

2011)). Все пять найденных здесь коронок принадлежали некрупным особям с длиной черепа около 5-6 см. Помимо размеров, от зубов *L. talonophora* они отличаются слабым вздутием при базальной части, иной формой и ориентировкой дополнительных зубцов, слабым лингвальным наклоном вершинки. Макроостатки лептороф в Сундыре-1 пока не обнаружены.

Большое количество изолированных челюстных зубов лептороф получено в результате химической обработки тонкого карбонатного прослоя из верхнеуржумского местонахождения Монастырский овраг–D (Буланов, 2010), насыщенного глинистым гравием и изолированными мелкими костями позвоночных. По отличиям в форме и распределению боковых зубцов на режущем канте можно достаточно уверенно распознать в полученной выборке зубы *praemaxillare* (Рис., фиг. 1ж), *maxillare* (Рис., фиг. 1з, 1и) и *dentale* (Рис., фиг. 1к). Зубы лептороф из Монастырского оврага соразмерны сундырским находкам, а некоторые коронки морфологически им идентичны. Из этого можно заключить, что, несмотря на заметную разновозрастность местонахождений, они принадлежат одному, пока не описанному виду *Leptoropha* (упомянутый ранее зуб из местонахождения Сухая Лощина морфологически значительно ближе к данному виду, чем к *L. talonophora*).

Как и в Сундыре-1, в местонахождении Монастырский овраг–D достоверные макроостатки *Leptoropha* пока не известны. Тем не менее, в серых глинах, лежащих сразу под содержащим зубы карбонатным прослоем, встречены в различной степени деформированные скелетики мелких амфибий с длиной черепа менее 35 мм, имеющих трикуспидное строение коронок челюстных зубов (Рис., фиг. 1е). При предварительном определении состава ориктокомплекса (Буланов, 2010) эти находки рассматривались как ларвальные экземпляры *Karpinskiosaurus* cf. *ultimus*, для которых трикуспидное строение зубов трактовалось как личиночная адаптация к альгофагии. Онтогенез, проходящий по такому сценарию, ранее был реконструирован для *Karpinskiosaurus ultimus* из верхнесеверодвинского местонахождения Бабинцево (Буланов, 2002; Vulanov, 2003), где в совместной встречаемости с остатками почти взрослых карпинскиозавров также были обнаружены личинки сеймуриаморф с трикуспидным габитусом коронок.

Препарирование материалов из местонахождения Монастырский овраг–D позволило установить несостоятельность данного предположения. В частности, впервые были обнаружены ларвальные экземпляры карпинскиозаврид со стандартным строением зубов, соразмерные особям с трикуспидными коронами. Последние в настоящее время с большой долей вероятности могут быть идентифицированы как ювенильные особи *Leptoropha*. Таким образом, благодаря новым находкам впервые появилась возможность реконструкции ранних стадий онтогенеза восточно-европейских лепторофин. Новые материалы увеличивают известный интервал стратиграфического распространения специализированных амфибий-альгофагов рода *Leptoropha*, по меньшей мере, до низов верхнесеверодвинского подъяруса (Сундырь-1), а при верной интерпретации находок из Бабинцево – до его верхней части.

Работа поддержана грантами РФФИ № 14-04-00115 и № 14-04-01128.

ТИПЫ ВОССТАНОВЛЕНИЯ ТКАНЕЙ ЭКЗОСКЕЛЕТА У ДЕВОНСКИХ ПСАММОСТЕИДНЫХ БЕСЧЕЛЮСТНЫХ

В.Н. Глинский

СПбГУ, Санкт-Петербург, vadim.glinskiy@gmail.com

Экзоскелет псаммостеидных бесчелюстных состоял из пластинок, тессер и чешуй. Он служил для защиты от хищных рыб (Mark-Kurik, 1995), одновременно являясь конструкцией, позволяющей планировать в толще воды и удерживаться на дне в условиях интенсивной гидродинамики среды. Ископаемый материал часто демонстрирует разнообразие изменений тканей дермального скелета псаммостеид с их последующим прижизненным восстановлением (Марк-Курик, 1966; Halstead, 1969). Восстановление экзоскелета

может быть следствием истирания о дно водоема, укуса, обламывания, царапин и других механических повреждений (Марк-Курик, 1966; Lebedev et al., 2009), а также действия паразитов (Быстров, 1956; Lukševičs et al., 2009). Предположительно, в скелете могут быть зафиксированы изменения, появившиеся в результате болезней (Марк-Курик, 1966).

