

УДК 576.6:551.736(470.57)

## **Трофические адаптации сеймуриаморф (Parareptilia) и положение группы в структуре водных сообществ конца палеозоя**

**В.В. Буланов**

Палеонтологический институт РАН

E-mail: bulanov@paleo.ru

На основе анализа морфологии зубной системы реконструируются консументальные связи представителей отряда *Seymouriamorpha*. Показан спектр направлений трофической специализации группы, которая в водных сообществах тетрапод поздней перми, сформированных преимущественно крупными хищными амфибиями, смогла освоить нишу эффективных фитофагов и инвертебратофагов. Для большинства *Kotlassiidae* показана смена облигатно потребляемого ресурса на протяжении онтогенетического цикла; выработка адаптаций к фитофагии (альгофагии) внутри этого семейства сложилась на базе последовательных модификаций зубной системы личиночного типа, происходящих на фоне общей фетализации. Вымирание котлассиоидей в конце северодвинского времени, по-видимому, обусловлено внутривидовыми причинами, а именно — конкурентным давлением со стороны палеонисциформных актиноптеригий, реализовавших в строении челюстного аппарата тот же синдром признаков, что и котлассидные сеймуриаморфы.

*Ключевые слова:* тетраподы, *Seymouriamorpha*, поздняя пермь, Восточная Европа, морфология, зубная система, трофические адаптации, экология.

Основным методом реконструкции структуры древних сообществ является установление существовавших внутри них трофических связей. В тех биотопах, где присутствуют наземные позвоночные, последние выступают в качестве вершины консументальной пирамиды; при этом, таксономическое разнообразие самих тетрапод преимущественно определяется количеством реализованных ими экологических (в том числе трофических) ниш.

Одной из типичных составляющих позднепермских водных сообществ Восточной Европы выступают сеймуриаморфы, доля остатков которых в ориктоценозах ряда местонахождений может составлять более 30%. Как показано ниже, сеймуриаморфы, включающие как постоянно-водные, так и амфибиотически-наземные формы, достигли значительного таксономического разнообразия и ощутимого эволюционного успеха во многом благодаря специализации челюстного аппарата.

Зубная система является одним из самых информативных компонентов черепа наземных позвоночных и широко используется для таксономических построений и экологических интерпретаций при изучении различных групп ископаемых и современных

четвероногих. Расхождения в морфологии челюстного аппарата как комплексной структуры и широкий спектр трофических связей обусловили реализацию у тетрапод самых разнообразных типов зубной системы, на фоне которых, однако, повсеместно прослеживаются аналогии, вызванные сходством потребляемого ресурса и зачастую наблюдаемые у форм, не связанных прямым филогенетическим родством. Выявление сходных адаптаций у современных и ископаемых групп является продуктивным методом реконструкции экологии и трофических связей древних позвоночных, позволяющим выявлять место конкретных видов в структуре исчезнувших сообществ.

Роль морфологии зубной системы для систематики высших тетрапод не нуждается в комментариях: сложное строение зубов многих амниот предоставляет широкие возможности для разграничения таксонов самого различного ранга. У современных земноводных, подавляющую часть которых составляют облигатные хищники, ее гомодонтное состояние является нормативным, однако среди ископаемых амфибий встречаются такие, кто пошел по пути значительной модификации всей системы или ее отдельных компонентов. Сеймуриаморфы являются одной из таких групп.

В настоящей работе, согласно предыдущим публикациям (Буланов, 1999; Bulanov, 2003), принимается деление отряда на надсемейства *Kotlassioidea* и *Seymourioidea*. Среди них наибольшее своеобразие в строении челюстного аппарата наблюдается среди котлассиоидей, в эволюции которых на фоне выраженного педоморфоза парадоксальным образом последовательно реализуется многокомпонентная зубная система, в которой наряду со сложно устроенными челюстными зубами задействовано специализированное озубление небного комплекса.

Для выявления роли *Seymouriamorpha* в консументальной структуре палеосообществ требуется рассмотреть особенности морфологии зубной системы у известных форм и проследить динамику ее онто- и филогенетических преобразований. Общий план строения зубной системы и, видимо, всего челюстного аппарата группа унаследовала от эмболомеров, близких к *Proterogyrinus*, у которых характер расположения зубов в челюстях и на небе, несмотря на ряд качественных отличий, в целом сходен с таковым наименее специализированных представителей отряда.

Раннепермские котлассиоидеи — *Utegeniidae* (*Utegenia shpinari*, местонахождение Курты; рис. 1) — обладают слабо модифицированной зубной системой, которая по главным параметрам может рассматриваться в качестве архитипической для всех парарептилий. Основными ее чертами является большое количество челюстных зубов (около 30 в *maxillare*, 4–6 в *praemaxillare* и более 40 в нижней челюсти) с просто устроенными коронками и округлыми сечениями оснований, а также наличие двух-трех крупных зубов медиальнее и позади хоаны. Мелкие «шагреньевые» зубы плотно покрывают парасфеноидный ростр и распространяются по квадратным ветвям птеригоидов далеко назад в направлении квадратно-артикулярного сочленения (диагностические признаки надсемейства). На *palatinum* и *estopterygoideum* «шагрень» формирует два продольных поля (латеральное и медиальное), разделенных не озубленным участком (рис. 1, б). В пределах медиального поля мелкие зубы продолжают радиальные ряды, развитые на небном отделе крыловидной кости; латеральное поле, составленное более крупными и расположенными без видимой ориентировки зубами, протягивается вдоль границы с максиллой и иногда изгибается медиально в задней части *estopterygoideum*.

Очень высокие монокуспидные коронки маргинальных зубов с лингвальной стороны покрыты резкими гребешками (рис. 1, г). У передних зубов вершинки уплощены и слегка загнуты внутрь ротовой полости. Пара наиболее проксимальных зубов в предчелюстной кости (рис. 1, д), а также пятый — седьмой в верхнечелюстной заметно

