

М. Г. МИНИХ

**ТРИАСОВЫЕ ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ
ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР**

1977

Министерство высшего и среднего специального образования РСФСР
Саратовский ордена Трудового Красного Знамени
государственный университет им. Г. Г. Чернышевского

М. Г. МИНИХ

ТРИАСОВЫЕ ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ
ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

По редакции
доктора биологических наук Э. И. Воробьевой
и доктора геолого-минералогических наук В. Г. Очева

Издательство Саратовского университета
1 9 7 7

Триасовые двоякодышащие рыбы востока Европейской части СССР. Миних М. Г. Изд-во Саратовского ун-та, 1977, 96 с.

В монографии обобщены все известные материалы по остаткам двоякодышащих рыб из триаса востока Европейской части СССР. Применена новая методика изучения морфологии зубных пластин дупной, основанная на биометрии и математической статистике. Выявлены семь последовательных стратиграфических комплексов. Установлено многообразие условий обитания и захоронения двоякодышащих рыб в триасе на территории исследования.

23 табл., 7 рис., 5 палеонтол. табл., библи.: 67 назв.

2—10—1
156—77

ВВЕДЕНИЕ

Большие пространства на востоке Европейской части СССР занимают континентальные отложения триасового периода. На юге, в Прикаспийской впадине, они нефтегазоносны, а на севере — в Московской синеклизе и Вятско-Камской впадине — с ними связаны залежи конкреционных сидеритовых руд. Повсеместно в триасовых толщах встречаются водоносные горизонты. Все это определяет важность создания дробной стратиграфической схемы триасовых отложений.

Значительная фациальная изменчивость триасовых образований при относительной редкости в них палеонтологических остатков представляет большие трудности для детального картирования. Несмотря на более чем столетние исследования многие вопросы стратиграфии триаса ждут своего решения. В частности, много разногласий продолжает вызывать корреляция местных схем.

Практика показала большую роль древних наземных позвоночных в расчленении и сопоставлении континентальных толщ триаса. Велико в этом отношении значение и ряда других ископаемых групп органического мира. Вместе с тем некоторые часто встречающиеся в этих отложениях палеонтологические группы остаются мало исследованными. Особый интерес представляют зубные пластины двоякодышащих рыб, распространенные почти во всех горизонтах триаса. Широкое использование последних для стратиграфии затруднялось их слабой изученностью.

В предлагаемой работе проводится описание и анализ зубных пластин триасовых двоякодышащих рыб с целью выяснения их стратиграфического и палеогеографического значения.

В основу исследований положены все известные материалы

по остаткам двоякодышащих рыб с территории востока Европейской части СССР. В работе использована значительная коллекция Б. П. Вьюшкова, хранящаяся в Палеонтологическом институте АН СССР и любезно предоставленная Э. И. Воробьевой. Основную часть материалов представляют сборы автора в период с 1963 по 1973 гг. Кроме того, отдельные находки зубных пластин двоякодышащих рыб получены от В. Г. Очева, В. П. Твердохлебова, В. А. Горяинова, М. А. Шишкина, В. Р. Лозовского, Г. И. Блома, Н. И. Строка, Д. А. Кухтинова и М. Ф. Ивахненко. Всем им автор выражает свою благодарность.

Автор считает необходимым выразить искреннюю признательность руководителю математической лаборатории НИИ геологии СГУ В. Я. Воробьеву, а также доценту В. А. Мозговому за консультации по математической обработке биометрического материала.

К ИСТОРИИ ВОПРОСА

Впервые зубные пластинки триасовых дипной были описаны Л. Агассисом (Agassiz, 1834) из верхнего триаса (фэта) Англии в качестве нового рода *Ceratodus*. Некоторое время не было единой точки зрения на строение зубного аппарата ископаемых цератодов. Лишь с открытием в реках Австралии и описанием в 1870 году ныне живущего *Ceratodus forsteri* Kreft стало возможным установить число и место зубных пластин во рту цератодов. К этому времени уже были известны по зубным пластинкам разнообразные ископаемые виды цератодонтид из среднего и верхнего триаса Германии, Франции и Индии. Однако при монографическом описании многие исследователи не учитывали возможные различия пластин одного и того же вида, связанные с неодинаковым положением их в ротовой полости. Лишь в работе Майэлла (Mial, 1878) были указаны некоторые отличия небных и нижнечелюстных зубных пластин и показана значительная внутривидовая изменчивость.

Позже Циттель (Zittel, 1886) дал сравнительное описание зубных пластин современных и ископаемых цератодов, характер и форму несущих костей. Выяснение этих особенностей позволило ему провести разбивку ископаемых зубных пластин цератодов на нижнечелюстные и небные. Вместе с тем Циттель высказал сомнение в принадлежности современных дипной к тому же роду *Ceratodus*, что и триасовые, основываясь на различиях в числе гребней.

В последнюю четверть XIX века появились работы Копа (Е. Д. Cope). В 1875 году он описал из пермских отложений Иллинойска (США) пару многогребневых зубных пластин вида *Ceratodus vinslovi* Cope, а позднее (Cope, 1877) выделил данный вид в новый род *Pryonodus*. В дальнейшем Вудвард (Woodward, 1891) эти пластины отнес к роду *Sagenodus*, что и было принято остальными исследователями.

Затем Коп (Cope, 1877) описал одну четырехгребневую зубную пластинку, которую отнес к новому виду *Ctenodus pusillus* Cope. Несколько позже им была описана необычная трехгребневая пластинка, отнесенная к самостоятельному виду двоякодышащих рыб нового рода *Gnathorhiza serrata* Cope (Cope, 1883). Последующими исследователями эти ископаемые пластинки относились то к роду *Sagenodus* (Woodward, 1891; Williston, 1897; Case, 1900; Eastman, 1903), то к роду *Gnathorhiza* (Hussakof, 1908). Л. Гусаков (Hussakof, 1911) в каталоге пермских рыб Америки объединил эти две формы пластин в один вид *Gnathorhiza pusilla* (Cope). Аргументацией послужило их морфологическое сходство и происхождение из одного стратиграфического горизонта. Стремление последующих исследователей (например, Romer, Smith, 1934) к выделению *Gnathorhiza serrata* Cope в качестве самостоятельного вида кажется необоснованным.

Коп (Cope, 1884) также описал из пермских отложений Техаса *Ceratodus favosus* Cope, считавшийся древнейшим из известных цератодов. Вид представлен фрагментом небольшой зубной пластины с двумя сохранившимися и одним обломанным гребнями. По числу гребней эту форму можно отнести скорее всего к роду *Gnathorhiza*, а не к *Ceratodus*.

Заметным явлением в изучении цератодонтид Европы в конце XIX века было описание Теллером (Teller, 1891) нового вида *Ceratodus sturii* Tell. из верхнего триаса Австрийских Альп. Прекрасной сохранности цельноскелетный материал показал значительную близость триасовых форм цератодов с современным *Ceratodus forsteri* Kreft. Однако были отмечены и определенные отличия ископаемого цератода от современного, выраженные прежде всего в строении зубных пластин и их расположении на челюстных костях. Это дало основание Теллеру выделить современные формы цератодов в новый род *Epiceratodus*, характеризующийся зубными пластинами с 6—7 острыми узкими режущими гребнями, хорошо приспособленными для переработки водной растительности. Для ископаемого же рода *Ceratodus*, оставшегося с прежним названием,

Теллер считал типичными 4—5 гребневые уплощенные довольно массивные зубные пластины. Он полагал, что ископаемые цератоды являлись прибрежно-морскими моллюскоядными рыбами.

В первой половине XX века появляются сведения по цератодонтидам из триасовых отложений почти всех континентов, кроме Антарктиды. Как правило, большинство видов описывается по единичным и часто плохо сохранившимся зубным пластинам (Woodward, 1908; Broom, 1909; Case, 1921; Vollgath, 1923; Frentzen, 1924; White, 1925; Thomasset, 1930; Wade, 1935; Young, 1941 и др.). Среди них заслуживает внимания монография Э. Штромера и Б. Пейера (Stromer und Peyer, 1917), представляющая собой образец детального исследования зубных пластин дипной.

За последнее двадцатилетие в зарубежной литературе появилось описание двух новых ископаемых родов цератодонтид: из триаса Анголы (Texeira, 1954) — *Microceratodus angolensis* Tex. и из нижнего триаса Мадагаскара (Lehman и др., 1959) — *Paraceratodus germani* Lehman.

С территории СССР описания триасовых цератодонтид единичны. Первые сведения о их присутствии в России были получены С. Н. Никитиным (1883). Он описал из триасовых пестроцветов бассейна р. Ветлуги трех- и четырехгребневые зубные пластинки нового вида *Ceratodus Wetlugae* Nik. Позже Н. Н. Яковлев (1916) пересмотрел эти материалы и отнес их к американскому виду *Snathorhiza pusilla* Cope.

Начало изучения триасовых цератодов в СССР связано с именем А. В. Хабакова (1932), описавшего по фрагменту зубной пластины новый вид *Ceratodus facetidens* Chab. из нижне-триасовой богдинской свиты горы Бол. Богодо в Прикаспии. Отсюда же им был определен зуб. двоякодышщей рыбы *Ceratodus* ex gr. Каури Ag.

А. В. Хабаков (1932) предложил деление зубных пластин цератодов на две морфологические группы, напоминающие родовые группы Теллера. Первую группу, обладавшую массивными плоскими зубными пластинами с 4—5 слабо выраженными радиальными гребнями, он назвал группой *Ceratodi lati*. Типичными представителями группы *lati*, по мнению этого автора, являются *Ceratodus Kaupii* Ag. и *Ceratodus laticissimus* Ag.

Вторую группу зубных пластин с 6—7 узкими острыми гребнями, разделенными сквозными выемками, А. В. Хабаков назвал группой *Ceratodi excisi*. Примером этой группы служат

формы типа *Ceratodus runcinatus* Plien, а также современный *Neoceratodus forsteri* (Kreft).

Отличия в зубных пластинах групп *lati* и *excisi* А. В. Хабаков связывал с миграцией дипной из прибрежно-морских районов (в раннем триасе) в лагунное мелководье (в позднем триасе) и дальнейшим переселением их в пресные воды континентов (современные). Согласно его мнению, из массивных плоских форм *Stenodus* (карбон-пермь) образовались *Ceratodi lati*, а из крутогребневых форм *Sagenodus* (пермь) возникли *Ceratodi excisi*. Между тем сам А. В. Хабаков отмечал, что между обеими морфологическими группами существуют промежуточные типы озубления.

Нужно отметить, что принцип деления изолированных зубных пластин дипной на морфологические группы являлся по тому времени прогрессивным. Вместе с тем эволюционные построения А. В. Хабакова представляются проблематичными, поскольку у многих двоякодышащих в процессе онтогенеза существенно изменяется форма зубных пластин.

Цельные скелеты триасовых цератодов в СССР были описаны Э. И. Воробьевой (1967) из верхних слоев мадыгенской свиты (верхний триас) южной Ферганы как *Asiatoceratodus Scharovi Vorob.* У этого вида цератодов были небольшие 4—5-гребневые зубные пластинки.

Э. И. Воробьева в своей работе отмечает, что отсутствие сопоставимых остатков у известных родов исключает пока решение вопроса о родовой принадлежности изолированных зубных пластин цератодонтид. Поэтому принцип морфологических типов А. В. Хабакова остается по-прежнему актуальным. При изучении зубных пластин этих морфологических групп наиболее объективным методом можно считать биометрию. Последнее априорно предполагает наличие большого материала из одного местонахождения или одного горизонта, поскольку только достаточно многочисленные находки могут дать представление о пределах изменчивости зубных пластин.

В 1968 году Э. И. Воробьева и М. Г. Миних опубликовали первые результаты биометрических исследований зубных пластин цератодонтид из триаса востока Европейской части СССР. С использованием простейших методов статистического анализа был установлен ряд группировок, которые были описаны как самостоятельные виды, условно отнесенные к роду *Ceratodus* (*C. multicristatus*, *C. donensis* и *C. recticristatus*).

Распределение выделенных видов по стратиграфическим

горизонтам триаса подробно рассмотрено М. Г. Минихом (1969).

В настоящее время представляется наиболее целесообразным сохранить принцип разделения изолированных зубных пластин триасовых цератодонтид на морфологические группы, выдвинутый А. В. Хабаковым. Углубленная математическая обработка основных морфологических признаков пластин позволит лучше оценить таксономический ранг описываемых форм.

Глава II

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЙ

М а т е р и а л. В нашем распоряжении находился практически весь известный материал по двоякодышащим рыбам из триаса востока Европейской части СССР*. Основную массу его составляют зубные пластинки, насчитывающие более 860 экземпляров (табл. 1) из 66 местонахождений (рис. 1—3). Находки были сделаны в течение последних 25 лет целым рядом исследователей. Среди них особо нужно отметить заслуги Б. П. Вьюшкова, В. А. Гаряинова, В. Г. Очева, Г. И. Блома и В. Р. Лозовского, положивших начало систематическим сборам остатков дипной. Основную часть коллекции (около 700 пластин) составляют личные сборы автора, проведенные в 1963—1972 годах. Материалы, хранившиеся в Палеонтологическом музее АН СССР, были любезно предоставлены для изучения сотрудниками ПИН АН СССР Э. И. Воробьевой и М. А. Шишкиным.

* К сожалению, в Великую Отечественную войну в Ленинграде была утрачена коллекция цератодов из триаса горы Бол. Богдо, описанная А. В. Хабаковым (1932). Нам также неизвестна судьба коллекций гнаториз из триаса бассейна р. Ветлуги изучавшихся С. Н. Никитиным (1883) и Н. Н. Яковлевым (1916).

Автор ознакомился с небольшими коллекциями триасовых цератодонтид из Германского бассейна, хранящимися в геолого-палеонтологическом музее им. А. П. и М. В. Павловых при Московском геологоразведочном институте им. С. Орджоникидзе и в музее при геологическом факультете Казанского университета им. В. И. Ленина.

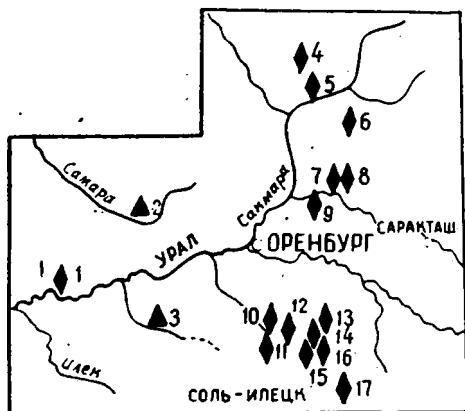


Рис. 1. Расположение местонахождения остатков двоякодышащих рыб в триасовых отложениях на юге Общего Сырта и в Южном Приуралье.

