

УДК 567/568:551.736/.761(470)

О СЛЕДАХ НЕРАВНОВЕСНЫХ СОСТОЯНИЙ В ЭВОЛЮЦИИ СООБЩЕСТВ НАЗЕМНЫХ ПОЗВОНОЧНЫХ НА РУБЕЖЕ ПАЛЕОЗОЯ И МЕЗОЗОЯ

© 2022 г. М. А. Шишкин*

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: shishkin@paleo.ru

Поступила в редакцию 17.11.2020 г.

После доработки 31.03.2021 г.

Принята к публикации 31.03.2021 г.

Эволюционное изменение живой системы начинается с нарушения регуляции ее равновесия и роста внутренней неупорядоченности. Типичные проявления этого процесса видны при смене тетраподных фаун на рубеже перми и триаса, обнаруживаясь как в конце перехода к новому равновесию (в пионерных триасовых фаунах), так и в его начале (в терминальных пермских сообществах). В первом случае наиболее отчетливы: незаконченность структурных изменений внутри новых групп; высокая степень эндемизма региональных пионерных сообществ и неоднородный характер их смены во времени. Во втором случае, как видно из анализа предкризисной (византийской) биоты Восточной Европы, наблюдаются “упреждающее” появление некоторых будущих доминантов, “возвращение” в геологическую летопись ряда реликтов, а также примеры повышенной групповой изменчивости таксонов, близких к вымиранию. Фактические или вероятные следы неравновесных изменений, подобных отмечаемым в византийской биоте, могут быть также отчасти прослежены в других позднепермских фаунах Евразии и в их аналогах на территориях Южной и Северной Гондваны.

Ключевые слова: пермь, триас, тетраподные фауны, эволюция, организационное равновесие, неупорядоченность

DOI: 10.31857/S0031031X22010111

ВВЕДЕНИЕ

Переход любой системы в качественно иное равновесное состояние начинается как снижение эффективной регуляции ее параметров в пороговых условиях. Их флуктуации, вызванные растущими внешними возмущениями, становятся все более длительными (т.е. их релаксация замедляется) и, наконец, переходят в необратимые изменения. Это нарушение означает утрату системой равновесия и, соответственно, снижение ее упорядоченности. Такой ход событий лежит, в частности, в основе биологической эволюции (Спенсер, 1899; Волькенштейн, 1984) – независимо от того, идет ли речь о филетических или биотических изменениях, ибо все они начинаются с *утраты прежнего равновесия живой системы*.

В первом из названных случаев речь идет о нарушении упорядоченности типичной организации таксонов на видовом или групповом уровне. Начальное ее снижение (в последовательных циклах онтогенеза или в масштабе исторического времени) проявляется как замещение прежней

организационной нормы все более широким спектром ее малоустойчивых отклонений, т.е. означает нарастание размаха ее изменчивости (Шишкин, 2015, 2019а; Shishkin, 2018). Отбор на усиление наиболее жизнеспособных вариаций приводит к появлению на их основе мозаичных (и в большинстве недолговечных) типов организации, гротескно сочетающих черты ее прежнего облика с теми или иными чертами новой равновесной модели, в направлении которой идет эволюционный поиск (не обязательно успешно реализуемый). В применении к особенностям этих ранних альтернативных линий, возникающих в процессе формирования такой новой модели, данный феномен получил название “архаического многообразия” (Мамкаев, 1968). С другой стороны, самые начальные стадии его проявления, фиксируемые еще на фоне преобладания черт исходной организации, известны как картина “расового старения” (Nyatt, 1866), или рост изменчивости филума накануне вымирания (Simpson, 1953), или же как его терминальная неустойчивость (Шишкин, 2015).

Другой упомянутый выше аспект оценки эволюционного события как перехода к новому равновесию касается перестройки организации целостной биоты. Связанные с этим процессом закономерности наиболее наглядны при масштабных экосистемных изменениях. Среди признаков снижения упорядоченности при таком переходе одним из наиболее ожидаемых является резкая неоднородность (локальный эндемизм) формирующихся пионерных посткризисных сообществ. При этом нарушение или распад ценотических взаимосвязей, контролировавших прежнее состояние биоты, открывает здесь дорогу быстрому появлению новых доминантов. Среди них могут быть как группы или формы, не известные в предшествующей геологической летописи, так и те, что считались исчезнувшими много ранее. Характерной чертой этих не вполне устоявшихся сообществ является значительная роль в них эфемерных компонентов (доминантных или иных) с кратким временем существования. Общий анализ истории таких региональных сообществ обычно вскрывает и иные аспекты их неоднородности – в отношении как этапности регистрируемых в них событий, так и длительности самой этой истории (Шишкин и др., 2006; Шишкин, 2018б, 2019б).

ПИОНЕРНЫЕ ФАУНЫ РАННЕГО ТРИАСА КАК ИТОГ НЕУПОРЯДОЧЕННОСТИ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ, ВЫЗВАННЫХ КРИЗИСОМ ПОЗДНЕПЕРМСКОЙ БИОТЫ

Все сказанное можно продемонстрировать на примере преобразования мира наземных позвоночных на рубеже перми и триаса, отвечающем эпохе крупнейшей из планетарных экосистемных перестроек. Более всего доступен для анализа непосредственный результат этого события – в виде древнейших (индско–раннеоленекских) тетраподных фаун раннего триаса, известных в тех или иных вариантах почти на всех континентах. В наиболее изученных фаунистических последовательностях, обычно используемых для планетарных корреляций, этот отрезок времени в целом соответствует интервалу фаун *Tupilakosaurus*–*Wetlugasaurus* в Восточной Европе и зоне *Lystrosaurus* в Южной Африке (Ochev, Shishkin, 1989; Shishkin, Ochev, 1993; Shishkin et al., 1995). Помимо этих двух региональных биот, для целей нашего рассмотрения наиболее существенны также фауны Австрало-Тасмании и Южной Америки. В перечисленных случаях история ранних посткризисных сообществ позволяет установить для них ту или иную этапность событий или, по крайней мере, их неоднородность во времени. Главным материалом для оценки составляют здесь сведения о смене темноспондильных амфибий, поскольку в

большинстве сообществ этого времени (кроме Южной Африки и Антарктиды) они либо полностью доминируют, либо играют одну из главных ролей.

Организационная неустойчивость пионерных раннетриасовых групп

Следы неупорядоченности структурной организации сохраняются внутри нескольких ранних семейств триасовых темноспондильных амфибий. Напомним, что в целом мезозойские *Temnospondyli*, при всех различиях их жизненных форм, составляют морфологически достаточно однородную эволюционную градацию. Ее главной чертой является “стереоспондильная” консолидированная конструкция черепа, очевидно, представлявшая собой оптимальный тип организации в условиях чисто водного обитания, свойственного позднему *Temnospondyli* (Шишкин, 2018а, 2019а)¹. Начиная со среднего триаса, универсальность этой конструкции не знает исключений, т.е. наблюдаемые вариации не выходят за ее рамки. Но внутри пионерных раннетриасовых семейств она не всегда выглядит завершенной; т.е. “стереоспондильный” план строения может здесь сочетаться с мозаикой отдельных черт более древних (палеозойских) морфотипов. Такое совмещение характеристик *различных эволюционных уровней*, обнаруживаемое на уровне таксонов *низкого ранга*, есть, как уже сказано, типичная черта архаического многообразия.

Одним из подобных примеров структурной неупорядоченности среди пионерных триасовых амфибий могут служить *Tupilakosauridae* – аберрантное семейство тримерорахоморфных темноспондиллов. На фоне преобладания у них черт “стереоспондильной” организации, они обычно сохраняют такие неожиданные для мезозойских форм древние особенности, как доминирование *basioccipitale* в затылочном суставе и экспонированность сонных артерий на небной поверхности черепа (Шишкин, 1973; Warren, 1999). Однако примечательно, что переход от этих реликтовых черт к соотношениям, типичным для триасовых темноспондиллов, имел место также и *внутри* этого семейства (т.е. самостоятельно от других групп) – будучи документирован в качестве редкого отклонения на родовом уровне (австралийская форма, описанная как *Brachyoroidea indet.*; Damiani, Warren, 1996; ср. Шишкин, 2019а).

Другой пример незавершенного перехода к новой (мезозойской) модели организации связан с сохранением у отдельных раннетриасовых

¹ Факт стабильности этой конструкции по существу лежит в основе господствующих кладистских представлений о монофилии “стереоспондиллов” (Шишкин, 2018а, 2019а).

групп амфибий архаичного строения короноидной серии нижней челюсти. В этом случае прекоуроноид широко контактирует с симфизной пластинкой *dentale*, составляя ее заднее продолжение. Тем самым сохраняются соотношения, типичные для девонских прототетрапод (ср. Ahlberg, Clack, 1998), но уже редкие даже среди ранних *Temnospondyli* (Шишкин, 1994; Shishkin, Sulej, 2009). Такая картина обычна для пионерного раннетриасового семейства *Rhytidosteidae* (роды *Arcadia*, *Rhytidosteus*, *Mahavisaurus*; Warren, Black, 1985; Шишкин, 1994; Maganuco et al., 2014). То же самое характерно и для ряда гондванских лидеккеринид (*Lydekkerina*, *Chomatobatrachus*; Cosgriff, 1974; Hewison, 2007); однако, у их единственного лавразиацкого представителя *Luzoserphalus* уже достигнут нормальный для темноспондилов тип соотношений, т.е. симфизная пластинка и прекоуроноид разделены и лежат в разных плоскостях (наблюдения автора). Таким образом, и в этом случае, как у тупилакозаврида, переход к “мезозойскому” типу организации осуществлялся самостоятельно. Сходные процессы наблюдаются и в ранней эволюции доминантной группы триасовых амфибий – надсемейства *Carpitosauroidae*. У ее древнейшего (раннесифского) подсемейства *Selenosaginatae*, в отличие от всех других “стереоспондилов”, сохраняется рудиментарное состояние засочленовного отростка нижней челюсти, близкое к соотношениям у палеозойских форм (Новиков, 2016).

Все эти свидетельства внутренней неоднородности отдельных темноспондильных групп по степени завершенности их перехода к новой (мезозойской) равновесной организации соответствуют ожидаемым закономерностям системного преобразования (см. выше). Очевидно, что таким же неоднородным образом этот процесс протекал и в тех триасовых группах *Temnospondyli*, для которых геологическая летопись не сохранила его документированных ранних следов.