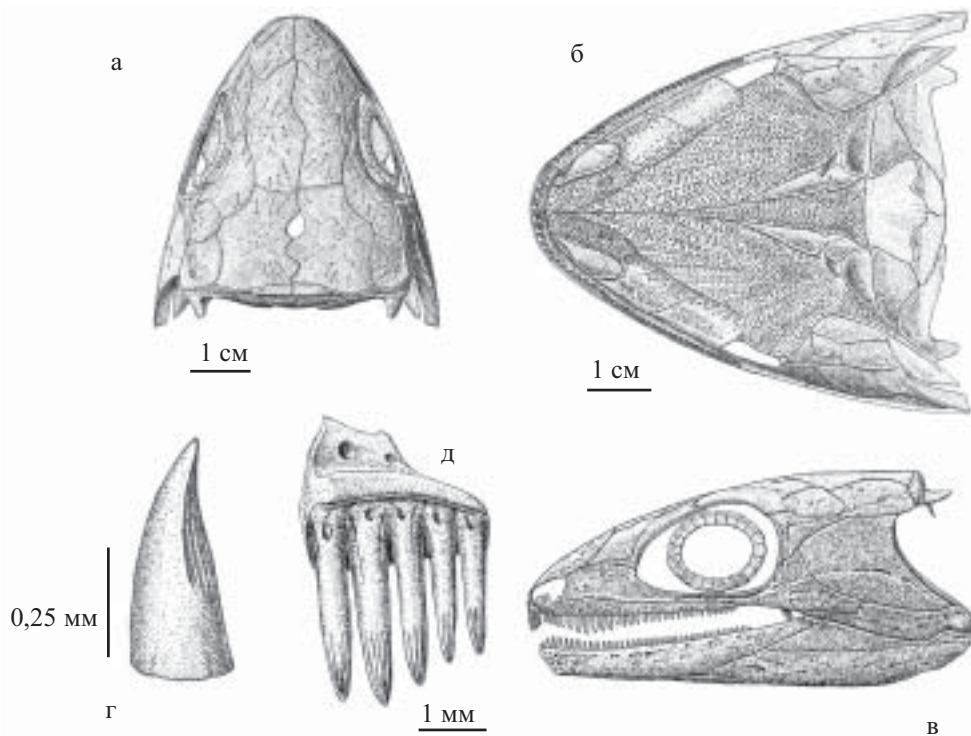


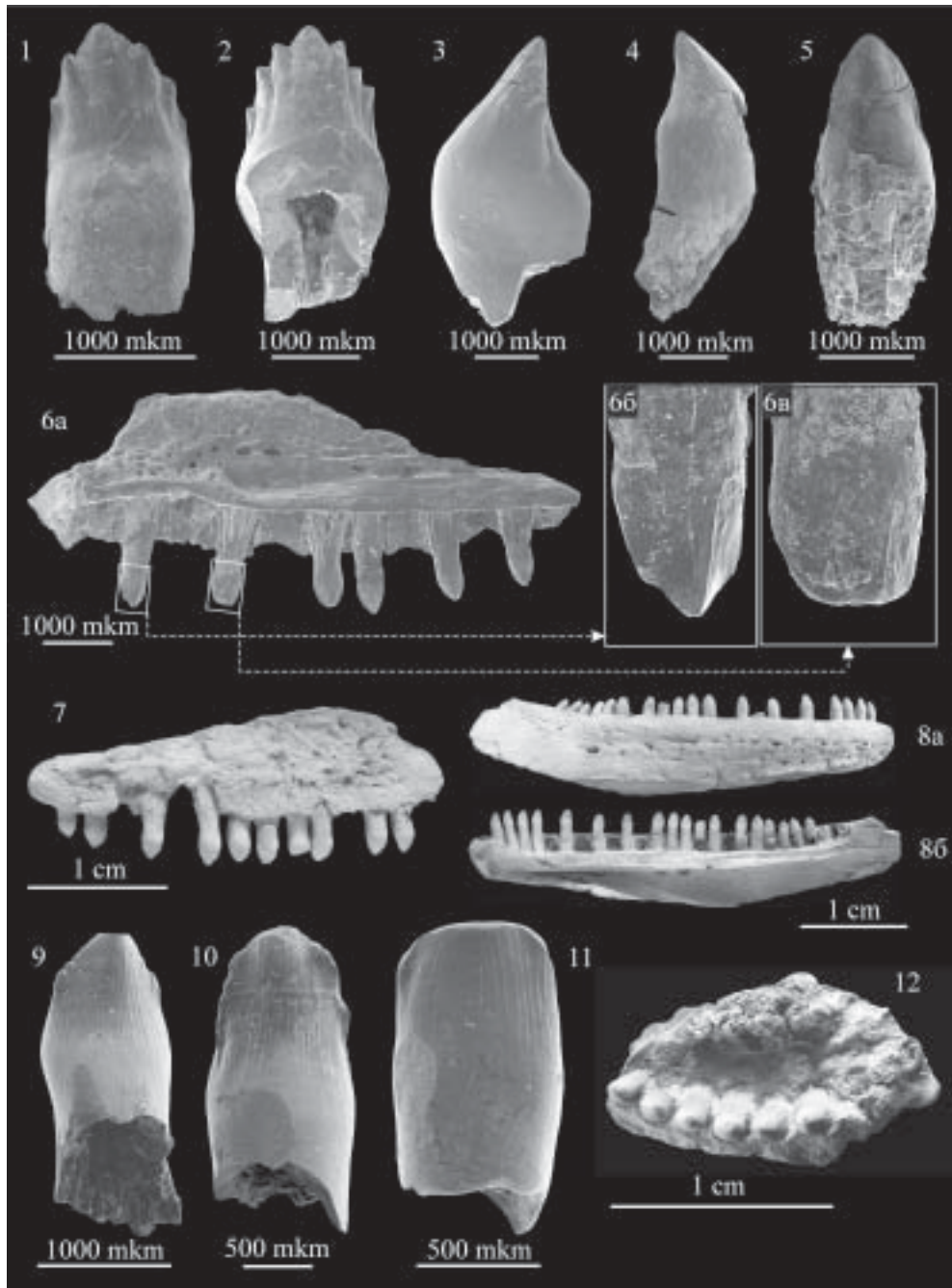
Рис. 1. *Utegenia shpinari* Kuznetzov et Ivachnenko, 1981; нижняя пермь (верхний карбон?); Казахстан, местонахождение Курты; реконструкция черепа (а–в) по экз. ПИН, № 2078/369, 376, 388: а — сверху; б — снизу; в — сбоку; г — коронка верхнечелюстного зуба сбоку (по экз. ПИН, № 2078/351, 369); д — левое praemaxillare лингвально (по экз. ПИН, № 2078/354).

увеличены; зубы на стыке обоих элементов верхнечелюстной дуги маленькие, равно как и зубы в околотимфизном отделе dentale (рис. 1, в).

Таким образом, в качестве первичных апоморфий сеймуриаморф по отношению к эмболомерам в строении зубной системы выступают резко выраженная размерная гетеродонтия в переднем отделе черепа и наличие озубленного ростра parasphenoideum. Последнее вызвано необходимостью ликвидации обширного незубленного участка в межптеригоидной области, что можно объяснить важной ролью «шагреновых» зубов в питании личинок, у которых количество маргинальных зубов невелико, а гиоидный аппарат, еще не задействованный в процессе дыхания (пассивно осуществляемом наружными жабрами), мог способствовать фиксации добычи в ротовой полости. Необходимо отметить также, что у личинок всех сеймуриаморф с документированной ларвальной стадией относительные размеры «шагреновых» зубов существенно больше, чем у взрослых животных.

Дальнейшая эволюция котлассиоидей связана с усложнением коронок челюстных зубов, выражающимся главным образом в утолщении их при базальных отделах и появлении на режущей кромке дополнительных зубцов, число и размеры которых варьируют как у различных представителей семейства, так и в онтогенезе видов, представленных в коллекции возрастными сериями. При этом наблюдается продольное (лабио-лингвальное) удлинение

ТАБЛИЦА I



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ I

**Фиг. 1.** *Viarmica tchudinovi* Ivachnenko, 1987; голотип ПИН, № 1581/1, закладка одиннадцатого максиллярного зуба лингвально; местонахождение Вышка; верхняя пермь, нижеказанский подъярус.

**Фиг. 2, 3.** *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); экз. ПИН, № 161/68, коронки нижнечелюстных зубов: 2 — лингвально (внутренняя стенка удалена, открыта пульпарная полость), 3 — сбоку; местонахождение Шихово-Чирки; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус.

**Фиг. 4.** *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); голотипа ПИН, № 161/72, зуб переднего отдела постхоанного ряда сбоку; местонахождение Шихово-Чирки; верхняя пермь, верхнеказанский подъярус.

**Фиг. 5.** *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921; голотип ПИН, № 2005/74, максиллярный зуб лингвально; местонахождение Соколки; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 6.** *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3585/142, правое maxillare лингвально: ба — общий вид, бб и бв — коронки третьего и пятого максиллярных зубов соответственно; местонахождение Донгуз 6; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 7.** *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3713/45, правое maxillare лингвально; местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 8.** *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 3713/52, правое dentale: 8а — лабиально, 8б — лингвально; местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 9–11.** *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; коронки челюстных зубов лингвально: 9 — максиллярного (экз. ПИН, № 3713/52), 10 — премаксиллярного (экз. ПИН, № 3713/174), 11 — верхнечелюстного со следами стирания (экз. ПИН, № 3713/173); местонахождение Потеряха 2; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 12.** *Microphon exiguus* Ivachnenko, 1983; экз. ПИН, № 4547/4, правый ectopterygoideum, снизу; местонахождение Потеряха 1; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

оснований, приобретающих в сечении овальную или вытянуто-овальную форму. Специализации подвержены преимущественно зубы передних отделов челюстей; зубы, приуроченные к окончанию зубных рядов, модифицированы в меньшей степени.

В семействе Kotlassiidae параллельно с усложнением коронок происходит постепенное сокращение количества челюстных зубов (у татарских родов в дефинитивном состоянии почти вдвое по сравнению с Utegeniidae), а также почти полностью нивелируется их размерная дифференцировка в переднем отделе верхней челюсти, что определяется сменой объекта питания и отсутствием необходимости фиксации относительно крупной и подвижной добычи (см. ниже). Гетеродонтность зубной системы, выражающаяся в изменении формы коронок по простиранию зубного ряда, напротив, возрастает. Одновременно на небе формируются ряды крупных зубов, по размерам сопоставимых с челюстными. Первый из них — медиохоанный — протягивается через сошник вдоль отверстия хоаны; каудально он продолжается на palatinum и ectopterygoideum продольным полем крупной «шагрени». Постхоанный ряд проходит вдоль границы с максиллой от заднего края хоаны до передней стенки аддукторной полости.

У *Viarmica tchudinovi* (рис. 2; табл. I, фиг. 1; нижнеказанский подъярус, местонахождение Вышка) прибазальные отделы коронок, в отличие от *Utegenia*, уже заметно утолщены (табл. I, фиг. 1). С каждой стороны от центральной вершинки имеется пара хорошо выраженных дополнительных зубцов. Челюстные зубы голотипа (ПИН, № 1581/1) сильно повреждены, но наличие зазубренных коронок фиксируется на значительной части длины зубного ряда благодаря находке сменных закладок в пустых альвеолах. Основания вытянуты трансверзально по отношению к челюстям и приобрели овальные сечения. Количество зубов в верхнечелюстной кости сокращается примерно до 25, в зубной — до 30 (рис. 2, в, г), причем отчетливой размерной дифференцировки зубов в переднем отделе верхнечелюстной дуги уже не наблюдается.

Медиохоанный ряд палатинальных зубов у биармики уже был сформирован и протягивался, по-видимому, по всей длине сошника (на фрагменте vomer голотипа сохранилось пять зубов: рис. 2, б). Постхоанный ряд находился в зачаточном состоянии и представ-

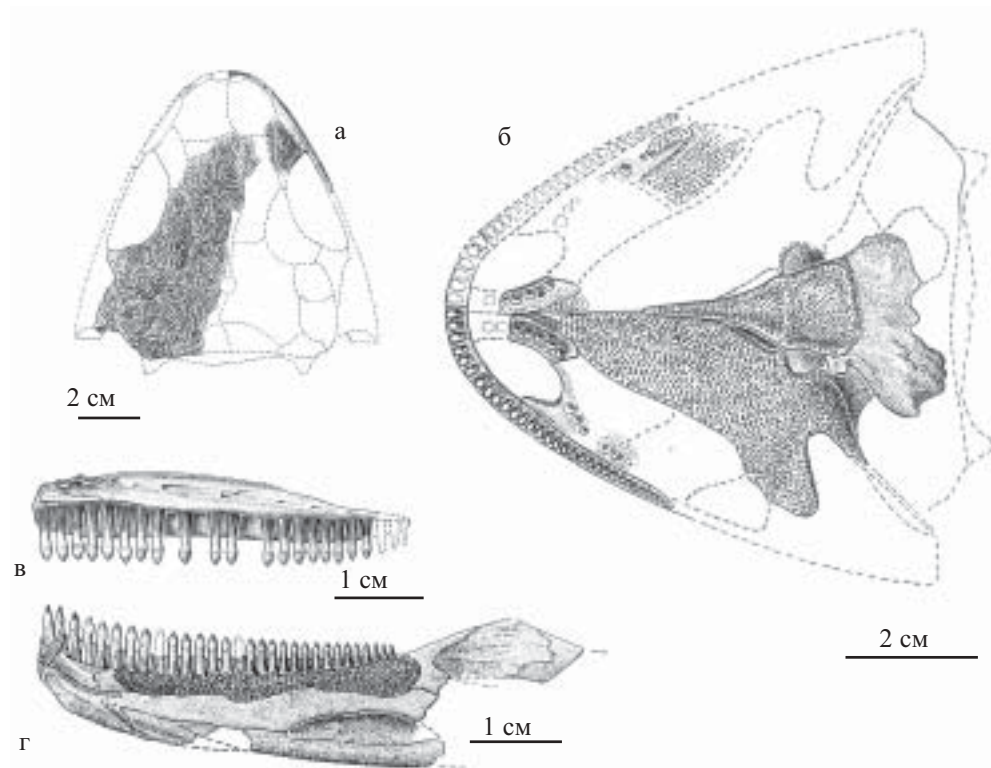


Рис. 2. *Biarmica tchudinovi* Ivachnenko, 1987; верхняя пермь, нижеказанский подъярус; Россия, местонахождение Вышка; реконструкции по голотипу ПИН, № 1581/1: а — крыша черепа сверху, б — небный комплекс снизу, в — правое maxillare лингвально, г — правая ветвь нижней челюсти лингвально.