1 — Рассыпное; 2 — обн. 327/1; 3 — Черная-1; 4 — Язлав; 5 — Колтаево-II; 6 — обн. 5021/8; 7 — Петропавловка-II; 8 — Петропавловка-I; 9 — овраг Бехтеев; 10 — Донгуз-IX; 11 — Донгуз-XII; 12 — Донгуз-I; 13 — Буко-Бай-V; 14 — Бердянка-II; 15 — Бердянка-III; 16 — Карагачка; 17 — Кызыл-Сай-II.

Условные обозначения: черный ромб — местонахождение остатков рода *Ceratodus*; черный треугольник — местонахождение остатков рода *Gnathorhiza*

Изученные материалы хранятся в коллекциях палеонтологического института АН СССР (г. Москва) под № 953 и № 2430, а также в коллекции Саратовского университета им. Н. Г. Чернышевского № 104-Б.

Методика исследований. При изучении зубных пластин, являющихся пока единственными широко распространенными и хорошо сохранившимися остатками триасовых двоякодышащих рыб, применялась биометрия.

Методика измерений различных морфологических признаков зубных пластин была разработана автором в содружестве с Э. И. Воробьевой. Широкое применение ее в практике определительских работ позволило унифицировать описание зубных пластин и в определенной степени исключило субъективизм при анализе их внешней морфологии.

На рис. 4 схематически изображена зубная пластина рыбы рода *Ceratodus* (вид сверху), иллюстрирующая способы замера 13 наиболее информативных морфологических признаков. Всем им присвоены порядковые номера и индексы для облегчения процесса математического анализа данных биометрии.

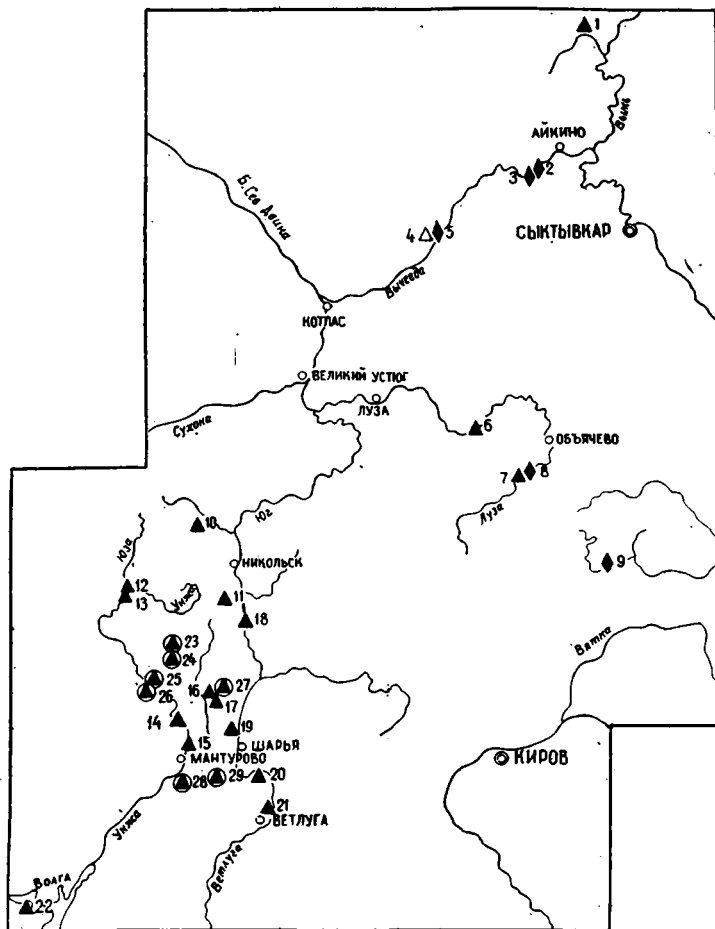


Рис. 2. Расположение местонахождений остатков двоякодышащих рыб в триасовых отложениях Волго-Вятского и Вычегодского междуречья:

1 — Орсью; 2 — Гам; 3 — Жешарт; 4 — Лопатино-I; 5 — Лопатино-II; 6 — Коржинское; 7 — Пор-Иоль-I; 8 — Ваймос; 9 — Федоровка; 10 — Тимошин Лог; 11 — Куданга; 12 — Юза-I; 13 — Юза-II; 14 — Пеженга; 15 — Березники; 16 — Поденьвица; 17 — Георгиевское; 18 — Решетово; 19 — Зубовское; 20 — Большая Слудка; 21 — Спасское-I; 22 — Решма; 23 — Тропино; 24 — Пустынь; 25 — Кологрив; 26 — Суховерхово; 27 — Козлихинское; 28 — Старка; 29 — 17-й участок; 30 — Мантурово

Условные обозначения: черный ромб — местонахождения остатков рода *Gnathorhiza*; белый треугольник — местонахождения баскунчакских остатков рода *Gnathorhiza*; треугольник в круге — местонахождения остатков рода *Gnathorhiza* в керне скважин

Первый признак — число гребней (χ_1) определялось непосредственным подсчетом радиальных гребней на целых пластинах. Причем если на конце последнего гребня намечалось разветвление, то к общему целому числу гребней прибавля-

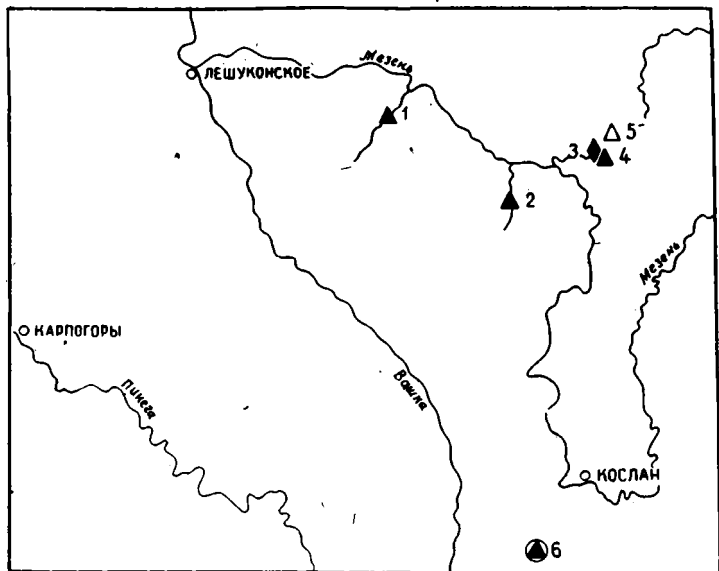


Рис. 3. Расположение местонахождений остатков двоякодышащих рыб в триасовых отложениях бассейна р. Мезени:

1 — обн. 028 (р. Мутасья); 2 — обн. 020 (р. Выбор); 3 — обн. 43, кост. точка 4 (р. Пижма Мезенская); 4 — обн. 43, кост. точка 1; 5 — обн. 014 (р. Пижма Мезенская); 6 — скв. № 019, интервал 107,7 — 109, 8 м (р. Чим).

Условные обозначения: черный ромб — местонахождения остатков рода *Seratodus*; черный треугольник — местонахождения веллужских остатков рода *Gnathorhiza*; белый треугольник — местонахождения баскунчакских остатков рода *Gnathorhiza*; треугольник в круге — местонахождения остатков рода *Gnathorhiza* в керне скважин

лось дробное число в зависимости от степени раздвоения. Второй признак — полный внутренний угол ($\angle ABC$). Он измерялся между отрезками переднего и внутреннего краев пластины, ближе к ее вершине. Третий признак — угол искривления внутреннего края пластины ($\angle \beta$) показывает величину отклонения наружного конца последнего гребня от линии BC . В случае вогнутости внутреннего края пластины

этот угол учитывался со знаком минус. Четвертый, пятый и шестой признаки определяют величины углов расхождения соответственно первого, второго и третьего гребней с последним $\angle\delta_1, \angle\delta_2, \angle\delta_3$). С помощью линейных измерений учитывались: седьмой признак — длина внутреннего края

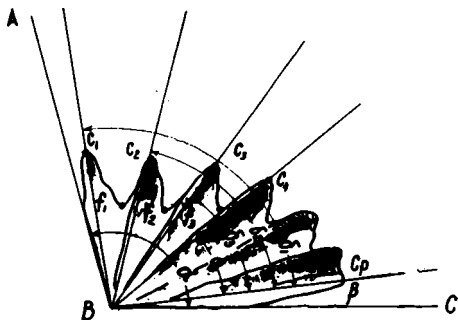


Рис. 4. Схематическое изображение зубной пластины двоякодышащей рыбы рода *Ceratodus*

пластины BC_p ; восьмой, девятый и десятый признаки — длины соответственно первого BC_1 , второго BC_2 и третьего BC_3 гребней. Одиннадцатый признак — ширина пластины CC_p , измерялся между концами первого и последнего гребней. Двенадцатый и тринадцатый признаки выражают линейные величины расхождения концов первого гребня со вторым (C_1C_2) и второго гребня с третьим (C_3C_3).

В случаях, когда пластины имели ясно выраженные контактные площадки K , дополнительно замерялся угол расхождения ($\angle\gamma$) внутренних краев пар контактирующих пластин (рис. 5).

У трех-четырегребневых-зубных пластин рыб рода *Gnathohiza* (рис. 6) информативных биометрических признаков насчитывается всего восемь. К ним относятся признаки: 1 — число гребней (ЧГ); 2 — полный внутренний угол ($\angle ABC$); 3 — угол расхождения второго и последнего гребней ($\angle C_2BC_p$); 4 — длина первого гребня BC_1 ; 5 — длина второго гребня (BC_2); 6 — длина внутреннего края пластины BC_p ; 7 — высота пластинки h_1 и 8 — высота первого гребня h_2 . Методика их промера в целом совпадает с измерениями на зубных пластинах рыб рода *Ceratodus*. В качестве отличия нужно указать на определенную информативность дополнительных признаков (высота пластины, измерявшаяся вблизи внутреннего угла, и высота первого наиболее крупного и развитого гребня).

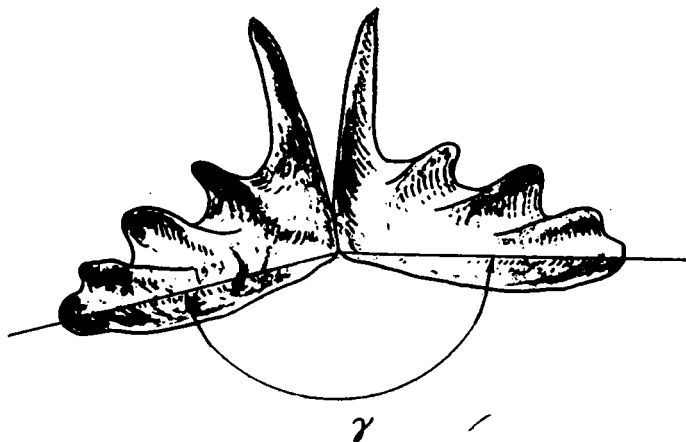


Рис. 5. Характер контактирования нёбных зубных пластин двоякодышащей рыбы *Ceratodus recticristatus* Vorob.

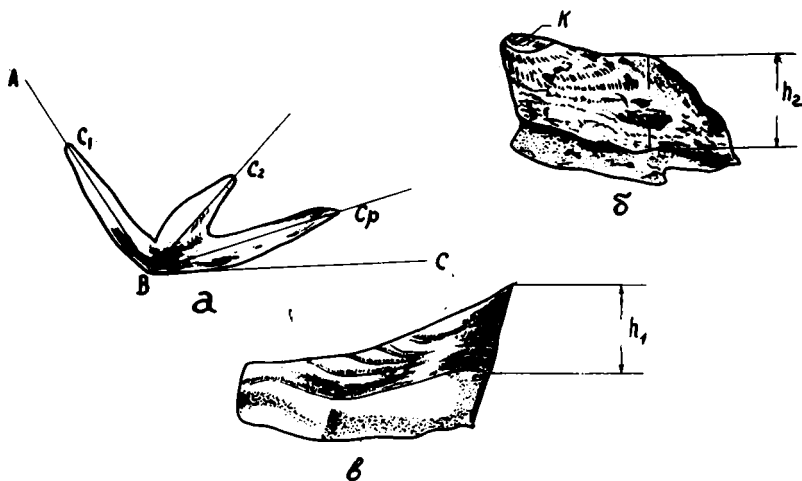


Рис. 6. Схематическое изображение зубных пластин двоякодышащих рыб рода *Gnathorhiza*:

a — вид сверху; *б* — вид спереди; *в* — вид сзади

Весь материал был разделен на нижнечелюстные и небные пластинки (правые и левые) с учетом методики, предложенной Штромером и Пейером (Stromer und Peyer, 1917). Группы трехгребневых нижнечелюстных и четырехгребневых небных зубных пластин автор рассматривал (вслед за большинством исследователей) в составе рода Gnathorhiza; все же остальные пластины, с большим числом гребней — в составе рода Ceratodus.

В дальнейшем, после обычного палеонтологического изучения, все небные и нижнечелюстные пластинки из отдельных местонахождений проверялись биометрически на статистическую однородность. Затем составлялись пробы из популяций (местонахождений), которые изучались и сравнивались между собой.

Автор рассматривал все находки ископаемых зубных пластин двоякодышащих рыб как случайные выборки из естественной генеральной совокупности, поскольку сам процесс сбора каменного материала совершенно случаен. Фрагментарность некоторой части материала, выпадающей из исследования, почти всегда обусловлена также случайными процессами: неосторожной препаровкой или нарушением целостности при транспортировке. В то же время, тафономические процессы, несомненно, различным образом наложили отпечаток на состав материала в том или ином местонахождении. Расшифровка этих процессов позволяет избежать крупных ошибок при интерпретации результатов статических исследований выборок.

Естественно, в одну пробу попадали только формы из одного местонахождения или в крайнем случае — формы из одного стратиграфического горизонта (одновозрастные) из близко расположенных местонахождений.

Единичные или немногочисленные (менее 4 экземпляров) материалы статистически не обрабатывались, а их биометрические данные использовались только для сравнения с изученными группами.

