

УДК 567/568:551.736/.761(470)

НАРУШЕНИЕ ОРГАНИЗАЦИОННОГО РАВНОВЕСИЯ В ХОДЕ СМЕНЫ ДРЕВНИХ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВ И ЕГО ПРОЯВЛЕНИЯ НА РУБЕЖЕ СРЕДНЕЙ–ПОЗДНЕЙ ПЕРМИ

© 2022 г. М. А. Шишкин*

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

*e-mail: shishkin@paleo.ru

Поступила в редакцию 22.12.2021 г.

После доработки 26.01.2022 г.

Принята к публикации 26.01.2022 г.

Эволюционный переход живой организации к новому стабильному состоянию начинается с нарушения ее прежнего равновесия и тем самым — с возрастания организационной неупорядоченности. Исследование следов таких нарушений на примере смены сообществ наземных позвоночных при переходе к мезозою показало, что наиболее обычные среди них следующие: (а) “упреждающее” появление будущих доминантов; (б) “эффект Лазаря”, т.е. возвращение в летопись ранее “исчезнувших” форм; (в) появление “таксонов катастрофы” и (г) эффект “архаического многообразия”. Анализ ранней исторической фазы указанного перехода (среднепермский кризис), фиксируемой в сундырской тетраподной фауне Восточной Европы, показывает, что любое подобное проявление неупорядоченности в составе сообщества может быть одновременно симптомом и других типичных нарушений его организации. Так, упреждающее появление здесь групп амфибий, характерных для поздней перми — двинозаврид и хронозухид — означает наряду с этим проявление “эффекта Лазаря” в первом случае и появление “таксона катастрофы”, наряду с эффектом “архаического многообразия”, — во втором. Рассмотрена возможность выявления подобных симптомов нарушения равновесия в некоторых других среднепермских фаунах.

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

DOI: 10.31857/S0031031X22030187

Любое устойчивое эволюционное изменение есть результат перехода биологической системы (в процессе естественного отбора) к *новому равновесию* взамен утраченного (Shishkin, 2018). Такой ход событий неизбежен на всех уровнях организации живого, начиная с ее видовых или групповых характеристик, и вплоть до экосистемной организации сообществ. Во всех этих случаях упомянутый переход предполагает сначала *нарушение* равновесия системы, что выражается в *снижении ее упорядоченности* — в виде дестабилизации ее характерных параметров. Это означает, что с приближением критических средовых изменений прежнее устойчивое состояние системы *утрачивает способность к эффективной саморегуляции (самоподдержанию)*, т.е., его флуктуации нарастают, становятся более длительными и все менее обратимыми. Иное начало эволюционного изменения невозможно по определению, ибо, пока живая система способна релаксировать возмущения, поддерживая свои характеристики, она остается исторически неизменной.

Сужение возможностей регуляции системы в критических для нее условиях означает угрозу ее жизнеспособности; поэтому успешный селективный поиск системой нового равновесия (как единственной альтернативы ее исчезновению) должен каждый раз длиться лишь относительно недолго в сравнении с интервалами ее стабильного существования в ходе эволюции. И, соответственно, шансы на сохранение следов таких переходных поисковых этапов в доступной геологической летописи обычно не очень велики. Эмпирические подтверждения этой закономерности, выявляемые на ископаемом материале, известны по таким обобщениям, как, например, выпадение переходных форм из летописи или идея “прерывистого равновесия” в эволюции видов.

С другой стороны, очевидно, что эволюционный переход живой системы к новому типу равновесия не является градуальным. На деле он представляет собой череду эпизодов относительной стабилизации претерпеваемой системой изменений, что позволяет ей каждый раз временно персистировать (удерживать равновесие) в ка-

ком-то ограниченном спектре измененных жизненных условий. Нарушение последних снова вынуждает систему меняться в сторону очередного относительного равновесия — вплоть до достижения ею (в случае удачи) уже долгосрочной стабильности. Очевидно, что следы отдельных эпизодов такого промежуточного равновесия могут также с известной вероятностью фиксироваться на ископаемом материале — в рамках общего перехода между двумя высоко устойчивыми моделями организации.

О НЕКОТОРЫХ ТИПИЧНЫХ СЛЕДАХ ПЕРЕХОДНЫХ СОСТОЯНИЙ БИОТЫ В ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Ряд характерных проявлений обсуждаемого неравновесного перехода, относящихся к событиям разного масштаба, был ранее рассмотрен нами в отношении смены наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя, отвечающем крупнейшей экосистемной перестройке. Здесь уклонения от организационного равновесия — либо исходного, либо последующего, пришедшего ему на смену — были выявлены, с одной стороны, из сопоставления локальных пионерных тетраподных фаун раннего триаса, а с другой — из анализа начальных шагов деструкции позднепермской биоты, запечатленных в терминальной (вязниковской) пермской фауне позвоночных Восточной Европы (Шишкин, 2017, 2019а, б, 2022). Эти *уклонения от системной упорядоченности* либо выступают как нарушения сложившейся нормальной организации (таксона или сообщества), либо указывают на незавершенность трансформации последней в исторически новый тип равновесия.

Среди изменений такого рода, наблюдаемых при переходе мира тетрапод от перми к триасу и, как уже сказано, неизбежных при любой эволюционной трансформации, большинство может быть условно обозначено как варианты “совмещения несовместимого”. В отношении *состава переходных сообществ* это подразумевает примеры сосуществования в них групп, маркирующих “в норме” заведомо различные (и не всегда напрямую преемственные) стабильные этапы в состоянии биот. Аналогичным образом, в *морфологии отдельных таксонов* в этих сообществах обнаруживаются гротескные сочетания черт, отвечающих существенно разным организационным уровням. В обоих случаях таким комбинациям могут также сопутствовать уникальные особенности, вообще не встречающиеся в устойчивых биотах. Главные категории подобных нарушений прежнего равновесия можно суммировать следующим образом.

1. “Упреждающее” появление, на фоне сообщества прежнего типа, отдельных необычных элементов, характерных для его исторически по-

следующего (еще не достигнутого) устойчивого состояния. В терминальной пермской вязниковской фауне таким примером, как известно, является появление архозавров-протерозухид, составляющих типично мезозойскую группу.