лен только тремя зубами в передней части небной кости, ориентированными, однако, вдоль границы с максиллой, и крупным зубом в передней части ectopterygoideum. В остальном он составлен небольшими зубами, которые, тем не менее, заметно превышают по размерам «шагрень» на крыловидных костях. Латеральное и медиальное поля мелких зубов у биармики смыкаются на ectopterygoideum (рис. 2, б).

Наибольшим своеобразием характеризуется зубная система *Leptoropha talonophora* (рис. 3; табл. I, фиг. 2–4; верхнеказанский подъярус, местонахождение Шихово-Чирки), у которой при базальных отделах коронок максимально утолщены и образуют позади резко наклоненных вершинок заметный уступ (табл. I, фиг. 3, рис. 3). Количество дополнительных зубцов возрастает до трех-четырех на каждой из сторон коронки; размеры самих зубцов увеличены, что придает зубам лепторофы известное сходство с таковыми парейазавров, некогда послужившее причиной отнесения ее остатков к рипеозавридам (Чудинов, 1955, 1957). Складчатые и сильно удлиненные основания резко сжаты с боков (особенно в прикоронарной области) и иногда покрыты снаружи тонкой корочкой костной ткани, возможно, являющейся аналогом цемента.

Медиальный фланг зубной площадки в челюстных костях ориентирован таким образом, что между ним и альвеолярным краем образуется глубокий желоб, в который погружены основания зубов (промежутки между ними при этом часто заполнены рыхлой

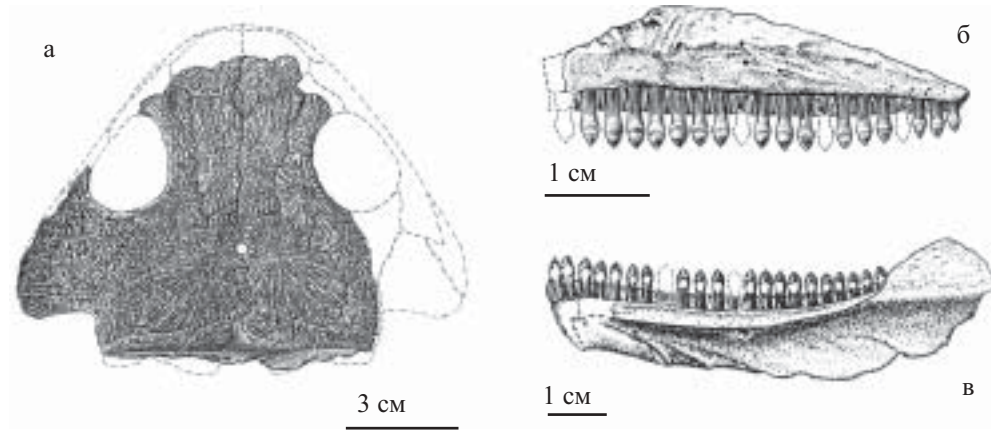


Рис. 3. *Leptoropha thalonophora* (Tchudinov, 1955); верхняя пермь, верхнеказанский подъярус; Россия, местонахождение Шихово-Чирки; а — крыша черепа сверху (голотип ПИН, № 161/72), б — правое maxillare лингвально (реконструкция по голотипу ПИН, № 161/72), в — правое dentale лингвально (реконструкция по экз. ПИН, № 161/68).

спонгиозой). Видимо, этим обстоятельством вызвано некоторое изменение характера замещения зубов у лепторофы: имеющая большие размеры сменная коронка, закладываемая в узком промежутке между медиальным краем зубной площадки и основанием зуба, после начала резорбции последнего формируется уже внутри его пульпарной полости (экз. ПИН, № 161/106).

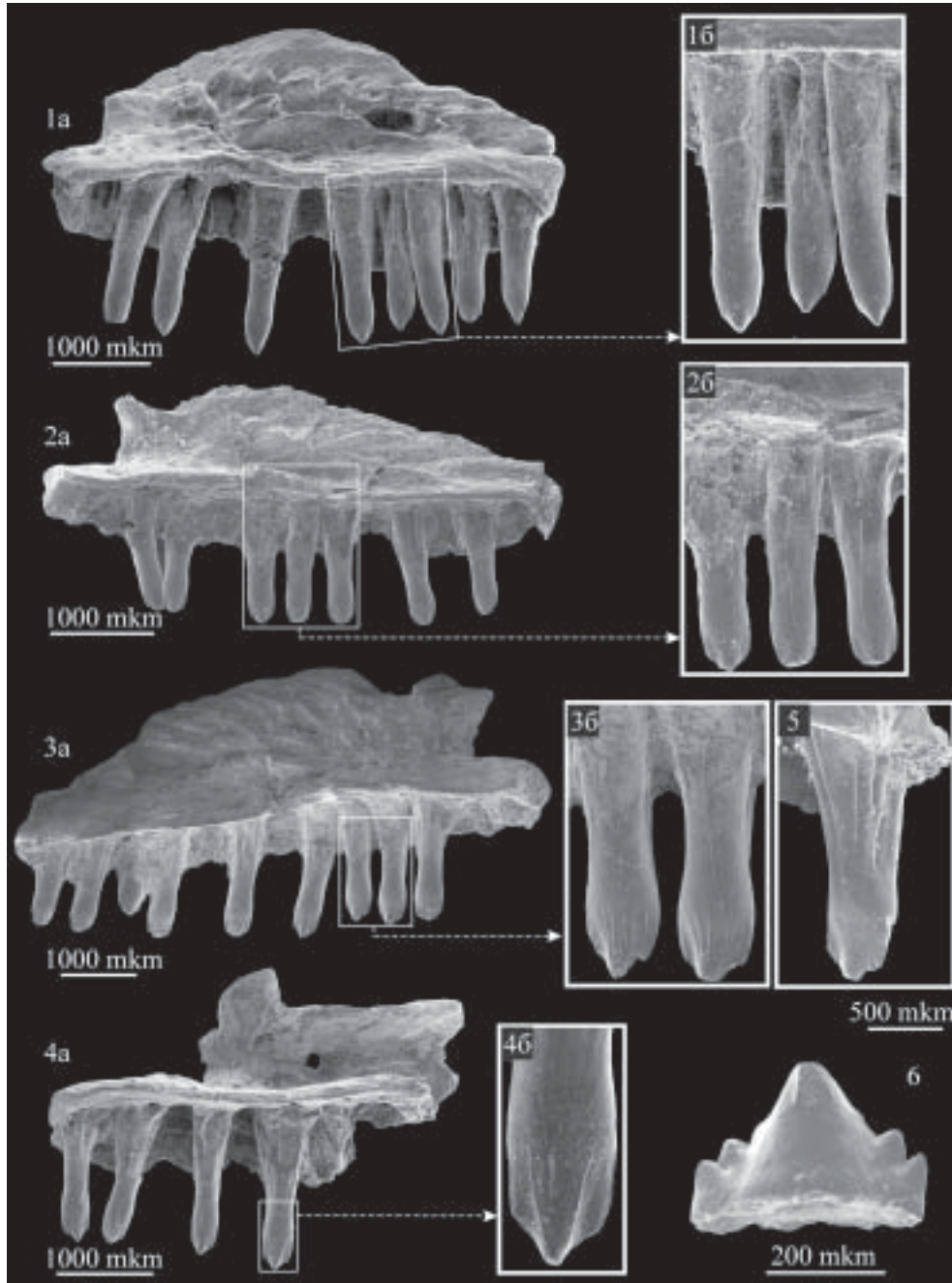
Количество маргинальных зубов у лепторофы по сравнению с биармикой сокращается до 19 в верхнечелюстной кости и 22 в нижней челюсти (рис. 3, б, в). Небо сохранилось фрагментарно, однако устанавливается присутствие крупных палатинальных зубов позади хоаны (табл. I, фиг. 4), причем различия в их форме указывают на значительную протяженность постхоанного ряда.

В онтогенезе позднеатарского котлассида *Microphon exiguus* (табл. I, фиг. 6–12; верхнетатарский подъярус; северодвинский горизонт) в строении зубной системы наблюдается ряд последовательных изменений, отражающих ее эволюционные преобразования в ряду предковых форм.

У наименее крупных известных экземпляров (длина черепа до 25 мм) коронки верхнечелюстных зубов сохраняют монокуспидное строение, хотя часто уже снабжены одним небольшим боковым выступом на обращенном вперед краю режущей кромки (табл. I, фиг. 6б). Утолщенность прибазальных отделов коронок не выражена, основания имеют округлые сечения.

В последующих генерациях прослеживается появление и добавление боковых зубцов, число которых у взрослых экземпляров возрастает до трех-четырёх и более с обеих сторон от центральной вершинки (табл. I, фиг. 9). Сами зубцы, однако, сохраняют небольшие размеры и обычно сливаются в зазубренные гребешки, получившие более сильное развитие у премаксиллярных зубов (табл. I, фиг. 10). Прибазальные отделы коронок утолщаются, происходит продольное удлинение оснований, усиление их складчатости. Количество зубов в челюстях возрастает, но незначительно по сравнению с ювенильными особями: до 15–18 в верхнечелюстной кости (табл. I, фиг. 7) и максимально до 26 в нижней челюсти (табл. I, фиг. 8а, 8б). Изначально хорошо выраженные и немногочисленные

ТАБЛИЦА II



ОБЪЯСНЕНИЕ К ТАБЛИЦЕ II

*Microphon gracilis* Bulanov, 2003; онтогенетическая модификация челюстных зубов на ранних стадиях развития; местонахождение Бабинцево; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

**Фиг. 1.** Экз. ПИН, № 4617/195, правое maxillare личинки лингвально: 1a — общий вид, 1b — седьмой-девятый максиллярные зубы.

**Фиг. 2.** Экз. ПИН, № 4617/142, правое maxillare ювенильной особи лингвально: 2а — общий вид, 2б — шестой-восьмой максиллярные зубы.

**Фиг. 3.** Экз. ПИН, № 4617/111, левое maxillare ювенильной особи лингвально: 3а — общий вид, 3б — четвертый и пятый максиллярные зубы.

**Фиг. 4.** Экз. ПИН, № 4617/194, левое praemaxillare ювенильной особи лингвально: 4а — общий вид, 4б — коронка третьего предчелюстного зуба.