В итоге было получено 24 пробы (табл. 2), цифровой материал которых был нанесен на перфокарты для обработки на ЭВМ «Урал-2» по программам, разработанным В. Я. Воробьевым и В. С. Жуковой (1968). Дополнительно нами были вычислены коэффициенты вариации и различия и построены корреляционные циклограммы признаков по всем пробам.

Была предпринята попытка математического моделирования филогенетических взаимоотношений предварительно изученных видов по наиболее представительным группам зубных

пластин. Это осуществлялось путем расчета обобщенного расстояния D^2 каждой пробы от всех остальных (в составе рода), рассматриваемого в качестве «таксономического расстояния» (С. Rao, 1958; Р. Миллер, П. Кан, 1965) каждого вида от других. Наименьшие значения обобщенного расстояния принимались в качестве указателя наиболее вероятного родства данных форм.

Характер изменчивости признаков и их связи у различных видов и подвидов выяснились путем проведения корреляционного анализа с использованием метода корреляционных плеяд П. В. Терентьева (1959). Но в отличие от этого автора нами использовались лишь оценки коэффициентов корреляции на двух уровнях значимости — 95% и 99%. Применение этого метода позволило выявить группы («плеяды» П. В. Терентьева) независимых и взаимозависимых морфологических признаков на видовом и подвидовом уровнях.

Весь цифровой материал сведен в таблицы или иллюстрируется графически.

Глава III

ОПИСАНИЕ ЗУБНЫХ ПЛАСТИН

Описание зубных пластин дается по традиционной схеме и сопровождается таблицами биометрических данных. При этом приняты следующие условные обозначения: n — количество исследованных экземпляров или объем пробы; \bar{x} — среднее арифметическое значение признака; S — стандартное отклонение; m_x — ошибка среднего арифметического значения; V — коэффициент вариации (в процентах).

Приводимые в таблицах данные позволяют наглядно представить для каждого из признаков возможные пределы изменчивости и пределы среднего значения генеральной совокупности, а также сравнить изменчивость различных признаков.

НАДОТРЯД DIPNOI

ОТРЯД CERATODONTIDA

Подотряд Ceratodontoidei

Семейство *Ceratodontidae* Gill, 1872

Род *Ceratodus* Agassiz, 1838

Тип рода — *C. latissimus* Ag., 1838, верхний триас (рэт) Англии.

Диагноз зубных пластин. Зубные пластины треугольной или округлой формы с веерообразным расположением от 4 до 8 острых или тупых радиальных гребней. Причем небные пластины, как правило, на один гребень несут, больше, чем нижнечелюстные. Жевательная поверхность пластин может быть уплощенной (стертой) и иметь различные следы прижизненных деформаций. Передний внутренний угол острый, прямой или тупой, задний не всегда выражен. Первый гребень часто развит сильнее остальных и иногда имеет контактную площадку.

Геологическое распространение. Триас — ныне.

Ceratodus multicristatus Vorobyeva, 1968

1968, *Ceratodus multicristatus* Vorob., стр. 82—84, табл. XIV, фиг. 1—5, 8—9.

Голотип. Колл. ПИН АН СССР, № 953/1035, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение у с. Окунево на р. Федоровке (приток р. Вятки).

Паратип. Колл. ПИН АН СССР, № 953/1003, небная пластинка.

Описание. Зубные пластины средних размеров (от 10 до 40 мм в длину), удлинненно-треугольные, с 6—8 веерообразно расходящимися гребнями. Гребни режущие — узкие, острые, довольно высокие, прямые или с *s*-образным искривлением к заднему концу пластины. Первые три гребня расходятся от вершины переднего внутреннего угла, остальные — от внутреннего края и направлены косо назад. Разделительные выемки — желоба относительно узкие, глубокие, сквозные на одну треть длины гребней. Внутренний край прямой или слабо вогнут. Передний внутренний угол у нижнечелюстных пластин близок к прямому, у небных — тупой (95—100°); задний внутренний угол не выражен. Пластины не контактировали.

Сравнение. Вид похож на *C. facetidens* Chabakov, но последний описан по одной фрагментарной пластинке, исключаящей выяснение степени сходства.

Замечания. В составе вида выделяется два подвида.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, баскунчакская серия; Коми АССР, Архангельская, Кировская, Волгоградская и Оренбургская области, Башкирская АССР.

Материал. Около 80 зубных пластин различной сохранности из восьми местонахождений.

Ceratodus multicristatus multicristatus Vorobyeva, 1968

Табл. I, фиг. 1—2

1968, *C. multicristatus* Vorob., стр. 82—84, табл. XIV, фиг. 1—5, 8—9.

Голотип. Колл. ПИН АН СССР, № 953/1035, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение у с. Окунево на р. Федоровке (приток р. Вятки).

Паратип. Колл. ПИН АН СССР, № 953/1003, небная пластинка.

Описание. Зубные пластины средних размеров, имеющие форму равнобедренного треугольника (нижние) и удлинненно-треугольную (небные), с почти прямым ($85-95^\circ$) передним внутренним углом и с довольно ровным внутренним краем длиной 10—25 мм. Нижнечелюстные пластины имеют 6—7, а небные 7—8 веерообразно расходящихся гребней. Гребни режущие, с крутыми боковыми стенками и ножевидными мелкозубчатыми вершинами, горизонтально отходящими от внутреннего края пластины на половину длины гребней, а затем круто (под углом $45-50^\circ$) спускающиеся к наружному краю. Первый гребень самый крупный, может равняться длине внутреннего края. Последующие гребни короче, ниже и наклонены к первому гребню. Все гребни имеют характерное серпообразное искривление в сторону заднего края. Разделительные выемки-желоба образуют глубокие, сравнительно узкие, каньонообразные долины, круто спускающиеся (под углом $50-60^\circ$) от внутреннего края в глубь пластины. Пластины покрыты эмалью, на поверхности которой обычно заметны линии роста, параллельные костному основанию. У наиболее крупных пластин (старческая стадия онтогенеза) отмечается уплощенная поверхность жевания, отражающая степень сношенности пластины и редко превышающая 30% их ширины. Вершины греб-

ней разновозрастных пластин могут иметь щербины, каверны и вмятины, образованные, очевидно, в результате прижизненных повреждений. Контактные площади отсутствуют.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 3—5.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, баскунчакская серия, нижняя подсерия; Архангельская, Кировская и Волгоградская области.

Материал. 14 зубных пластин из местонахождения Ваймос на р. Лузе, 5 пластин из местонахождения на горе Бол. Богдо (нижняя костеносная точка), а также более 50 экземпляров зубных пластин хорошей сохранности и много фрагментов из типового местонахождения на р. Федоровке.

Ceratodus multicristatus lipovensis Minich, subsp. nov.

Табл. 1, фиг. 3—4

Название подвида от балки Липовской на Донской Луке.

Голотип. Колл. СГУ, № 104-Б/38, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение Донская Лука.

Описание. Нижнечелюстные зубные пластинки довольно крупные (от 20 до 40 мм в длину), удлиненно-треугольной формы. Передний внутренний угол прямой, внутренний край слегка выпуклый. Шесть высоких, крупных, прямых веерообразно расположенных гребней, причем последний может на конце раздваиваться. Боковые стороны гребней слабовыпуклые, вершины острые, у пожилых могут быть затуплены, концы гребней на образцах хорошей сохранности несут по 5—6 крупных зубчиков. Разделительные выемки довольно широкие, крутые у первого гребня, а затем они постепенно выполаживаются к заднему концу пластины.

Верхнечелюстные пластины имеют 7 ровных крупных массивных гребней с пологими боковыми стенками и относительно широкими разделительными выемками. Жевательная поверхность выпуклая, имеет слаборасчлененный рельеф. У некоторых пластин намечается тупой задний внутренний угол. Небные пластины, возможно, могли контактировать.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 6.

Сравнение. От *C. multicristatus multicristatus* отличается более крупными размерами, удлиненной формой нижнече-

люстных пластин, прямолинейностью и массивностью гребней и вероятной возможностью контактирования небных пластин.

З а м е ч а н и я. Не исключен сборный состав подвида. Из типового местонахождения имеются только нижнечелюстные пластинки, а небные (из других местонахождений) отнесены к данному подвиду условно.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, баскунчакская серия, верхняя подсерия; Волгоградская и Оренбургская области, Башкирская АССР.

М а т е р и а л. Две целые и две фрагментарные нижнечелюстные пластины из местонахождения Донская Лука, одна нижнечелюстная пластина из оврага Бехтеев (север Оренбургской области), по одной небной пластине из местонахождений Петропавловка-II в Оренбургской области и Язлав в Башкирской АССР, а также из местонахождения на горе Бол. Богдо (костеносная точка Б) в Прикаспии.

Ceratodus jechartiensis Minich, sp. nov.

Табл. II, фиг. 1—2

Название вида от поселка Жешарт на р. Вычегде (Коми АССР).

1968, С. multicristatus Vorob., стр. 82—84, табл. XIV, фиг. 6—7.

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/711, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение Жешарт.

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/709, небная зубная пластина.

О п и с а н и е. Довольно крупные (35—45 мм в длину) зубные пластинки с семью веерообразно расположенными радиальными гребнями. Передний внутренний угол тупой (100—115°), задний отсутствует. Первые три одинаково развитые гребня исходят из вершины переднего внутреннего угла, остальные начинаются от внутреннего края пластины. Последний, седьмой, гребень обособляется в последней трети внутреннего края и у некоторых небных пластин может на конце раздваиваться. Гребни узкие, высокие, острые, довольно прямые и лишь слабо наклонены в сторону первого гребня. Вершины на дистальных концах несут по 5—6 довольно крупных зубчиков. Ложбины глубокие, с крутыми бортами, приблизительно вдвое шире гребней; вершины гребней вблизи передне-

го внутреннего угла могут быть выщерблены в результате снашивания. Небные пластины имеют контактную площадку, занимающую до четверти наружной поверхности первого гребня.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 7.

С р а в н е н и е. По числу гребней и размерам наиболее близок к *S. multicristatus*. Отличается значительной удлинённостью пластин, более широкими внутренними углами гребней и наличием контакта у небных пластин.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, баскунчакская серия, верхняя подсерия; Коми АССР, Волгоградская и Оренбургская области.

М а т е р и а л. Четыре целые пластинки и два фрагмента из местонахождения Жешарт в Коми АССР, две сравнительно целые пластинки из местонахождения Донгуз-1 в Оренбургской области, три целые и четыре фрагментарные пластинки с Донской Луки в Волгоградской области.

Ceratodus donensis Vorobyeva et Minich, 1968

Табл. II, фиг. 3—4

1968. *S. donensis* Vorob. et Minich, стр. 84, табл. XIV, фиг. 10—13.

1968. *S. donensis donensis* Vorob. et Minich, стр. 84—85, табл. XIV, фиг. 10—13.

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/51, нижнечелюстная зубная пластинка из местонахождения Донская Лука (Волгоградская обл.).

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/63, небная пластинка.

О п и с а н и е. Удлинённо-треугольные зубные пластины средних размеров — от 0,8 до 1,8 см в длину и до 0,8 см в высоту. Передний внутренний угол близок к прямому, задний отсутствует. Внутренний край всегда вогнут в средней части. Нижнечелюстные пластины четырехгребневые, причем последний на конце раздвоен. Верхние — всегда с пятью ясно выраженными гребнями. Гребни режущие, дугообразно изогнутые, с слабозазубренными, иногда гладкими, вершинами. Боковые стенки гребней, обращенные к первому гребню, вертикальные, а противоположные — более или менее наклонены к основанию. Три-четыре гребня выходят из вершины переднего внутреннего угла, остальные — от внутреннего края пластинки косо назад. Первый гребень немного длиннее или

равен второму. У нижнечелюстных пластин он с серпообразным изгибом; на медиальной стороне — характерный костный валик, отделенный от вершины ложбинкой для соответствующего верхнего гребня.

Выемки (желобки) почти доходят до внутреннего края, максимальная их ширина приближается к половине длины соответствующих гребней. Соотношение ширины и глубины выемок очень изменчиво; обычно же ширина приблизительно равняется их глубине. Пластины не контактировали.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 8.

С р а в н е н и е. Отличается от *S. multicrostatus* числом гребней, меньшей величиной их внутренних углов и шириной выемок. Внешне похож на африканский *S. ornatus* Broom из верхней половины нижнего триаса (зона *Lystrosaurus*). Детальному сравнению препятствует плохое изображение и фрагментарность последнего. Среди европейских форм близким может быть *S. priscus* Fraas из нижнего триаса Шварцвальда (средний пестрый песчаник), от которого описываемый вид отличается более широкими небными пластинами и, по-видимому, более глубокими выемками. Из азиатских представителей цератодов аналогами описанному виду могут быть верхнетриасовые (?) *S. szechuanensis* Young (1942) из Куангуня и *S. youngi* Ziu из Вейана (провинция Сечуань, Китай). Описанные пластинки принадлежат, судя по изображениям оригиналов, скорее всего к одному виду (как небные и нижнечелюстные соответственно). Различия с *S. donensis* выражаются у них в отсутствии у первого гребня нижнечелюстной пластинки характерного костного валика.

З а м е ч а н и я. Первоначально вид *S. donensis* понимался более широко и объединял две разновозрастные группировки форм в качестве подвидов (*S. donensis donensis* и *S. donensis gracilis*). После выделения из его состава третьей группировки стала ясна их видовая самостоятельность. К описанному виду отнесены мелкие 5-гребневые пластинки из баскунчакской серии Общего Сырта и Западного Прикамья.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Нижний триас, верхнебаскунчакская подсерия; Волгоградская и Оренбургская области и Коми АССР.

М а т е р и а л. 25 хорошей сохранности и около 20 фрагментов зубных пластин из местонахождения Донская лука в Волгоградской области, по 2—3 пластины из местонахождения Рассыпное на юге Общего Сырта, Гам на р. Вычегде в Коми АССР и Карагачка в Оренбургском Приуралье.

1968, *C. donensis* Vorob. et Minich, стр. 84, табл. XIV, фиг. 14—15, 20—23.

1968, *C. donensis gracilis* Vorobyeva, стр. 85, табл. XIV, фиг. 14—15, 20—23.

Голотип. Колл. ПИН АН СССР № 2430/509, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение Донгуз-1.

Паратип. Колл. ПИН АН СССР, № 2430/517, небная пластинка.