2. Появление “таксонов Лазаря”, т.е., обычно более или менее кратковременное “возрождение” в составе сообщества отдельных групп, казавшихся вымершими уже много ранее. В случае вязниковской фауны — это, в частности, неожиданное присутствие здесь амфибий-микрозавров, составляющих реликт пермо-карбоновой биоты. В целом названный феномен представляет собой крайнее выражение колебаний роли таксона в геологической истории, когда периоды его относительного расцвета и/или роста численности (эпиболи) могут разделяться интервалами более маргинального существования. Последние, в зависимости от сочетания тафономических факторов, могут часто вообще не улавливаться геологической летописью, что и создает эффект воскрешения группы в очередном эпизоде усиления ее роли. Каждый подобный случай ее внезапной повторной эксплозии указывает на нарушение тех системных ограничений, которые в предыдущем сообществе определяли ее глубоко подчиненное положение.

3. Появление так называемых “таксонов катастрофы” (*disaster taxa*) может служить еще одним симптомом перехода сообщества в относительно неравновесное состояние. Речь идет о таксонах, обычно не известных в его предыдущей или последующей истории, но внезапно приобретающих значительную роль на коротких промежутках времени. Приведенное название для обсуждаемого явления понимается различными авторами не вполне однозначно (Modesto, 2020); с ним часто связывают, прежде всего, массовую численность или широкое пространственное распространение относимых сюда недолговечных таксонов. В пермской вязниковской фауне примером рассматриваемого типа событий может служить появление здесь узкощитковой быстровианидной хронозухии (представителя поздних антракозавроморф); хотя в этом случае речь идет уже о втором эфемерном эпизоде появления подобных форм в истории кризисов пермской биоты (см. ниже).

Рассмотренные черты изменений в организации сообщества при нарушении в нем равновесия (1–3) отражают прямо или косвенно утрату части его прежних ключевых элементов, которые определяли в нем базовую картину трофических или иных взаимозависимостей, поддерживавших устойчивость целого. Восстановление подобных корреляций в новых условиях, и тем самым поддержание жизнеспособности биоты как системы, зависит от быстрого освоения освободившихся функцио-

нальных ролей новыми группами или формами взамен исчезающих элементов сообщества. Новые исполнители этих ролей, благодаря ослаблению прежних регуляторных взаимосвязей в переходном сообществе, могли ускоренно рекрутироваться отбором из самых разных доступных источников – включая как давно маргинализованные реликты доминантов прошлого (см. выше: 2), так и еще только формируемые новые типы организации. Среди последних, в свою очередь, могли оказаться как те, что обрели затем долгую эволюционную судьбу (1), так и быстро исчезнувшие группы (3).

4. Одна из наиболее характерных категорий “совмещения несовместимого” в переходных типах организации относится уже не к составу сообществ, как (1) или (2), но непосредственно к конституции составляющих их таксонов. Имеется в виду сочетание у отдельных форм или групп неожиданно контрастных морфологических черт, отвечающих разным базовым ступеням в эволюции вмещающей группы. Для оценки этого явления важен механизм изменений на видовом уровне, лежащий в основе эволюционного процесса.

Стабильность видовой организации обеспечивается саморегуляцией онтогенетических циклов, в которых индивидуальные различия нивелируются по ходу развития в сторону эквивалентного завершения, т.е. взрослой адаптивной нормы. При необратимом нарушении условий регуляции (означающем переход организации в неравновесное состояние) эта норма замещается пространством характерных для вида неустойчивых вариаций, которые составляют на этом этапе единственный субстрат отбора (Шишкин, 2006; Shishkin, 2018). Сохранение и усиление отбором наиболее жизнеспособных вариаций выражают собою начальные попытки нарушенной видовой системы перестроиться в направлении того или иного нового равновесия. На основе этих акцентированных уклонений возникают первые мозаичные проявления новой структурной организации. Каждый из таких шагов меняет норму реакции в данном варианте системы и, следовательно, меняет спектр его потенциальной изменчивости. Это в свою очередь открывает каждый раз новые возможности для различных путей дальнейшего приближения к будущему видовому равновесию.

На уровне организации любого более высокого таксономического ранга результаты этих событий (ведущих к трансформации видов) отражают частные эпизоды в становлении ее новой устойчивой модели. Последняя, будучи реализована, отличается от своих менее равновесных предшественников (т.е., от всей радиации частных поисковых экспериментов в сторону ее достижения) намного более длительным историческим существованием, а также большей степенью струк-

турного единообразия и диверсификации на его основе.

Степень проявления этих черт устойчивости сформированной организационной модели дает исследователю главные критерии для оценки ее группового ранга. При этом встречаемые варианты ее неполного осуществления – представленные ранними звеньями ее родословной, а также боковыми ветвями в составе той же радиации – обычно демонстрируют мозаичное смешение черт такой модели с теми или иными признаками более древнего группового архетипа. Обозначение этого феномена в качестве “архаического многообразия” (Мамкаев, 1968) подразумевает, что главным эталоном (мерилом сравнения) для его опознания служит реально достигнутая в эволюции новая модель равновесия. Упомянутое пространство “незавершенных” вариантов последней (где встречаются примеры этого специфического многообразия) может сохранять свои следы как среди современных форм, так и в палеонтологической летописи. В мире пионерных раннетриасовых тетрапод оно, в частности, демонстрируется морфологией черепа у ряда семейств темноспондильных амфибий, где отдельные глубоко архаичные черты могут сохраняться на фоне типично мезозойского облика организации (Шишкин, 2015, 2019a).

С другой стороны, среди ископаемых форм нередки примеры, когда подобные (или иные) гротескные сочетания черт обнаруживаются практически еще на фоне сохранения прежнего (архаичного) типа устойчивой организации. Тем самым, последний в конце своего существования демонстрирует здесь резкий рост варибельности, что, несомненно, указывает на начало его неравновесных эволюционных изменений. Но при этом может оставаться неизвестным, привел ли этот процесс на самом деле к какой-то новой устойчивой модели организации, или же оборвался где-то близко к началу. При обнаружении рассматриваемого феномена на ископаемом материале он чаще всего характеризуется авторами просто как факт роста изменчивости филума *накануне вымирания*, т.е. фактически подразумевается вторая из двух названных альтернатив. При этом само понимание, что речь тут идет о закономерном начале поиска живой системой нового эволюционного равновесия (Simpson, 1953; Шишкин, 2015, 2022), встречается не часто.