**Фиг. 5.** Экз. ПИН, № 4617/175, первый максиллярный зуб.

**Фиг. 6.** Экз. ПИН, № 4617/180, сменная закладка нижнечелюстного зуба лингвально.

гребешки на лингвальной стороне коронок преобразуются в тонкую струйчатость. Ее появление вызвано необходимостью укрепления эмалевого покрытия от стирания (табл. I, фиг. 11), обусловленного присутствием в рационе склерированных объектов (аналогичными гребешками, например, покрыты давящие зубы современного *Ophisaurus*), и часто наблюдаемого уже у ювенильных особей (табл. I, фиг. 6в). В дефинитивном состоянии у *M. exiguus* ряды крупных палатинальных зубов полностью сформированы; в частности, постхоанный ряд непрерывно протягивался вдоль границы с максиллой до переднего края аддукторной полости (табл. I, фиг. 12). Коронки составляющих его зубов имеют коническую форму без выраженной режущей кромки и покрыты той же характерной струйчатостью, что и маргинальные зубы.

Во многом аналогично протекает модификация зубной системы в онтогенезе *Microphon gracilis* (рис. 4, табл. II; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт, местонахождение Бабинцево). При длине черепа 15–20 мм (рис. 4; табл. II, фиг. 1) в maxillare содержится 10–11 зубов, снабженных монокуспидными коронками. На сошниках на этой стадии обнаруживается только три крупных зуба, распределенных вдоль края хоаны (рис. 4, б). Пара подобных зубов, возможно, присутствовала на palatinum, но оформленного постхоанного ряда нет: на его месте, как и у *Utegenia*, развито продольное поле очень крупной «шагрени».

При увеличении длины черепа до 30–35 мм количество зубов в верхнечелюстной кости *M. gracilis* возрастает до 13, их основания продольно вытягиваются, складчатость усиливается, проксимальные отделы коронок заметно утолщаются (табл. II, фиг. 1, 3, 5). Количество зубов в предчелюстной кости уже на этой стадии может достигать восьми (табл. II, фиг. 4). На режущей кромке появляются хорошо выраженные (гораздо сильнее, чем у *M. exiguus*) дополнительные зубцы — от одного до трех с каждой стороны от высокой центральной вершинки (табл. II, фиг. 5, 6), которая обычно несет следы механического износа. Остатки взрослых особей этого вида пока не найдены.

Среди котлассиид единственной формой, сохраняющей в дефинитивном состоянии монокуспидные коронки маргинальных зубов, является *Kotlassia prima* (рис. 5, табл. I, фиг. 5; верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт, местонахождения Соколки и Гороховец), некоторые особенности строения зубной системы которой вследствие плохой сохранности имеющихся материалов не вполне очевидны. В отличие от остальных котлассиид, этот род характеризуется полным отсутствием дополнительных зубцов на режущей кромке (имеющей характер острой окантовки) и гребешков на лингвальной стороне коронок (табл. I, фиг. 5). Котлассия обладает полностью сформированным постхоанным рядом не менее чем из 16 зубов, протягивающимся от хоаны до переднего края аддукторной полости (рис. 5, в); данные о медиохоанном ряде отсутствуют, но сомневаться в его наличии нет оснований. По аналогии с челюстными, крупные палатинальные зубы обладают продольно удлинненными основаниями, сечения которых изменяются на округлые при движении назад. Общее количество зубов в нижней челюсти взрослого

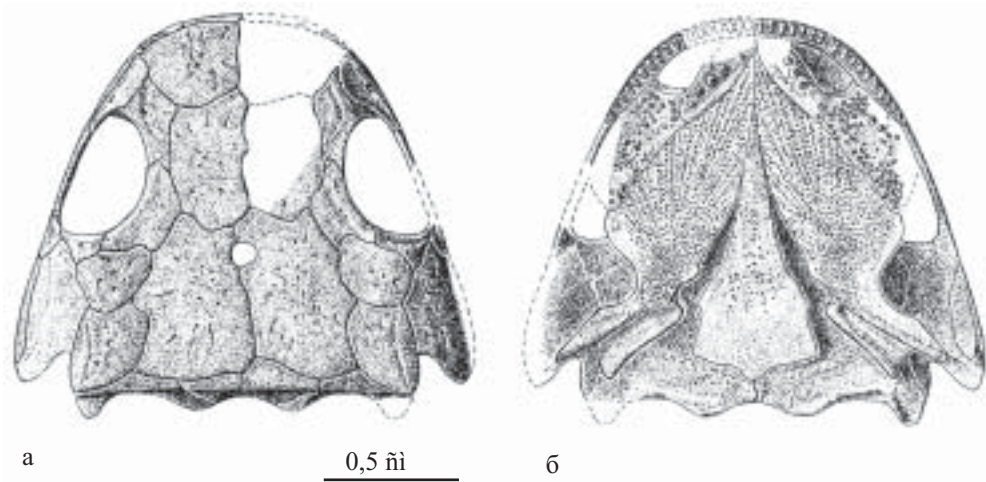


Рис. 4. *Microphon gracilis* Bulanov, 2003; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Бабинцево; череп личинки; реконструкция по голотипу ПИН, № 4617/110: а — сверху, б — снизу.

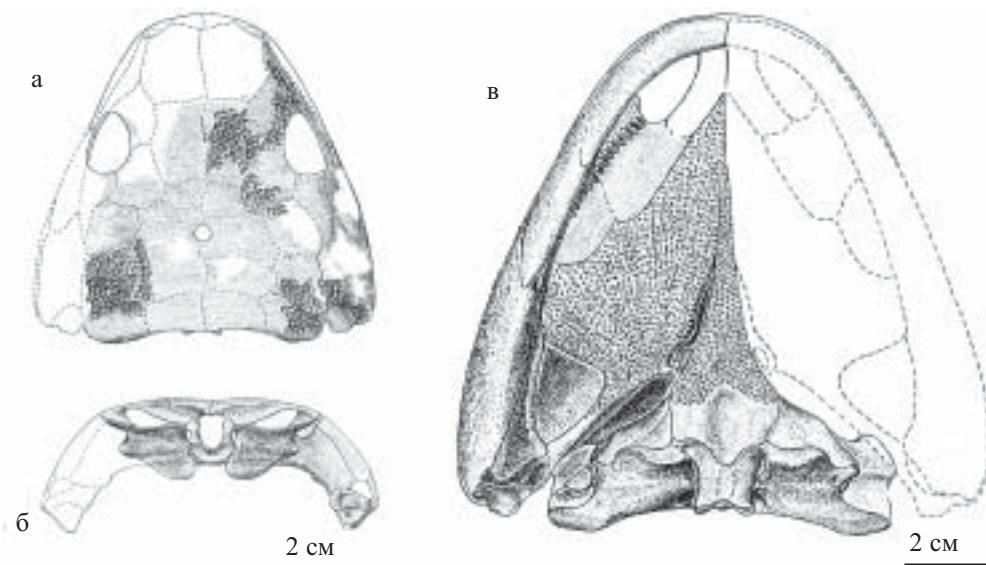


Рис. 5. *Kotlassia prima* Amalitzky, 1921; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Соколки; реконструкция черепа по голотипу ПИН, № 2005/74: а — сверху, б — сзади, в — снизу.

животного, судя по материалам из местонахождения Гороховец (экз. ПИН, № 4818/615), должно было достигать 35–40, что хорошо согласуется с состоянием коррелятивно зависимых признаков, в частности, простым строением коронок. Наблюдаемое упрощение зубов с большой вероятностью является вторичным преобразованием, обусловленным возвратом к активному хищничеству; наличие постхоанного ряда, наравне с другими особенностями краниальной морфологии, указывает на родство котлассии с остальными представителями семейства (Bulanov, 2003).

По аналогии с *Microphon* можно уверенно заключить, что и казанские котлассииды (*Leptorophinae*) имели усложненный морфогенез зубной системы в процессе индивидуального развития. Состояние небного озубления у *Viarmica* и данные по онтогенезу видов рода *Microphon* указывают на первоочередность формирования в эволюции семейства медиохоанного ряда, что хорошо согласуется с приоритетной специализацией премаксиллярных зубов в рассматриваемой группе. К сожалению, материал пока не позволяет установить наличие и характер стертости зубов на сошниках у котлассид: не исключено, что отчасти назначение медиохоанного ряда заключалось в защите хоаны от попадания в нее пищевых частиц при переходе от хищничества к растительности (см. ниже), во многом обеспеченной стригущими движениями премаксиллярных зубов. Функциональная нагрузка постхоанного ряда более очевидна: наряду с зубами верхней и нижней челюстей они входили в состав комплексного аппарата, позволяющего в зависимости от трофической специализации, срезать (*Leptorophinae*) или раздавливать (*Microphon*) пищевые объекты.

Сеймуриоидеи сохраняют слабо модифицированное по сравнению с *Utegeniidae* состояние зубной системы. У всех них за исключением *Seymouria baylorensis* дефинитивно в верхнечелюстной кости насчитывается около 30, а в зубной — около 40 зубов. Для некоторых раннепермских родов (*Ariekanerpeton*, *Seymouria*) свойственна хорошо выраженная размерная гетеродонтия в передних отделах челюстей, аналогичная наблюдаемой у *Utegenia*. На небе крупные зубы в количестве двух-трех присутствуют только на сошнике и небной кости. «Шагрень» на парасфеноиде развита лишь в районе базиптеригойдного сочленения и отсутствует на роstralной части кости; в пределах птеригойдных зубных полей не распространяются на квадратные ветви. Два последних признака являются диагностическими и отличают группу от альтернативного надсемейства.

За исключением этой особенности, зубная система *Ariekanerpeton* (рис. 6; нижняя пермь, местонахождение Сарытайпан) почти идентична таковой утегениид. Количество челюстных зубов велико, их основания имеют округлые сечения на всем протяжении зубных рядов. На небе два-три крупных зуба расположены в типичном положении медиальнее и позади хоаны. Сходно и наличие в максилле и премаксилле увеличенных зубов, что является одним из немногочисленных отличий ариеканерпетона от близкого европейского рода *Discosauriscus* (Klembara, 1997).

Аналогично ариеканерпетону устроена зубная система *Seymouria sanjuanensis* (Vaughn, 1966; Laurin, 1995). *S. baylorensis*, напротив, характеризуется сокращенным количеством зубов в челюстях (в *maxillare* 16–21 вместо 24–30 у *S. sanjuanensis*), среди которых некоторые клыкоподобно увеличены («canin region»).