Описание. Небольшие (до 10 мм в длину) удлинненно-треугольные зубные пластинки с 4—5 веерообразно расположенными гребнями. Гребни прямые, острые на концах слабо зазубрены. Разделительные выемки не сквозные, доходят до внутреннего края и почти вдвое шире гребней. Первый гребень нижнечелюстных пластин обычно развит несколько сильнее, чем второй, прямолинейный и выпуклый с боков. У небных пластин первый гребень слабо изогнут в средней части; в области внутреннего угла он нередко имеет впадину — результат снашивания. Верхние пластинки соприкасались, поскольку несут характерные небольшие контактные площадки.

Основные биометрические показатели выделены в табл. 9.

Сравнение. От *C. donensis* отличается числом и формой гребней у нижнечелюстных пластин, шириной выемок, величиной внутренних углов гребней, прямолинейностью внутреннего края и наличием контактной площадки у небных пластин.

Замечания. К виду отнесены несколько мелких зубных пластин с четырьмя-пятью гребнями из баскунчакской серии нижнего триаса Саратовского Заволжья, Общего Сырта и Южного Приуралья. Сюда же условно отнесена одна небная пластинка из букобайской серии среднего триаса Южного Приуралья, которая имеет хорошо выраженную контактную площадку.

Геологическое и географическое распространение. Баскунчакская серия нижнего триаса, донгузская и букобайская серии среднего триаса; Саратовская и Оренбургская области.

Материал. 8 верхних и 4 нижних пластинок разной сохранности из местонахождения Донгуз-1, одна нижняя пластинка из местонахождения Кызыл-Сай-II, три верхние и одна нижняя пластинка из местонахождения Бердянка-II и одна верхняя пластинка из местонахождения Букобай-V в Южном

Приуралье, две пластинки из местонахождения Рассыпное на юге Общего Сырта и две пластинки из керна скважины № 1 (Южно-Ершовская площадь, глуб. 931 и 934 м) в Саратовском Заволжье.

Ceratodus orenburgensis Minich, sp. nov.

Табл. III, фиг. 3—4

Название вида дано по городу Оренбургу.

1968, *C. donensis* Vorob. et Minich., стр. 84, табл. XIV, фиг. 16—19, 24.

1968, *C. donensis gracilis* Vobor., стр. 85, табл. XIV, фиг. 16—19, 24.

Голотип. Колл. ПИН АН СССР, № 2430/507, нижнечелюстная зубная пластинка, местонахождение Донгуз-1.

Паратип. Колл. ПИН АН СССР, № 2430/510, небная пластинка.

Описание. Удлиненно-треугольные зубные пластинки средних размеров (от 10 до 20 мм в длину) с 5—6 радиальными гребнями. Гребни прямые или слабо изогнутые, острые, узкие, высокие, с ясно видимыми на вершинах мелкими зубчиками (от 4 до 10). Разделительные выемки глубокие, но не сквозные, доходят до внутреннего края, по ширине почти вдвое превышают гребни. Первые три гребня развиты практически одинаково и сходятся в вершине переднего внутреннего угла. Последний прямой — у нижнечелюстных и тупой — у небных пластин. Остальные гребни берут начало от внутреннего края пластинки. Дистальный конец внутреннего края, переходящий в последний гребень, слабо искривлен у небных пластин, а у нижнечелюстных — ровный. Небные пластины имеют обширную контактную площадку, занимающую почти наружную боковую поверхность первого гребня.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 10.

Сравнение. Отличается от *C. gracilis* числом гребней, величинами внутренних углов, более крупными размерами зубных пластин. Небные пластины различаются, кроме того, характером контактных площадок. От *C. donensis* описанный вид легко отличить по числу гребней, их форме, иным пропорциям и наличию контактной площадки у небных пластин. Отмечается сходство с *C. parvus* Ag. из верхнего триаса Западной Европы. Различие, помимо геологического возраста, заключается в форме и ширине выемок.

Геологическое и географическое распро-

странение. Средний триас, донгузская серия; Оренбургская область.

Материал. Одна нижнечелюстная и шесть небных пластин из местонахождения Донгуз-I, одна пластина из местонахождения Донгуз-XII (Южное Приуралье).

Ceratodus recticristatus Vorobyeva, 1968

Табл. IV, фиг. 1—2

1968, *C. recticristatus* Vorob., стр. 85—86, табл. XIV, фиг. 25—34.

Паратипы. Колл. СГУ, № 104-Б/29, нижнечелюстная зубная пластина; колл. СГУ, № 104-Б/30, небная зубная пластина; местонахождение Карагачка (Южное Приуралье).

Описание. Крупные зубные пластины удлинненно-треугольной формы с длиной внутреннего края до 50 мм. Передний внутренний угол близок к прямому или тупой; задний на уровне четвертого гребня не всегда выражен. Внутренний край обычно выпуклый, иногда ровный. На нижнечелюстных пластинах по 5—6 давящережущих, довольно массивных гребней с выпуклыми боковыми стенками и заостренными вершинами. Наиболее развит первый гребень (почти вдвое превышающий соседние как по высоте, так и в длину), иногда достигает длины внутреннего края. У небных пластин имеется 6—6,5 гребней, развитых более равномерно. Первый гребень у небных пластин дугобразно изогнут и равен второму. Вершины гребней зазубрены бороздчатыми бугорками числом от 2 до 12. Разделительные выемки разной глубины, сначала полого (10—30°) спускаются от вершины внутреннего угла или внутреннего края пластины приблизительно до середины длины гребней, а затем круто (40—50°) падают, образуя сквозные промежутки между гребнями. Первая выемка у нижнечелюстных пластин почти вдвое шире второй и достигает половины длины внутреннего края. Небные и некоторые нижнечелюстные пластины несут разной величины и формы контактные площадки, расположенные у вершины переднего внутреннего угла на наружной стороне первого гребня. У всех взрослых и старческих форм имеются широкие жевательные поверхности, занимающие иногда более половины ширины пластин, выпуклые у небных и вогнутые у нижнечелюстных.

Основные биометрические признаки приведены в табл. 11.

Сравнение. Существенно отличается от всех известных в регионе видов формой пластин, размерами и количеством

гребней, а также наличием контактных площадок как у небных, так и у нижнечелюстных пластин.

Верхнечелюстные пластины наиболее близки к западноевропейским *C. palaeoguncinatus* Frenzen и *C. madelungi* Volz из нижнего и среднего триаса Германии. Отличаются большим числом гребней и, возможно, менее широкими выемками. Общие черты строения пластин описанного вида близки к их форме у *C. serratus* Plieninger и *C. guncinatus* Plieninger из верхнего триаса Германии, от которых они отличаются большей величиной внутренних гребней углов, меньшей шириной выемок и временем существования. На североамериканском континенте близким видом, судя по изображению оригинала, является *C. dorotheae* Case из верхнего триаса Западного Техаса, кратко описанный по одной небной пластине.

З а м е ч а н и е. Не исключен сборный характер вида.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, верхнебаскунчакская подсерия — средний триас, донгузская серия; Оренбургская область и Башкирская АССР.

М а т е р и а л. Кроме голотипа из местонахождения Рассыпное (юг Общего Сырта), имеется по одной нижней и двум верхним пластинам из местонахождений Карагачка и Колтаево-II, одна верхняя и три нижние пластины из Донгуз-XII, по одной небной пластине из Донгуз-I и Бердянка-II, а также около десятка фрагментов из Донгуз-XII (все из Южного Приуралья).

Ceratodus bucobaensis Minich, sp. nov.

Табл. IV, фиг. 3

Н а з в а н и е вида от оврага Букобай, расположенном в Соль-Илецком районе Оренбургской области.

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/35, нижнечелюстная пластина, местонахождение Букобай-V.

О п и с а н и е. Нижнечелюстные пластины треугольной формы, довольно крупные — с длиной внутреннего края, вероятно, до 50 мм. Обладают шестью крупными, высокими, довольно массивными гребнями давящего типа, с закругленными вершинами. Разделительные выемки широкие и относительно пологие, начинаются почти от внутреннего края пластины (где едва заметны), а на периферии пластин круто опускаются вниз. Передний внутренний угол, находящийся против третьего гребня, тупой ($100-110^\circ$), задний не выражен. Жеватель-

ная поверхность широкая, уплощенная, однако сохраняет рельеф гребней. Имеется широкая контактная площадка.

Основные биометрические показатели по нижнечелюстным пластинам приведены в табл. 12.

Сравнение. От *S. recticristatis* отличается расположением переднего внутреннего угла, отсутствием заднего угла, наличием широкой контактной площадки и, возможно, меньшим развитием первого гребня. Среди других известных триасовых видов близких себе не имеет.

Замечания. Небные пластины неизвестны. Возрастная изменчивость не изучена. Возможно, к виду относятся некоторые уплощенные фрагментарные пластины из среднетриасовой донгузской серии (местонахождение Донгуз-ХII) Южного Приуралья.

Геологическое и географическое распространение. Средний триас; Оренбургская область и (?) Гурьевская область.

Материал. По одной нижнечелюстной пластине из местонахождений Букобай-V в Южном Приуралье и Ази-Молла-II в районе оз. Индер.

Семейство Lepidosirenidae Bonaparte, 1841

Род *Gnathorhiza* Cope, 1883

Тип рода: *Stenodus pusillus* Cope, 1877, пермь США.

Диагноз зубных пластин. Сравнительно мелкие зубные пластинки треугольной или округлой формы, с веерообразным расположением 3 или 4 острых или тупых радиальных гребней. Наиболее развит первый из них.

Геологическое распространение. Пермь — нижний триас.

Gnathorhiza triassica Minich, sp. nov.

Название вида от триасовой системы.

Голотип. Колл. СГУ, № 104-Б/458, нижнечелюстная зубная пластинка.

Паратип. Колл. СГУ, № 104-В/480, небная пластинка.

Описание. Мелкие зубные пластинки с длиной внутреннего края от 2 до 8 мм. Нижнечелюстные с 3—4, а небные — с 4 острыми режущими гребнями, расположенными веерообразно. Первый гребень сильно развит и по длине достигает

размеров внутреннего края пластины. Все гребни несут по 3—5 мелких острых зубчика. Разделительные выемки обычно сквозные. Передний внутренний угол от 90° до 120°, задний не всегда выражен. Уплощенная жевательная поверхность иногда заметна у крупных форм. Пластины не контактировали.

С р а в н е н и е. Наблюдается определенное сходство с нижнепермскими гнаторизами Северной Америки. Нижнечелюстные пластинки очень сходны с пластинками у *Gn. serrata* Core, а небные — с таковыми у *Gn. pusilla* Core. В связи с тем, что указанные виды были описаны Копом по единичным пластинкам, развернутое сопоставление их с нашим по всем признакам сделать трудно. О самостоятельности описанного вида косвенно может свидетельствовать существенно различное географическое и стратиграфическое распространение, а также более мелкие размеры восточноевропейских гнаториз относительно североамериканских.

З а м е ч а н и я. На основании анализа основных биометрических показателей у большого числа форм данный вид удастся разделить на три подвида.

Геологическое и географическое распространение. Ветлужская и нижняя часть баскунчакской серии нижнего триаса; восток Европейской части СССР.

М а т е р и а л. Свыше 500 зубных пластинок различной сохранности из более 40 местонахождений.

Gnathorhiza triassica triassica Minich, subsp. nov.

Табл. V, фиг. 1—2

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 10-Б/458, нижнечелюстная зубная пластинка из местонахождения на р. Куданга (бассейн р. Юг) Вологодской области.

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/480, небная пластинка из того же местонахождения.

О п и с а н и е. Зубные пластинки мелкие, с длиной внутреннего края от 2 до 8 мм. Нижнечелюстные обладают 3—3,5, а небные — 4 тонкими, острыми режущими гребнями. Веерообразно расположенные гребни расходятся не из вершины переднего внутреннего угла, а из воображаемой точки, расположенной сзади пластинки на пересечении прямых, продолженных из первого и последнего гребней. Наиболее развит прямолинейный первый гребень — он почти вдвое выше и длиннее соседних. Последний гребень может быть раздвоен и утолщен. У небных пластинок первый гребень по длине также превосхо-

дит остальные. Все гребни несут по 3—5 мелких острых зубчиков. Разделительные выемки обычно сквозные между первым и вторым гребнями, последующие более пологие. Передний внутренний угол тупой (около 120°), задний — слабо выражен. Задний внутренний край у небных пластин дугообразно изогнут, а его верхняя кромка слегка приподнята над вершинами гребней. Уплощенная жевательная поверхность у нижнечелюстных пластин отсутствует, а у небных — есть небольшая только у наиболее крупных форм. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические данные приведены в табл. 13.

З а м е ч а н и я. К виду отнесены многочисленные зубные пластинки из местонахождений (Тропино, Рыбинск, Пустынь, Юза, Спасское и др.), приуроченных главным образом к северу Русской платформы.

Геологическое и географическое распространение. Ветлужская серия нижнего триаса; Архангельская, Вологодская, Костромская, Кировская, Горьковская, Ярославская области и Коми АССР.

М а т е р и а л. Свыше 200 зубных пластин разной сохранности из 40 местонахождений.

Gnathorhiza triassica beresnikiensis Minich, subsp. nov.

Табл. V, фиг. 3—4

Название подвида от местонахождения Березники на р. Унжи (Костромская обл.).

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/696, нижнечелюстная пластинка.

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/622, небная пластинка.

О п и с а н и е. Мелкие зубные пластинки треугольной формы с длиной внутреннего края от 2 до 8 мм. Нижнечелюстные пластинки имеют 3—3,5, а небные — 4 тонких, с мелкими зубчиками, вертикально стоящих, прямых острых гребня. Веерообразно расположенные режущие гребни расходятся у нижнечелюстных пластинок из вершины переднего внутреннего угла, а у небных — от внутреннего края. Как у нижнечелюстных, так и у небных пластинок первый гребень крупнее последующих в полтора раза. Разделительные выемки сквозные. Передний внутренний угол тупой (около 115°), задний не выражен. Внутренний край практически прямолинейен. Жевательная поверхность отмечается только у наиболее крупных форм. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические данные приведены в табл. 14. Сравнение. От *G. triassica triassica* отличается меньшей величиной внутренних углов пластин, степенью развития первого гребня, характером заднего края и некоторыми другими биометрическими признаками.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, верхняя часть ветлужской серии; Костромская, Волгоградская и Архангельская области.

Материал. Свыше 100 зубных пластинок разной сохранности из местонахождений Березники, Пижма Мезенская-I и II и других.

Gnathorhiza triassica baskunchakensis Minich, subsp. nov.

Табл. V, фиг. 5—6

Название подвида от озера Баскунчак в Прикаспии.