Неоднородность состава и путей преобразования местных биот

По своему составу пионерные региональные сообщества триасовых тетрапод обнаруживают высокую гетерогенность, выраженную в их родовом эндемизме (что нередко затрудняет их возрастную корреляцию). Как исключение выявляются лишь единичные таксоны с краткими эпизодами взрывного пространственного распространения на фоне разобщенности местных биот. Рептилии в этих ранних фаунах представлены очень скудно (за исключением Южной Африки, Антарктиды и, отчасти, Китая) – как в отношении разнообразия, так и частоты находок. К числу их наиболее общих

групп для индского времени относятся, в частности, парарептилии–проколофониды, представленные на разных континентах местными родами с одновершинными зубами и документированные в большинстве случаев (кроме Восточной Европы) лишь единичными находками (Cisneros, 2008a). Переход к двувершинному состоянию зубов в раннеолленекское время (происходивший, видимо, параллельно в ряде линий) ознаменовался в Южной Гондване эпизодом экспансии рода *Procolophon* в Южной Африке, Антарктиде и Южной Америке (Cisneros, 2008a, b; Dias-da-Silva et al., 2017; Peacock et al., 2019). Характерным элементом раннетриасовых фаун являются также диапсиды–архозавроморфы, в первую очередь, псевдозухии–протерозухиды. В большинстве случаев последние известны лишь по фрагментарным остаткам, что осложняет оценку валидности выделенных таксонов и характера их родственных отношений; среди их индских представителей наиболее очевидно лишь тесное родство южноафриканского *Proterosuchus* из низов зоны *Lystrosaurus* с китайским “*Chasmatosaurus*” (“Ch.” *yuani*) из формации Джикаюань (Ezcurra, 2016). Для раннеолленекского этапа раннетриасовой истории тетрапод достоверные сведения о протерозухидах, по видимому, исчерпываются данными о *Chasmatosuchus* из Восточной Европы².

Наиболее неоднородной для начала раннего триаса выглядит картина распространения терапсидных рептилий, которые доминируют в фаунах Южной Африки и Антарктиды, но, как правило, слабо известны на других континентах. Исключение на этом фоне составляет лишь эпизод экспансии дицинодонта *Lystrosaurus*, захватившей часть гондванских субконтинентов, Северную Азию и, в минимальной степени, Восточную Европу (Fröbisch, 2009).

В отличие от амниот, темноспондильные амфибии более или менее широко представлены почти во всех индских фаунах, формируя в их пределах высоко эндемичные сообщества. Последние образованы небольшой группой в основном недолговечных семейств, возникших, большей частью, на рубеже перми и триаса. Примерно половина из них известна в индском веке почти исключительно на южногондванских субконтинентах – либо повсеместно (*Lydekkerinidae* и, вероятно,

² Вместе с тем, недавняя оценка родственных отношений *Chasmatosuchus* помещает его в совокупность (политомию) трудно позиционируемых таксонов, “промежуточных” между протерозухидами и эритрозухидами (Ezcurra, 2016). Такое же положение принимается и для антарктического рода *Antarctanax* – очевидно, более молодого, чем южноафриканский *Proterosuchus* (Peacock et al., 2019). Близкий по возрасту тасманийский род *Tasmaniosaurus*, обычно относимый к протерозухидам, расценивается в этих анализах как сестринский для *Archosauriformes*.

Rhytidosteidae), либо только в Австрало-Тасмании (Brachyopidae)³. Напротив, в Лавразии лидеккерины представлены в это время единственным местным родом, тогда как ритидостеиды (редкие эндемичные формы) впервые появляются лишь в раннем оленеке (Шишкин, 1980; Шишкин, Вавилов, 1985). Настоящие же брахиопиды, видимо, вообще сюда не проникали в течение триаса (Шишкин, 2011). С другой стороны, примитивные трематозавроидные семейства (Benthosuchidae, Thoosuchidae), принадлежащие к доминантам раннескифской восточноевропейской фауны, целиком эндемичны для Лавразии.

Наиболее космополитным семейством амфибий в индских триасовых сообществах являются Tupilakosauridae — с самостоятельными родами, по меньшей мере, в Европе (Шишкин, 1973, 2011), Южной Африке (Warren, 1999) и Австралии (Damiani, Warren, 1996; Шишкин, 2019a). Другой общий компонент составляют древнейшие линии надсемейства Capitosauroida — господствующей триасовой группы, несомненно, эволюционировавшей в Лавразии и Гондване параллельно (Watson, 1962; Очев, 1966; Shishkin et al., 2004). К наиболее ранним представителям этих независимых линий относятся, соответственно, европейское подсемейство Selenocarinae, и австралийские формы типа Rewanobatrachus (Шишкин и др., 2006; Новиков, 2016, 2018; ср. Schoch, Milner, 2000). Еще одну номинально общую, но, скорее всего, гетерогенную пионерную группу составляют длиннорылые трематозавриды—лонхоринхины. Реликты палеозойских доминантов (диссорфоиды, ринезухиды) достоверно известны в начале раннего триаса лишь в Южной Африке.

На фоне эндемизма пионерных амфибийных сообществ раннего триаса в них крайне редки случаи более широкого распространения отдельных родов. Один из таких примеров — единственная находка южноафриканского Lydekkerina в Австралии (Warren et al., 2006); сведения о присутствии этого рода в Индии более проблематичны (ср. Tripathi, 1969; Shishkin et al., 1996; Schoch, Milner, 2000). Не исключено также проникновение индийского лонхоринхина Gonioglyptus в Восточную Европу (Шишкин и др., 2006).

Этапность событий в короткой истории пионерных тетраподных фаун триаса (приблизительно охватывающей инд — ранний оленек) также не показывает единообразия для разных блоков суши. Одним из наглядных примеров может служить сопоставление сообщества южноафрикан-

ской зоны Lystrosaurus с его суммарным возрастным аналогом в Южной Америке, т.е. с фаунами формаций Буэна Виста (Уругвай)⁴ и Санга ду Кабраль (Бразилия). Характерные маркеры двух разновозрастных интервалов зоны Lystrosaurus, а именно, тупилакозавриды и примитивные проколофоны (в сочетании с лидеккеридами) в ее основании и, с другой стороны, массовое присутствие вида Procolophon trigoniceps в ее верхней части, находят свое прямое отражение, соответственно, в уругвайской фауне и в верхах интервала распространения бразильской (Pfeiro et al., 2004; Shishkin, 2009; Dias-da-Silva et al., 2017). Но в то время как два южноамериканских сообщества четко разделены и не имеют общих таксонов, в хронологически эквивалентной им фауне Lystrosaurus не удается распознать ясных возрастных подразделений, хотя ее состав, несомненно, менялся во времени (Шишкин, 2018б, 2019б).

Не менее обособлена начальная история развития триасовых тетрапод Австрало-Тасмании, где выделяются два типа пионерных сообществ (Cosgriff, 1984) — фауна формаций Аркадия и Ревана на востоке Австралии и фауна с руководящим ритидостеидным родом Deltasaurus, представленная в формациях Блайна (на западе континента) и Ноклофти (в Тасмании). Хотя в число их доминантов входят члены ряда общих амфибийных семейств (прежде всего, ритидостеид и брахиопид), они не обнаруживают ясной эволюционной преемственности, указывающей на их возрастные соотношения; поэтому последние устанавливаются, в основном, лишь косвенно. Возраст фауны формации Аркадия определяется как индский по сопутствующей микрофлоре, а также по присутствию в ней предполагаемого тупилакозавриды и примитивного проколофоноида (Warren et al., 2006; Шишкин, 2019a). Фауну Deltasaurus обычно помещают в ранний оленек (или инд — ранний оленек) на основе ее сопоставлений с одновозрастной биотой из прибрежно-морских отложений формации Кокатеа в Пертском бассейне Австралии, включающей в себя остатки аммонитов и конодонтов (Шишкин и др., 2006; Haig et al., 2015; ср. Berrell et al., 2020). Общих таксонов для этих двух пионерных фаун достоверно не установлено⁵.

⁴ Уругвайскую фауну иногда рассматривают в качестве переходной от перми к триасу (Pfeiro et al., 2003, 2015), основываясь на неточных определениях ее компонентов (ср. Shishkin, 2009; Шишкин, 2018б, 2019б).

⁵ В то же время, для сопутствующих им рыб указывается общий вид двоякодышащих—цератодонтид *Ptychoceratodus phillipsi* (Kemp, 1996; Berrell et al., 2020). Последнему приписывается широкий возрастной диапазон, охватывающий также средний триас Южной Африки (откуда происходит его голотип: Kemp, 1996) и карний Бразилии, что может породить сомнения в точности видовой идентификации австралийских находок.

³ Обследование автором в 1993 г. образца из базальной нижнетриасовой формации Нижний Фримув Антарктиды, отнесенного к брахиопидам (Colbert, Cosgriff, 1974), не подтвердило этого заключения (см. также: Warren, Marsicano, 2000).

Отдельную картину, трудно сопоставимую с предыдущими вариантами, показывает ранняя история триасовых тетрапод Европы, документированная в Европейской России и, отчасти, в Гренландии. По сравнению с гондванскими фаунистическими последовательностями, она известна более детально и относительно хорошо датирована, благодаря находкам ряда руководящих для нее родов амфибий в прибрежно-морских разрезах (Ochev, Shishkin, 1989; Шишкин, Очев, 1999; Shishkin et al., 2000). Индский этап включает здесь в себя два различающихся преемственных эпизода, отвечающих вместе фауне *Tupilakosaurus* (Шишкин, Новиков, 2017). Раннему из них отвечает обедненная биота, в которой доминирует собственно род *Tupilakosaurus* (при отсутствии других темноспондиллов, кроме лидеккеринида *Luzocerphalus*). Сообщество позднего эпизода, известное лишь на юго-востоке Восточно-Европейской платформы (помимо единичных находок в Гренландии), показывает резкий рост таксономического разнообразия (Новиков, 2016, 2018). Среди новых амфибий для него наиболее характерны эндемичные европейские капитозавроиды (*Selenosaginatae*) и их дериваты (*Syrtosuchinae*), а также первые лонхоринхины и некоторые “обычные” трематозавроиды, целиком или частью представленные местными родами.

Раннеоленинский этап в эволюции восточно-европейских сообществ документирован пространственно намного шире и также включает в себя два главных возрастных интервала. Им отвечают две фауны с доминированием в первой — примитивных трематозавроидов, представленных типичными *Benthosuchidae*, и в последующей — капитозавроидов подсемейства *Wetlugasaurinae*. Обе эти группы неизвестны вне Евразии. Им также сопутствует радиация нескольких не-бентозухидных трематозавроидных линий, в первую очередь, эндемичных *Thoosuchinae*, а также плохо известного семейства *Quantasidae*. Общей чертой всех рассмотренных европейских сообществ (как и более поздних, вплоть до ладинского времени) является присутствие редких реликтовых антракозавроморф (*Chroniosuchia*), эндемичных для Евразии (Шишкин и др., 2014).

Все изложенное показывает, что облик древнейших тетраподных фаун триасовой суши несет на себе различные следы неравновесного (неупорядоченного) состояния, которое, очевидно, характеризовало переход от пермского типа биоты к раннемезозойскому. К ним относятся: (а) разнородность и незаконченность структурных изменений в организации ряда недавно возникших групп, (б) высокая степень эндемизма пионерных региональных сообществ, и (в) неоднородная картина смены последних во времени.