Понятно, что вопрос о том, к какому общему типу организации мог быть направлен такой начальный поиск, демонстрируемый изменчивостью терминальных таксонов древней (и, с большой вероятностью, слепой) группы, особенно труден для решения и не всегда оправдан. Но иногда он может быть прояснен сравнением этих таксонов с поздними продвинутыми потомками

близкородственных им линий. Ибо в этом случае могут быть найдены характерные параллели между морфотипами этих потомков и отдельными вариациями в спектрах терминальной групповой изменчивости, составляющих предмет нашего анализа.

Наглядным примером такой ситуации является конечный эпизод в истории рода темноспондильных амфибий *Dvinosaurus*, представленный в терминальной пермской вязниковской фауне. Здесь зафиксирован быстрый переход от прежней консервативной морфологии рода к контрастному разнообразию видовых морфотипов, среди которых известно два. Оба они демонстрируют альтернативные, но по сути параллельные, пути начального приближения к типу организации мезозойских темноспондиллов в целом и, в особенности, — к типу брахиопид, т.е. группы, несомненно, родственной двинозавридам (Шишкин, 2019a). Был ли подобный путь действительно реализован у возможных потомков двинозаврид, остается дискуссионным (Шишкин, 1991, 2022; Warren, Marsicano, 2000, с. 468, 479).

В данном обзоре мы не касаемся наиболее общих (глобальных) проявлений неравновесия, которые могут быть отмечены в мире наземных позвоночных при переходе к мезозою. На уровне пионерных триасовых фаун они выражаются, прежде всего, в ярко выраженном региональном эндемизме родового состава этих сообществ (на фоне значительной общности и ограниченного числа представленных в них семейств), а также в асинхронности местных этапов их преобразования в индско–раннеоленекское время (Шишкин, 2022).

СИМПТОМЫ НАРУШЕНИЯ БАЗОВОГО РАВНОВЕСИЯ В КОНЦЕ ИСТОРИИ ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВ СРЕДНЕЙ ПЕРМИ

Рассмотренные выше проявления неупорядоченности, сопровождающие поиск живой системой нового равновесия взамен нарушенного, являются закономерными следствиями этого поискового процесса. Сохранение их отдельных следов в геологической летописи, очевидно, в среднем тем более вероятно, чем более масштабные и многоплановые события мы рассматриваем. С этой точки зрения заслуживает большого внимания экосистемная перестройка, непосредственно предшествовавшая пермо–триасовому кризису и близко сопоставимая с ним по значению, а именно — глобальный кризис на рубеже средней и поздней перми, затронувший как морскую, так и континентальную среды обитания (Retallack et al., 2006).

В мире наземных позвоночных это событие было связано с завершением эпохи, в которой

среди терапсидных рептилий доминировали преимущественно диноцефалы, известные в средней перми на большинстве материков. С наступлением поздней перми роль ведущих групп перешла к дицинодонтам и териодонтам среди терапсид, и к парейазаврам среди парарептилий. Оба названных типа фаун, как известно, хорошо документированы в Восточной Европе, где, согласно поздней биозональной схеме И.А. Ефремова (1952), они выделялись (наряду с их тафономическими эквивалентами) в виде совокупности последовательных диноцефаловых комплексов и сменяющего их парейазаврового комплекса. При этом по сравнению с их гондванскими аналогами, эти два разновозрастных типа фаун здесь дополнительно различаются за счет отсутствия дицинодонт и парейазавров в среднепермских сообществах. В современных региональных исследованиях указанные эволюционные этапы обычно обозначаются для Восточной Европы как диноцефаловый и териодонтовый (или парейазаврово–горгонпсовый) (Golubev, 2015; Сенников, Голубев, 2017).

Контраст между двумя обсуждаемыми звеньями восточноевропейской фаунистической последовательности с давнего времени казался трудно совместимым с признанием их *непосредственной* преемственности, а также с объединением отвечающих им отложений в единый татарский ярус перми (в его традиционном понимании). Эти соображения, а также попытки сопоставления европейской последовательности с ее южноафриканским аналогом, привели к заключению, что между ее диноцефаловым и парейазавровым интервалами имеет место либо седиментационный перерыв, либо, во всяком случае, пробел в доступной палеонтологической документации. Фауна, отвечающая этому пробелу, должна была тем самым соответствовать гипотетической III зоне поздней биозональной схемы Ефремова, т.е., предшествовать IV (парейазавровой) зоне (Ефремов, 1948, 1952; Вьюшков, 1952; Ефремов, Вьюшков, 1955). Такое заключение позволяло допустить, что в истории смены региональных пермских фаун мог иметь место еще один крупный этап, сопоставимый по значению с уже известными основными этапами.

Реальное положение дел прояснилось лишь за последнее десятилетие, когда была открыта и в существенной мере изучена так называемая сундырская фауна из бассейна Средней Волги (Республика Марий Эл). Было показано, что по составу она собственно и составляет непосредственный переход между поздней диноцефаловой (ишеевской) фауной и главными сообществами териодонтового этапа, объединяемыми в соколовский комплекс (Буланов, Голубев, 2011; Голубев и др., 2015; Golubev, 2015; Сенников, Голубев, 2017; Сучкова, Голубев, 2019a, б).

Переходный (неравновесный) состав сундырского сообщества сам по себе говорит в пользу

кратковременности его существования, которое относят к самому концу средней перми (Сенников, Голубев, 2017). Для оценки длительности этого эпизода в абсолютных цифрах нет прямых данных; но показательны косвенные попытки его корреляции с южноафриканской биозональной последовательностью, где для области перехода от средней к верхней перми (в пределах зон *Tapinocephalus* – *Priesterognathus*) известны абсолютные датировки для нескольких стратиграфических уровней. Эти сопоставления подразумевают для сундырского сообщества интервал существования значительно меньший, чем 1 млн лет (Olroyd, Sidor, 2017, рис. 4; Davydov et al., 2020, рис. 2), т.е., приблизительно на порядок уступающий, например, длительности позднепермского (териодонтового) фаунистического этапа (примерно 9 млн лет; ср. Retallack et al., 2006).

По своему месту в процессе перехода от прежней устойчивой организации сообщества к его последующему, сопоставимо длительному равновесию, сундырская фауна сходна с терминальной пермской (вязниковской) – в том смысле, что она демонстрирует достаточно раннюю фазу такого перехода. В ней еще сохраняется основная часть групп высокого ранга, типичных для поздней (ишеевской) стадии диноцефалового этапа, хотя и с определенным изменением их ролей. С другой стороны, ряд групп исчезает, уступая место новым элементам – либо специфичным для сундырского эпизода, либо ставшим доминантами в позднепермское время.