Зазубренное (трикуспидальное) строение коронок в надсемействе отмечено только у ювенильных особей *Karpinskiosaurus ultimus* (рис. 7, в, д; 8, а) и является личиночным приспособлением данного вида (Bulanov, 2002; Bulanov, 2003). В процессе метаморфоза, проходившего, вероятно, при длине черепа 20–25 мм, происходила замена зубов на одновоскрешные, сопровождавшаяся дальнейшим увеличением их числа до нормативного для сеймуриоидов (в верхнечелюстной кости до 30 вместо 22 у ларвальных особей; рис. 7, б, г; 8, б). У раннепермских карпинскиозаврид (*Discosauriscinae*) зубы сохраняют

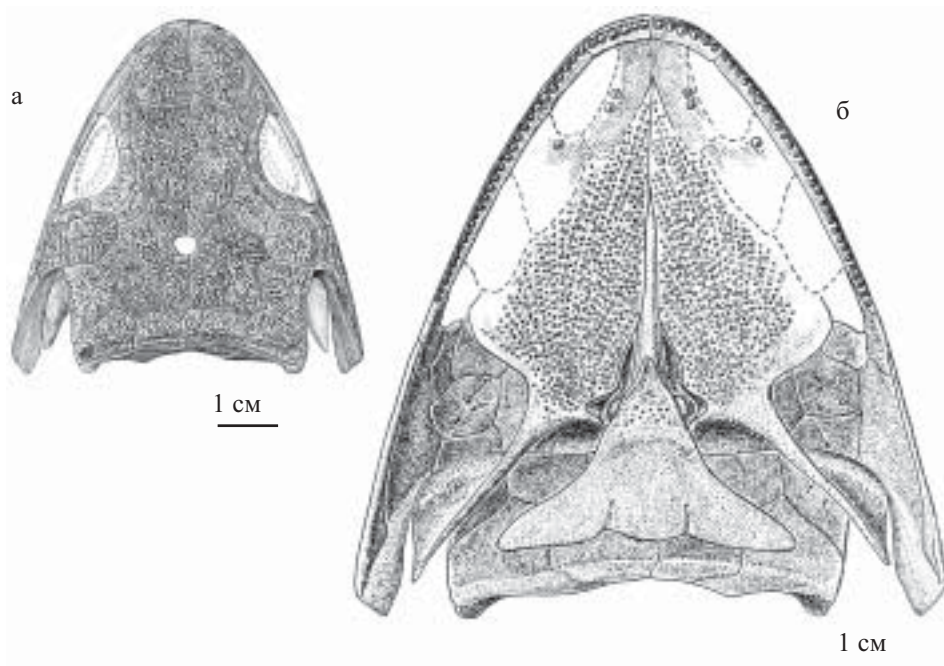


Рис. 6. *Ariekeanerpeton sigalovi* (Tatarinov, 1968); нижняя пермь; Таджикистан, местонахождение Сарытайпан; реконструкция черепа по экз. ПИН, № 2079/600, 133, 332, 638, 830: а — сверху, б — снизу.

монокуспидное строение на всем протяжении онтогенетического цикла (Ивахненко, 1981, 1987; Klembara, 1995, 1997; Bulanov, 2003). Основания челюстных зубов позднепермских карпинскиозавров (*Karpinskiosaurinae*) продольно удлиняются, образуя широкие контрфорсы (рис. 8, б), но при этом остаются тонкостенными. Видимо, этим объясняется изменение характера складчатости челюстных зубов, а именно — закладка борозд по центру широких сторон основания и почти полное смыкание складок противоположных сторон внутри полости пульпы (рис. 8, в).

Упрощенное строение челюстных зубов сеймуриоидов несколько затрудняет использование зубной системы для диагностики группы. Так, виды рода *Karpinskiosaurus* достаточно уверенно отличаются в дефинитивном состоянии степенью изгиба вершинки внутрь ротовой полости (у *K. secundus* они крючковидно загнуты: рис. 8, г). Требуется, однако, отметить, что этот признак несколько варьирует по простирацию зубного ряда (задние маргинальные зубы *K. secundus*, к примеру, имеют слабый наклон вершинок), а возможно и в процессе онтогенеза.

Обзор строения зубной системы сеймуриаморф показывает, что она представляет собой единый многокомпонентный пластичный механизм. Связь процессов, отвечающих за формирование, с одной стороны, челюстного, а с другой — небного озубления у сеймуриаморф (в первую очередь котлассид), очевидна. Она проявляется в возникновении многих сходных кондиций у маргинальных и крупных палатинальных зубов. Так, небные зубы обладают той же степенью утолщенности коронок, что и ближайшие к ним зубы верхней челюсти, аналогичным характером распределения и формой гребешков на лингвальной стороне (или их отсутствием в случае, если таковые не развиты). Как и в челюстях, в постхоанном ряду размеры зубов постепенно уменьшаются по направле-

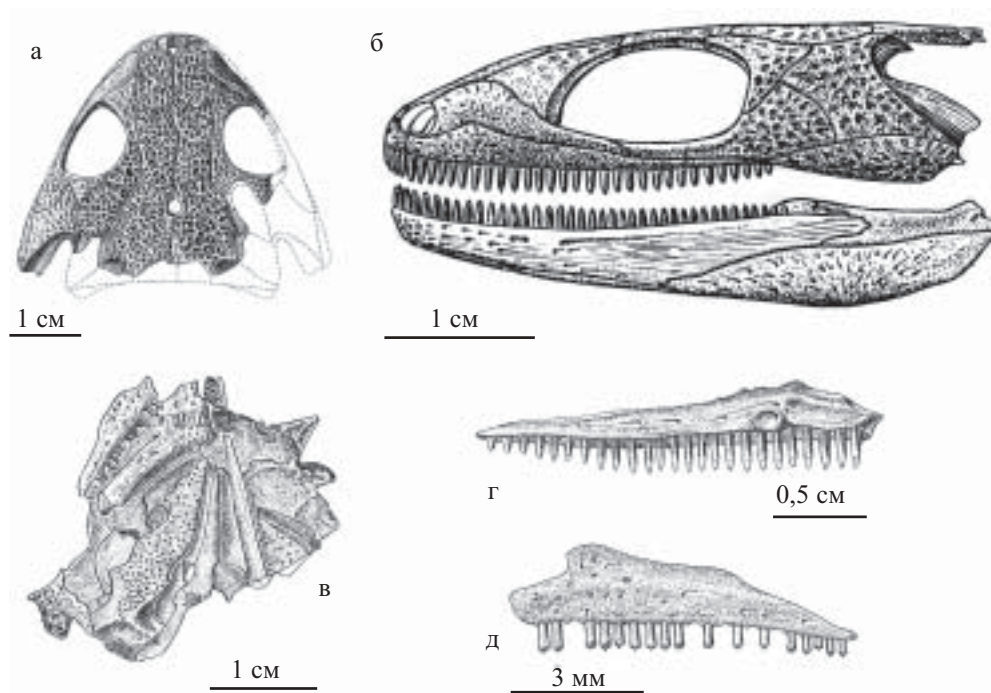


Рис. 7. *Karpinskiosaurus ultimus* (Tchudinov et Vjushkov, 1956); верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия, местонахождение Бабинцево; а, б — реконструкция черепа по экз. ПИН, № 4617/158: а — сверху, б — сбоку; в — череп личинки снизу (экз. СГУ, №104В/2031); г — левое maxillare лингвально (реконструкция по экз. СГУ, № 104 В/2011 и 2013), д — левое maxillare личинки лабиально (по экз. СГУ, № 2033).

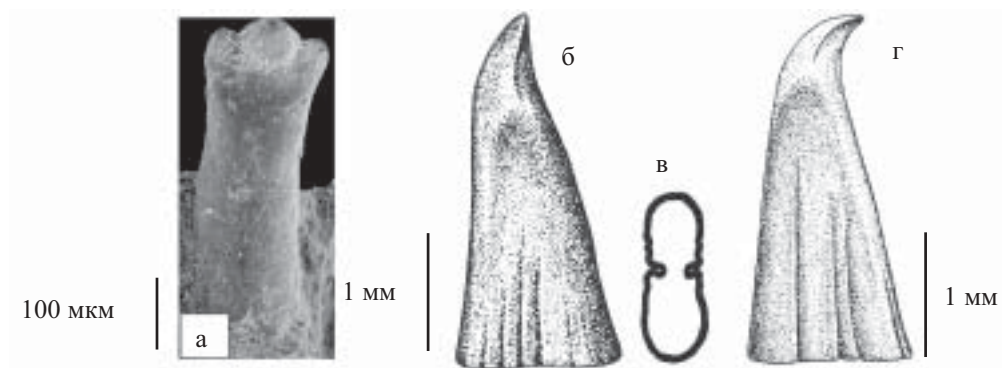


Рис. 8. Челюстные зубы карпинскиозаврин; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус; Россия: а-в — *Karpinskiosaurus ultimus* (Tchudinov et Vjushkov, 1956), местонахождение Бабинцево: а — нижнечелюстной личинки, лингвально (по экз. СГУ, № 104В/2033); б — максиллярный постметаморфозной особи сбоку (по экз. СГУ, № 104В/2015); в — то же, форма сечения основания на уровне крепления к кости; г — *Karpinskiosaurus secundus* (Amalitzky, 1921), местонахождение Адамовка: максиллярный сбоку (по экз. СГУ, № 104В/322).

нию назад, а иногда и изменяют аналогичным образом форму сечения оснований с удлиненно-овальной на округлую (*Kotlassia*).

Сложный морфогенез зубной системы котлассид сложился на базе личиночных адаптаций. Это подтверждается существенным расхождением в строении челюстного озубления у различных видов рода *Microphon* уже на ранних стадиях развития, что обусловлено приспособлением к несколько различным трофическим факторам. Высокую потенцию к реорганизации зубной системы на ларвальной стадии у сеймуриаморф демонстрируют, в частности, ее онтогенетические преобразования у *Karpinskiosaurus ultimus*.

Ярко выраженный адаптивный характер зубной системы у сеймуриаморф следует учитывать при филогенетических построениях, поскольку многие наблюдаемые признаки могут приобретаться независимо в ходе освоения сходных трофических ниш или являться результатом рекапитуляций.