ПРОЯВЛЕНИЯ НЕУСТОЙЧИВОСТИ ТЕРМИНАЛЬНОЙ ПОЗДНЕПЕРМСКОЙ ТЕТРАПОДНОЙ ФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Рассмотренные выше особенности пионерных сообществ триасовых позвоночных, свидетельствующие об их незавершенной стабилизации, явились итогом экосистемной перестройки, связанной с распадом позднепермской наземной биоты. Необратимые изменения последней, связанные с утратой ею системного равновесия, очевидно, протекали относительно быстро, и эпизоды их временной стабилизации в новых меняющихся условиях не могли быть долгими. Поэтому вероятность сохранения их следов в геологической летописи в целом невелика.

С этой точки зрения наиболее документированным и редким исключением в настоящее время является вязниковская фауна позвоночных Восточной Европы, отвечающая терминальному (поздневятскому) интервалу поздней перми. Эта фауна, известная, главным образом, из бассейна р. Клязьмы у г. Вязники, и более обрывочно — далее на восток, вплоть до Волго-Вятского междуречья, затронута многими исследованиями (см. обзор: Шишкин и др., 2018). По сравнению с предшествующими позднепермскими сообществами соколковского типа (Сенников, Голубев, 2017), она показывает характерные проявления неравновесности (переходности) своего состава, говорящие о процессе поиска региональной наземной биотой новой устойчивой организации. Среди этих проявлений можно выделить несколько основных категорий, рассмотренных ниже.

Хотя по групповому составу вязниковское сообщество в основном сохраняет позднепермский облик, его трофическая организация меняется в сторону картины, характерной для мезозоя. Крупные фитофаги — парейзавры вместе с хищниками — горгонопиями, венчавшими пищевую пирамиду в фаунах соколковского комплекса, здесь исчезают. Их роль переходит, соответственно, к дицинодонтам, а среди хищников — к тероцефалам и первым архозаврам — протерозухиям, представленным здесь их единственным палеозойским родом *Archosaurus* (Сенников, Голубев, 2006). Указанная трофическая связь дицинодонтов и протерозухид предшествует ее закреплению уже в начальной истории раннетриасовой биоты Южной Африки (Reig, 1970), где названные группы представлены, соответственно, родами *Lystrosaurus* и *Proterosuchus*.

Появление в вязниковской фауне архозавров, предвещающее их господство в мезозое, является здесь только одним из примеров “упреждающего” становления новых исторически устойчивых типов организации на фоне распада связей внутри позднепермской биоты. В составе сопутствующей

щей ихтиофауны к числу подобных же событий относится первое появление двоякодышащих — цератодонтиформ, а также, возможно, хрящевых ганоидов из мезозойской группы *Saurichthyidae* (Миних и др., 2011, 2014; Lebedev et al., 2015).

Еще одно близкое по характеру отличие вязниковского сообщества от предшествующих позднепермских фаун связано с появлением в нем реликтовых антракозавров—хрониозухид из семейства *Bystrowianidae*. Хотя последние впервые фиксируются еще в средней перми Китая (Шишкин и др., 2014, с. 60; Jiang et al., 2017), в Восточной Европе их не находят, вплоть до вязниковского времени. Т.е. ранее они здесь либо отсутствовали, либо относились к редким маргинальным элементам биоты, не улавливаемыми геологической летописью. Отмеченный эпизод экспансии быстровианид на рубеже перми и триаса в Восточной Европе, по-видимому, имел широкое пространственное выражение на территории Евразии (см. ниже). Как и в случае впервые возникших групп, принадлежащих числу будущих доминантов, появление быстровианид в вязниковской фауне предшествовало началу их мезозойской истории (ограниченной лишь ранним — средним триасом Европы).

Следующая особенность вязниковской фауны, говорящая о ее переходности и относительной неустойчивости, связана с проявлениями “Lazarus” эффекта, т.е. с кратковременным “возрождением” в ней отдельных групп, казавшихся вымершими уже много ранее. Сюда относится неожиданное присутствие здесь реликтов пермокарбоновой экваториальной биоты — *Microsauria* среди амфибий и двоякодышащих рыб рода *Gnathorhiza*⁶ (Shishkin, Ochev, 1993; Миних и др., 2011; Шишкин и др., 2018). В отличие от новых для палеозоя групп (таких как архозавры), чье появление в вязниковской фауне предвосхищало их расцвет в мезозое, указанные реликты либо исчезают уже в перми, либо, как *Gnathorhiza*, не переживают раннего триаса.

К явлениям того же порядка, что отмечены выше, можно отнести и эпизод “возвращения” в геологическую летопись узкощитковых представителей антракозавров — хрониозухид (в составе отряда *Chroniosuchia*) — предполагая, что их вязниковский род *Uralerpeton* связан близким родством со своим единственным известным морфологическим предшественником — сундырской *Suchonica* (Голубев, 1999), существовавшей в первой половине северодвинского времени, перед появлением соколковского фаунистического комплекса. Такая связь представляется высоко вероятной (Шишкин и др., 2014, с. 65). Однако в

этом случае уже нет речи о возвращении прежней доминантной группы. Оба известные нам эпизода существования узкощитковых хрониозухид были одинаково эфемерными, будучи равно приурочены к крупным биотическим перестройкам (в первом случае — к позднепермскому кризису, во втором — к переходу от среднепермской диноцефаловой биоты к фаунам соколковского комплекса; см. Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Буланов, 2018). Иначе говоря, в обоих случаях эти формы представляли собой типичные “таксоны катастрофы” (“disaster taxa”), характерные для эпох биотических перестроек. Высокая изменчивость дермальных щитков у *Suchonica* (Голубев, Буланов, 2018), с характерными отклонениями в сторону быстровианидной организации (Шишкин и др., 2014), по-видимому, имеет также место и у хуже известного вязниковского *Uralerpeton*. Эта черта может служить дополнительным косвенным указанием на относительную неустойчивость организации соответствующих переходных биот.

В добавление ко всем указанным особенностям вязниковской фауны, у единственного известного в ней рода темноспондильных амфибий — тримерорахоида *Dvinosaurus* наблюдаются разнородные отклонения от организации, типичной для палеозойских форм. Морфология его представителей демонстрирует здесь характерную картину повышенной изменчивости филума накануне вымирания, т.е. его “терминальную неустойчивость” (Шишкин, 2015). Два встреченных здесь вида *Dvinosaurus* показывают резкие мозаичные отличия — как друг от друга, так и от своего консервативного предшественника *D. primus*, существовавшего на протяжении всей истории фаун соколковского комплекса. Главные из этих отличий одновременно являются отчетливыми отклонениями в сторону мезозойского плана темноспондильной организации. В одном случае (у вида *D. egregius*) — это развитие задних сошниковых отростков и внедрение сонных артерий в парасфеноид; в другом (у *D. purlensis*) — развитие засочленовного отростка нижней челюсти и приобретение транссегментальной интеграции позвонковых полуцентров. Альтернативность этих преобразований у двух видов создает впечатление их дивергентной эволюции, но фактически они демонстрируют одинаковую направленность изменений в сторону мезозойского морфотипа, только выраженную в виде разных начальных шагов (Шишкин, 2019а). Вероятно, эти два известных нам вязниковских вида двинозавра составляют лишь часть того спектра неустойчивых структурных вариантов, которые одновременно возникли на базе исходной организации рода в поисках новой модели равновесия в критически изменившихся условиях. Указанная вспышка изменчивости внутри рода, с отдельными гротескными отклонениями от

⁶ На юго-востоке Восточно-Европейской платформы и в Южном Приуралье этот род, очевидно, появляется в вятском ярусе несколько ранее (Tverdokhlebov et al., 2005).

его исходной консервативной организации, с очевидностью указывает на ее исторически недавнее возникновение.

Само по себе наличие в вязниковской фауне двух резко различных, и при этом пространственно разделенных видов *Dvinosaurus* (соответственно, в бассейнах рр. Клязьмы и Вятки), позволяет предполагать ее локальную неоднородность даже в пределах той ограниченной территории, на которой она сегодня известна. Степень этой неоднородности остается неясной из-за ограниченности доступного материала, но, как показано выше на примере раннетриасовых фаун, она составляет типичную черту переходных неравновесных биот.

При всех изменениях в сторону мезозойского облика, наблюдаемых в терминальной пермской тетраподной фауне Восточной Европы, она остается резко отличной от сменивших ее пионерных раннетриасовых (индских) сообществ, не обнаруживая с ними сходства ближе, чем на уровне единичных общих семейств, таких как *Bystrowianidae* или *Proterosuchidae*. Если косвенно оценить время обособления линий, к которым принадлежат доминанты местных индских фаун, ориентируясь при этом на время появления их ближайших родственников в палеозойских сообществах, то в большинстве случаев начало истории первых приходится относить не ближе, чем к ранней или средней перми. В частности, это касается двух основных пионерных семейств темноспондильных амфибий триаса Восточной Европы. В этом случае на раннюю пермь приходится появление как примитивных предков *Tupilakosauridae*, так и той единственной палеозойской группы (ринезухид), которую можно считать сестринской для *Capitosauridae* (Milner, Sequeira, 2004; Cisneros et al., 2015)⁷. Очевидно, что даже и в случае единичных семейств, унаследованных от вязниковской биоты, их древнейшие раннетриасовые представители не являются прямыми потомками выявленных пермских таксонов (в частности, это касается быстровианид; см. Шишкин и др., 2014). В целом очевидно, что пионерная триасовая тетраподная фауна региона возникла не как продукт трансформации терминальной пермской, но сформировалась заново, за счет маргинальных таксонов, имевших более или менее длинную скрытую родословную (“ghost lineages”) на протяжении перми. Иначе говоря, *системное преобразование фауны* тетрапод как целого при переходе к мезозою выглядело на уровне ее элементарных составляющих как *пространство множества неупорядочен-*

ных исторических замещений — очевидно, сначала очень неустойчивых и меняющихся во времени.

ВЕРОЯТНЫЕ СЛЕДЫ “ВЯЗНИКОВСКОГО ЭПИЗОДА” В ЕВРАЗИИ ЗА ПРЕДЕЛАМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Возможность выявления в региональных пермских биотах критических терминальных изменений, подобных тем, что отмечены для вязниковской фауны, предполагает, во-первых, достаточную полноту собранных остатков, потенциально связанных с таким событием. Во-вторых, для конкретного региона необходимо наличие в геологической летописи следов как минимум двух преемственных фаунистических эпизодов, сравнение которых указывало бы на факт упомянутых изменений. На территории Евразии вне Восточной Европы среди костеносных толщ поздней перми мы не знаем разрезов, достаточно полно отвечающих этим двум требованиям. Тем не менее, опираясь на отдельные специфические элементы вязниковской биоты, можно полагать, что обнаружение их аналогов в других седиментационных бассейнах может с большой вероятностью указывать на терминально пермский возраст характеризующих их сообществ и, косвенно — на неустойчивое состояние последних.

