобласть, простиравшуюся от территории нынешней Испании до Чехии и юга Польши.

Таблица 1 — Таксономический состав и экологическая специализация ископаемых тетрапод\*

Класс Amphibia	Территория (регион)	Экологический тип
Подкласс Lepospondyli		
<i>Omp. Aistopoda</i> L. Mosc. — L. Sakm.		
Сем. Ophiderpetonidae L. Mosc. — L. Sakm.	Cz	[HbEvMpr]
Сем. Oestocephalidae L. Mosc. — L. Gzh.	Cz	[AbEvMpr]
Сем. Phlegetontiidae L. Mosc. — E. Gzh.	Cz, Fr	[AbEvMpr]
<i>Omp. Nectridea</i> L. Mosc. — M. Art.		
Сем. Urocordylidae L. Mosc. — E. Kas.	Cz	[HbHpMph]
Сем. Scincosauridae L. Mosc. — L. Ass.	Cz, Fr	[HbHpMph]
<i>Omp. Microsauria</i> L. Mosc. — L. Sakm.		
Сем. Tuditanidae L. Mosc. — L. Gzh.	Cz	[AbHpNph]
Сем. Hapsidopareiontidae L. Mosc. — M. Sakm.	Cz, Sax	[AbHpNph]
Сем. Gymnarthidae L. Mosc. — E. Kas.	Cz	[AbHpNph]
Сем. Microbrachidae L. Mosc. — E. Kas.	Cz	[HbHpNph]
Сем. Hyloplesiomidae L. Mosc. — E. Kas.	Cz	[HbHpNph]
Сем. Branchystelechidae M. — L. Sakm.	Sax, Sr	[AbHpNph]
Подкласс Temnospondyli		
<i>Omp. Rhachitomi</i> L. Mosc. — L. Gzh.,		
Сем. Cochleosauridae L. Mosc. — E. Kas.,	Cz	[HbEvIphP]
Сем. Dendrerpetonidae E. — L. Gzh.,	Cz	[Ab/TbEvPr]
<i>Omp. Eryopoidea</i> L. Mosc. — E. Kung.		
Сем. Eryopidae E. Ass. — L. Sakm.	Cz, Fr, Sax, Th.	[HbEvIphP]

Сем. Amphibamidae E. Mosc. — E. Kas.,	Cz	[HbHpNph]
Сем. Branchiosauridae L. Mosc. — E. Sakm.	Cz, Fr, Sax, Sr, Thur, It	[HbHpNph]
Сем. Micromelerpetonidae L. Mosc. — L. Sakm.,	Cz, Fr, Sax, Sr, Th	[HbHpNph]
Сем. Trematopidae L. Sakm. — E. Kung.,	Th	[AbHpMpr]
Сем. Zatrachydidae M. — L. Sakm.	Sax	[HbHLSph]
<i>Omp. Dvinosauria</i> E. — L. Gzh.		
Сем. Trimerorhachidae E. — L. Gzh.	Cz	[HbEvIphP]
<i>Omp. Stereospondylomorpha</i> E. Ass. — L. Sakm.		
Сем. Actinodontidae E. Ass. — L. Sakm.	Cz, Fr, Sr, Th, Ba	[HbEvIphP]
Сем. Intasuchidae E. Ass. — L. Sakm.	Cz, Fr, Sr	[HbEvIphA]
Сем. Archegosauridae M. Ass. — L. Sakm.	Cz, Sr	[HbEvIphA]
Подкласс Reptiliomorpha		
<i>Omp. Loxommoidea</i> L. Bash. — E. Kas.		
Сем. Baphetidae L. Bash. — E. Kas.	Cz	[HbEvIchA]
<i>Omp. Anthracosauria</i> E. Bash. — L. Mosc.		
Сем. Gephyrostegidae E. Bash. — L. Mosc.	Cz, Sr	[AbHpMpr]
<i>Omp. Seymouriamorpha</i> M. Sakm. — E. Kung.		
Сем. Seymouriidae E. Art. — E. Kung.	Th	[AbEvMpr]
Сем. Discosauriscidae M. Sakm. — E. Art.	Cz, Fr	[HbHpNph]
Класс Reptilia		
<i>Omp. Bolosauria</i> E. Art. — E. Kung.		
Сем. Bolosauridae E. Art. — E. Kung.	Th	[TbPh]
<i>Omp. Diadectomorpha</i> M. Sakm. — E. Kung.		
Сем. Diadectidae E. Art. — E. Kung.	Th	[TbPh]
Сем. Stephanospondylidae M. Sakm. — E. Art.,	Sax	[TbPh]
<i>Omp. Captorhinomorpha</i> L. Mosc. — E. Kung.		
Сем. Hylonomidae L. Mosc. — E. Kas.	Cz	[TbNph]
Сем. Captorhinidae E. Art. — E. Kung.	Th	[TbPh]
<i>Omp. Araeoscelida</i> M. Sakm. — M. Art.		
Сем. Araeoscelidae — M. Sakm. — E. Art.	Fr, Sax	[TbMpr]
Класс Synapsida		
<i>Omp. Pelycosauria</i> L. Mosc. — E. Kung.		
Сем. Ophiacodontidae L. Mosc. — E. Ass.	Cz, Fr	[HbEvPr]
Сем. Edaphosauridae E. Gzh. — L. Sakm.	Cz, Sax	[AbEvPh]
Сем. Sphenacodontidae E. Gzh. — E. Kung.	Cz, Fr, Sax, Th, Sr, Pl	[AbEvPr]
Сем. Caseidae E. Kung.	Fr	[AbEvPh]