Элементы экзоскелета псаммостеид сформированы из трех слоев: поверхностного, среднего и базального (Новицкая, 2004). Ряды дентиновых бугорков (туберкул) чаще всего образуют поверхностный слой. Бугорки отделены друг от друга межтуберкулярными желобками, ведущими во внутренние полости, дно и стенки которых сложены из аспидина (Johanson et al., 2013). Средний слой обычно сформирован из губчатых мелкоячеистого сетчатого (ретикулярного) и крупноячеистого решетчатого (канцеллярного) аспидина. Аспидин среднего слоя состоит из разнонаправленных балок (трабекул), разделенных межбалочными полостями. Базальный пластинчатый (ламеллярный) слой сформирован из налегающих друг на друга тонких аспидиновых пластин, пронизанных редкой сетью васкулярных каналов (Новицкая, 2004; Halstead, 1969).

По опубликованной информации (Марк-Курик, 1966; Lebedev et al., 2009) и данным автора можно наблюдать следующие типы восстановления тканей экзоскелета у девонских псаммостеид:

Повреждение поверхностного слоя.

1. На месте механического повреждения поверхностного слоя растут бугорки новой генерации. Рост следующей генерации бугорков происходит по направлению от пульпарных полостей поврежденных бугорков и окружающих их внутренних полостей (Johanson et al., 2013). При этом пространство между генерациями бугорков может заполняться дентином (Gross, 1930) или аспидином (Halstead, 1969). Также была доказана резорбция первоначальных туберкул в аспидине (Halstead, 1969). Впервые подобный тип восстановления был выявлен на пластинках видов *Pycnosteus tuberculatus* (Rohon), *Ganosteus stellatus* Rohon и *Psammolepis paradoxa* Agassiz (Gross, 1930; Новицкая, 1965); сейчас он известен почти у всех видов псаммостеид.

У этого типа залечивания есть несколько вариантов восстановления тканей:

а) Нарастание на крупном обломанном бугорке новых бугорков меньших размеров. Это явление характерно для крупных туберкулов пластинок *Ganosteus stellatus* (Марк-Курик, 1966).

б) Восстановление повреждения вторичными бугорками, наиболее типичной для данного таксона формы. Так, на коньковой чешуе *Pycnosteus pauli* Mark, обычно имеющей вытянутую форму туберкул, повреждение залечивается изометричными бугорками, стандартными для остальных пластинок вида (Марк-Курик, 1966).

в) Образование более крупных пузыреобразных дентиновых бугорков (блистеров) поверх слоя первичных туберкул. Широко распространена точка зрения, что подобная регенерация является следствием реакции на какое-то раздражение, так как в большинстве случаев при появлении блистеров зачастую не обнаружено механических повреждений первичной скульптуры (Ørvig, 1968; Halstead, 1969).

2. Рост тессер поверх слоя первичных бугорков. Подобный тип восстановления обнаружен на бронхиальных пластинках видов *Psammosteus praecursor?* Obruchev и *Psammosteus megalopteryx* (Trauttschold).

3. Прижизненное пломбирование постоянно истирающихся участков пластинок экзоскелета плеромином. Плеромин формируется за счет плеромобластов между дентиновыми бугорками, заполняя полости в аспидине (Ørvig, 1978). Перекрытие открывающихся межбалочных полостей аспидинового слоя этой компактной тканью служит для защиты от истирания и для упрочнения конструкции у псаммостеид (Halstead, 1969; Ørvig, 1976; Mark-Kurik, 1984). У поздних представителей группы, например, родов *Obruchevia* и *Perscheia*, поверхностный слой полностью сложен плероминовой тканью (Halstead, 1969; Elliott et al.,

2004). Благодаря своей прочности плеромин также выполняет профилактическую функцию, защищая от проникновения паразитов внутрь аспидинового слоя (Быстров, 1956).

Повреждение аспидина (средний и базальный слой).

1. При повреждении аспидиновая ткань может подвергаться частичной резорбции. Также аспидин способен к осаждению вторичных аспидонов в резорбированных полостях, что свидетельствует о способности этой ткани к восстановлению. Подобный процесс был описан для *Ganosteus stellatus*, у которого пластинчатый аспидин базального слоя был резорбирован и переотложен в губчатом слое (Halstead, 1969).

2. Залечивание повреждений пластинчатого базального слоя губчатым аспидином. Данный тип залечивания описан на примере дорсальной пластинки *Psammolepis alata* Mark-Kurik (Lebedev et al., 2009).

3. При повреждении среднего и базального слоев наряду с залечиванием аспидина происходит дополнительное образование дентиновых бугорков поверхностного слоя, характерной для данного вида формы. Так, подобное залечивание тканей, вызванное укусом саркоптеригии, наблюдается в проксимальной части бронхиальных пластинок *Psammosteus praecursor*.

4. На месте утерянной тессеры происходит формирование новых бугорков без типичного для тессер отдельного аспидинового основания. В таком случае туберкулы новой генерации расположены непосредственно на среднем аспидиновом слое пластинки (Обручев, Марк-Курик, 1965). Подобные образования особенно характерны для бронхиальных пластинок рода *Psammosteus*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 14-04-01507а.