Речь идет, прежде всего, о хронизуциях—быстровианидах как о семействе, известном исключительно в пределах евразийской суши. Присутствие быстровианид в трех последовательных интервалах средней—верхней перми Китая (Шишкин и др., 2014; Liu et al., 2014; Jiang et al., 2017; Liu, Abdala, 2017), вместе с их поздним появлением в Восточной Европе, с основанием позволяет считать центральную часть Азии местом исходной радиации этой группы, откуда она распространялась как на запад, так, очевидно, и на восток (ср.: Arbez et al., 2018; Wilmann et al., 2019). Если исходить из этого взгляда, то тогда любая центральноевропейская находка пермских быстровианид не может быть древнее вязниковской *Bystrowiana*. Суммарно для Евразии можно указать три подобных находки, соотносимых по возрасту с названным восточноевропейским родом.

Центральная Европа (Германия)

В составе фауны из трещинных заполнений в нижних медистых сланцах (нижний цехштейн) у г. Корбаха, земля Гессен (Korbach, Hessen), по единственному туловищному щитку описан быстровианид *Hassiacoscutum* (Wilmann et al., 2019), несомненно, близкий, если не тождественный *Bystrowiana*. Ранее здесь были установлены фрагментарные остатки терапсид (позднепермский цинодонт *Procynosuchus* и неопределимый дицинодонт), архозавроморфных диапсид, вклю-

⁷ Представление о тесном родстве *Tupilakosauridae* с пермскими *Dvinosauridae*, принимаемое в кладистических схемах (напр., Yates, Warren, 2000; Schoch, Voigt, 2019), исходит из ряда ошибочных оценок синапоморфий этих групп (Шишкин, 2011, 2020).

чая форму, близкую к *Protorosaurus*, а также мелкого парейазавра и капторинида с многорядными зубами (Sues, Munk, 1996). Цитируемые авторы, изучавшие эту фауну, относят ее к собственно раннему цехштейну, т.е. к нижнему (вучапинскому) ярусу верхней перми, полагая, что содержащиеся ее осадочные заполнения лишь немного моложе, чем вмещающие их коренные сланцы. Мы не видим достаточных оснований для такого заключения, учитывая как саму находку здесь быстровианида, так и тот факт, что отдельные заполнения в местных медистых сланцах имеют в действительности разный геологический возраст (некоторые содержат остатки плейстоценовых млекопитающих: Sues, Munk, 1996). Более вероятным представляется отнесение обсуждаемых остатков к терминальной перми и, тем самым, к чансинскому ярусу. Этому не противоречит присутствие среди них цинодонта *Procynosuchus* — одного из руководящих таксонов терминальной пермской зоны *Dicynodon* в бассейне Карру Южной Африки (Viglietti et al., 2016), а также представителя капторинид–морадизаврин — группы, относящейся к числу доминантов в фауне верхней перми Северной Африки (Jalil, Dutuit, 1996; Modesto et al., 2018). Мы полагаем, что обсуждаемая фауна может быть приблизительно одновозрастна вязниковскому сообществу.

Кумай

Как уже сказано, в перми Китая быстровианиды известны из трех разновозрастных горизонтов. В среднепермской диноцефаловой фауне Дашанькоу в провинции Ганьсу установлен род *Yumenoperpeton* (Jiang et al., 2017), вероятно, синонимичный роду *Ingentidens* (ср.: Шишкин и др., 2014) из той же ассоциации, описанному в качестве хронизухида (Li, Cheng, 1999). В позднепермской фауне Циюань из формации Шаншихэдзы в провинции Хенань описаны виды трех номинальных родов: *Bystrowiana*, *Jiuanitectum* и *Dromotectum* (Young, 1979; Liu et al., 2014). Сопутствующий тетраподный комплекс (парейазавры, горгонопсии, цинодонты) указывает на примерное возрастное соответствие зоне *Cisteccephalus* Южной Африки и соколковскому комплексу Восточной Европы. Наконец, собственно предмет нашего внимания — это ближе не определимый быстровианид, описанный вместе с остатками тероцефала из формации Гоудикен в разрезе Далонгкоу провинции Синцзянь (Liu, Abdala, 2017). Принадлежность формации Гоудикен к терминальной перми устанавливается по составу ее дицинодонтов, в котором “упреждающее” появление рода *Lystrosaurus* (типичного для раннего триаса) сочетается с присутствием *Jimusaria* — пермского таксона, близкого к *Dicynodon* (Cheng, 1980; Fröbisch, 2009).

Индокитай (Лаос)

Из пограничных отложений перми и триаса бассейна Луанг Прабанг в Лаосе описан череп необычной хронизухии *Laosuchus* с утраченными ушными вырезками (Arbez et al., 2018). Отсутствие на черепе преорбитальных окон исключает его отнесение к хронизухидам. Очевидно, он принадлежит либо специализированному быстровианиду, либо (что менее вероятно) — представителю общих предков двух названных семейств хронизухий. Среди датировок, полученных для костеносных туфогенных осадков бассейна Луанг Прабанг (по данным цирконового анализа), наиболее поздние дают максимальный возраст 252.0 ± 2.6 и 251.0 ± 1.4 Ma, т.е. охватывают собою границу перми и триаса. При этом первая из них получена из места находки двух дицинодонтов, один из которых эволюционно отвечает уровню *Dicynodon* (т.е. типу организации, доминирующему в поздней перми), а второй отнесен к каннемейериформам (Olivier et al., 2019). В сумме это не проясняет реального возраста находок, учитывая, что древнейший известный каннемейериформ происходит из базального триаса Китая. Цитированные выше исследования обсуждаемой тетраподной фауны априорно принимают для нее максимальный возраст не выше 251.0 ± 1.4 Ma, опираясь в этом решении, главным образом, на следы перемыва цирконовых зерен во вмещающих осадках (Olivier et al., 2019). При этом стратиграфическое положение фауны либо не уточняется (Arbez et al., 2018), либо допускается наиболее вероятной ее принадлежность к триасу, хотя возможность пермского возраста также не исключается.

Таким образом, сохраняется достаточно высокая вероятность позднепермского возраста *Laosuchus* (ср. Bernardi et al., 2017). В этом случае индокитайская находка может служить дополнительным свидетельством, что в конце перми на территории Евразии имел место краткий эпизод масштабной широтной экспансии быстровианид (нашедший также отражение в вязниковской фауне).

ФАКТИЧЕСКИЕ ИЛИ ВОЗМОЖНЫЕ ПРОЯВЛЕНИЯ НЕРАВНОВЕСНОГО (ПЕРЕХОДНОГО) СОСТОЯНИЯ В ТЕРМИНАЛЬНЫХ ПЕРМСКИХ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВНЕ ЕВРАЗИИ

Южная Гондвана

Южная Африка. Геологическая летопись бассейна Карру Южной Африки считается одним из главных источников сведений об эволюции сообществ пермских наземных позвоночных. Тем не менее, данные о начальных изменениях в мире

тетрапод, связанных с распадом пермской биоты, в этом случае очень скудны. Они касаются завершающей пермской фауны бассейна, характеризующей зону *Daptoccephalus*. Недавнее уточнение объема этой зоны, связанное с ревизией списка ее руководящих таксонов (которыми теперь признаны дицинодонт *Daptoccephalus leoniceps* и тероцефал *Theriognathus microps*), привела также к разделению ее на две подзоны (Viglietti et al., 2016). Из них верхняя отвечает хорошо известному факту появления здесь дицинодонтов рода *Lystrosaurus* — будущего типичного компонента пионерной триасовой биоты. Это изменение является, по-видимому, единственным известным для региона свидетельством, указывающим на начало перестройки терминального пермского сообщества в сторону мезозойского плана организации.

Оценка таксономического разнообразия двух частей зоны *Daptoccephalus*, сделанная на основании нескольких сотен надежно привязанных костных находок, привела к заключению, что оно, скорее всего, мало менялось во времени, несмотря на заметно меньшее число остатков, встреченных в верхней подзоне. Соответственно, признается наиболее вероятным, что реальное массовое вымирание последней пермской фауны имело здесь место лишь в кратком заключительном эпизоде существования ее верхней подзоны (Viglietti et al., 2016). Объективно этот вывод мало согласуется с ранее выдвинутым представлением о “ступенчатом” вымирании фауны *Daptoccephalus*, основанном на предполагаемом наличии в местных осадках следов нескольких фаз этого процесса (Smith, Botha-Brink, 2014). При этом данные об уровнях последнего появления в осадках тех или иных анализируемых таксонов (лежащие в основе указанного представления) нередко существенно расходятся с аналогичными последующими оценками, что отчасти может быть связано с различиями в мощности сопоставляемых локальных разрезов (Viglietti et al., 2016). Но даже если феномен “ступенчатого” вымирания в какой-то мере реален, он в этом случае касается лишь этапов обеднения фауны *Daptoccephalus*, но не появления в ней новых элементов — предвестников будущих доминантов или, наоборот, “оживших” реликтов предшествующих биот. Таким образом, большинство фактических проявлений переходного (неравновесного) состояния южноафриканской терминальной позднепермской фауны все еще остается скрытым от нас.

Восточная Африка. Позднепермские тетраподные фауны южноафриканского типа с полным доминированием терапсид известны также на востоке континента — прежде всего, в Малави (формация Чивета), Замбии (бассейн Луангва, формация Верхняя Мадумабиса) и Танзании (бассейн Рухуху, формация Юсили). Среди них, при срав-

нении с эталонными сообществами бассейна Карру, особенно выделяется фауна Юсили — из-за высокой степени эндемизма, а также из-за совместного присутствия в ней многих родов, которые в Южной Африке соответствуют разным возрастным (зональным) интервалам (Sidor et al., 2010; Angielczyk et al., 2014a, b).

На фоне этих черт танзанийской фауны заслуживает специального внимания (в рамках нашего исследования) присутствие среди ее эндемиков уникальной темноспондильной амфибии *Peltobatrachus*. В современных кладистических опытах построения системы *Temnospondyli* (напр., Yates, Warren, 2000; Schoch, 2013) этот род рассматривается как представитель базальных “стереоспондилов”, не имеющий близкого родства с какой-либо из мезозойских групп. Однако по необычным особенностям осевого скелета эта форма близка к триасовым плагиозаврам, и на этом основании может резонно считаться их ранним примитивным предшественником (Panchen, 1959; Шишкин, 1987; Milner, 1990).