Голотип. Колл. СГУ, № 104-Б/191, нижнечелюстная зубная пластинка из местонахождения на горе Бол. Богдо, нижняя костеносная точка.

Паратип. Колл. СГУ, № 104-Б/159, небная пластинка из того же местонахождения.

Описание. Довольно мелкие зубные пластинки с длиной внутреннего края до 5—6 мм. Нижнечелюстные снабжены 3,5—4 прямолинейно радирующими режущими гребнями. Небные пластинки — все 4-гребневые, причем первые два гребня у них серпообразно искривлены к заднему краю, а остальные наклонены к переднему краю пластинки. Гребни сравнительно невысокие, но узкие, острые, на вершинах имеют по 3—4 мелких острых зубчика. Развитие всех гребней как у нижнечелюстных, так и у небных пластинок довольно равномерное. Первый гребень может достигать $\frac{2}{3}$ длины внутреннего края. Последний — слабо искривлен. Передний внутренний угол у нижней пластины незначительно превышает 90° , а у небных — приближается к прямому. У небных пластин отмечается тупой задний внутренний угол. По высоте нижнечелюстные пластинки почти вдвое превышают небные. Жевательные поверхности не выражены. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические признаки приведены в табл. 15.

Сравнение. От более древних (*G. triassica beresnikiensis* и *G. triassica*) отличается меньшей величиной внутренних углов, более равномерным развитием гребней и относительно меньшими размерами пластинок. Кроме того, нижнечелюст-

ные пластинки отличаются обособлением четвертого гребня.

З а м е ч а н и я. К виду условно отнесены мелкие зубные пластинки из местонахождений Лопатино-I и II на р. Вычегде в Архангельской области.

Г е о л о г и ч е с к о е и г е о г р а ф и ч е с к о е р а с п р о с т р а н е н и е. Нижняя часть баскунчакской серии нижнего триаса; Архангельская, Кировская и Астраханская области.

М а т е р и а л. Свыше 200 зубных пластин из местонахождения на горе Бол. Богдо в Прикаспии, единичные пластинки из местонахождений Федоровка (Кировская область) и Лопатино-I и II (Архангельская область).

Gnathorhiza lozovskii Minich, sp. nov.

Табл. V, фиг. 7—8

Н а з в а н и е в и д а дано в честь геолога В. Р. Лозовского.

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/658, нижнечелюстная зубная пластина.

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/661, небная пластинка.

О п и с а н и е. Довольно крупные зубные пластинки с длинной внутренней края от 5 до 15 мм. Нижнечелюстные пластинки обладают тремя ровными острыми режущими гребнями. Расположены они веерообразно, причем средний гребень отходит от внутреннего края пластинки. Первый гребень самый высокий и длинный. Его вершина сначала резко воздымается над внутренним краем, а затем, плавно закругляясь, довольно круто, под углом 60° , опускается вниз. Второй гребень имеет такую же форму, но меньших размеров. Последний гребень довольно равномерно вытянут вдоль внутреннего края и постепенно доходит до основания пластины. Все гребни снабжены 2—3 сравнительно крупными и острыми зубцами, делающими профиль гребней ступенеобразным. Разделительные выемки широкие и сквозные. Передний внутренний угол тупой (120°), задний отсутствует. Внутренний край пластины ровный, без изгибов. Небные пластины с четырьмя различно развитыми радирующими гребнями. Второй и третий гребни отходят от середины внутреннего края. Наиболее развитым (главным образом — в длину) гребнем является первый, достигающий размеров внутреннего края. Все последующие гребни значительно (в 1,5—2 раза) короче. Вершина первого и последнего гребней образуют единое целое — относительно приподнятый внутренний край пластины. Средние

же гребни отделены от него небольшими ложбинками. На концах гребней также заметны по 2—3 острых зубчика. Выемки почти сквозные. Жевательная поверхность даже у наиболее крупных экземпляров слабо выражена. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические признаки приведены в табл. 16.

С р а в н е н и е. От *Gn. triassica* описанный вид существенно отличается всеми основными биометрическими показателями. К ним относятся размеры гребней, величины внутренних углов и ширина выемок. Резко отличается от известных видов также характером зубцов на гребнях, да и самим планом строения зубных пластин. Верхнечелюстные пластины вида в некотором отношении сходны с таковыми у *Gn. dukeloda* Olson из нижней перми Северной Америки. Отличием может служить различный характер жевательных поверхностей пластин.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, ветлужская серия; Вологодская, Ярославская и Оренбургская области.

М а т е р и а л. Около 50 зубных пластин разной сохранности из 6 местонахождений.

Gnathorhiza otschevi Minich, sp. nov.

Табл. V, фиг. 9—10

Название вида дано в честь палеонтолога В. Г. Очева.

Г о л о т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/154, нижнечелюстная пластинка.

П а р а т и п. Колл. СГУ, № 104-Б/215, небная пластинка.

О п и с а н и е. Зубные пластинки средней величины, с очень тупым полным внутренним углом (от 125° до 145°), являющимися центром радиации гребней. У нижнечелюстных пластин три, а у небных — четыре прямых, узких, тонких, острых гребня. Вершины гребней снабжены 3—4 крупными коническими зубцами. Обращает на себя внимание сильно развитый первый гребень, приблизительно вдвое превышающий длину заднего внутреннего края пластины и в 2—3 раза — длину средних гребней. Разделительные выемки все сквозные. Задний внутренний край слабо вогнут. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 17.

Сравнение. От зубных пластин *Gn. lozovskii* отличается длиной первого гребня, характером конических зубцов на вершинах гребней, скорее всего предполагающих хищный образ жизни рыб.

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, верхневелужская и нижнебаскунчакская подсерии; Костромская и Астраханская области.

Материал. Около 10 зубных пластин различной сохранности из местонахождений Рыбинск-1 и Березники на р. Унже и на горе Бол. Богдо (костеносная точка А) в Прикаспии.

Gnathorhiza bogdensis Minich, sp. nov.

Табл. V, фиг. 11—12

Название вида от горы Большое Богдо в Прикаспии в районе озера Баскунчак.

Голотип. Колл. СГУ, № 104-Б/153, нижнечелюстная зубная пластина.

Паратип. Колл. СГУ, № 104-Б/150, нёбная пластина.

Описание. Сравнительно крупные (до 20 мм в длину) массивные зубные пластинки округлой формы. Нижнечелюстные несут три, а нёбные пластинки — четыре довольно широких толстых гребня. Передний и задний внутренние углы пластин приблизительно одинаковые и равны 120—130°. Первый гребень крупнее и выше остальных почти в 1,5 раза. Разделительные выемки у молодых форм широкие и крутые, а у старых стертых пластин — узкие и пологие. Имеются ярко выраженные жевательные поверхности, занимающие свыше 50% площади пластины. Чем крупнее и старше форма, тем овальнее зубная пластина, массивнее гребни и шире жевательная поверхность. У молодых форм на вершинах гребней заметны 2—3 округлых тупых зубчика. Пластинки не контактировали.

Основные биометрические показатели приведены в табл. 18.

Сравнение. Данный вид двоякодышащих рыб по основным биометрическим показателям зубных пластин резко отличается от всех вышеописанных. Такие показатели, как округлость заднего края пластин, число и характер (массивность) гребней, наличие довольно уплощенной жевательной поверхности, сближает *Gn. bogdensis* с описанием Копом по фрагменту зубной пластины «*Ceratodus*» *favosus* Cope из

нижнепермских отложений Северной Америки. Однако уверенное отождествление их невозможно ввиду фрагментарности остатков последнего.

З а м е ч а н и я. К зубам данного вида по некоторым морфологическим признакам с определенной долей условности отнесены единичные зубные пластины из местонахождений Тропино (бассейн р. Унжи) и Бол. Слудка (р. Ветлуга).

Геологическое и географическое распространение. Нижний триас, верхневетлужская и нижнебаскунчакская подсерии; Астраханская, Костромская и Вологодская области.

М а т е р и а л. Около 20 зубных пластин разной сохранности из 3 местонахождений.

Глава IV

АНАЛИЗ БИОМЕТРИЧЕСКИХ ДАННЫХ

Оценка диагностической значимости морфологических признаков зубных пластин цератодонтид осуществлялась путем расчета парных коэффициентов линейной корреляции для всех возможных сочетаний связей (C_{B^2-78} для рода *Ceratodus* и C_{2^8-28} для рода *Gnathorhiza*) признаков по каждой пробе. Всего было получено 1122 оценки коэффициентов корреляции. Эти оценки сравнивались с табличными на 95% и 99% уровне значимости. Оценки ниже граничных рассматривались в качестве незначимых. Морфологические признаки в таком случае оценивались как независимые друг от друга. Коэффициенты корреляции выше граничных считались значимыми, а сравнимые признаки рассматривались в качестве зависимых.

Для наглядности выявленных взаимозависимостей или отсутствия таковых использовались корреляционные кольца, предложенные П. В. Терентьевым (1959). На внешней сторо-

не таких колец (рис. 7 и 8) номерами отмечены морфологические признаки, а хордами соединены лишь те из них, которые имеют существенные корреляционные связи. Независимые признаки хордами не соединялись. Таким образом, количество хорд, исходящих от данного признака, указывает на

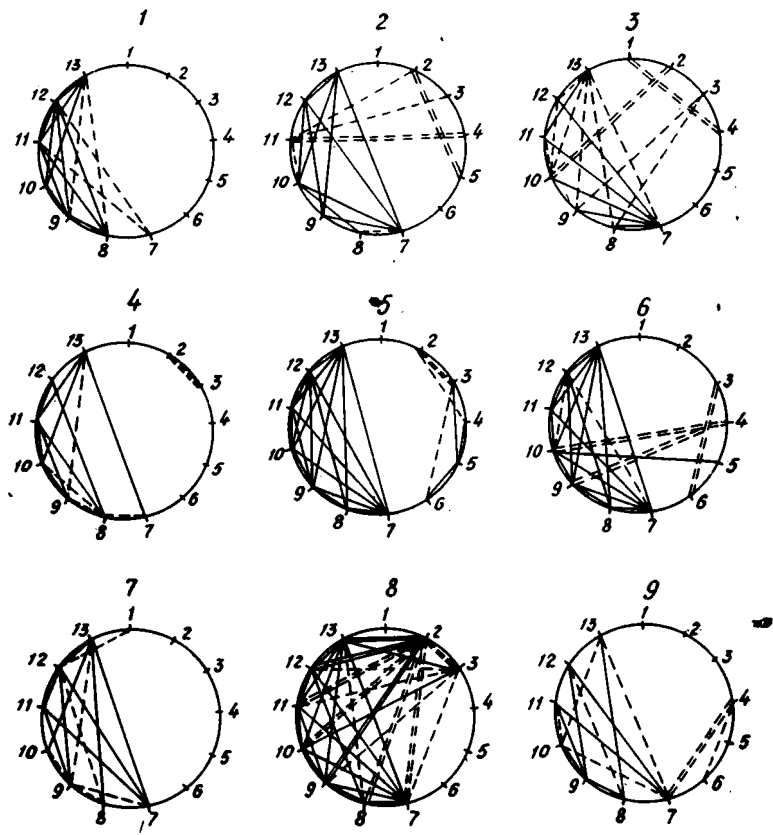


Рис. 7. Графическое выражение оценок корреляционных связей биометрических признаков зубных пластин рыб рода *Ceratodus*.
 Условные обозначения: цифра рядом с циклограммой — номер пробы; цифры по окружности — номера признаков; пунктир — прямая связь между признаками на 95% уровне значимости; сплошная линия — прямая связь между признаками на 99% уровне значимости; двойной пунктир — обратная связь между признаками на 95% уровне значимости; двойная линия — обратная связь на 99% уровне значимости

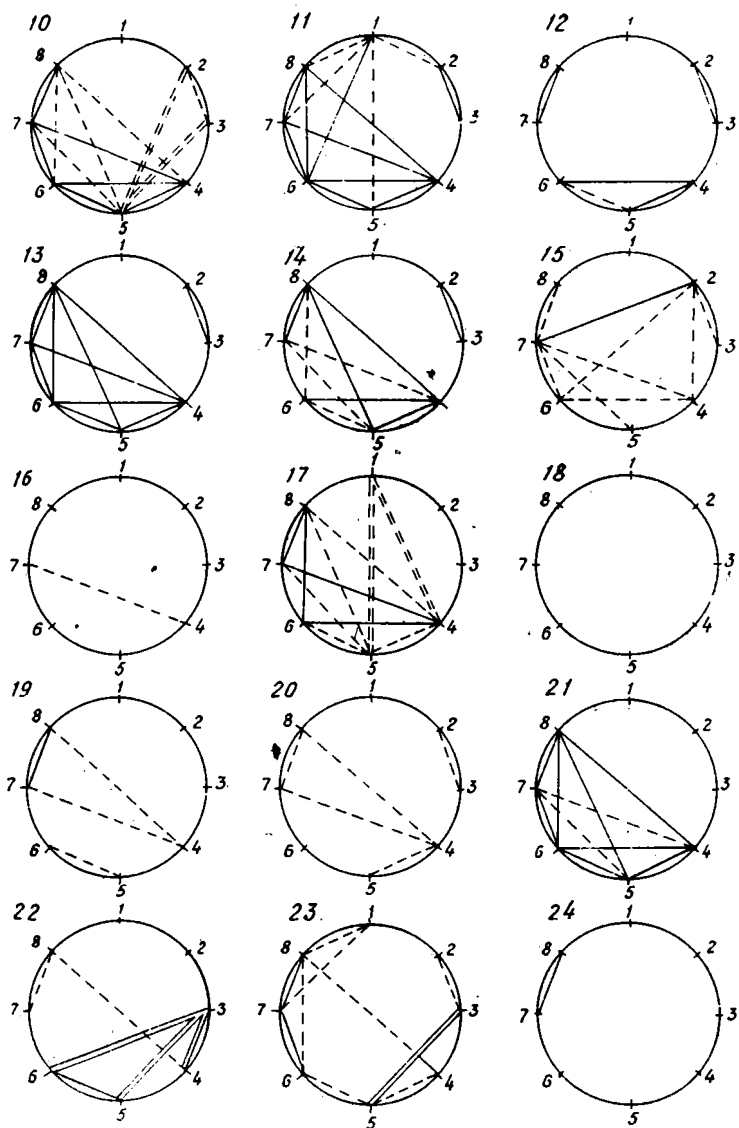


Рис. 8. Графическое выражение оценок корреляционных связей биометрических признаков зубных пластин рыб рода *Gnathorhiza*.
 Условные обозначения: цифра рядом с циклограммой — номер пробы; цифры по окружности — номера признаков; пунктир — прямая связь между признаками на 95% уровне значимости; сплошная линия — прямая связь между признаками на 99% уровне значимости; двойной пунктир — обратная связь между признаками на 95% уровне значимости; двойная линия — обратная связь на 99% уровне значимости

количество существенных связей его с другими признаками зубных пластин той же пробы.