Наиболее очевидные отклонения от прежнего типа упорядоченности, вытекающие из сравнения сундырской фауны с предшествующим ей ишеевским сообществом (и, в основном, касающиеся изменений в составе амфибий), были ранее показаны ее исследователями (Буланов, Голубев, 2011; Голубев, Буланов, 2018). Но для нас важно также показать, что такие отклонения могут одновременно свидетельствовать и о других типичных нарушениях прежнего равновесия (см. выше: 1–4), характерных для переходных биот. Их выявление может, в частности, определяться таксономическим уровнем, на котором мы оцениваем то или иное нарушающее изменение. Кроме того, в этих же категориях иногда возможно оценивать и смену роли отдельных групп – путем сравнения с их местом в сообществах непосредственно до и после рассматриваемого эпизода. Заключение, полученные таким путем, в сумме сводятся к следующему.

Одним из специфических отличий сундырского комплекса от предшествующей ишеевской фауны является, видимо, полное доминирование базальных тероцефалов среди представленных в нем хищников – при отсутствии достоверных остатков других хищных терапсид (таких, как диноцефалы или горгонопии) (Сучкова, Голубев, 2019а, б). В этом отношении короткий сундыр-

ский эпизод выделяется из всей или почти всей региональной истории средне–позднепермских тетраподных фаун. Другая его необычная особенность связана с тем, что указанная смена хищников на вершине пищевой пирамиды, видимо, не повлекла за собой параллельной смены среди их жертв, поскольку, судя, по остаткам, эта роль, как и в ишеевской фауне, сохранялась за растительоядными диноцефалами-тапиноцефалидами. В соответствии со сказанным, остатки базальных тероцефалов в сундырском ориктоценозе показывают высокую численность [оцениваемую в 16% от всех костных остатков и, фактически, видимо, заметно большую, учитывая долю неопределимых терапсидных фрагментов (15%): см. Ульяхин, Сучкова, 2019]. Эта картина составляет контраст с ишеевским фаунистическим этапом, где остатки базальных тероцефалов (*Porosteognathus* и, по-видимому, *Viarmosuchoides*: см. Сучкова, Голубев, 2019в) сравнительно редки на фоне преобладания других терапсид, прежде всего диноцефалов. Равным образом, в древнейшем сообществе териодонтового этапа (котельнический комплекс) сменившем сундырский эпизод, примитивные тероцефалы снова становятся редкими – в сравнении с разнообразием уже более продвинутых членов группы (Kammerer, Masyutin, 2018). Все сказанное позволяет рассматривать сообщество базальных тероцефалов сундырской фауны как недолговечный комплекс “таксонов катастрофы”. Его своеобразие состоит, в первую очередь, не столько в его таксономической специфике в сравнении с предшествующим и последующим временем (этот аспект мало изучен), сколько в резком и недолгом взрывном росте функциональной роли и численности составлявших его форм. Эти изменения выглядят, как кратковременная попытка группы закрепиться в роли безусловного доминанта на вершине трофической пирамиды. Этот недолгий эпизод сменился более устойчивыми трофическими отношениями внутри наземного сообщества, характерными для позднепермского времени, где среди хищников доминировали уже горгонопии и продвинутые тероцефалы.

Особенно наглядные свидетельства переходного статуса сундырской фауны по отношению к сменившему ее териодонтовому сообществу были установлены в составе ее водных или околородных групп (Голубев, Буланов, 2018). Здесь, на фоне сохранения отдельных форм, типичных для диноцефалового времени (котлассииды-лепторофины и антракозавроморфы-энозухиды) и утраты ряда сопутствовавших им ранее таксонов (архегозавроидные темноспондилы и парарептилии-лантанозухиды) обнаруживаются элементы, характерные уже для позднепермского фаунистического этапа. Это – темноспондилы семейства *Dvinosauridae*, типичные котлассииды (*Kotlassiinae*) и антракозавроморфы *Chroniosuchidae*, по-

казывающие, таким образом, упреждающее появление по отношению к интервалу своего исторического доминирования. Но определяемые ими стандартные черты переходности (неравновесности) сундырского эпизода этим не ограничиваются. Их список немедленно возрастает, как только мы меняем аспект таксономического рассмотрения названных групп, — оценивая либо их место в истории вмещающих таксонов более высокого ранга, либо, наоборот, анализируя родственные отношения внутри самих этих групп.

Первое из таких заключений касается родственных связей монотипичного семейства *Dvinosauridae*, принадлежащего обширной радиации водных темносπονдильных амфибий *Trimerorhachomorpha* (Шишкин, 2011). В современных исследованиях состав этой радиации обычно ограничивают почти исключительно ее палеозойскими элементами, которые в совокупности рассматриваются как клада “*Dvinosauria*”. Последняя понимается как дихотомия двух субклад — тримерорахонидной и двинозавроидной, причем собственно *Dvinosauridae* попадают в терминальную часть второй субклады (объединяющей в основном короткоголовые формы типа эобрахиопид и тупилакозаврид) и рассматриваются как сестринская группа тупилакозаврид (Yates, Warren, 2000; Milner et al., 2002; Englehorn et al., 2008; Schoch, 2013, 2018; Cisneros et al., 2015; Schoch, Voigt, 2019). Таким образом, собственно двинозавриды помещаются в этой схеме на максимальном удалении от тримерорахонидов по степени родства. Между тем, этот вывод выглядит несовместимым с фактом наибольшей морфологической близости именно двух последних групп (Romer, 1947; Chase, 1965; Шишкин, 1973, 1991, 2011; Шишкин и др., 2018), что позволяет считать первую из них (т.е., двинозаврид) непосредственным малоизмененным дериватом или реликтом второй. При этом главные тримерорахонидные плезиоморфии, сохраняемые у *Dvinosauridae* (не редуцированное *lacrimal*, архаичная форма тела парасфеноида, птеригосошниковый контакт), утрачены у остальных хорошо изученных членов предполагаемой двинозавроидной субклады. И в то же время, для последних реально не известно ни одной особенности, которая специфически объединяла бы эти формы (или какую-то их часть) именно с *Dvinosaurus*. При этом перечни синапоморфий, указываемые разными авторами для обоснования двинозавроидной субклады в целом, либо для сестринских отношений *Dvinosaurus* и *Tupilakosauridae* внутри нее, включают как прямые ошибки, так и случаи заведомо параллельных приобретений (Шишкин, 2011, 2020а, б). К последним, в частности, относится формирование контакта *parietale* и *postorbitale*, который у тупилакозаврид устойчив уже в ранней перми, а у более позднего *Dvinosaurus* появляется только на видовом уровне (но и то

лишь в качестве преобладающей морфы у одного из видов).