Появление этого аберрантного таксона — в условиях почти полного отсутствия в поздней перми Южной Гондваны иных темноспондилов, кроме доминирующего семейства *Rhinesuchidae* — позволяет с осторожностью сделать два предположения. Во-первых, возможно, что мы имеем здесь дело с начальным нарушением нормальной организации местной биоты, что позволило закрепиться в ее составе новому компоненту, предвещающему становление одной из раннемезозойских групп. Во-вторых, логично допустить, что эти события могли иметь место перед самым концом перми, вместе с другими (неизвестными нам) проявлениями предкризисной дестабилизации тетраподного сообщества.

Достоверность этих допущений сейчас трудно проверить. Фауну Юсили обычно сопоставляют с южноафриканской зоной *Cisteccephalus* (вучапинский ярус), опираясь не столько на их прямое соответствие, сколько на корреляцию с названной зоной тетраподного комплекса из формации Верхняя Мадумабиса в Замбии. В свою очередь, синхронность этого комплекса с сообществом Юсили обосновывается, главным образом, присутствием в них общего вида дицинодонтов “*Dicynodon*” *huenei* (Angielczyk et al., 2014a, b). Но правомерность отнесения замбийских находок к этому таксону (ревизованному позднее как вид *Daptoccephalus*) подвергается сомнению (Kammerer, 2019). Кроме того, примечательно присутствие в фауне Юсили тероцефала *Theriognathus microps* — одного из руководящих видов терминальной пермской зоны *Daptoccephalus* в Южной Африке, а также находка в танзанийской фауне биармозухии (бурнетиида), предположительно, близкой к виду из упомянутой зоны (Sidor et al., 2010). Одна-

ко возможность пересмотра датировки фауны Юсила в сторону более молодого возраста сама по себе не говорит о ее соответствии именно завершающему интервалу зоны *Daptocerphalus*. Тем самым остается неясным, отвечает ли, в самом деле, появление плагиозавроида *Peltobatrachus* началу кризисных изменений в позднепермской биоте.

Австралия и Тасмания. Среди немногих тетрапод из восточной части Южной Гондваны, имеющих (достоверно или предположительно) пермский возраст, специального внимания заслуживает брахиопидный темноспондил *Bothriceps* из отложений группы Верхний Парминер на юго-востоке о-ва Тасмания (Wagren et al., 2011). Нижняя часть этой толщи, содержащая остатки *Bothriceps*, датируется в целом как интервал перехода от перми к триасу. Песчаники с остатками неопределимого дицинодонта (Rozefelds et al., 2011), непосредственно подстилающие захоронение, имеют абсолютную датировку 253 ± 4 млн лет, указывающую на позднюю пермь как максимально ранний допустимый для них возраст. При этом в целом брахиопиды известны как мезозойская группа.

На фоне своих типично брахиопидных особенностей род *Bothriceps* показывает также мозаику необычных для семейства плезиоморфий (таких как форма задневисочных отверстий черепа, сохранение *foramen chordae tympani* в нижней челюсти и др.), а, с другой стороны – редкую среди *Temnospondyli* специализацию позвонков, имеющих диплоспондильное строение, как у тупилакозаврид. Эта комбинация черт выглядит примером “архаического многообразия”, т.е., очевидно, говорит о принадлежности таксона к одной из базальных ветвей, связанных с ранним этапом становления брахиопидной организации. Такой статус *Bothriceps* согласуется с его упомянутой “переходной” датировкой, причем его пермский возраст выглядит наиболее вероятным.

Еще одним примером “упреждающего” появления мезозойской группы в регионе является присутствие ритидостеидного темноспондила *Trucheosaurus* в верхней перми Нового Южного Уэльса Австралии (Marsicano, Warren, 1998). Однако интервал, из которого происходит эта находка (формация Глен Дэвис угленосной толщи Иллаварра), датируется по палиноморфам джюльфинским (вучапинским) ярусом, и, тем самым, не относится к терминальной перми. Если эта датировка верна, то появление на указанном уровне раннего ритидостеида трудно связывать с началом распада пермской биоты.

Северная Африка (Центральная Пангея)

Среди тетраподных сообществ, относимых к поздней перми, резко выделяются эндемичные фауны Северной Африки, встреченные в формации Моради Нигерии и формации Икакерн бассейна Аргана в Марокко. Они известны по скелетным и следовым остаткам и связаны с экваториальными палеоширотами (Bernardi et al., 2017). Уникальность их группового состава, объединяющего как бы разновозрастные эпохи, позволяет допускать, что в них зафиксировано некое переходное (относительно кратковременное) состояние в эволюции региональной биоты – очевидно, накануне позднепермского кризиса. Фактически в них наблюдается совмещение пенсильванско–раннепермских по облику элементов с более поздними пермскими формами. К первым в фауне Нигерии относятся темноспондильные амфибии эдопоидного эволюционного уровня, включающие в себя собственно эдопоида (кохлеозаврида) *Nigerpeton* и близко родственный таксон *Saharostega* (Sidor et al., 2005; Damiani et al., 2006; Steyer et al., 2006; Sidor, 2013). В Марокко, где темноспондилы плохо известны (Steyer, Jalil, 2009), среди амфибий доминирует лепоспондил–диплокаулид, близкий к североамериканским родам *Diplocaulus* и *Diploceraspis* (Germain, 2010). Для позднепермского времени все эти элементы выглядят “живыми ископаемыми”, унаследованными от евроамериканской пермокарбоневой биоты, характеризовавшей “эдафозавро–нектридиевую” экваториальную провинцию А. Милнера (Milner, 1993). Такая же оценка отчасти оправдана и для одной из двух главных групп сопутствующих растительноядных рептилий – капторинид подсемейства *Moradisaurinae* с многорядными челюстными зубами (Jalil, Dutuit, 1996; O’Keefe et al., 2005; Modesto et al., 2018). Ибо, хотя капториниды в разной степени известны в течение всей перми (Modesto, Smith, 2001; Reisz et al., 2011), их расцвет также связан именно с началом этого времени. Единственным широко представленным в Северной Африке тетраподным компонентом, обычным для поздней перми в целом, являются парейазавры (роды *Bunostegos* в Нигерии и *Arganaceras* в Марокко: Sidor et al., 2003; Jalil, Janvier, 2005; Tsuji et al., 2013; Turner et al., 2015). В фауне Моради им, как и морадизавринам, принадлежит примерно треть всех находок (Bernardi et al., 2017). Напротив, скелетные остатки терапсид либо неизвестны, либо, в случае фауны Моради, представлены пока единственным фрагментом, относимым предположительно к горгонопсиям–рубиджинам (Smiley et al., 2008).

Если гипотетически рассматривать необычную структуру североафриканских сообществ как переходное неустойчивое состояние, связанное с процессом дезинтеграции позднепермской био-

ты, то оно, очевидно, должно быть достаточно близким по времени к итоговому пермскому вымиранию. Т.е. во всяком случае, речь должна идти действительно о фаунах позднепермского возраста.

Однако на самом деле датировка этих сообществ не вполне ясна. Присутствие диплокаулид в Марокко позволяет допускать их раннепермский возраст (Dutuit, 1988; Milner, 1993; Lucas, 2004). С другой стороны, отнесение рассматриваемых фаун к поздней перми (Taquet, 1972) часто подразумевало среднюю пермь в нынешнем понимании. В этом случае оно, в основном, опиралось на сопоставление марокканских форм (капторинида—морадизаврина и, позднее, диплокаулида) с сообществами из казанского яруса Восточной Европы и из его предполагавшегося эквивалента в Северной Америке (Taquet, 1972; Jalil, Dutuit, 1996). Наконец, главные аргументы, выдвигаемые в пользу собственно позднепермской датировки (преобладающей ныне) — это вероятное присутствие в фауне Морадии горгонопиды—рубджиина, а также тот факт, что все известные южноафриканские капториниды относятся именно к этому возрасту (Smiley et al., 2008; Tsuji et al., 2013). Более косвенным доводом служит сопоставление североафриканских фаун с их комплексами формации Валь Гардена в Южных Альпах, датируемым поздней пермью (Bernardi et al., 2017). Привязка обсуждаемых фаун к ярусам верхней перми, т.е. вучапинскому (Sidor et al., 2005, рис. 2; Hmich et al., 2006) или чансинскому (Modesto et al., 2018), указывается редко и без конкретного обоснования.

Отметим также, что оценка возраста наиболее рутинного группового компонента марокканской и нигерийской фаун, т.е. парейазавров, остается неоднозначной. В обоих случаях отмечается их сходство с родом *Elginia* из верхней перми Шотландии; но для более изученного нигерийского *Bunostegos* оно предполагается конвергентным, а сам этот таксон помещается в промежуточное положение между средне- и позднепермскими парейазаврами (Jalil, Janvier, 2005; Tsuji et al., 2013; Turner et al., 2015).

В то же время, нынешние представления о генезисе и среде обитания североафриканских пермских фаун достаточно единодушны. Связь их архаичных элементов с пермокарбоневой биотой Евразии выглядит самоочевидной; обсуждается лишь вопрос, появились ли они на африканском континенте в ранней перми или проникли туда позднее (Sidor et al., 2005; Steyer et al., 2006; Damiani et al., 2006; Germain, 2010). В качестве главной причины эндемизма местных сообществ указывается усиление аридизации климата в течение перми и, как следствие, возникновение в экваториальной зоне лопинского времени за-

сушливого пояса со специфической биотой. Анализ литологии и геохимии местных костеносных толщ указывает на климат, близкий к пустынно-му, но с резко выраженными сезонами муссонных осадков. Считается, что эти особенности, как и принадлежность Северной Африки (в поздней перми) к евроамериканской флористической провинции, с доминированием вольциевых хвойных и других голосеменных, обусловили биотическую обособленность региона от Южной Гондваны с ее умеренным климатом и глоссоптериевой флорой (Sidor et al., 2005; Steyer et al. 2006; Sidor, 2013; Looy et al., 2016; Bernardi et al., 2017).

Идея широтно-климатической обусловленности эндемизма североафриканских фаун получила также развитие в рамках общего анализа лопинских континентальных биот. Согласно гипотезе М. Бернарди с соавт. (Bernardi et al., 2017), в поздней перми градиент широтной представленности тетраподных групп высокого ранга показывал *нарастание в сторону экватора*, что согласуется с рядом прежних обобщений, объясняющих таким путем повышенное разнообразие состава тропических сообществ — как современных, так и древних. Авторы упомянутой гипотезы, как и многие другие исследователи, склонны связывать указанную особенность с тем, что низкоширотным средам вообще должны быть свойственны как *повышенные темпы возникновения новых жизненных форм*, так и *замедленное вымирание старых*. Таким образом, принимается, что обе эти закономерности (вклад которых в тропическое разнообразие обсуждается с давнего времени: Stebbins, 1974) проявляются в низких широтах одновременно. Как пример первого эффекта, приводится появление в позднепермских сообществах архозавроморф (в числе будущих мезозойских доминантов); в качестве примера второго — сохранение архаичных амфибий и капторинид в обсуждаемых североафриканских фаунах (Bernardi et al., 2017).