Корреляционный анализ связей морфологических признаков зубных пластин цератодонтид позволил выявить у них ряд особенностей.

На уровне 95% значимости все признаки зубных пластин как рода *Ceratodus*, так и рода *Gnathorhiza* отчетливо подразделяются на следующие группы, или плеяды (Терентьев, 1959):

1. Плеяды независимых признаков. К ним относится лишь один признак — число гребней (1-й), независимо от родовой принадлежности зубных пластин.

2. Плеяды взаимозависимых признаков. Для зубных пластин рода *Ceratodus* такими признаками являются длина внутреннего края (7-й), длины первого, второго и третьего гребней (8-й, 9-й и 10-й), ширина пластинки (11-й), а также расстояния между первыми тремя гребнями (12-й и 13-й). Для зубных пластинок рода *Gnathorhiza* к этой плеяде отнесены длины первого и второго гребней (4-й и 5-й), длина внутреннего края (6-й), высота пластинки (7-й) и высота первого гребня (8-й). Как видим, все перечисленные признаки пластин в данной плеяде являются линейными.

3. Плеяды признаков с ограниченным числом связей. К их числу можно отнести такие признаки у зубных пластин рода *Ceratodus*, как величина полного внутреннего угла (2-й) и угол расхождения второго и последнего гребней (3-й), а у пластин рода *Gnathorhiza* такими признаками являются также величина полного внутреннего угла (2-й), угол искривления внутреннего края пластины (3-й), углы расхождения первого, второго и третьего гребней с последним (4-й, 5-й и 6-й). Все перечисленные признаки в этих плеядах имеют по две (реже больше) корреляционные связи.

На 99% уровне значимости плеяды взаимозависимых признаков, в большинстве случаев сохраняются. Плеяды же независимых признаков пополняются за счет потери корреляционных связей у признаков 2-го, 3-го, 4-го, 5-го и 6-го для пластин рода *Ceratodus* и у признаков 2-го и 3-го — для пластин рода *Gnathorhiza*.

В то же время при изучении графиков оценок корреляционных связей биометрических признаков зубных пластин (см. рис. 7 и 8) можно заметить определенные отличия в характере и распределении связей признаками у разных видов и подвидов цератодонтид. Так, у зубных пластин *Gnat-*

horhiza lozovskii количество коррелирующих признаков значительно меньше, чем у Gnathorhiza triassica, но больше, чем у Gnathorhiza bogdensis.

Каждый биологический вид или подвид можно условно представить в качестве системы с определенным набором характерных признаков, позволяющих отличить ее от других, ей подобных. Изменения во времени в силу биотических или абиотических факторов (эволюции) таких систем (видов), очевидно, шли по пути наименьшей затраты энергии, т. е. по пути изменения прежде всего независимых признаков. Поэтому для числовой характеристики морфологических особенностей различных видов или подвидов зубных пластин цератодонтид достаточно использовать лишь наиболее информативные признаки, такие, например, как число гребней, полный внутренний угол и длина первого гребня.

При построении модели филогенетических связей в качестве таксономического расстояния каждого вида или подвида от всех остальных в настоящем исследовании использовался расчет обобщенного расстояния Махаланобиса по вышеуказанным показателям.

Расчет осуществлялся по методике, предложенной С. Р. Рао (1958) и разработанной Р. Миллером и Д. Каном (1965). Обобщенное расстояние D^2 для двух проб, например, А и В, находится по формуле:

$$D^2_{AB} = (x''_A - x''_B)^2 + (y''_A - y''_B)^2 + \dots + (q''_A - q''_B)^2,$$

где $x''_A, y''_A, \dots, q''_A$ — преобразованные средние значения признаков пробы А с оценками средних (равным нулю) коэффициентами корреляции (равными нулю) и дисперсиями (равными единице);

$x''_B, y''_B, \dots, q''_B$ — то же для пробы В.

Таксономические (обобщенные) расстояния D^2 рассчитывались отдельно по пробам нижнечелюстных и небных зубных пластин двоякодышащих рыб как рода Gnathorhiza, так и рода Ceratodus. Результаты расчетов приведены в табл. 21—24.

Достоверность (значимость) критерия D^2 проверялась путем расчета многомерного критерия различия T^2 Готеллинга, связанного с критерием D^2 формулой

$$T^2 = \frac{n_1 \cdot n_2}{n_1 + n_2} \cdot D^2.$$

Значимость T^2 при рассмотрении одновременно q проб, согласно расчетам Т. Андерсона (1963), определялась по кри-

терию Фишера F с p и $\sum_{i=1}^q n_i - q$ степенями свободы, где p — количество исследуемых признаков; $\sum_{i=1}^q n_i$ — количество всех исследуемых экземпляров во всех пробах; q — количество исследуемых проб. Например, для критерия T^2 в табл. 23 количество степеней свободы равно 3 и 101. Статистически неразличимые по критерию T^2 пробы (см. табл. 21—24) на уровне 95% подчеркнуты одной линией, а на уровне 99% — двумя.

Как явствует из сущности метода, степень морфологической близости исследуемых таксонов обратно пропорциональна значению D^2 между соответствующими выборками.

Расчет обобщенных таксономических расстояний Махаланобиса D^2 , равно как и критерия различия T^2 Готеллинга, между пробами нижнечелюстных зубных пластин двоякодышащих рыб рода *Ceratodus* (см. табл. 21) показывает наименьшие их значения у проб 6-й, 7-й и 9-й. Указанные пробы являются выборками из генеральной совокупности, объединяющей нижнечелюстные пластины дилпной одного вида — *Ceratodus multicristatus* из разных местонахождений (Федоровское, Ваймос, гора Бол. Богдо). В то же время эта группа проб имеет весьма значительные расстояния D^2 с пробами 1-й и 4-й из разных совокупностей, отвечающими, видимо, другим самостоятельным видам: 1-я проба — виду *C. donensis*, а 4-я — *C. recticristatus*. Сходная картина наблюдается и при анализе обобщенных таксономических расстояний между пробами небных зубных пластин дилпной рода *Ceratodus* (см. табл. 22).

Анализ значений обобщенного таксономического расстояния Махаланобиса D^2 и многомерного критерия различия Готеллинга T^2 между пробами зубных пластин двоякодышащих рыб рода *Gnathorhiza* позволяет схематично наметить и приблизительно оценить и их таксономические взаимоотношения.

Среди нижнечелюстных пластин по взаимному наименьшему значению D^2 (см. табл. 23) выделяется группа проб № 10, 13, 15 и 17. Критерий T^2 Готеллинга для этих проб показывает отсутствие существенных различий между ними на граничном уровне в 99%. Эта замкнутая группа проб нижнечелюстных зубных пластин дилпной рода *Gnathorhiza* отнесена к одной генеральной совокупности и описана в качестве подвида — *Gn. triassica triassica*.

Каждая из рассмотренных проб (10-я, 13-я, 15-я и 17-я),

помимо совместной близости, имеет наименьшее значение D^2 с пробой 11-й (*Gn. triassica beresnikiensis*), а эта проба связана с 22-й (*Gn. triassica baskunchakiensis*).

Таким образом, намечается достаточно правдоподобная математическая модель морфологических изменений зубных пластин двоякодышащих рыб вида *Gnathorhiza triassica*, совпадающая в основных своих чертах с результатами предварительных палеонтологических исследований. Близкие родственные связи подвидов *Gn. triassica triassica*, *Gn. triassica beresnikiensis*, *Gn. triassica baskunchakiensis* подчеркиваются возросшими значениями критерия T^2 между ними относительно замкнутой группы проб № 10, 13, 15 и 17 (*Gn. triassica triassica*). По критерию T^2 Готеллинга последние пробы не отличаются от 11-й и 22-й уже на 95% уровне.

По данным табл. 23 видно также, что пробы № 18 и 21 имеют связь лишь между собой, существенно отличаясь от всех других проб, что может объясняться лишь принадлежностью их к другому виду гнаториз (*Gn. lozovskii*). Наиболее удалена от остальных и проба № 24, представляющая также самостоятельный вид *Gn. bogdensis*. По критерию T^2 Готеллинга статистическое отличие этих проб от всех остальных достоверно.

Подобный же анализ легко провести и при рассмотрении табл. 24, демонстрирующей связь между исследуемыми пробами небных зубных пластин гнаториз. Здесь также отчетливо наблюдается корреляционная связь между пробами 12-й, 14-й, 16-й и 23-й, отражающей эволюционные изменения во времени зубных пластин трех подвидов одного вида *Gnathorhiza triassica*. Намеченная связь между пробами 19-й и 20-й позволяет их объединить в одну совокупность. Значительное таксономическое расстояние данных проб от всех остальных показывает существенное морфологическое отличие их от других изученных форм небных зубных пластин гнаториз. Обе эти пробы взяты из разных местонахождений (19-я — из местонахождения Куданга, а 20-я — из местонахождения Березники), но описываются в качестве одного вида — *Gnathorhiza lozovskii*.

Таким образом, результаты предварительного палеонтологического изучения зубных пластин двоякодышащих рыб полностью подтвердились данными биометрического анализа. Математическая же обработка биометрического материала позволила в ряде случаев существенно уточнить таксономические взаимоотношения триасовых дипной.

Глава V

ТАФОНОМИЯ И УСЛОВИЯ ОБИТАНИЯ

Проведенные исследования выявили более широкое распространение остатков двоякодышащих рыб в триасовых отложениях востока Европейской части СССР, чем это считалось ранее. Из рассмотренных в настоящей работе 62 местонахождений ранее имелись сведения приблизительно лишь о 25 (Хабаков, 1932; Ефремов и Выюшков, 1955; Гаряинов и Очев, 1962; Блом, 1968 и др.). Подавляющее большинство новых находок сделано на севере Русской платформы в бассейнах рек Унжи, Ветлуги, Вычегды и Мезени.

В настоящее время возможно рассмотреть лишь некоторые черты тафономии двоякодышащих рыб. Наблюдения показывают, что остатки дипной встречаются в самых различных фациях (от континентальных до морских включительно), отвечающих определенным тафономическим условиям.

На территории исследования в триасовый период накапливались преимущественно *континентальные* отложения, представленные обычно речными и озерными осадками (Блом, 1969; Твердохлебов, 1967 а, б; Лозовский, 1969; Строк, 1970 и др.). Среди местонахождений, связанных с речными образованиями, автором выделяются русловые, пойменные, старичные и дельтовые условия захоронений дипной.

Большую группу составляют захоронения двоякодышащих рыб в русловом аллювии, включающем отложения стрежневые и прирусловых отмелей.

Со стрежневыми образованиями связаны многие местонахождения двоякодышащих рыб, среди которых в ветлужских отложениях примером могут служить Зубовское и Коржинское (Блом, 1968) в пределах Московской синеклизы и Черная-II на Общем Сырте, а в баскунчакских — Кызыл-Сай-II (верхняя костеносная точка) и Донгуз-IX (Гаряинов и Очев, 1962) в Южном Приуралье.

Для этой группы местонахождений характерна большая мощность костеносных пород, приуроченных к нижним час-

тям аллювиальных ритмов. Они представлены песками с косо-й параллельной или пологосрезанной слоистостью, а также с линзовидными прослоями быстровыклинивающихся грубо-зернистых песчаников и конгломератов в песчаных толщах. Большинство остатков наземных позвоночных фрагментарно, тогда как зубные пластины двоякодышащих рыб чаще всего встречаются неповрежденными. Концентрация зубных пластин дипной в этих захоронениях невелика.

К отложениям прирусловых отмелей обычно относятся глинистые тонкозернистые песчаники и алевролиты со сложной косою слоистостью диагонального типа, либо с мелкой косою сильносрезанной слоистостью. Характерно присутствие между песчаными косыми сериями горизонтальнослоистых глин и алевролитов, представляющих собой сезонные прослои заиления.

С отложениями прирусловых отмелей связано значительное число местонахождений дипной. В большинстве случаев это захоронения в ветлужской серии нижнего триаса. Костеносными, как правило, являются грубозернистые прослои мощностью до 1,0 м. Большинство костей принадлежит фрагментарным остаткам лабиринтодонт. В ряде местонахождений (Юза-II) отмечается наличие почти целых черепов. Кости рептилий встречаются значительно реже, тогда как находки зубных пластин двоякодышащих рыб весьма часты. В отдельных местонахождениях (например, Куданга-I) отмечаются значительные концентрации зубных пластин гнаториз прекрасной сохранности (до 100 шт. на 1 кв. м костеносного пласта), в то время как остатки других групп позвоночных фрагментарны и часто сильно окатаны. Эти факты свидетельствуют о незначительной дальности переноса остатков рыб по сравнению с костями наземных позвоночных.

Отложения пойм и старичных озер представлены тонкозернистыми песчаниками с глинисто-известковым цементом, глинистыми алевролитами, алевролитистыми глинами с присутствием карбонатного материала. Слоистость пород косо-волнистая и горизонтальная. С подобными образованиями связано небольшое число местонахождений позвоночных, обусловленное сравнительно ограниченным распространением пойменного аллювия в разрезе триаса на территории исследования. В типично пойменных фациях пока не зафиксировано захоронений дипной.

К захоронению в старичном озере можно отнести открытое в 1968 году В. Р. Лозовским, В. И. Розановым и автором круп-

ное местонахождение позвоночных на р. Вычегде у пос. Жешарт в верхнебаскунчакской подсерии нижнего триаса. Зубные пластины цератодонтид хорошей сохранности обнаружены в довольно мощной линзе красных глин среди зеленоцветных песчаников гамского горизонта. В совместном залегании с остатками двоякодышащих рыб были обнаружены крупные позвонки, целые кости конечностей, ребра и фрагменты черепов лабиринтодонтов, претерпевших, судя по всему, незначительный посмертный перенос. Анализ геологического разреза показывает, что данная линза глин представляет собой конечную стадию развития старицы.

К отложениям дельт относятся песчано-алевролитоглинистые плохосортированные отложения с характерной крупной косо́й слоистостью, имеющей различные направления падений косых слойков в смежных сериях. В. Г. Очев (1967) различает в дельтовых отложениях захоронения двух типов: а) в подводных руслах субаквальных частей дельт и б) захоронения в отложениях субаэральных частей дельт.