В итоге мы приходим к заключению, что так называемая двинозавроидная субклада (выделяемая в составе “*Dvinosauria*”) представляет собой объединение нескольких самостоятельных линий, возникших на основе исходного (тримерорахонидного) морфотипа *Trimerorhachomorpha* и претерпевших ту или иную специализацию на фоне параллельного сохранения ювенильных (укороченных) пропорций черепа (Шишкин, 2020б). Среди этих линий *Dvinosauridae* выделяются как минимально измененная ветвь, практически сохраняющая исходный для *Trimerorhachomorpha* морфотип. В силу этого двинозавриды могут с основанием рассматриваться как поздний реликт тримерорахонидов, близких к *Trimerorhachis* и *Neldasaurus*.

В таком случае становится особенно важным, что тримерорахониды в общепринятом смысле достоверно не известны из отложений более поздних, чем ранняя пермь США и ее аналоги в Центральной Европе и Бразилии (Milner, Schoch, 2013; Cisneros et al., 2015; Schoch, 2018; Schoch, Voigt, 2019). Но, даже если допустить, вслед за рядом авторов (Reisz, Laurin, 2001; Benton, 2012) и вопреки альтернативному мнению (Lucas, 2004, 2006; Lucas, Golubev, 2019), возможность начального среднепермского возраста для верхних подразделений континентальной перми Северной Америки (таких, как формации *Chickasha* и *San Angelo*, где еще присутствуют остатки тримерорахонидов), то это все равно не меняет суммарной картины истории данной группы, запечатленной в геологической летописи. В любом случае, в ней обнаруживается пробел, охватывающий почти всю среднюю пермь. Иначе говоря, совокупность поздних тримерорахонидов (семейство *Dvinosauridae*), впервые появившихся в биоте Восточной Европы лишь на исходе гваделупского времени, выступает в ней как “таксон Лазаря”.

Сходным примером, когда одно и то же кризисное изменение одновременно указывает на разные аспекты снижения упорядоченности сообщества, является присутствие в сундырской фауне первых хронизухид¹. Этот факт не только означает “упреждающее” появление новой груп-

¹ Отнесение к семейству *Chroniosuchidae* более ранних черепных остатков хронизухий из диноцефаловой фауны Дашанькоу Китая (провинция Ганьсу, формация Сидангоу), описанных как роды *Phratochronis* и *Ingentidens* (Li, Cheng, 1999; Li, 2001), представляется слабо обоснованным. Следы преорбитального окна (диагностического для хронизухид), реконструированные авторами у *Phratochronis*, предполагают для этой структуры не вполне правдоподобную топографию. Примечательно, что среди других остатков хронизухий в материале из Дашанькоу обсуждаемым находкам сопутствуют многочисленные позвонки и щитки быстровианид (описанные позднее как род *Yumenerpeton*: Jiang et al., 2017), т.е., не-хронизухидного семейства.

пы, характерной для будущей (позднепермской) биоты, но и позволяет увидеть другие связанные с ним системные нарушения. Одно из них становится очевидным, если учесть, что сундырский узкощитковый хронизухид (род *Suchonica*), несомненно, принадлежит иной эволюционной ветви семейства, нежели та, что доминировала в поздней перми (Буланов, Голубев, 2011; Шишкин и др., 2014). Спонтанное появление формы этого типа в сундырской фауне (в качестве одного из руководящих таксонов) и вслед за этим ее немедленное исчезновение перед началом соколовского времени характеризуют ее как типичный “таксон катастрофы”. Повторное краткое появление предполагаемого представителя этой же филетической ветви в ходе позднепермского вязниковского кризиса (род *Uralerpeton*) представляет, как уже сказано выше, явление того же порядка.

Еще один симптом нарастания организационной неупорядоченности, связанный с появлением в сундырской фауне узкощиткового хронизухида, относится к его морфологии. Сравнение *Suchonica* с “нормальными” (широкощитковыми) хронизухидами, обычными в сообществах поздней перми, показывает, что этот род обладал далеко не всеми типичными чертами своего семейства. При этом в строении отдельных его спинных щитков (экз. ПИН, № 5388/10) мы могли отметить ряд черт, свойственных другому семейству хронизухий — быстровианидам (отсутствие или рудиментарность боковых отделов щитков, раздвинутость и расширенность передних сочленовных отростков; ср. Шишкин и др., 2014, с. 66, 69, рис. 2). Последняя черта служит подтверждением гипотезы о гомологии упомянутых отростков у двух названных семейств хронизухий и о развитии свойственных им типов щитков из общего предкового морфотипа (Novikov, Shishkin, 2000; Шишкин и др., 2014). В свете обсуждаемой нами проблемы следов неупорядоченности здесь важно подчеркнуть, что такое смещение у хронизухида *Suchonica* признаков обеих ветвей отряда *Chroniosuchia* является типичным проявлением “архаического многообразия”.

Говоря о проявлениях неравновесности (неупорядоченности) в морфологии сундырского хронизухида, отметим также необычайно высокую изменчивость морфологии его щитков (Буланов, Голубев, 2011; Шишкин и др., 2014), свидетельствующую об исторически недавнем (и, вероятно, незавершенном) формировании организации этого рода. Это, в свою очередь, еще раз указывает на его близость к истокам становления хронизухид.

Отдельный важный аспект в оценке морфотипа туловищных щитков *Suchonica* касается его значимости для понимания путей дифференци-

ции *Chroniosuchia* на два составляющих их семейства. Хотя этот вопрос лежит за пределами предмета нашего обсуждения, важно подчеркнуть следующее. Упомянутые выше общие черты щитков быстровианид и хронизухида *Suchonica* (даже если у последнего они имеют статус вариаций) уже в силу самого этого факта являются с высокой вероятностью плезиоморфными для хронизухий в целом — в добавление к такой бесспорной плезиоморфии быстровианид, как строение вентрального отростка щитка (не участвующего у них в межщитковом сочленении). Все это, вместе с фактом наибольшей древности *Suchonica* среди известных нам хронизухид (см. примеч. 1) и еще более ранним появлением первых быстровианид, заставляет пересмотреть наше первоначальное предположение о возможном формировании быстровианид на основе хронизухидного типа организации (Novikov, Shishkin, 2000). Представляется наиболее вероятным, что по строению туловищных щитков ближайший общий предок двух семейств хронизухий был, напротив, близок к быстровианидам, демонстрируя, в частности, как общие особенности *Suchonica* и быстровианид, так и специфические плезиоморфии последних.