Таким образом, два подчеркнутых выше феномена (“упреждающее” появление эволюционных новшеств и “запаздывающее” исчезновение отдельных реликтов) рассматриваются в этом случае как постоянные свойства низкоширотных биот, т.е. получают исключительно *пространственное* объяснение. Между тем, по нашим представлениям, как было указано выше, оба эти явления относятся к ожидаемым закономерностям системной перестройки сообществ и потому имеют *неоднородную динамику во времени*. Имеется в виду, что необратимое нарушение стабильности биотической системы в пороговых условиях приводит ее в *неравновесное состояние*, при котором внутренние взаимосвязи, контролирующие ее состав, ослабевают и теряют эффективность. В силу этого отдельные маргинальные компоненты сообщества получают возможность быстрого ро-

ста численности и ускоренной стабилизации — будь то *недавно возникшие варианты жизненных форм, или же отдельные реликты старых групп*. Этот ход событий неизбежно придает процессу исторических преобразований биот неравномерный (прерывистый) характер, который не находит выражения в чисто пространственных объяснениях их причин. Этим не оспаривается возможность ведущей роли низкоширотных сред в формировании ранних моделей организационных новшеств — по крайней мере, для эпох с резкой широтной дифференциацией климата (эффект “экваториальной помпы”: Дарлингтон, 1966). Однако превращение таких моделей в устойчивые типы организации (единственно улавливаемые геологической летописью) едва ли имеет столь же однозначную зональную обусловленность.

В свете сказанного, касаясь причин сохранения реликтов, едва ли можно априори отождествлять их с “консервирующей” ролью низких широт. Во-первых, связывая с тропиками формирование новых моделей организации, мы тем самым признаем *более позднее закрепление* последних в высоких широтах, где они могут и сохраняться дольше, чем в областях своего появления (“вне-экваториальное персистирование”: Мейен, 1986). Во-вторых, говоря об *ископаемых* реликтах, мы во многих случаях имеем в виду “возвращение” таксона в доступную геологическую летопись после определенного хронологического перерыва. Этот феномен (“Lazarus” эффект), отражающий повторное усиление роли таксона после периода его маргинализации, очевидно, указывает на системные изменения в сообществе, к которому он принадлежит. Но такие изменения могли происходить в разных широтных зонах.

Затронутое выше различие в понимании причин сохранения реликтов в составе продвинутых сообществ может быть пояснено на примере рассмотренных североафриканских позднепермских фаун, в которых сохраняются глубоко архаичные амфибии (эдопидные темноспондилы и нектридии—диплокаулиды). Пространственное (“широтное-климатическое”) объяснение данного факта ясно указывает на источник происхождения этих древних групп, но не затрагивает вопроса о том, насколько значима была их роль в более ранних сообществах, стоящих ближе по времени к пермокарбонной экваториальной фауне Евразии. С другой стороны, в рамках системного взгляда на механизм фаунистических перестроек, сам факт аномального присутствия древних групп в составе необычной для них биоты позволяет с известной вероятностью подозревать повторное временное усиление их роли вслед за периодом их угасания. Чтобы подтвердить такое предположение в отношении североафриканских фаун, необходимо было бы располагать данными

о предшествующих этапах их эволюции в течение перми. Поскольку такие сведения отсутствуют, мы можем опираться лишь на некоторые косвенные свидетельства.

В первую очередь они касаются марокканского диплокаулида (*Diplocaulus minimus*). Из трех известных черепов этой формы два сохранились достаточно полно и показывают одинаковый тип асимметрии — укороченность и закругленность правого заднебокового угла черепа. Индивидуальная изменчивость здесь маловероятна, и возможной причиной этой аберрации называют проявление “средового стресса” (Germain, 2010). Нам, однако, представляется наиболее вероятным истолкование этого феномена как типичного свидетельства групповой изменчивости филума накануне его вымирания (ср.: Шишкин, 2017, 2019а). Имеется в виду, что критическая смена условий существования “нормального” предкового морфотипа сделала невозможным его устойчивое воспроизводство в поколениях и привела к его замене пространством лабильных вариаций, среди которых одна или несколько смогли стабилизироваться на короткое историческое время в качестве относительно жизнеспособных (примером чему и является *D. minimus*). В этом случае непосредственная предыстория данного диплокаулидного морфотипа, связывающая его с нормальным предком, не представляла собой ряда одинаково устойчивых и значимых форм, но демонстрировала провал в численности и стабильности особей, реализуемых на протяжении этого перехода. Тогда морфология этого таксона, очевидно, свидетельствует о его формировании на основе неравновесной (неустойчивой) организации у ближайших предков.

Другим объектом рассмотрения может служить предыстория поздних капторинид—морадизаврин. Хотя конкретно для североафриканских родов она неизвестна, ее приблизительно можно оценить для пермской суши в целом. Подавляющая часть многообразия морадизаврин, как и капторинид вообще, приходится на раннюю пермь Северной Америки. В средней перми имеются лишь крайне редкие находки из Евразии, относящиеся к диноцефаловой фауне (*Gesatogomphius* из казанского яруса Восточной Европы и *Gansurhinus* из формации Сидагоу Китая; Бьюшков, Чудинов, 1957; Reisz et al., 2011). В поздней перми морадизаврины снова входят в число региональных доминантов — теперь уже в Северной Африке, и, кроме того, они известны по единичным остаткам из близких областей Южной и Центральной Европы (слои Порт де Канонж о-ва Майорка и цехштейн Германии; Sues, Munk, 1996; Liebrecht et al., 2017). Единственная одновозрастная находка вне этих ареалов (отнесенная к среднепермскому виду: Reisz et al., 2011) происходит из Внутренней Монголии.

Все остальные позднепермские капториниды, происходящие целиком из Южной Африки, не относятся к морадизавринам и принадлежат мелким насекомоядным формам с однорядными зубами или зачаточной многорядностью (Gow, 2000; Modesto, Smith, 2001). Таким образом, доступные данные по истории морадизаврин указывают на их угасание в гваделупское время с последующим локальным возвращением в число доминантов к концу перми. Эта наблюдаемая картина истории группы близка к типичному “Lazarus” эффекту, отличаясь лишь слабой выраженностью или краткостью пробела в ее документированной летописи. Она позволяет с большой вероятностью допускать, что важная роль морадизаврин, отмечаемая для североафриканских сообществ, не была непосредственно унаследована от пермокарбоновой биоты, но сложилась здесь заново.

При сегодняшнем уровне знаний неясно, насколько описанные процессы конкретно имели место в ходе становления североафриканских фаун. Но, в любом случае, сам факт присутствия диплокаулид или эдопидных амфибий в одном сообществе с парейзаврами отчетливо свидетельствует, что последнее показывало черты неравновесности и сложилось относительно недавно по отношению ко времени своего регистрируемого существования. Справедливость сказанного сохраняется и в том гипотетическом случае, если североафриканские фауны в действительности относятся к средней перми (см. выше). В этом случае свойственные им проявления неравновесности могли бы соответствовать ранней стадии системного перехода от гваделупской биоты к лопинской.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Буланов В.В., Голубев В.К. Водный блок сундырского сообщества позднепермских позвоночных Восточной Европы // Пермская система: стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. матер. межд. научн. конф. к 170-летию открытия пермской системы. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 47–55.
- Волькенштейн М.В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143. № 3. С. 429–466.
- Вьюшков Б.П., Чудинов П.К. Находка капторинид в верхней перми СССР // Докл. АН СССР. 1957. Т. 112. С. 523–526.
- Голубев В.К. Новая узкопанцирная хронизухия (Amphibia, Anthracosauromorpha) из верхней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 43–50.
- Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии пермского Сундырского тетраподного комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.
- Дарлингтон Ф. Зоогеография. Географическое распространение животных. М.: Прогресс, 1966. 520 с.
- Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. С. 48–55.
- Мейен С.В. Флорогенез и эволюция высших растений // Природа. 1986. № 11. С. 47–57.
- Миних А.В., Голубев В.К., Кухтинов Д.А. и др. К характеристике опорного разреза пограничных отложений перми и триаса в овраге Жуков (Владимирская обл., бассейн р. Клязьма) // Пермская система: Стратиграфия, палеонтология, палеогеография, геодинамика и минеральные ресурсы. Сб. матер. межд. научн. конф. к 170-летию открытия пермской системы. Пермь: Пермский гос. ун-т, 2011. С. 133–138.
- Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С.О. Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области // Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14. Вып. 2. С. 91–96.
- Новиков И.В. Новые темноспондильные амфибии из базального триаса Общего Сырта (Восточная Европа) // Палеонтол. журн. 2016. № 3. С. 88–100.
- Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).
- Очев В.Г. Систематика и филогения капитозавроидных лабиринтодонтов. Саратов: Изд-во СГУ, 1966. 184 с.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Вязниковская фауна: черты экологического кризиса // Природа. 2006. № 7. С. 39–48.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
- Спенсер Г. Основания биологии. СПб.: Изд-во Иогансона, 1899. Т. 1: 456 с.; т. 2: 380 с.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с.
- Шишкин М.А. Новое семейство триасовых лабиринтодонтов Luzocerphalidae // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 104–124.
- Шишкин М.А. Эволюция древних амфибий. М.: Наука, 1987. 142 с. (Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 225).
- Шишкин М.А. Гондванский ритидостейд (Amphibia, Temnospondyli) в нижнем триасе Южного Приуралья // Палеонтол. журн. 1994. № 4. С. 97–110.
- Шишкин М.А. Амфибии-тупилакозавриды (Temnospondyli) в пионерных тетраподных сообществах раннего триаса // Позвоночные палеозоя и мезозоя Евразии: эволюция, смена сообществ, тафономия и палеобиогеография. Матер. конф. к 80-летию со дня рожд. В.Г. Очева / Ред. Шишкин М.А. М.: ПИН РАН, 2011. С. 53–56.
- Шишкин М.А. Эволюция как поддержание организационной устойчивости // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и переменность. Тез. докл. конф. М.: ПИН РАН, 2015. С. 70–75.
- Шишкин М.А. Поиск организационного равновесия как движущий фактор структурных изменений // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии. Тез. докл. М.: ПИН РАН, 2017. С. 73–76.