\* — Условные обозначения регионов: Cz — Чехия, Fr — Франция, It — Италия, Ro — Румыния, Pl — Польша, Sax — Саксония, Sr — Саар, Th — Тюрингия, Ba — Бавария. Классификация экологических типов дана по М. Ф. Ивахненко [1]. По среде обитания: [Hb] — гидробионты (совместно с гидрофилами); [Ab] — амфибионты; [Tb] — террабионты. По толерантности к солевому режиму водоёмов: [Hp] галлофобы (лиссамфибии); [Hl] — галлофилы (лиссамфибии с солевыводящими органами); [Eu] — эврибионты. По облигатным объектам питания: [Iph] — хищники-ихтиофаги (для водных групп; активные [A] или подстерегающие [P]); [Pr] — нерыбоядные крупные хищники; [Mpr] — мелкие хищники, питавшиеся амфибиотическими или наземными беспозвоночными и мелкими позвоночными; [Nph] — нанофаги, питавшиеся беспозвоночными или мягкопанцирными водными организмами; [Sph] склерофаги с питанием твёрдопанцирными беспозвоночными; [Al] — альгофаги водные растительноядные; [Ph] — наземные фитофаги; [Sa] — сапрофаги, питавшиеся в большей степени перегнившей мортмассой растений.

Таблица 2 — Стратиграфическая приуроченность и таксономическое разнообразие тетраподных фаун местонахождений Западной Европы\*

Система	Отдел	Ярус	Страна (регион)								
			Испания	Польша	Румыния	Саар	Саксония	Сардиния	Тюрингия	Франция	Чехия
Пермская P	Цисуралий P <sub>1</sub>	Кунгурский P <sub>1</sub> k							6-6-7-7 (5-6-7-7)	1-1-1-1 (1-1-1-1)	
		Артинский P <sub>1</sub> ar			1-1-1-1 (1-1-1-1)		1-1-1-1 (0-1-1-1)		2-2-2-2 (1-1-1-1)	2-2-2-2 (1-1-1-1)	1-1-3-4 (0-0-2-3)
		Сакмарский P <sub>1</sub> s				3-5-6-7 (0-0-1-5)	5-9-10-11 (0-1-5-8)		3-5-5-5 (0-0-1-3)	6-7-8-8 (0-1-3-4)	5-6-9-12 (1-1-4-10)
		Ассельский P <sub>1</sub> a		1-1-1-1 (0-0-0-1)		2-3-3-4 (0-1-2-4)	3-3-4-5 (1-1-1-3)	1-1-2-3 (0-0-0-1)	1-3-4-6 (0-0-1-3)	3-4-5-5 (0-1-2-3)	3-4-4-5 (0-3-3-5)
Камениугольская C	Пенсильванский C <sub>2</sub>	Гжельский C <sub>2</sub> g	1-1-1-1 (1-1-1-1)			1-1-1-1 (0-0-1-1)			2-2-2-2 (0-0-0-1)	3-4-5-5 (1-3-4-4)	6-7-7-8 (2-6-6-7)
		Касимовский C <sub>2</sub> k								1-1-1-1 (0-1-1-1)	3-3-3-3 (2-3-3-3)
		Московский C <sub>2</sub> m								1-1-1-1 (0-0-1-1)	11-22-27-27 (10-21-27-27)
		Баикирский C <sub>2</sub> b				1-1-1-1 (1-1-1-1)					1-1-1-1 (1-1-1-1)

\* — Указано количество известных отрядов, семейств, родов и видов; в скобках — число эндемичных таксонов для данной фауны.

1. *Ивахненко М. Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плаката позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь, 2001. С. 148—150.
2. *Калададзе Н. Н., Раутиан А. С.* Межконтинентальные связи наземных тетрапод и решение проблемы шотландской фауны Элгин // Тр. 23-й сессии ВПО. Л., 1981. С. 124—133.
3. *Lucas S. G., Cassinis G., Schneider J. W.* Non-Marine Permian Biostratigraphy and Biochronology // Geol. Soc. Spec. Publ. 2006. N 265. P. 201—215.