О ВОЗМОЖНЫХ СЛЕДАХ СРЕДНЕПЕРМСКОГО КРИЗИСА В ТЕТРАПОДНЫХ СООБЩЕСТВАХ ВНЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

Как уже сказано, эволюционный переход живой организации от прежнего равновесия к новому начинается с нарушения первого из этих состояний, и тем самым — с *возрастания организационной неупорядоченности*. Этот процесс, задевающий жизнеспособность живой системы, не может быть особенно длительным, и потому сохранение его следов в геологической летописи всегда менее ожидаемо, чем для периодов равновесного существования.

В этом свете следует, очевидно, оценивать скудность данных о ходе среднепермского (поздне-гваделупского) кризиса, представленных в эталонной последовательности тетраподных биозон впадины Карру Южной Африки, где указанный эпизод (отвечающий концу диноцефаловой эпохи) связан с переходом от зоны *Tapinocephalus* к зоне *Pristerognathus*. Присутствие в осадках, отвечающих начальной части этого перехода (базальные слои пачки Poortjie), последних диноцефалов — тапиноцефалид (из рода *Stiocephalosaurus*: Day et al., 2015a, b) — показывает, что завершение диноцефаловой эпохи в Южной Гондване было в каких-то чертах сходно с тем же процессом в Восточной Европе (т.е., с сундырским эпизодом). Но каких-либо иных подробностей, характеризующих специфические терми-

нальные изменения в организации сообщества зоны *Tapinocephalus*, до сих пор достоверно не выявлено, за исключением факта резкого обеднения его состава в верхнем интервале существования зоны (Day et al., 2015a). Очевидно, этот недостаток данных может быть в большой мере связан с крайне малой ролью остатков амфибий в ориктоценозе зоны *Tapinocephalus*, как и вообще в перми бассейна Карру. Те группы амфибий, что особенно ясно показывают направление перестройки сообщества в сундырской биоте (см. выше), либо вообще отсутствовали в гондванских фаунах (сеймуриаморфы, хронизухии), либо, в случае темноспондилов, были в основном представлены в средней–верхней перми одной и той же слабо дифференцированной и морфологически консервативной группой (*Rhinesuchidae*). Дополнительная трудность для анализа организационных изменений на переходе от зоны *Tapinocephalus* к позднепермской зоне *Pristerognathus* связана с тем, что для последней не известно собственных руководящих таксонов, отсутствующих в диноцефаловой фауне. Поэтому специфика названной зоны определяется по сути лишь ее положением между последними по возрасту находками диноцефалов и первым появлением дицинодонта *Tropidostoma* (в одноименной зоне) (Day et al., 2015b). Очевидно, лишь будущие находки смогут более содержательно прояснить ход преобразований местного тетраподного сообщества на переходе от этапа зоны *Tapinocephalus* к следующей ступени его устойчивой организации.

Вместе с тем, по крайней мере, одна ассоциация костных остатков, встреченная вне Восточной Европы, может быть предположительно истолкована в качестве возможного следа перестройки тетраподного сообщества на рубеже средней и поздней перми. Речь идет о находках из бассейна Людэв (*Lodève*) в Южной Франции, где местная толща континентальных пермских отложений венчается пачкой Ляльюд (*La Lieude*) с единичными находками костей позвоночных. Последняя сначала датировалась как позднепермская (Lucas et al., 2004; Schneider et al., 2006; Roscher, Schneider, 2006; Hmich et al., 2006; Werneburg et al., 2007), но затем была помещена в среднюю пермь (Schneider et al., 2019) после установления (по абсолютным датировкам) раннепермского возраста для нижнего отдела подстилающей формации Салагу (*Salagou*) (Michel et al., 2015). Поскольку само по себе это строго не определяет возраста пачки Ляльюд, то предлагаемые для нее датировки в рамках средней перми основаны, главным образом, на косвенных доводах, включая интерпретацию палеомагнитных данных и оценку скоростей осадконакопления. Чаще всего эту толщу помещают в суммарном интервале урдского – кептенского ярусов (Marchetti et al., 2019, рис. 10; Citton et al., 2019, рис. 10). В ее скуд-

ной палеонтологической характеристике одним из главных элементов является комплекс тетраподных следов, среди которых один из руководящих ихнотаксонов (*Brontopus*) приписывается диноцефалам (Schneider et al., 2019; Marchetti et al., 2019). Костные остатки известны здесь лишь по двум находкам, включающим фрагмент позвоночного столба тримерорахморфной диплоспондильной амфибии – тупилакозаврида – и скелет крупного пеликозавра-казеида (Werneburg et al., 2007). Такая комбинация разновозрастных в данном случае таксонов представляет собой достаточно характерный пример “совмещения несовместимого”, т.е. феномена, обычного для переходных неравновесных биот. В самом деле, типичные (диплоспондильные) тупилакозавриды в норме известны лишь из базального триаса, где они широко распространены; тогда как более ранние североамериканские члены этого семейства – плохо известные раннепермская *Slaugenhoria* и, несомненно, разновозрастный (несмотря на отсутствие данных о происхождении находки) *Kourerpeton* – еще сохраняют рахитомные позвонки (Olson, Lammers, 1976; Milner, Sequeira, 2004; ср. Шишкин 1973, 2011). С другой стороны, рептилии-казеиды типичны для ранней перми, хотя ряд их представителей встречен также в отложениях казанско-раннетатарского возраста (средняя пермь); кроме того, несколько их пермских таксонов не имеют точной датировки (Reisz et al., 2011). Если сосуществование двух указанных форм тетрапод из бассейна Людэв действительно говорит об их принадлежности к неустойчивому сообществу, находящемуся в процессе перестройки, то наиболее примечательным здесь кажется “упреждающее” по времени появление прогрессивного тупилакозаврида. Действительно ли обсуждаемый эволюционный эпизод относится именно к концу гваделупского времени (позднему кептену), решить сейчас затруднительно.

Работа подготовлена при поддержке гранта РФФИ № 20-05-00092.

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.
- Вьюшков Б.П. Об относительном возрасте Ишеевской и Северодвинской фаун наземных позвоночных перми СССР // Докл. АН СССР. 1952. Т. 83. № 6. С. 897–900.
- Голубев В.К., Буланов В.В. Амфибии пермского Сундырского тетраподного комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2018. № 6. С. 50–62.