- Шишкин М.А.* О происхождении пионерной фауны амфибий раннего мезозоя // Тр. Палеонтол. об-ва. 2018а. Т. 1. С. 176–185.
- Шишкин М.А.* Пионерные сообщества мезозойских тетрапод Южной Америки и их место в истории фаун раннего триаса Гондваны // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Всеросс. научн. конф. памяти проф. В.Г. Очева. М.: ПИН РАН, 2018б. С. 78–83.
- Шишкин М.А.* Поиск организационного равновесия как движущий фактор эволюции и его отражение в филогении // Тр. Палеонтол. об-ва. 2019а. Т. 2. С. 164–175.
- Шишкин М.А.* Неупорядоченность начального восстановления тетраподных сообществ после пермского кризиса // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019б. С. 290–292.
- Шишкин М.А.* Родственные отношения тримероракх-морфных амфибий (Temnospondyli) и проблемы их реконструкции // Матер. LXVI сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020. С. 282–285.
- Шишкин М.А., Вавилов М.Н.* Находка ритидостеида (Amphibia, Labyrinthodontia) в триасе СССР // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282. С. 971–975.
- Шишкин М.А., Новиков И.В.* Ранние этапы восстановления тетраподной фауны Восточной Европы после пермского кризиса // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 42–52.
- Шишкин М.А., Новиков И.В., Фортуну Ж.* Новые быстровианидные хронизузии (Amphibia, Anthracosauromorpha) из триаса России и особенности диверсификации Bystrowianidae // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 60–71.
- Шишкин М.А., Очев В.Г.* Тетраподы как основа расчленения и корреляции континентального триаса Европейской России // Вопросы общей стратиграфической корреляции. Межвуз. сб. научн. тр. Саратов: Изд-во СГУ, 1999. С. 52–75.
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К.* О статье Б.П. Выюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.
- 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.
- Ahlberg P.E., Clack J.A.* Lower jaws, lower tetrapods – a review based on the Devonian genus *Acanthostega* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1998. V. 89. P. 11–45.
- Angielczyk K., Huertas S., Smith R. et al.* New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) and updated tetrapod stratigraphy of the Permian Ruhuhu Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania // J. Vertebr. Paleontol. 2014a. V. 34. P. 1408–1426.
- Angielczyk K.D., Steyer J.-S., Sidor C.A. et al.* Permian and Triassic dicynodont (Therapsida: Anomodontia) faunas of the Luangwa Basin, Zambia: taxonomic update and implications for dicynodont biogeography and biostratigraphy // Early Evolutionary History of the Synapsida / Eds. Kammerer C.F., Angielczyk K.D., Fröbisch J. Dordrecht: Springer, 2014b. P. 93–138.
- Arbez T., Sidor C.A., Steyer J.-S.* *Laosuchus naga* gen. et sp. nov., a new chroniosuchian from South-East Asia (Laos) with internal structures revealed by micro-CT scan and discussion of its palaeobiology // J. Syst. Palaeontol. 2018. V. 14. P. 945–962.
- Bernardi M., Pettia F., Kustatscherd E. et al.* Late Permian (Lopingian) terrestrial ecosystems: A global comparison with new data from the low-latitude Bletterbach Biota // Earth-Sci. Rev. 2017. V. 175. P. 18–43.
- Berrell R., Boisvert C., Trinajstić K. et al.* A review of Australia's Mesozoic fishes // Alcheringa. 2020. V. 44. P. 286–311.
- Cheng Z.W.* Mesozoic Stratigraphy and Paleontology of the Shansi-Gansu-Ningxia Basins. 7. Vertebrate Fossils. Beijing: Geol. Publ. House, 1980. P. 115–188.
- Cisneros J.C.* New basal procolophonid reptile from the Katberg formation (Lower Triassic) of the South African Karoo // Palaeoworld. 2008a. V. 17. P. 126–134.
- Cisneros J.C.* Phylogenetic relationships of procolophonid parareptiles with remarks on their geological record // J. Syst. Palaeontol. 2008b. V. 6. P. 345–366.
- Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al.* New Permian fauna from tropical Gondwana // Nat. Commun. 2015. V. 6: 8676. <https://doi.org/10.1038/ncomms9676>
- Colbert E.H., Cosgriff J.W.* Labyrinthodont amphibians from Antarctica // Amer. Mus. Novit. 1974. № 2552. P. 1–30.
- Cosgriff J.W.* Lower Triassic Temnospondyli of Tasmania // Geol. Soc. Amer. Spec. Pap. 1974. V. 149. P. 1–134.
- Cosgriff J.W.* The temnospondyl labyrinthodonts of the earliest Triassic // J. Vertebr. Paleontol. 1984. V. 4. P. 32–46.
- Dias-da-Silva S., Pinheiro F., Stock Da-Rosa F. et al.* Biostratigraphic reappraisal of the Lower Triassic Sanga do Cabral Supersequence from South America, with a description of new material attributable to the parareptile genus *Procolophon* // J. South Amer. Earth Sci. 2017. V. 79. P. 281–296.
- Damiani R., Sidor C.A., Steyer J.S. et al.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – V. The primitive temnospondyl *Saharastega moradiensis* // J. Vertebr. Paleontol. 2006. V. 26. P. 559–572.
- Damiani R.J., Warren A.A.* A new look at the 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.
- Dutuit J.-M.* *Diplocaulus minimus* n. sp. (Amphibia: Neotridea), lépospondyle de la formation d'Argana, dans l'Atlas occidental marocain // C. R. Acad. Sci. 1988. T. 307. P. 851–854.
- Ezcurra M.D.* The phylogenetic relationships of basal archosauromorphs, with an emphasis on the systematics of proterosaurian archosauriforms // PeerJ. 2016. V. 4: e1778. <https://doi.org/10.7717/peerj.1778>
- Fröbisch J.* Composition and similarity of global anomodont-bearing tetrapod faunas // Earth-Sci. Rev. 2009. V. 95. P. 119–157.

- Germain D.* The Moroccan diplocaulid: the last lepospondyl, the single one on Gondwana // *Histor. Biol.* 2010. V. 22. P. 4–39.
- Gow C.E.* A captorhinid with multiple tooth rows from the Upper Permian of Zambia // *Palaeontol. Afr.* 2000. V. 36. P. 11–14.
- Haig D., Martin S., Mory A. et al.* Early Triassic (early Olenekian) life in the interior of East Gondwana: mixed marine–terrestrial biota from the Kockatea Shale, Western Australia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 417. P. 511–533.
- 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. Temnospondyl Palaeontol.* 2007. V. 1. P. 1–80.
- Hmich D., Schneider J., Saber H. et al.* New continental Carboniferous and Permian faunas of Morocco: implications for biostratigraphy, palaeobiogeography and palaeoclimate // *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* 2006. V. 265. P. 297–324.
- Hyatt A.* On the parallelism between the different stages of life in the individual and those in the entire group of the Molluscus order Tetrabranchiata // *Boston Soc. Natur. Hist.* 1866. Mem. 1. P. 193–209.
- Jalil N.E., Dutuit J.M.* Permian captorhinid reptiles from the Argana Formation, Morocco // *Palaeontology.* 1996. V. 39. P. 907–918.
- Jalil N.-E., Janvier P.* Les pareiasaures (Amniota, Parareptilia) du Permien supérieur du Bassin d'Argana, Maroc // *Geodiversitas.* 2005. V. 27. P. 35–132.
- Jiang S., Ji S.A., Mo J.* First record of bystrowianid chroniosuchians (Amphibia: Anthracosauromorpha) from the Middle Permian of China // *Acta Geol. Sin.* 2017. V. 91. P. 1523–1529.
- Kammerer C.F.* Revision of the Tanzanian dicynodont *Dicynodon huenei* (Therapsida: Anomodontia) from the Permian Usili Formation // *PeerJ.* 2019. V. 7: e7420. <https://doi.org/10.7717/peerj.7420>
- Kemp A.* Triassic lungfish from Gondwana // *Mesozoic fishes – Systematics and Paleoecology* / Eds. Arratia G., Viehl G. München: Verl. F. Pfeil, 1996. P. 409–416.
- Lebedev O.A., Sennikov A.G., Golubev V.K. et al.* The first find of Permian ceratodontids (Dipnoi, Osteichthyes) in Russia // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. № 10. P. 1112–1124.
- Li J., Cheng Z.* New anthracosaur and temnospondyl amphibians from Gansu, China – the fifth report on Late Permian Dashankou lower tetrapod fauna // *Vertebr. Palasiat.* 1999. V. 37. P. 234–247.
- Liebrecht T., Fortuny J., Galobart A. et al.* A large, multiple-toothed captorhinid reptile (Amniota: Eureptilia) from the Upper Permian of Mallorca (Balearic Islands, western Mediterranean) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2016. V. 37: e1251936. <https://doi.org/10.1080/02724634.2017.1251936>
- Liu J., Abdala F.* Therocephalian (Therapsida) and chroniosuchian (Reptiliomorpha) from the Permo–Triassic transitional Guodikeng Formation of the Dalongkou Section, Jimsar, Xinjiang, China // *Vertebr. Palasiat.* 2017. V. 55. P. 24–40.
- Liu J., Xu L., Jia S.-H. et al.* The Jiyuan tetrapod fauna of the Upper Permian of China – 2. Stratigraphy, taxonomical review, and correlation // *Vertebr. Palasiat.* 2014. V. 52. P. 328–339.
- Looy C.V., Ranks S.L., Chaney D.S. et al.* Biological and physical evidence for extreme seasonality in central Pangea // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 451. P. 210–226.
- Lucas S.G.* A global hiatus in the Middle Permian tetrapod fossil record // *Stratigraphy.* 2004. V. 1. P. 47–64.
- 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 // *Mem. Soc. Ital. Sci. Natur.; Mus. Civ. Stor. Natur. Milano.* 2014. V. 39. P. 1–64.
- Marsicano C.A., Warren A.A.* The first Palaeozoic rhytidosteid: *Trucheosaurus major* (Woodward, 1909) from the late Permian of Australia, and a reassessment of the Rhytidosteidae (Amphibia, Temnospondyli) // *Bull. Natur. Hist. Mus. Geol. Ser.* 1998. V. 54. P. 147–154.
- Milner A.R.* The radiations of temnospondyl amphibians // *Major Evolutionary Radiations* / Eds. Taylor P.D., Larwood G.P. Oxford: Clarendon Press, 1990. P. 321–349.
- Milner A.R.* Biogeography of Palaeozoic tetrapods // *Palaeozoic Vertebrate Biostratigraphy and Biogeography* / Ed. Long. J.A. L.: Belhaven Press, 1993. P. 324–353.
- Milner A.R., Sequeira S.E.K.* *Slaughenhopia texensis* (Amphibia: Temnospondyli) from the Permian of Texas is a primitive tupilakosaurid // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. P. 320–325.
- Modesto S., Richards C., Ide O., Sidor C.A.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – X. The mandible of the captorhinid reptile *Moradisaurus grandis* // *J. Vertebr. Paleontol.* 2018. V. 38: e1531877. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1531877>
- Modesto S.P., Smith R.* A new Late Permian captorhinid reptile: a first record from the South African Karoo // *J. Vertebr. Paleontol.* 2001. V. 21. P. 405–409.
- Ochev V.G., Shishkin M.A.* On the principles of global correlation of the continental Triassic on the tetrapods // *Acta Palaeontol. Pol.* 1989. V. 34. P. 149–173.
- O'Keefe F.R., Sidor C.A., Larsson H.C. et al.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger. – III. Morphology and ontogeny of the hindlimb of *Moradisaurus grandis* (Reptilia, Captorhinidae) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2005. V. 25. P. 309–319.
- Olivier C., Battail B., Bourquin S. et al.* New dicynodonts (Therapsida, Anomodontia) from near the Permo-Triassic boundary of Laos: implications for dicynodont survivorship across the Permo-Triassic mass extinction and the paleobiogeography of Southeast Asian blocks // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1584745. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1584745>
- Panchen A.* A new armoured amphibian from the Upper Permian of East Africa // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 1959. V. 242. P. 207–281.
- Peacock B.R., Smith R.M.H., Sidor Ch.* A novel archosauromorph from Antarctica and an updated review of a high-latitude vertebrate assemblage in the wake of the end-Permian mass extinction // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 38: e1536664. <https://doi.org/10.1080/02724634.2018.1536664>