### Экология

Анализ строения зубной системы сеймуриаморф позволяет, опираясь на современные аналоги, выявить трофические связи группы и показать ее место в консументальной структуре сообществ позднего палеозоя. Нестандартность зубной системы в целом, заключающаяся в своеобразии челюстного и небного озубления, ее многокомпонентность и онтогенетическая вариабельность исключают подбор прямых эквивалентов среди рецентной фауны, в том числе и ныне существующих амфибий. Для реконструкции использовались прежде всего данные по ящерицам, широкий спектр трофических предпочтений которых существенно упрощает задачу и позволяет проследить определенное морфологическое сходство если не на уровне челюстного аппарата как единой функциональной структуры, то по его отдельным составляющим.

Результаты, полученные при таком сопоставлении, учитывая специфику обеих групп, имеют лишь качественный характер; установление же конкретных трофических связей требует анализа всего палеоценоза, что в силу избирательного характера захоронения далеко не всегда является решаемой задачей.

Строение зубной системы наиболее примитивных раннепермских сеймуриаморф указывает на наличие у них, как и у всех известных антракозавроморф, характеризующихся сходным состоянием челюстного и небного озубления, хищного образа жизни. Отсутствие в совместной встречаемости с *Utegenia shpinari* и *Ariekanerpeton sigalovi* остатков какой-либо другой фауны говорит в пользу питания этих форм мягкотелыми или хитинизированными беспозвоночными, что хорошо согласуется с сравнительно небольшими размерами самих животных. Насекомые входят в состав ориктоценозов моравских местонахождений с *Discosauriscus austriacus* (Kochov), где приурочены к слоям с наибольшей концентрацией тетрапод. На тех же уровнях отмечено присутствие костных ганоидов, близких к *Paramblypterus* (Klembara, Meszaros, 1992), однако в целом они распространены по разрезу более широко и по размеру сопоставимы с самими дискозаврисками, что исключает их из списка основных кормовых объектов. Рыбья молодь, несомненно, могла служить дополнительным элементом питания крупным экземплярам *Discosauriscus* (для которых предполагается в том числе и каннибализм; Klembara, Meszaros, 1992), однако ее наличие в составе рациона личинок маловероятно. В целом же зубная система моравских форм из-за отсутствия ярко выраженной размерной дифференцировки верхнечелюстных зубов выглядит менее специализированной по сравнению с *Ariekanerpeton*, для которого ихтиофагия исключена в силу тафономических данных — полного отсутствия рыбных остатков в типовом местонахождении.

Преимущественно инвертебратофагами были и позднепермские карпинскиозавриды. Строение челюстных зубов *Karpinskiosaurus ultimus* указывает на отсутствие возможности эффективного захвата относительно крупной добычи; основу питания этой формы составляли водные беспозвоночные. Внешне зубы постметаморфозных особей *K. ultimus*, имеющие слегка уплощенные монокуспидные коронки и широкие контрфорсы в виде трансверзально удлиненных оснований, напоминают таковые некоторых современных gekkonov (например, *Gekko*, *Coleonyx*), являющихся преимущественно насекомоядной группой ящериц. Как и карпинскиозавры, *Gekkonidae*, особенно мелкие формы, характеризуются изодонтной зубной системой, большим количеством зубов в челюстях (у *Coleonyx variegatus* до 40 в maxillare и 46 в dentale, но для большинства видов несколько меньше) и быстрой скоростью их замещения, на что указывает присутствие многочисленных сменных закладок (Воробьева, Чугунова, 1995).

Крючковидная форма челюстных зубов *Karpinskiosaurus secundus* свидетельствует о необходимости фиксации подвижной добычи: вполне вероятно, что одним из обычных (но не облигатных) объектов питания, в отличие от *K. ultimus*, могла выступать мелкая рыба (остатки палеонисков отмечены в совместной встречаемости во всех местонахождениях: Соколки, Блюменталь 3, Гороховец). В целом же слабая специализация этого вида подразумевает значительно более широкий спектр потенциальной добычи. Формой коронок и гомодонтным состоянием зубной системы *K. secundus* напоминает современного *Cryptobranchus*, кормовой рацион которого при сходных размерах составляют преимущественно речные беспозвоночные, а также рыба и даже мелкие водные амфибии.

Зубная система *Seymouria sanjuanensis* почти идентична таковой ариканерплетона: основу рациона этого вида, особенно на ранних стадиях развития, составляли беспозвоночные. Гипертрофия верхнечелюстных зубов в ростральном отделе черепа у *Seymouria baylorensis*, несомненно, является адаптацией к охоте на относительно крупную добычу — рыбу или небольших наземных позвоночных. Второй вариант представляется более вероятным, поскольку в плане челюстного озубления прослеживается аналогия этой формы с токозавридом *Macroleter poezicus* мезенского фаунистического комплекса Восточной Европы, основной объект питания которого очевиден — молодь примитивного проколофона *Nyctiphruetus acudens* (ихтиолиты в местонахождениях мезенской группы полностью отсутствуют).

Разнообразие в строении зубной системы котлассид указывает на широкий спектр потреблявшихся кормов. Наличие симметрично зазубренных коронок у лепторофин является адаптацией к фитофагии: эта особенность строения свойственна челюстным зубам большинства растительноядных ящериц, основная часть которых принадлежит семейству Iguanidae. Присутствие дополнительных зубцов у лацертилий — явление весьма распространенное и отмечено у многих насекомоядных форм, в рацион которых растительные объекты входят лишь изредка. Строение их зубов, однако, отличается от зубов большинства облигатных фитофагов узостью коронок и хорошо выраженной их асимметрией, проявляющейся в наличии дополнительных зубцов лишь спереди от основной вершинки, а в противном случае — различной степенью развития зубцов на разных сторонах режущей кромки (*Lacerta strigata*, *L. pratocola*, *Eremias arguta*, *E. grammica* и др.). Примечательно, что даже в этом случае у некоторых лацертид растительные остатки в содержимом желудка встречаются регулярно, а у последнего вида их доля может составлять до 15 % (Воробьева, Чугунова, 1995). Имеются данные и об облигатной растительноядности некоторых представителей семейства, в частности *Gallotia simonyi*, но трикуспидальные коронки у этой формы расширены и имеют симметричное строение (Воробьева, Чугунова, 1995), как и у растительноядных Iguanidae.

Несомненно, в основании выработки поликуспидного зуба специализированных ящериц фитофагов лежит коронка продвинутого «насекомоядного» типа с одной — двумя (преимущественно крупными) дополнительными вершинками, назначение которых заключается во вспомогательном взламывании хитинизированных покровов. Реализованная конструкция, с другой стороны, оказалась вполне подходящей для захвата и срезания растительных кормов. Это подтверждается универсальностью зубов подобного типа: так, трикуспидальные коронки используются как облигатно насекомоядными (*Cyclura macleani*, *Basiliscus*), так и преимущественно растительноядными ящерицами (*Leiocephalus*, *Gallotia simonyi*, *Amblyrhynchus cristatus*) (Воробьева, Чугунова, 1995). Приобретение поликуспидных зубов, несомненно, протекало независимо в разных семействах лацертилий, но лишь среди игуанид можно наблюдать дальнейшую специализацию — формирование широких плоских коронок с большим количеством дополнительных зубцов (Queiroz, 1987). Необходимо отметить также, что принципиально сходное строение челюстных зубов возникает в эволюции самых различных групп и наблюдается у животных, для которых трудно предполагать хищный образ жизни (например, Pareiasauridae, многие Pelycosauria, Ornithischia и др.: Ивахненко, 1987; Reisz, Sues, 2000; Weishampel, Jianu, 2000).

Отдельно отметим, что факультативное использование ящерицами кормов животного происхождения не может являться препятствием для выработки основной адаптивной нормы, определяемой приоритетным объектом питания. Гетеродонтность зубной системы, хорошо выраженная у всех лацертилий, подразумевает дифференцировку зубов по выполняемой функции и возможность потребления различных пищевых объектов. Таким образом, полный состав рациона определяется состоянием зубной системы в целом, а за потребление конкретного ресурса отвечает группа надлежащим образом специализированных зубов. Это делает корректным проведение аналогий между рецентными и ископаемыми (в том числе и не родственными) формами.

Среди котласиид наиболее ярко выраженными адаптациями к фитофагии в строении зубной системы обладает *Leptoropha*, челюстные зубы которой имеют симметричные расширенные коронки, снабженные плоскими апикальными отделами и крупными дополнительными зубцами. Сильный наклон вершинок внутрь ротовой полости (табл. I, фиг. 3) связан с захватом растительной массы и фактически исключает эффективное использование зубов для других целей (например, раздавливания). Полное отсутствие следов стирания у функционирующих зубов указывает на очень мягкий характер кормового объекта, представлявшего собой, по-видимому, одну из групп водорослей, совместно с которыми иногда захватывались всевозможные беспозвоночные, служившие необходимым источником животных протеинов. Очевидно, этой причиной объясняется формирование в эволюции котласиид дополнительного — постхоанного — ряда зубов, позволившего более рационально использовать этот тип ресурса. Однако у лепторофы передние зубы постхоанного ряда, снабженные уплощенными лопатковидными коронками с отчетливым режущим краем и отсутствием следов механического износа (табл. I, фиг. 4), выполняли преимущественно функцию срезания.

*Viarmica* представляет начальный этап специализации в указанном направлении. Строение зубов говорит о преобладании в рационе кормов растительного происхождения. Хотя доля животных компонентов питания по сравнению с *Leptoropha* была, по-видимому, относительно велика, отсутствие сформированного постхоанного ряда палатинальных зубов препятствовало эффективному питанию такими объектами как беспозвоночные с достаточно жесткими наружными покровами.

Прослеженные преобразования зубной системы в онтогенезе видов рода *Microphon* свидетельствуют о трофической переориентации в процессе индивидуального развития.