К субаквальным частям дельт обычно относятся крупные линзы алевролитов и тонкозернистых песчаников с характерной косо́й слоистостью дельтового типа, залегающие в толщах глин озерного генезиса. Концентрация органического материала здесь бывает высокая. Остатки позвоночных представлены как фрагментарными костями, так и почти полными скелетами крупных животных, захоронявшимися в виде сплавленных трупов. Таковы захоронения позвоночных в среднетриасовых отложениях Южного Приуралья—Донгуз-1 и Карагачка. Находки зубных пластин двоякодышащих рыб довольно часты, и, как правило, хорошей сохранности.

В захоронения, связанные с субаэральными частями дельт, попадают в основном разрозненные остатки позвоночных. Вмещающие кости отложения представлены обычно более грубыми песчано-алевролитовыми, реже — глинистыми породами. К этому типу можно отнести местонахождения Колтаево-II, Бердянка-II и, возможно, Донгуз-XII. Образование последнего трактуется М. А. Шишкиным и В. Г. Очевым (1967) как захоронение в пределах озерной равнины, образованное в результате возникновения небольшого временного потока, затопившего низменный участок суши. Последний, исходя из геологической ситуации, должен был быть близок к местному базису эрозии и находиться в субаэральной зоне речной дельты. Соглашаясь с мнением о временном характере

водного потока, образовавшего захоронение, автор на основании изложенного склонен относить его к дельтовому типу.

Довольно целые зубные пластины двоякодышащих рыб в этих местонахождениях встречаются вместе с хорошо сохранившимися, но редко сочлененными костями тетрапод. Концентрация их в большинстве местонахождений неравномерная.

Озерные отложения литологически сходны с осадками субаквальных частей дельт. В них лишь отсутствует ярко выраженное влияние аллювиального потока. Вмещающие породы представлены обычно песками, глинистыми алевролитами и карбонатными глинами со сложными взаимопереходами. Характерным является обилие растительного детрита и наличие знаков волновой ряби на плоскостях напластований.

С этим типом осадков связано несколько известных местонахождений дипной, главным образом в ветлужских отложениях центральных районов Московской синеклизы. К ним относятся богатые остатками позвоночных местонахождения Березниковское (Блом, 1968) на р. Унже и Рыбинск-I на р. Волге в верхневетлужской подсерии. Зубные пластинки гнаториз встречаются здесь почти всегда с сохранившимися слабоокостеневшими челюстными костями, что может свидетельствовать о захоронении этих рыб в пределах ареалов обитания. Совместно с ними в изобилии отмечаются остатки растений (Рыбинск-I) и разрозненные чешуи и зубы палеонисид. Остатки наземных позвоночных встречаются как в разрозненном состоянии, так и в виде целых черепов и других сочлененных частей скелета.

Вторую большую группу местонахождений дипной составляют захоронения, связанные с *морскими* условиями. Подавляющая масса местонахождений этого типа находится за пределами СССР. На территории исследований известно лишь одно достаточно крупное и хорошо изученное местонахождение двоякодышащих рыб, расположенное на горе Бол. Богдо в Прикаспии. Две его костеносные точки представляют собой разные условия накопления материала.

С прибрежно-морскими условиями образования можно связать захоронение остатков позвоночных, в том числе и двоякодышащих рыб (Хабакон, 1932) в богдинской свите (костеносная точка Б.). Зубные пластины дипной обнаружены здесь в прослоях желтовато-серых органогенных известняков

среди сероцветных глин морского генезиса. Кроме морских беспозвоночных, в этих же слоях встречены почти полные черепа крупных лабиринтодонтов, вынесенных скорее всего с континента рекой. Судя по степени окатанности некоторых зубных пластин цератодонтид, можно сделать вывод о возможном посмертном переносе этих остатков в море.

Таким образом, изучение большого числа местонахождений остатков триасовых двоякодышащих рыб позволило выявить довольно широкий диапазон их захоронения на востоке Европейской части СССР: от континентальных до прибрежно-морских. Анализ концентраций материалов в местонахождениях показывает, что наиболее благоприятными для захоронения остатков двоякодышащих рыб были главным образом озерные и речные и в меньшей мере — прибрежно-морские условия. Хорошая сохранность зубных пластин, часто не терявших при захоронении связи со слабоокостеневшими челюстными костями, свидетельствует о незначительности посмертного переноса. Следовательно, триасовые цератодонтиды были непосредственными обитателями как рек, так и озер и, учитывая данные зарубежных исследователей (например, Teller, 1891) о находках почти полных скелетов дипной в Альпийском триасе морского генезиса, — вероятно, морских бассейнов.

Широкое распространение остатков двоякодышащих рыб в самых различных фациальных обстановках, видимо, связано с благоприятными физико-географическими условиями для их существования и обилием пищи. По характеру питания среди триасовых дипной на основании морфологии зубных пластин и сравнения их с зубами ныне живущих представителей этой группы можно в первом приближении выделить растительноядные и плотоядные типы адаптаций.

Растительноядные формы обладают острогребневыми зубными пластинами (*Ceratodus multicristatus*, *Gnathorhiza triassica*). Объектами их питания являлись скорее всего мягкие ткани водорослей. Прижизненные повреждения на некоторых зубных пластинах свидетельствуют, что в рационе этих рыб существенную роль могли играть и мелкие моллюски.

Среди плотоядных форм автор (на основании изучения особенностей морфологии зубных пластин и ассоциаций их в захоронениях с другими органическими остатками) условно различает хищников, падалеядов и моллюскоядов.

К хищникам относятся сравнительно крупные рыбы (около 1,0 м длиной) с широкими зубными пластинами, высокие гребни которых снабжены острыми сильными зубчиками (*Gn. otschevi*).

Эти дипноиды, вероятно, могли нападать на мелких рыб и молодь амфибий, остатки которых (чешуи и зубы) весьма часто встречаются совместно с ними в захоронениях.

К падалеядам, возможно, относятся довольно крупные (до 1,0—1,5 м длиной) двоякодышащие рыбы — *Seratodus recticristatus* с довольно мощным озублением. Зубные пластины у этих рыб массивны и обладают заостренными и мелкозубренными высокими гребнями, способными расчленять ткани погибших животных и рыб.

Остатки зубных пластин двоякодышащих рыб с подобной адаптацией встречены в местонахождении Бердянка-II, образование которого связывается (Шишкин, Очев, 1967) с концентрацией и захоронением остатков водных форм животных в пересохшем рукаве дельты.

Моллюсковидные двоякодышащие рыбы имеют характерную уплощенную форму зубных пластин давящего типа. Гребни на них широкие и округлые, нередко с прижизненными повреждениями (щербинами). Примером могут служить *Seratodus kaupi*, *S. bucobaensis*, *Snathorhiza bogdensis*. Эти рыбы могли питаться и ракообразными, дробление панцирей которых требовало значительных усилий.

Часто считают, что находки остатков двоякодышащих рыб свидетельствуют о климате с засушливыми сезонами, сопоставимым с условиями обитания современных дипноидов в Австралии. Этому мнению ранее придерживался и автор (Миних, 1969). Связь современных дипноидов — реликтов некогда многочисленной группы — только лишь с периодически пересыхавшими водоемами, по-видимому, является результатом вытеснения их из более широких ареалов обитания. Поэтому наличие остатков дипноидов в триасовых толщах само по себе не является подтверждением периодически засушливого палеоклимата. Даже находки характерных гнездовых капсул, подобных открытым в пермских отложениях Северной Америки с остатками двоякодышащих рыб (Romer, Olson, 1954), не могут служить строгим доказательством наличия засушливых палеоклиматических условий. Современный африканский *Lepidosiren*, обитатель гумидной зоны, инкапсулируется при наступлении неблагоприятных жизненных условий, например, при сезонном заиливании водоема.

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Деление континентального триаса Русской платформы и Приуралья на серии базируется главным образом на характере фаун наземных позвоночных, последовательно сменявших друг друга во времени (Шишкин, Очев, 1967). Исключение здесь представляют лишь верхнетриасовые отложения, в которых пока неизвестны остатки позвоночных, а возраст определяется по флоре. Дальнейшая детализация стратиграфической схемы встречает значительные трудности.

Ниже мы рассмотрим этот вопрос с учетом тех данных, которые нам предоставляет изучение остатков наземных позвоночных и двоякодышащих рыб.

НИЖНИЙ ОТДЕЛ

В настоящее время особенно дискуссионным является расчленение на горизонты выделяемых в нижнем триасе ветлужской и баскунчакской серий.

Ветлужская серия

Для этой серии характерна фауна *Benthosuchus-Wetlugasaurus*, или неоракитомная, соответствующая V зоне И. А. Ефремова. Впервые ветлужскую фауну позвоночных разделили на две последовательные группировки Б. П. Вьюшков и П. К. Чудинов (1956). По их представлениям, для нижней части ветлужской серии характерными являются остатки рода *Phaanthosaurus* с недифференцированной зубной системой, а для верхней — проколофоны с дифференцированными зубами — рода *Tichvinskia*. Однако в дальнейшем Г. И. Блом (1960) стал отстаивать точку зрения о распространении фаантозавров во всей ветлужской серии, а тихвинский — лишь в баскунчакской. В это время характерной формой нижней части ветлуж-

ской серии начали считать лабиринтодонта *Benthosuchus* (*Parabenthosuchus*) *uralensis* Otschev (Очев, 1960).

В дальнейшем В. Р. Лозовскому (1965) удалось убедительно доказать, что род *Phaantosaurus*, которому обычно сопутствует лабиринтодонт *Tupilakosaurus*, встречается лишь в нижней части ветлужской серии. Вместе с тем находку *Benthosuchus uralensis* Otschev, который был известен лишь из одной точки в Южном Приуралье (местонахождение Блюменталь-1; Гаряинов, Очев, 1962), более не удалось повторить.

Таким образом, наиболее характерными представителями самой древней группировки неорахитомной фауны, видимо, следует считать рода *Tupilakosaurus* и *Phaanthosaurus*. Это было доказано В. Р. Лозовским (1967, 1969) для севера Русской платформы и подтверждено для ее юго-восточных районов и Южного Приуралья данными В. П. Твердохлебова (1967 а). Последним автором (Твердохлебов, 1970) показано для территории Общего Сырта, что с этой группировкой ассоциированы и многочисленные находки архаичных ветлугазавров (определения В. Г. Очева и М. А. Шишкина). Отметим также, что относительно редким представителем этой группировки является и род *Benthosuchus*. О присутствии в низах ветлужской серии Южного Приуралья единичной находки *Benthosuchus uralensis* уже упоминалось. На таком же низком стратиграфическом уровне встречен, по данным В. А. Молина (1965), и *Benthosuchus sushkini* в бассейне р. Выми.

В южном приуралье и юго-восточных районах Русской платформы указанная нижняя группировка (тупиликозавровая — по предложению В. Р. Лозовского, 1969) неорахитомной фауны связана с копанским горизонтом В. П. Твердохлебова. В пределах Московской синеклизы она характеризуется вохминский горизонт В. Р. Лозовского, который соответствует рябинскому, краснобаковскому и шилихинскому горизонтам Г. И. Блома.

Для более высоких горизонтов ветлужской серии характерны представители прогрессивных проколофонов с дифференцированной зубной системой (род *Tichvinskia* и другие), а также лабиринтодонт *Thoosuchus* (Шишкин, Очев, 1967, Лозовский, 1969). По мнению М. А. Шишкина и В. Г. Очева, в отложениях этого возраста обособляются две группировки позвоночных. Для нижней из них характерным считается *Benthosuchus sushkini*, а для вышележащей — типичные представители ветлугазавров — *W. angustifrons*. В Южном Приуралье к этому роду присоединяется специализированный вид

бентозухов — *V. bashkiricus* (Очев, 1972). В качестве наиболее характерных местонахождений средней группировки М. А. Шишкин и В. Г. Очев (1967) указывают Вахнево (Ефремов, Вьюшков, 1955) и Мечеть (Блом, 1968).

Однако В. Р. Лозовский (1969) считает, что руководящий вид средней группировки *V. sushkini* в действительности присутствует и в других горизонтах. Уже упоминалось, что он встречается в низах ветлужской серии на р. Выми в Западном Притиманье, а также, как установлено из анализа литературы, в верхах ветлужской серии в бассейне р. Ветлуги (местонахождение Зубовское; Блом, 1968). Таким образом, представляется пока наиболее целесообразным объединять среднюю и верхнюю группировки неоракитомной фауны, выделенные М. А. Шишкиным и В. Г. Очевым, в единую ветлугазавровую, как это делает В. Р. Лозовский (1969).

Верхняя группировка (в широком понимании) связана на севере Русской платформы с вахневским горизонтом В. Р. Лозовского (спасским горизонтом Г. И. Блома), с рыбинской и юрьевецкой свитами Н. И. Строка, а на юго-востоке Русской платформы и в Южном Приуралье, — видимо, со старичским и кзылсайским горизонтами В. П. Твердохлебова.

Рассмотренное деление неоракитомной фауны наземных позвоночных на две группировки — в соответствии со взглядами В. Р. Лозовского (1969) — позволяет автору предложить для востока Русской платформы и Приуралья, в качестве возможного варианта, деление ветлужской серии на нижнюю и верхнюю подсерии. В большинстве изученных районов граница между подсериями имеет достаточно четкий эрозионный характер.

В палеомагнитном отношении (Молостовский, 1969) нижневетлужская подсерия характеризуется в базальной части небольшой зоной прямой намагниченности (N_1T), выше сменяющейся мощной обратной зоной (R_1T). Последняя характеризует и низы верхневетлужской подсерии, а с верхней ее частью связана частично вторая зона прямой намагниченности (N_2T).

Далее остановимся на особенностях распределения в ветлужской серии остатков двоякодышащих рыб.

До недавнего времени считалось, что в отложениях древнее, чем спасский горизонт, остатки дипной отсутствуют. Однако исследованиями В. Р. Лозовского доказано, что местонахождение Спасское-I на р. Ветлуге, содержащее остатки гнаториз и принимавшееся Г. И. Бломом за типичное для

спасского горизонта, в действительности принадлежит к более древнему — шилихинскому, т. е. к верхам вохминского горизонта В. Р. Лозовского.