- Голубев В.К., Куркин А.А., Сенников А.Г. О возрасте сундырского фаунистического комплекса пермских тетрапод Восточно-Европейской платформы // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2015. Т. 157. Кн. 1. С. 49–58.
- Ефремов И.А. Гондванские фации северных материков // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1948. № 1. С. 57–68.
- Ефремов И.А. О стратиграфии пермских красноцветов СССР по наземным позвоночным // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1952. № 6. С. 49–75.
- Ефремов И.А., Вьюшков Б.П. Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 46. С. 1–185.
- Мамкаев Ю.В. Сравнение морфологических различий в низших и высших группах одного филогенетического ствола // Журн. общ. биол. 1968. Т. 29. С. 48–55.
- Сенников А.Г., Голубев В.К. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис // Палеонтол. журн. 2017. № 6. С. 30–41.
- Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый примитивный тероцефал (*Therocerphalia*, *Theromorphia*) из средней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019а. № 3. С. 88–96.
- Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Новый пермский тероцефал (*Therocerphalia*, *Theromorphia*) из Сундырского комплекса Восточной Европы // Палеонтол. журн. 2019б. № 4. С. 87–92.
- Сучкова Ю.А., Голубев В.К. Примитивные тероцефалы средней перми Восточной Европы Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы // Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва при РАН. СПб., 2019в. С. 272–274.
- Шишкин М.А. Морфология древних земноводных и проблемы эволюции низших тетрапод. М.: Наука, 1973. 257 с.
- Шишкин М.А. Лабиринтодонт из юры Монголии // Палеонтол. журн. 1991. № 1. С. 81–90.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 3. С. 179–198.
- 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. М.: ПИН РАН, 2011. С. 53–56.
- Шишкин М.А. Эволюция как поддержание организационной устойчивости // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариативность. 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. конф. М.: ПИН РАН, 2017. С. 73–76.
- Шишкин М.А. О происхождении пионерной фауны амфибий раннего мезозоя // Тр. Палеонтол. об-ва. 2018. Т. 1. С. 176–185.
- 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. 65 сесс. Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2019б. С. 290–292.
- Шишкин М.А. Родственные отношения тримероракхорморфных амфибий (*Temnospondyli*) и проблемы их реконструкции // Матер. LXVI сессии Палеонтол. об-ва. СПб.: ВСЕГЕИ, 2020а. С. 282–285.
- Шишкин М.А. Морфологическая дифференциация ранних тримероракхорморф (*Amphibia*, *Temnospondyli*) // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сб. научн. трудов Всерос. научн. конф. памяти проф. В. Г. Очева / Ред. Новиков И.В., Иванов А.В. М.—Самара—Тольятти: ПИН РАН; Ин-т географии РАН; Самар. ГТУ, 2020б. С. 13–18.
- Шишкин М.А. О следах неравновесных состояний в эволюции сообществ наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя // Палеонтол. журн. 2022. № 1. С. 3–19.
- Шишкин М.А., Новиков И.В., Фортуну Ж. Новые быстроанидные хронизухии (*Amphibia*, *Anthracosauromorpha*) из триаса России и особенности диверсификации *Bystrowianidae* // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 60–71.
- Шишкин М.А., Сенников А.Г., Голубев В.К. О статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) // Палеонтол. журн. 2018. № 2. С. 66–77.
- Ульяхин А.В., Сучкова Ю.А. Тафономия и генезис костеносных отложений позднепермского местонахождения Сундырь-1, Марий-Эл // Морфологическая эволюция и стратиграфические проблемы. Матер. LXV сессии Палеонтол. об-ва. СПб., 2019. С. 281–283.
- Benton M.J. No gap in the middle Permian record of terrestrial vertebrates // *Geology*. 2012. V. 49. P. 339–342.
- Chase J.N. *Neldasaurus wrightae*, a new rhachitomorphic labyrinthodont from the Texas Lower Permian // *Bull. Mus. Compar. Zool. Harvard Univ.* 1965 V. 133. P. 153–225.
- Cisneros J.C., Marsicano C., Angielczyk K.D. et al. New Permian fauna from tropical Gondwana // *Nat. Commun.* 2015. V. 6. P. 8676. <https://doi.org/10.1038/ncomms9676>
- Citton P., Ronchi A., Maganuco S. et al. First tetrapod footprints from the Permian of Sardinia and their palaeontological and stratigraphical significance // *Geol. J.* 2019. V. 5. P. 2084–2098.
- Davydov V.I., Arefiev M.P., Golubev V.K. et al. Radioisotopic and biostratigraphic constraints on the classical Middle–Upper Permian succession and tetrapod fauna of the Moscow syncline, Russia // *Geology*. 2020. V. 48. P. 742–747.
- Day M.O., Ramezani J., Bowring S.A. et al. When and how did the terrestrial mid-Permian mass extinction occur? Evidence from the tetrapod record of the Karoo Basin, South Africa // *Proc. R. Soc. B.* 2015a. V. 282: 20150834. <https://doi.org/10.1098/rspb.2015.0834>
- Day M.O., Guven S., Abdala F., et al. Youngest dinoccephalian fossils extend the *Tapinocephalus* Zone, Karoo