Личинки *M. exiguus* вели хищный образ жизни: на это указывает строение челюстных зубов, имеющих, как и *Utteniidae*, простую коническую форму или чаще снабженных плечевидными выступами на режущей кромке, в последующих генерациях преобразующихся в боковые зубцы. На этой стадии коронка выглядит ассиметричной вследствие более сильного развития той части кромки, которая направлена вперед, а также благодаря большим размерам размещенного на ней зубца (табл. I, фиг. 6б; табл. II, фиг. 1б; 3б). Подобный план строения соответствует таковому лацертид-энтомофагов (Воробьева, Чугунова, 1995); его приобретение котлассидами вызвано необходимостью повышения эффективности челюстного аппарата на ранних онтогенетических стадиях, когда наблюдается дефицит количества маргинальных зубов (у котлассид, характеризующихся в силу неотении замедленной скоростью добавления зубов в челюстях, это представлялось особенно актуальным). Наличие подобной стадии свидетельствует, что формирование зубной системы специализированного фитофага среди сеймуриаморф произошло, как и у ящериц, в результате модификации зубной системы «хищного» типа.

Гетеродонтия, хорошо выраженная у взрослых особей *M. exiguus*, представляла возможность осваивать широкий спектр кормовых объектов. Так, премаксиллярные зубы, обладающие более высоким и широкими коронками с мелко зазубренной режущей кромкой (табл. I, фиг. 10), использовались преимущественно для захвата и срезания водной растительности. Зубы в верхнечелюстной кости, их антагонисты в *dentale*, характеризующиеся слабым развитием дополнительных зубцов, а также крупные палатинальные зубы постхоанного ряда, снабженные коническими вершинками, составляли единый функциональный аппарат, позволявший эффективно удерживать и разламывать такие объекты, как насекомые с прочными наружными покровами, конхостраки, тонкорачковинные моллюски и т.п. Это подтверждается часто наблюдаемым стиранием коронок, имеющим место как у ювенильных (табл. I, фиг. 6а, 6в), так и у взрослых (табл. I, фиг. 11) особей, у которых оно выражается в притупленности центральной вершинки, нивелировке дополнительных зубцов и износе гребешков на лингвальной стороне. Преобразование последних в тонкую струйчатость у *M. exiguus* является частной адаптацией, увеличивавшей толщину эмалевого покрытия и препятствующей процессу механической деструкции. Уклон у *M. exiguus* на поздних стадиях в сторону склерофагии особенно очевиден при рассмотрении челюстей крупных особей из типового местонахождения (Донгуз 6; *dentale* ПИН, № 3585/26; Буланов, 2000, табл. X, фиг. 7), зубы которых вследствие стирания приобрели плоские округлые окончания и сформировали аппарат давящего типа. Примечательно, что интенсивное стирание челюстных зубов наблюдается на челюстях *M. exiguus* лишь из некоторых местонахождений (Донгуз 6, Наволоки), в то время как в других разрезах это является скорее исключением (Потеряха 1, 2), а в некоторых деструкция коронок либо отсутствует, либо выражена крайне незначительно (Устье Стрельны). Из этого следует, что состав рациона отдельных популяций *M. exiguus* во многом определялся трофическими факторами конкретных экотопов, а также мог варьировать у различных особей в зависимости от персональных предпочтений.

Данные о строении челюстного аппарата *M. gracilis* на поздних стадиях в настоящее время отсутствуют. Челюстные зубы ювенильных особей отличаются от зубов одноразмерных экземпляров *M. exiguus* более утолщенными прибазальными отделами коронок, сильнее развитыми боковыми зубцами, почти не уплощенной и более высоко приподнятой центральной вершинкой (табл. II, фиг. 5, 6). Последняя у большинства сформированных зубов притуплена (иногда весьма существенно) в результате стирания (табл. II,

фиг. 2а, 2б, 3б) — ее участие в раздавливании жестких объектов не вызывает сомнения. В типовом местонахождении совместно с остатками *M. gracilis* встречено большое количество конхострак, которые с большой долей вероятности и служили одним из основных пищевых компонентов. В процессе питания наверняка были задействованы и крупные палатинальные зубы, однако данные об их строении и распределении на небе у рассматриваемого вида пока не полны. В этой связи необходимо напомнить о наличии у *M. gracilis* очень крупных зубов на костях короноидной серии, которые, топографически являясь антагонистами зубов постхоанного ряда, вполне могли способствовать фиксации пищевого объекта.

Второй существенной составляющей рациона *M. gracilis* уже на ранних стадиях вполне могла выступать водная растительность, на что указывает хорошее развитие боковых зубцов, выраженных значительно лучше, чем у одноразмерных особей *M. exiguus*.

Зубная система *Kotlassia prima* в силу вторичного упрощения приближена к исходному морфотипу. Это вызвано возвратом к хищничеству, причем крупные размеры не исключают принадлежность животного к группе факультативных ихтиофагов. Косвенным указанием на такую возможность является частая встречаемость фрагментарных остатков котлассии в местонахождении Гороховец (отдельные зубы, позвонки, фрагменты челюстей) совместно с многочисленными рыбными остатками. Неполнота имеющегося материала и отсутствие данных о динамике формирования челюстного и небного озубления в ходе онтогенеза у этой формы оставляют место для сомнений относительно приведенной интерпретации.

Для оценки роли сеймуриаморф в сообществах наземных позвоночных представляется целесообразным охарактеризовать состав ориктокомплексов основных местонахождений с их остатками. Применительно к тетраподам Восточной Европы в общем виде подобное исследование было проведено М.Ф. Ивахненко (2001). Коллекции из верхнепермских местонахождений, хранящиеся в Палеонтологическом институте, отличаются различной представительностью сборов, сохранностью и изученностью материала. По понятным причинам, они могут отражать лишь качественное соотношение между таксонами в реконструируемых сообществах, однако для решения поставленной задачи это является вполне достаточным.

Нижнепермские местонахождения сеймуриаморф Центральной Европы и Азии за редким исключением примечательны отсутствием в них остатков других позвоночных. Это отражает весьма специфичные условия обитания в мелководных бассейнах озерного типа, не имевших активной гидродинамики и подчиненных сезонным колебаниям. Очевидно лишь, что массовые захоронения сеймуриаморф образовывались не в ходе постепенного формирования ориктоценоза, а в результате резкого изменения состояния внешней среды, вызывавшего массовую, геологически одномоментную, гибель животных. С большой долей вероятности можно предполагать, что основным фактором являлось эпизодическое возникновение стагнатных обстановок и проявления аноксии, имевшей фатальные последствия для жабернодышащей фауны. Причиной этого могло служить гниение растительных остатков, встреченных во всех местонахождениях; для местонахождения Курты, в частности, реконструируются условия замора (Кузнецов, Ивахненко, 1981). Прояснение этого вопроса требует пристального изучения отложений и распределения органических остатков в конкретных разрезах.

В моравских местонахождениях остатки *Discosauriscus* приурочены преимущественно к тонким битуминозным прослоям, что является прямым указанием на условия кислородной недостаточности. Против предположения об аллохтонном захоронении дискозаврисков вне области их существования в результате посмертной транспортировки

(Klembara, Meszaros, 1992) говорит полнота и высокая концентрация скелетного материала, а также тонкоритмичное строение вмещающих пород, указывающее на отсутствие активной гидродинамики, способной обеспечить необходимый перенос (при котором, к тому же, кости должны были бы захораниваться в более грубых или косослоистых фациях).

Редкость личинок в местонахождениях этого типа связана с несомненно имевшим место размежеванием у сеймуриаморф экотопов ювенильных и взрослых особей, как это наблюдается у многих современных земноводных и рыб. В позднем палеозое это было особенно актуальным, учитывая господство в пресноводных водоемах того времени крупных водных амфибий — батрахоморф и антракозавроморф.

В местонахождениях Бабинцево и Донгуз 6 ювенильным особям котласиид сопутствуют молодые же хронизавры и карпинскиозавры; крупные экземпляры в орикто-комплексах либо отсутствуют, либо представлены единичными находками. Остатки в большей или меньшей степени мацерированы (особенно в местонахождении Донгуз 6, где целыми черепами представлен очень небольшой процент от общего количества захороненных особей: Твердохлебова, 1969); их концентрация не превышает, или несопоставимо мала (Бабинцево, Воздвиженка, Мutowино) по сравнению с нижнепермскими местонахождениями сеймуриаморф. Другим отличием можно считать многокомпонентность тетраподной фауны в указанных разрезах: структура водного блока здесь остается той же, что и в верхнепермских местонахождениях «зрелого» типа, где остатки молодых экземпляров встречаются лишь спорадически.

Иным является также характер вмещающих пород, редко образующих тонко-ритмичное переслаивание, и разрезов в целом, зачастую имеющих структуру линзовых врезов, указывающих на более активный режим седиментации в районе формирования тафоценоза. Совокупность литологических и тафономических данных заставляет предполагать образование верхнетатарских местонахождений с ювенильной фауной в пределах сезонно заливаемой поймы (точнее — в приближенных к основным руслам протоках стариц) или на стадии отмирания крупных водотоков.

В позднепермских сообществах Восточной Европы котласииды являются одной из типичных составляющих водного блока наземных позвоночных (Ивахненко и др., 1997; Голубев, 2000). В казанских разрезах лепторофины встречены в ассоциации с лабиринтодонтами. На присутствие совместно с *Biarmica* батрахоморфов указывалось Н.М. Шомысовым (определение А.П. Гартман-Вейнберг; Шомысов, 1954). Лепторофе в типовом местонахождении (Шихово-Чирки) сопутствуют многочисленные остатки архезавриды *Platyoposaurus watsoni* и мелозавриды *Melosaurus platyrhinus* (голюшермински фаунистический субкомплекс, казанский ярус).

В местонахождениях ильинского фаунистического субкомплекса наземных позвоночных (татарский ярус, верхняя часть северодвинского горизонта; местонахождения Потеряха 1, 2; Наволоки, Кочевала 1, Микулино, Мutowино, Донгуз-6, Бабинцево, Устье Стрельны и др.) котласииды составляют значительную часть от общего числа находок и всегда встречаются в ассоциации с хронизухидами. Иногда значимой компонентой выступают неотеничные батрахоморфы — *Dvinosauridae*, что при фетализованном облике самих котласиид выглядит вполне логичным.

Рыбоядные хронизухиды в большинстве верхнетатарских местонахождений занимают явно доминирующее положение (Голубев, 2000). Преобладание котласиид в некоторых разрезах (Наволоки) вероятнее всего является результатом небольшой выборки, искажающей истинное соотношение остатков в захоронении. Доля остальных таксонов в указанных местонахождениях очень незначительна: акцессории представлены горгонопиями, парейзавридами, дицинодонтами, галеопидами и бурнетидами (Ивахненко и др., 1997; Ивахненко, 2001).