- Piñeiro G., Ferigolo J., Ribeiro A.M., Vellozo P.* Reassessing the affinities of vertebral remains from Permo-Triassic beds of Gondwana // *C. R. Palevol.* 2015. V. 14. P. 387–401.
- Piñeiro G., Rojas A., Ubilla M.* A new procolophonoid (Reptilia:Parareptilia) from the Upper Permian of Uruguay // *J. Vertebr. Paleontol.* 2004. V. 24. P. 814–821.
- Piñeiro G., Verde M., Ubilla M., Ferigolo J.* First basal synapsids (“pelycosaurs”) from the Upper Permian–?Lower Triassic of Uruguay, South America // *J. Paleontol.* 2003. V. 77. P. 389–392.
- Reig O.A.* The Proterosuchia and the early evolution of the archosaurs; an essay about the origin of a major taxon // *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ.* 1970. V. 139. P. 229–292.
- Reisz R.R., Liu J., Li J.-L., Müller J.* A new captorhinid reptile, *Gansurhinus qingtoushanensis*, gen. et sp. nov., from the Permian of China // *Naturwiss.* 2011. Bd 98. P. 435–441.
- Rozefelds A., Warren A., Whitfield A., Bull S.* New evidence of large Permo-Triassic dicynodonts (Synapsida) from Australia // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31 P. 1158–1162.
- Schoch R.R.* The evolution of major temnospondyl clades: an inclusive phylogenetic analysis // *J. Syst. Palaeontol.* 2013. V. 11. P. 673–705.
- Schoch R.R., Milner A.R.* Handbuch der Paläoherpetologie. Th. 3B. Stereospondyli. Stem-Stereospondyli, Rhinesuchiidae, Rhytidostea, Trematosauroida, Capitosauroida. München: Verl. F. Pfeil, 2000. S. 1–203.
- Schoch R., Voigt S.* A dvinosaurian temnospondyl from the Carboniferous-Permian boundary of Germany sheds light on dvinosaurian phylogeny and distribution // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1577874. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1577874>
- Shishkin M.A.* Initial stage of amphibian recovery after the end-Permian extinction event // *Intern. Symp. Terrestrial Paleogene Biota and Stratigraphy of Eastern Asia*. In Mem. of Prof. Dr. Minchen Chow. Abstr. and Guidebook. Beijing: IVPP, Chinese Acad. Sci., 2009. P. 49–51.
- Shishkin M.A.* Evolution as a search for organizational equilibrium // *BioSystems.* 2018. V. 173. P. 174–180.
- Shishkin M.A., Ochev V.G.* The Permo-Triassic transition and the early Triassic history of the Euramerican tetrapod fauna // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 1993. № 3. P. 435–437.
- Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V.* Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // *Dinosaur Age in Russia and Mongolia* / Eds. Benton M., Shishkin M.A., Unwin D., Kurochkin E.N. N.Y.: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 120–139.
- Shishkin M.A., Rubidge B., Hancox J.* Vertebrate biozonation of the Upper Beaufort Series of South Africa – a new look on correlation of the Triassic biotic events in Euramerica and southern Gondwana // *Proc. 6th Symp. Mesozoic Terr. Ecosyst. Biota*. Beijing: Ocean Press, 1995. P. 39–41.
- Shishkin M.A., Rubidge B., Hancox J., Welman J.* Re-evaluation of *Kestrosaurus* Haughton, a capitosaurid temnospondyl amphibian from the Upper Beaufort Group of South Africa // *Russ. J. Herpetol.* 2004. V. 11. 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 early capito-
- sauroid cranial pattern // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.* 1996. V. 351. P. 1635–1659.
- Shishkin M.A., Sulej T.* The Early Triassic temnospondyls of the Czatkowice 1 tetrapod assemblage // *Palaeontol. Pol.* 2009. V. 65. P. 31–77.
- Sidor C.A.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VIII. Nigerpeton ricqlesi (Temnospondyli: Cochleosauridae) and tetrapod biogeographic provinces // *C. R. Palevol.* 2013. V. 12. P. 463–472.
- Sidor C.A., Angielczyk K.D., Weide D.M. et al.* Tetrapod fauna of the lowermost Usili Formation (Songea Group, Ruhuhu Basin) of southern Tanzania, with a new burnetiid record // *J. Vertebr. Paleontol.* 2010. V. 30. P. 696–703.
- Sidor C.A., O’Keefe F.R., Damiani R. et al.* Permian tetrapods from the Sahara show climate-controlled endemism in Pangaea // *Nature.* 2005. V. 434. P. 886–889.
- Simpson G.G.* The major features of evolution. N.Y.: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.
- Smiley T.M., Sidor C.A., Die O., Maga A.* Vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – VI. First evidence of a gorgonopsian therapsid // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. P. 543–547.
- Smith R.M.H., Botha-Brink J.* Anatomy of a mass extinction: sedimentological and taphonomic evidence for drought-induced die-offs at the Permo-Triassic boundary in the main Karoo Basin, South Africa // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2014. V. 396. P. 99–118.
- Stebbins G.L.* Flowering Plants: Evolution Above the Species Level. Cambridge: Harvard Univ. Press, 1974. 399 p.
- Steyer J.-S., Damiani R., Sidor C.A. et al.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger – IV. Nigerpeton ricqlesi (Temnospondyli: Cochleosauridae), and the edopoid colonization of Gondwana // *J. Vertebr. Paleontol.* 2006. V. 26. P. 18–28.
- Steyer J., Jalil N.-E.* First evidence of a temnospondyl in the Late Permian of the Argana Basin, Morocco // *Spec. Pap. Palaeontol.* 2009. V. 81. P. 155–160.
- Sues H.-D., Munk W.* A remarkable assemblage of terrestrial tetrapods from the Zechstein (Upper Permian: Tatarian) near Korbach (northwestern Hesse) // *Paläontol. Z.* 1996. Bd 70. S. 213–223.
- Taquet P.* Un exemple de datation et de corrélation stratigraphique basé sur les Captorhinomorphes (Reptiles cotylosauriens) // *Mém. Bureau Rech. Géol. Min.* 1972. T. 77. P. 407–409.
- Tripathi C.* Fossil labyrinthodonts from the Panchet series of the Indian Gondwanas // *Mem. Geol. Surv. India.* 1969. V. 38. P. 1–53.
- Tsuji L.A., Sidor C.A., Steyer J.-S. et al.* The vertebrate fauna of the Upper Permian of Niger –VII. Cranial anatomy and relationships of *Bunostegos akokanensis* (Pareiasauria) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2013. V. 33. P. 747–763.
- Turner M.L., Tsuji L.A., Ide O., Sidor C.A.* The vertebrate fauna of the upper Permian of Niger – IX. The appendicular skeleton of *Bunostegos akokanensis* (Parareptilia: Pareiasauria) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2015. V. 35: e994746. <https://doi.org/10.1080/02724634.2014.994746>
- Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Minikh A.V. et al.* Upper Permian vertebrates and their sedimentological context in the South Urals, Russia // *Earth-Sci. Rev.* 2005. V. 69. P. 27–77.

- Viglietti P.A., Smith R.M.H., Angielczyk K.D. et al.* The Daptocephalus Assemblage Zone (Lopingian), South Africa: a proposed biostratigraphy based on a new compilation of stratigraphic ranges // *J. Afr. Earth Sci.* 2016. V. 113. P. 153–164.
- Warren A.A.* Karroo tupilakosaurid: a relict from Gondwana // *Trans. Roy. Soc. Edinb. Earth Sci.* 1999. V. 89. P. 145–160.
- Warren A.A., Black T.* A new rhytidosteid (Amphibia, Labyrinthodontia) from the early Triassic Arcadia Formation of Queensland, Australia // *J. Vertebr. Paleontol.* 1985. V. 5. P. 303–327.
- Warren 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. P. 877–886.
- Warren A.A., Marsicano C.A.* A phylogeny of Brachyopoidea (Temnospondyli, Stereospondyli) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2000. V. 20. P. 462–483.
- Warren A., Rozefelds A., Bull S.* Tupilakosaur-like vertebrae in *Bothriceps australis*, an Australian brachyopid stereospondyl // *J. Vertebr. Paleontol.* 2011. V. 31. P. 738–753.
- Watson D.M.S.* The evolution of the labyrinthodonts // *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. B.* 1962. V. 245. P. 219–265.
- Witzmann F., Sues H.-D., Kammerer Ch., Fröbisch J.* A new bystrowianid from the late Permian of Germany: First record of a Permian chroniosuchian (Tetrapoda) outside Russia and China // *J. Vertebr. Paleontol.* 2019. V. 39: e1667366. <https://doi.org/10.1080/02724634.2019.1667366>
- Yates A., 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.
- Young C.-C.* [A new Late Permian fauna from Jiyuan, Honan] // *Vertebr. Palasiat.* 1979. V. 17. P. 99–113. (in Chinese).

On Traces of Non-Equilibrium States in the Evolution of Terrestrial Vertebrate Communities Across Paleozoic–Mesozoic Boundary

M. A. Shishkin

Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia

Evolutionary change in a living system starts with a violation of system’s equilibrium and an increase in its internal disorderliness. Typical manifestations of this process are exemplified by the transformation of the tetrapod faunas across the Permian–Triassic boundary. These are seen both at the end of the transition to a new equilibrium (in the pioneer Triassic faunas) and at its beginning (in the terminal Permian communities). In the first case, the most distinct manifestations are: unfinished state of structural changes within some new groups; a high degree of endemism of regional pioneer communities, and the heterogeneity of their change with time. In the second case, as can be seen from the analysis of the early-crisis (Vyaznikovian) biota of Eastern Europe, the observed events primarily include: the “precocious” appearance of some future dominants; the “return” of a number of relicts to the fossil record; and the examples of the explosive group variability in some taxa close to extinction. Actual or probable traces of non-equilibrium changes, similar to those noted in the Vyaznikovian biota, can be also partly traced in other Late Permian faunas of Eurasia and in coeval communities of southern and northern Gondwana.

Keywords: Permian, Triassic, tetrapod faunas, evolution, organizational equilibrium, disorderliness