- Basin, South Africa // *S. Afr. J. Sci.* 2015b. V. 111: 1–5.
<https://doi.org/10.17159/sajs.2015/20140309>
- Englehorn J., Small B.J., Huttenlocker A.* A redescription of *Acropylus vorax* (Temnospondyli: Dvinosauria) based on new specimens from the Early Permian of Nebraska and Kansas, U.S.A. // *J. Vertebr. Paleontol.* 2008. V. 28. P. 291–305.
- Golubev V.K.* Dinocephalian Stage in the history of the Permian tetrapod fauna of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2015. V. 49. P. 1346–1352.
- Hmich D., Schneider J.W., 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.
- 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., Masyutin V.* A new theropcephalian (*Gorynychus masyutinae* gen. et sp. nov.) from the Permian Kotelnich locality, Kirov Region, Russia // *PeerJ.* 2018. V. 6:e4933.
<https://doi.org/10.7717/peerj.4933>
- Li J.* The most primitive lower tetrapod fauna in China // *Sci. in China. Ser. D.* 2001. V. 44. P. 47–51.
- 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.
- Lucas S.G.* A global hiatus in the Middle Permian tetrapod fossil record // *Stratigraphy.* 2004. V. 1. P. 47–64.
- Lucas S.G.* Global Permian tetrapod biostratigraphy and biochronology // *Geol. Soc. London. Spec. Publ.* 2006. № 265. P. 65–93.
- Lucas S.G., Golubev V.K.* Age and duration of Olson's Gap, a global hiatus in the Permian tetrapod fossil record // *Permophiles.* 2019. № 67. P. 20–23.
- Lucas S.G., Lerner A.J., Hunt P.* Permian tetrapod footprints from the Lucero uplift, Central New Mexico, and Permian footprint biostratigraphy // *New Mexico Mus. Natur. Hist. Sci. Bull.* 2004. № 25. P. 291–300.
- Marchetti L., Voigt S., Lucas S.G.* An anatomy-consistent study of the Lopingian eolian tracks of Germany and Scotland reveals the first evidence of the end-Guadalupian mass extinction at low paleolatitudes of Pangea // *Gondw. Res.* 2019. V. 73. P. 32–53.
- Michel L.A., Tabor N.J., Montanez I.P. et al.* Chronostratigraphy and paleoclimatology of the Lodève Basin, France: evidence for a pan-tropical aridification event across the Carboniferous–Permian boundary // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2015. V. 430. P. 118–131.
- Milner A.R., Schoch R.R.* Trimerorhachis (Amphibia: Temnospondyli) from the Lower Permian of Texas and New Mexico: cranial osteology, taxonomy and biostratigraphy // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2013. Bd 270. P. 91–128.
- 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. № 2. P. 320–325.
- Milner A.R., Sequeira S.E.K., Schoch R.* Dvinosaurian temnospondyls in the Permian // *J. Vertebr. Paleontol.* 2002. V. 22. P. 88A.
- Modesto S.P.* The disaster taxon *Lystrosaurus*: A paleontological myth // *Front. Earth Sci.* 2020. V. 8. P. 1–7.
<https://doi.org/10.3389/feart.2020.610463>
- Novikov I.V., Shishkin M.A.* Triassic *Chroniosuchia* (Amphibia, Anthracosauromorpha) and evolution of dermal thoracic scutes in the Bystrowianidae // *Paleontol. J.* 2000. V. 34. Suppl. 2. P. 165–178.
- Olroyd S., Sidor Ch.* A review of the Guadalupian (middle Permian) global tetrapod fossil record // *Earth-Sci. Rev.* 2017. V. 171. P. 583–597.
- Olson E.C., Lammers G.E.* A new brachyopoid amphibian // *Essays in palaeontology in honour of Loris Shano Russell* / Ed. Churcher C.S. Toronto: Univ. Toronto Press, 1976. P. 45–57.
- Reisz R., Laurin M.* The reptile *Macroleter*, first vertebrate evidence for correlation of upper Permian continental strata of North America and Russia // *Bull. Geol. Soc. Amer.* 2001. V. 113. P. 1229–1233.
- Reisz R.R., Maddin H.C., Fröbisch J., Falconnet J.* A new large caseid (Synapsida, Caseasauria) from the Permian of Rodez (France), including a reappraisal of “Casea” rutena Sigogneau-Russell & Russell, 1974 // *Geodiversitas.* 2011. V. 33. P. 227–246.
- Retallack G.J., Metzger Ch.A., Greaver Tara et al.* Middle-Late Permian mass extinction on land // *GSA Bull.* 2006. V. 118. № 11/12. P. 1398–1411.
- Romer A.S.* Review of the Labyrinthodontia // *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.* 1947. V. 99. P. 1–368.
- Roscher M., Schneider J.W.* Permo-Carboniferous climate: Early Pennsylvanian to Late Permian climate development of central Europe in a regional and global context // *Geol. Soc. Lond. Spec. Publ.* 2006. V. 265. P. 95–136.
- Schneider J.W., Körner F., Roscher M., Kroner U.* Permian climate development in the northern peri-Tethys area – the Lodève basin, French Massif Central, compared in a European and global context // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2006. V. 240. P. 161–183.
- Schneider J.W., Lucas S.G., Scholze F. et al.* Late Paleozoic-early Mesozoic continental biostratigraphy – Links to the Standard Global Chronostratigraphic Scale. // *Paleoworld.* 2019. V. 531. P. 1–53.
- 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.* Osteology of the temnospondyl *Neldasaurus* and the evolution of basal dvinosaurians // *N. Jb. Geol. Paläontol. Abh.* 2018. Bd 278. P. 1–16.
- 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.* Evolution as a search for organizational equilibrium // *BioSystems.* 2018. V. 173. P. 174–180.
- Simpson G.G.* The major features of evolution. N.-Y.: Columbia Univ. Press, 1953. 434 p.

Warren A.A., Marsicano C.A. A phylogeny of Brachyopidea (Temnospondyli, Stereospondyli) // *J. Vertebr. Paleontol.* 2000. V. 20. P. 462–483.

Werneburg R., Steyer J.S., Sommer G. et al. The earliest tupilakosaurid amphibian with diplospondylous vertebrae

from the Late Permian of southern France // *J. Vertebr. Paleontol.* 2007. V. 27. № 1. P. 26–30.

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.

Disturbance of Organizational Equilibrium during the Change of Ancient Tetrapod Communities: Its Manifestations at the Middle–Late Permian Transition

M. A. Shishkin

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

The evolutionary transition of a living organization to a new stable state begins with the disturbance of its previous equilibrium and, thus, with an increase in organizational disorderliness. The study of the traces of such disturbances was conducted based on the change of terrestrial vertebrate communities during the transition to the Mesozoic. It has been shown that the most common among such traces are the following: (a) “precocious” emergence of future dominants; (b) “Lazarus”-effect, i.e. return to the fossil record of previously disappeared forms; (c) the emergence of “disaster taxa”; and (d) the effect of “archaic diversity”. An analysis of the early phase of this transition (Middle Permian crisis), recorded in the Sundyr tetrapod fauna of Eastern Europe, shows that the same change in the composition of a community may be a symptom of several typical violations of its organization. Thus, the precocious appearance of amphibian groups characteristic of the Late Permian—dvinosaurids and chroniosuchids—implies, along with this, the “Lazarus”-effect in the first case and the emergence of a “disaster taxon”, along with the effect of archaic diversity—in the second. The possibility of revealing similar symptoms of the equilibrium disturbance in some other Middle Permian faunas is considered.

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