Местонахождения соколковского фаунистического субкомплекса по относительному количеству остатков гидробионтов могут существенно различаться. Так, в реперном местонахождении (Соколки) амфибийная фауна в количественном отношении занимает явно подчиненное положение. Обратной выглядит картина при анализе ориктокомплекса местонахождения Гороховец: при наличии тех же таксонов здесь резко преобладает водные позвоночные, в том числе и сеймуриаморфы, представленные здесь по меньшей мере тремя формами — *Karpinskiosaurus secundus*, *Kotlassia prima* и ранее неизвестным котлассиидом, формой зубов приближающегося к *Leptoropha* (Сенников и др., 2003).

Анализ ориктокомплексов местонахождений и трофической специализации котлассиид позволяет определить роль последних в структуре позднепермских водных сообществ тетрапод Восточной Европы. Она заключалась в освоении экологической ниши водных альгофагов и инвертебратофагов, что позволило избежать прямого конкурентного давления со стороны хищных тетрапод (батрахоморф и антракозавроморф) и было реализовано во многом благодаря сложности и эволюционной пластичности челюстного аппарата. Последнее преимущественно и определяет таксономическое разнообразие сеймуриаморфных парарептилий. На первых порах при отсутствии достаточных данных это может затруднять стратиграфические сопоставления (богатство форм в значительной степени будет отражать не столько различия в возрасте, сколько являться следствием экологической дифференцировки), но при этом иметь большое значение при реконструкции пермских биоценозов.

В отличие от котлассиид, карпинскиозавриды редко представлены в верхнепермских разрезах массовым материалом, но также входят в состав водного блока, где доминирующим элементом являются ихтиофаги. Облигатная альгофагия для этой группы, характеризующейся ранним прохождением метаморфоза, была доступна только на ларвальной стадии, когда у животных функционировало жаберное дыхание (Bulanov, 2003). Наличие трикуспидной формы коронок челюстных зубов у личинок *Karpinskiosaurus ultimus* указывает на реализацию такой возможности, что вовсе не является обязательным для остальных карпинскиозаврид (Буланов, 2002; Bulanov, 2003). Роль этой группы в водных сообществах, видимо, не была значительной, что может быть вызвано дефицитом экологических ниш для слабо специализированного хищника, основным ресурс которого — беспозвоночные — был востребован в частности многочисленными и разнообразно адаптированными актиноптеригиями.

Последние, несомненно, составляли среди позвоночной аквафауны поздней перми основной пласт инвертебратофагов и реализовали в указанное время сразу несколько экоморф, начиная с хищников разного размерного класса и заканчивая специализированными склерофагами (Esin, 1997). Повышенного внимания заслуживает обособление среди палеонисков в ранней казани особого эволюционного направления, связанного с адаптацией к альгофагии. В настоящее время эти формы объединены в семейство Eurynotoiidae, которое является эндемичным для Восточной Европы и связано происхождением именно с этим регионом (Миних, Миних, 1990).

Существенно, что в строении челюстного аппарата эуринотоидид, несмотря на сильно различные базовые кондиции в строении черепа, формируется тот же синдром признаков, что и у адаптированных к фитофагии котлассиид. Число маргинальных зубов резко сокращено по сравнению с хищными формами. Основания самих зубов трансверсально удлинены по отношению к челюстям и имеют удлиненно-овальную форму сечений. Коронки плоские и снабжены несколькими зубцами, количество которых варьирует от двух (*Kichkassia*) до семи-восьми (*Isadia*). При этом, как и у котлассиид, число вершинок на зубах нижней челюсти меньше, чем у верхнечелюстных, а обращенная ростраль-

но кромка зуба содержит либо большее количество зубцов, либо зубцы более крупных размеров (Миних, Миних, 1990).

Эволюционное преобразование формы коронок маргинальных зубов в этой группе палеонисков начиная с раннеказанского времени удивительно напоминает описанное выше для котлассид: поликуспидные коронки с одной-двумя парами дополнительных зубцов и отчетливо выраженной центральной вершинкой в процессе эволюции сменяются зубами с большим количеством дополнительных зубцов сходного размера (Esin, 1997).

Первое появление палеонисциформных актиноптеригий с зубной системой рассматриваемого типа совпадает с появлением в разрезах аналогичным образом адаптированных котлассид, т.е. в нижнеказанском подъярусе (Esin, 1997). Роль этой группы в составе ихтиокомплексов долгое время оставалась незначительной, однако на границе нижне- и верхнетатарского подъярусов происходит резкое увеличение среди рыб числа альгофагов и их доля в ихтиофауне может составлять до 45% (Esin, 1997). В этой связи примечательно, что позднетатарские котлассиды имеют полифункциональную зубную систему с очевидным уклоном в сторону склерофагии (*Microphon*). Представляется весьма вероятным, что во многом это было стимулировано взрывообразным увеличением таксонов альгофагов-палеонисциформ на указанной границе. В конечном счете это могло повлечь за собой полное вымирание котлассидной линии развития сеймуриаморф (конец северодвинского времени), которое, таким образом, имеет под собой только внутривидовые причины.

В заключение следует отметить, что перечисленные данные о трофической коэволюции рыб и водных тетрапод в позднепермских сообществах еще очень не полны, требуют дальнейших исследований сразу в нескольких направлениях и могут рассматриваться только как предварительные. Анализ конкурентных и трофических связей между двумя группами в настоящее время является одной из основных задач при решении вопросов, связанных с анализом биоразнообразия позднепалеозойских позвоночных.

Работа выполнена в рамках проектов «Происхождение и эволюция биосферы» (подпрограмма 2, направления 5 и 6), РФФИ (грант № 02-05-64931), НШ-1840.2003.4 (научная школа акад. Л.П. Татарина) и при поддержке Фонда содействия отечественной науке.

## Литература

- Буланов В.В. 1999. Сеймуриаморфы поздней перми Восточной Европы. Автореф. дисс... канд. биол. наук. М.: ПИН. 19 с.
- Буланов В.В. 2002. *Karpinskiosaurus ultimus* (Seymouriamorpha, Parareptilia) из верхней перми Европейской части России // Палеонтол. журн. № 1. С. 77–84.
- Воробьева Э.И., Чугунова Т.Ю. 1995. Зубная система ящеров: таксономическое и экологическое разнообразие. М.: Наука. 152 с.
- Голубев В.К. 2000. Пермские и триасовые хронизузии и биостратиграфия верхнетатарский отложений Европейской России по тетраподам // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 276. М.: Наука. 174 с.
- Ивахненко М. Ф. Дискозавриски из перми Таджикистана // Палеонтол. журн. 1981. № 1. С. 114–128.
- Ивахненко М.Ф. 1987. Пермские парарептилии СССР // Тр. Палеонтол. ин-та. Т.223. М.: Наука. 160 с.
- Ивахненко М.Ф. 2001. Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Пермский областной краеведческий музей. 200 с.

- Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. 1997. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы // Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 268. М.: ГЕОС. 216 с.
- Кузнецов В.В., Ивахненко М.Ф. 1981. Дискозаврисциды из верхнего палеозоя Южного Казахстана // Палеонтол. журн. № 3. С. 102–110.
- Миних М.Г., Миних А.В. 1990. Ревизия некоторых палеонисков и новые рыбы из верхней перми Восточно-Европейской платформы и возможности использования их в стратиграфии // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: СГУ. С. 84–104.
- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др. 2003. Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. № 4. С. 80–88.
- Твердохлебова Г.И. 1969. Об условиях захоронения батрахозавров в местонахождении Донгуз VI // Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья. Саратов: СГУ. Вып. 6. С. 70–76.
- Чудинов П.К. 1955. Котилозавры Шихово-Чирковского местонахождения // Докл. АН СССР. Т. 103. № 3. С. 913–916.
- Чудинов П.К. 1957. Котилозавры из верхнепермских красноцветных отложений Приуралья: Котилозавры и батрахозавры верхней перми СССР // Тр. Палеонтол. ин-та; Т. 68. М.: Изд-во АН СССР. С. 19–88.
- Шомысов Н.М. 1954. К геолого-петрографической характеристике нового местонахождения фауны пермских наземных позвоночных «Вышки» гор. Молотова // Ученые зап. Горьковского Государственного ун-та. Вып. 25. С. 267–273.
- Bulanov V.V. 2003. Evolution and systematics of seymouriamorph Parareptiles // Paleontol. Jour. Suppl. No. 1. 105 p.
- Esin D.N. 1997. Peculiarities of trophic orientation changes in paleoniscoid assemblages from the Upper Permian of the European part of Russia // Modern Geology. Vol. 21. P. 185–195.
- Klembara J. 1995. The external gills and ornamentation of skull roof bones of the Lower Permian tetrapod *Discosauriscus* (Kuhn, 1933) with remarks to its ontogeny // Palaontol. Z. Bd. 69. S. 265–281.
- Klembara J. 1997. The cranial anatomy of *Discosauriscus* Kuhn, a seymouriamorph tetrapod from the Lower Permian of the Boskovic Furrow (Czech Republic) // Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. Vol. 352. P. 257–302.
- Klembara J., Meszaros S. 1992. New finds of *Discosauriscus austriacus* (Makowsky, 1876) from the Lower Permian of Boskovic Furrow (Czecho-Slovakia) // Geol. Carpathica. Vol. 43. No. 5. P. 305–312.
- Laurin M. 1995. Comparative cranial anatomy of *Seymouria sanjuanensis* (Tetrapoda: Batrachosauria) from the Lower Permian of Utah and New Mexico // PaleoBios. Vol. 16. No. 4. P. 1–8.
- Vaughn P.P. 1966. *Seymouria* from the Lower Permian of southeastern Utah, and possible sexual dimorphism in that genus // J. Paleontol. Vol. 40. No. 3. P. 603–612.
- Queiros K. 1987. Phylogenetic systematics of iguanine lizards // Zoology. Vol. 118. 203 p.
- Reis R.R., Sues H.D. 2000. Herbivory in late Paleozoic and Triassic terrestrial vertebrates // Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record / Sues H.D. (ed.). Cambridge. P. 1–41.
- Weishampel D.B., Jianu C.M. 2000. Plant eaters and ghost lineages: dinosaurian herbivory revisited // Evolution of herbivory in terrestrial vertebrates: perspectives from the fossil record / Sues H.D. (ed.). Cambridge. P. 123–143.