СЕВЕРОДВИНСКИЙ КРИЗИС СООБЩЕСТВА ТЕТРАПОД ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

В.К. Голубев, А.Г. Сенников

ПИН РАН, Москва, golubeff@yandex.ru

В истории сообщества тетрапод Восточной Европы второй половины пермского периода выделяется два главных этапа – среднепермский диноцефаловый и позднепермский териодонтовый. На границе этих этапов фауна полностью обновляется на уровне таксонов семейственного ранга: поздняя диноцефаловая фауна (позднеуржумская ишеевская) и ранняя териодонтовая фауна (позднесеверодвинские котельничская и ильинская) не имеют ни одного общего семейства. Несомненно, смена диноцефалового суперкомплекса териодонтовым – крупнейшее событие в филоценогенезе пермотриасовых тетрапод. Для раскрытия характера этой смены в последние годы проводятся активные исследования верхнеуржумских и северодвинских местонахождений позвоночных. В результате в среднесеверодвинских отложениях были обнаружены местонахождения Сундырь-1 (Марий Эл) и Полдарса (Вологодская обл.) с новой фауной тетрапод, получившей название сундырской.

Сундырский комплекс хронологически располагается между ишеевским и котельничским и синэкологически является переходным от диноцефаловой фауны к териодонтовой. Доминантный блок сундырского сообщества, блок крупных фитофагов и специализирующихся по ним хищников, образуют исключительно диноцефалы: растительоядные тапиноцефалы и хищные антеозавриды и сиодонтиды. По сути, сундырское доминантное сообщество еще диноцефаловое (поэтому сундырский комплекс отнесен к диноцефаловому суперкомплексу). Субдоминантный блок сундырского сообщества, блок мелких наземных инвертебратофагов и омнифагов, образован энозухидами, диапсидами, тероцефалами, галеопидами и иктидоринидами. Энозухиды известны только в диноцефаловых комплексах. Тeroцефалы широко распространены в териодонтовой фауне, но впервые появляются в ишеевском комплексе. Галеопиды и иктидориниды известны только в ранней териодонтовой фауне. Таким образом, в составе сундырского субдоминантного сообщества уже

**ДИВЕРСИФИКАЦИЯ
И ЭТАПНОСТЬ ЭВОЛЮЦИИ
ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА В СВЕТЕ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛЕТОПИСИ**

**LX СЕССИЯ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

*посвященная
100-летию со дня рождения академика
Б.С. Соколова*



Санкт-Петербург 2014

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ВСЕРОССИЙСКИЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ГЕОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. А.П. КАРПИНСКОГО (ВСЕГЕИ)

**ДИВЕРСИФИКАЦИЯ И ЭТАПНОСТЬ
ЭВОЛЮЦИИ ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА
В СВЕТЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЙ
ЛЕТОПИСИ**

**МАТЕРИАЛЫ LX СЕССИИ
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА**

**посвященной
100-летию со дня рождения академика
Б.С. Соколова**

7 – 11 апреля 2014 г.

Санкт-Петербург 2014

Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Материалы LX сессии Палеонтологического общества при РАН (7-11 апреля 2014 г., Санкт-Петербург). – Санкт-Петербург, 2014, 203 с.

В сборнике помещены тезисы докладов LX сессии Палеонтологического общества, посвященной 100-летию президента Общества академика Б.С. Соколова, на тему «Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи». Освещаются общие вопросы эволюции, ее направленности, этапности, изменения структуры биосферы и причины массовых вымираний организмов в фанерозое. Рассмотрены древнейшие организмы архея и протерозоя и низшие многоклеточные венда. Основное внимание уделено этапности и темпам эволюции различных групп органического мира, смене во времени животных и растительных биот и экосистем в целом. Подробно рассмотрены абиотические и биотические кризисы на рубежах большинства эпох и веков фанерозоя, как причины диверсификации и динамики разнообразия животного и растительного мира.

В ряде тезисов (заседание, посвященное памяти известного зоолога и палеонтолога Л.И. Хозацкого) содержатся сведения о новых находках, географическом распространении и изменении разнообразия позвоночных – тетрапод, динозавров, ихтиофауны и млекопитающих.

Сборник рассчитан на стратиграфов, палеонтологов и биологов.

Редколлегия:

Т.Н. Богданова (ответственный редактор)
А.О. Аверьянов, В.В. Аркадьев, Э.М. Бугрова, В.А. Гаврилова,
И.О. Евдокимова, А.О. Иванов, О.Л. Коссовая, Г.В. Котляр, М.В. Ошуркова,
Е.Г. Раевская, А.А. Суяркова, Т.Ю. Толмачева