В пределах Общего Сырта в бассейне р. Бузулука исследованиями В. П. Твердохлебова также обнаружены зубные пластинки гнаториз совместно с остатками *Tupilakosaurus* sp. Это позволяет нам условно выделить встречающиеся в нижней половине ветлужской серии остатки дипной в особый ранневетлужский комплекс. В нем присутствуют *Gnathorhiza triassica triassica* Minich и *Gn. lozovskii*, широко распространенные и в вышележащих отложениях. От более молодых комплексов он отличается лишь бедностью материалов. Для решения вопроса о самостоятельности рассмотренного ранневетлужского комплекса требуются дополнительные исследования.

На востоке Русской платформы в верхней части ветлужской серии имеется более 30 различных местонахождений остатков двоякодышащих рыб (в том числе и в керне скважин). Обилие зубных пластинок гнаториз в вахневском горизонте В. Р. Лозовского и в спасском горизонте Г. И. Блома отмечалось рядом исследователей (Шишкин, Очев, 1967; Блом, 1968; 1969 и др.). В настоящее время эти остатки являются наиболее изученными и выделяются в поздневетлужский комплекс дипной.

Данный комплекс приурочен к вахневскому горизонту в осевой зоне Московской синеклизы (бассейны рек Унжи, Ветлуги и Юга), к рыбинской свите (Строк, 1970) в Ярославском и Костромском Поволжье, к средней триасовой толще (Дубейковский, 1969) в Вятско-Камской впадине, к спасскому горизонту схемы Г. И. Блома в Горьковском Поволжье и к верхневетлужской толще бассейна р. Мезени (Миних и др., 1973). На юго-востоке Русской платформы поздневетлужский комплекс двоякодышащих рыб обнаружен в немногочисленных местонахождениях, приуроченных к старицкому и кзылсайскому горизонтам схемы В. П. Твердохлебова (юг Общего Сырта).

В составе поздневетлужского комплекса дипной широким распространением пользуются *Gnathorhiza triassica triassica* и *Gn. lozovskii*. Последние могут считаться характерными для этого комплекса. Более редки здесь находки зубных пластинок, близких по своим морфологическим признакам к пластинкам *Gnathorhiza bogdensis*. Эти формы, встреченные в верхних слоях вахневского горизонта, присутствуют и в низах баскунчакской серии.

В осевой части Московской синеклизы в верхах вахневского горизонта В. Р. Лозовским выделены березниковские слои, охарактеризованные верхней группировкой неорахитомной фауны тетрапод. Содержащийся в этих слоях комплекс двоякодышащих рыб имеет, по нашим данным, своеобразный характер и выделяется под названием березниковского. В качестве типичных в нем выделяются зубные пластинки *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*. Совместно с ними отмечены формы *Gn. otschevi*, которые встречаются и в низах баскунчакской серии. Достаточно полная стратиграфическая самостоятельность рассматриваемого комплекса, как и березниковских слоев, требует дальнейшего обоснования.

Таким образом, в ветлужской серии могут быть выделены три разновозрастные комплекса двоякодышащих рыб. Первый из них, наиболее древний, ранневетлужский, соответствует приблизительно нижней половине ветлужской серии. Второй, более молодой, поздневетлужский, характерен для верхней половины ветлужской серии и наиболее распространен на востоке Русской платформы. Третьим является своеобразный комплекс дипной, встреченный лишь в березниковских слоях Московской синеклизы.

Баскунчакская серия

Для баскунчакской серии характерной является фауна *Parotosuchus*, сменяющая во времени неорахитомную (Шишкин, Очев, 1967). Наибольшей известностью пользуется местонахождение паротозуховой фауны в морских известняках богдинской свиты горы Бол. Богдо в Прикаспии, принимаемой за стратотип баскунчакской серии нижнего триаса Русской платформы. Эта фауна известна, кроме того, из липовской свиты на Донской Луке, из ромашкинской свиты и из слоев с псевдозухиями на Общем Сырте, а также из петропавловской свиты в Южном Приуралье. На севере Русской платформы паротозуховая фауна приурочена к федоровскому и гамскому горизонтам Московской синеклизы.

Всеми исследователями отмечаются существенные отличия состава паротозуховой фауны от предшествующей. Ветлужские роды лабиринтодонтов-неорахитомов исчезают и сменяются произошедшими от них родами *Parotosuchus*, *Trematosaurus* и *Inflectosaurus*. Отмечаются также брахиопойды — род *Batrachosuchoides* и плагиозавроиды — род *Melanopelta*. Среди архозавров появляется *Erythrosuchus*, реже встречается

Chasmathosuchus. Из проколофонид широкое распространение получают новые рода с дифференцированной зубной системой.

М. А. Шишкиным и В. Г. Очевым фауна Parotosuchus не была расчленена более детально. В. Р. Лозовский (1969), применительно к территории своих исследований, условно разделил паротозуховую фауну на две группировки.

К нижней он отнес комплекс из местонахождений федоровского горизонта (Федоровка, Ваймос и другие) и его аналогов. Характерными формами, свойственными только этой группировке, он считает рода *Batrachosuchoides*, *Melanopelta* и двоякодышащих рыб *Ceratodus multicristatus* Vorob.

К верхней группировке В. Р. Лозовским отнесены остатки позвоночных, открытые в бассейне р. Лузы (Юруксикт) и у сел Гам и Жешарт на р. Вычегде. Здесь В. Р. Лозовским и В. И. Розановым (1969) выделен гамский горизонт, занимающий более высокое стратиграфическое положение относительно федоровского. Наряду с типичными формами паротозуховой фауны в этом горизонте М. А. Шишкиным отмечен новый (?) род плагиозаврид, близкий к среднетриасовому *Plagiosternum* из раковинного известняка Германии. Из проколофонид здесь встречен новый род *Carpes*.

Большой интерес представляет анализ развития баскунчакской фауны двоякодышащих рыб, известной на востоке Европейской части СССР более чем в 20 местонахождениях. Их стратиграфическое положение в большинстве случаев определяется по совместному нахождению с остатками паротозуховой фауны наземных позвоночных.

Отличительная черта баскунчакской фауны дипной, по сравнению с предшествующей ветлужской, — появление на этом рубеже представителей рода *Ceratodus*. Эту закономерность в развитии нижнетриасовых дипной на Русской платформе подметил еще Г. И. Блом (1960).

Изучение остатков двоякодышащих рыб из баскунчакских отложений позволило нам выделить два комплекса: раннебаскунчакский и позднебаскунчакский, которые могут служить основой для разделения баскунчакской серии на две соответствующие подсерии. Это согласуется с предложенным В. Р. Лозовским (1969) подразделением паротозуховой фауны для Московкой синеклизы на две группировки.

В большинстве районов, за исключением стратотипического разреза баскунчакской серии на горе Бол. Богдо, где наблюдается непрерывное осадконакопление, граница между подсериями имеет отчетливый эрозионный характер. С пред-

ложенным двучленным делением согласуется и наличие двух палеомагнитных зон в разрезе баскунчакской серии. Однако граница между этими зонами проходит несколько выше границы подсерий.

Раннебаскунчакский комплекс дипной резко отличается от вышерассмотренных ветлужских совместным присутствием остатков двух родов — цератодов и гнаториз. Наиболее типичным представителем первых является *Ceratodus multicristatus multicristatus*. Среди гнаториз в данном комплексе необходимо отметить часто встречающуюся характерную форму *Gnathorhiza triassica baskuntshakensis*. Более редкими являются *Gnathorhiza bogdensis* и *Gnathorhiza otschevi*. Рассмотренный раннебаскунчакский комплекс связан с низами баскунчакской серии. На севере Русской платформы он встречен в стратотипе федоровского горизонта на р. Федоровке и в его аналогах в бассейне р. Вычегды, а на юге — в прикаспийском горизонте на горе Бол. Богдо.

Позднебаскунчакский комплекс дипной достаточно резко отличается от раннебаскунчакского отсутствием представителей рода *Gnathorhiza*. Кроме того, значительно обновляется видовой состав рода *Ceratodus*. Вместо обычных в раннебаскунчакском комплексе *C. multicristatus multicristatus*, здесь характерны *C. multicristatus lipovensis* и *C. jechartiensis*. Последний по своим морфологическим признакам занимает промежуточное положение между нижнетриасовым *C. multicristatus* и среднетриасовым *C. orenburgensis*. В данном комплексе также отмечены формы, обычные и в более молодых, среднетриасовых, отложениях. К ним относятся *C. donensis*, *C. gracilis* и *C. recticristatus*. Помимо перечисленных видов, в комплексе присутствуют *C. facetidens* Chab. и *C. ex. gr. Каурі* Ag., описанные ранее А. В. Хабаковым (1932) из богдинской свиты горы Бол. Богдо.

В пределах юго-востока Русской платформы позднебаскунчакский комплекс дипной, помимо богдинской свиты, приурочен на Донской Луке к верхней части липовской свиты, а на юге Общего Сырта — к слоям с псевдозухиями. На севере Русской платформы позднебаскунчакский комплекс связан с гамским горизонтом, развитом в бассейне р. Вычегды.

СРЕДНИЙ ОТДЕЛ

Среднетриасовая фауна позвоночных наилучшим образом изучена в Южном Приуралье. Здесь она связана с донгузской

и букобайской сериями. Исследованиями М. А. Шишкина и В. Г. Очева (1967) было показано, что к донгузской серии приурочена фауна *Egyosuchus*, а к нижней половине букобайской — фауна *Mastodonsaurus*.

Донгузская серия

Эриозуховая фауна наземных позвоночных была выделена сравнительно недавно М. А. Шишкиным и В. Г. Очевым (1967). Наиболее типичными для нее являются капитозавроиды рода *Egyosuchus*, обычно встречающиеся совместно с плагиозаврами, близкими к *Plagiosternum* и *Plagiosuchus* из раковинного известняка Европы. Среди рептилий характерны дицинодонты семейства *Kannemeyeriidae*. Присутствуют также архозавры и териодонты. Большинство местонахождений этой фауны приурочено к верхней половине донгузской серии. В нижней половине достоверно известно лишь одно местонахождение на р. Карагачке, где встречены более примитивные эриозухи (Шишкин, Очев, 1967).

Донгузский комплекс двоякодышащих рыб был впервые изучен Э. А. Воробьевой и автором (Воробьева, Миних, 1968). Он известен главным образом в Южном Приуралье, где происходит из основных разрезов донгузской серии в тесной ассоциации с эриозуховой фауной позвоночных, а в последнее время обнаружен и в районе оз. Индер (местонахождение Ази-Молла-II). Характерным видом этого комплекса является *Ceratodus orenburgensis*, совместно с которым встречаются *C. donensis*, *C. gracilis*, *C. jechardiensis* и *C. recticristatus*, известные и в баскунчакских отложениях Русской платформы. В качестве редкого элемента в данном комплексе отмечено вероятное присутствие (?) *C. biscobaensis*, более типичного для букобайского комплекса.

Букобайская серия

Характерная для этой серии мастодонзавровая фауна была открыта Б. П. Вьюшковым (Красильников и Вьюшков, 1947) в Южном Приуралье и выделена И. А. Ефремовым в VII зону.

До недавнего времени считалось, что мастодонзавровая фауна соответствует верхам среднего-низам верхнего триаса. После уточнения сопоставлений региональных стратиграфических схем континентального триаса Русской платформы и Германского бассейна с международной геохронологической шка-

лой триаса (Добрускина, 1968) букобайскую серию стали причислять к верхам среднего триаса.

Основными элементами мастодонзавровой фауны являются лабиринтодонты рода *Mastodonsaurus*, характерные для формации *Lettenkohle* Центральной Европы. Кроме них, присутствуют те же, что и в эриозуховой фауне, формы плагиозавров и, возможно, циклотозавры (Очев, 1972). Из рептилий многочисленны слабоизученные гигантские дицинодонты и архозавры.

Немногочисленные остатки двоякодышащих рыб, сопутствующие рассмотренной мастодонзавровой фауне, известны только из стратотипического разреза серии по оврагу Букобай. Типичным для букобайского комплекса дипной является, по-видимому, *Ceratodus bucobaensis* Minich, не характерный для донгузского комплекса. Здесь же отмечены зубные пластинки *Ceratodus orenburgensis*, известные и из более древних отложений триаса.

На основании вышеизложенного автор предлагает в качестве рабочего варианта следующую схему расчленения нижне- и среднетриасовых отложений, развитых на востоке Европейской части СССР.

Нижний отдел триаса рассматривается в составе ветлужской и баскунчакской серий, каждая из которых охарактеризована соответствующими фаунами тетрапод и двоякодышащих рыб. Ветлужская серия делится нами на две подсерии в соответствии с двумя разновозрастными группировками неоракитомной фауны: нижней — тупилякозавровой и верхней — ветлугазавровой. В составе ветлужской фауны двоякодышащих рыб провизорно выделены три комплекса, нижний из которых характеризует нижневетлужскую подсерию, а два верхних комплекса — верхневетлужскую. Баскунчакская серия, в свою очередь, подразделяется также на две подсерии, хотя характерная для нее партозуховая фауна наземных позвоночных пока не дает хорошо различимых группировок. Выделение нижне- и верхнебаскунчакской подсерий обосновывается главным образом характерными комплексами дипной. Среднему отделу триаса принадлежат пока детально не расчленяемые донгузская и букобайская серии, для каждой из которых также установлены типичные комплексы двоякодышащих рыб.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основные результаты выполненных исследований сводятся к следующему:

1. Установлено широкое распространение остатков двоякодышащих рыб в триасовых отложениях на территории востока Европейской части СССР. К настоящему времени известно более 60 их местонахождений как в естественных обнажениях, так и в керне буровых скважин.

2. Разработана методика изучения зубных пластин цератодонтид, основанная на биометрии. Достаточное количество экземпляров в коллекции для проведения статистической обработки материалов позволило использовать комплекс программ, реализованных на электронно-вычислительной машине «Урал-2».

3. Биометрический анализ зубных пластин цератодонтид позволил выделить четыре новых вида рода *Ceratodus*, а также четыре новых вида и три подвида *Gnahtorhiza*. В основу описания всех форм положена совокупность унифицированных биометрических показателей.

4. Путем расчета обобщенного таксономического расстояния Махаланобиса были выявлены определенные родственные связи между подвидами одного вида и между некоторыми близкими видами двоякодышащих рыб.

5. Зарубежные материалы по триасовым цератодонтидам представлены в большинстве случаев произвольными описаниями без применения биометрии, что не позволяет пока проводить уверенного их сравнения с нашими видами. Более глубокое изучение цератодонтид из других районов мира, возможно, изменит представление о степени эндемичности этой фауны на востоке Европейской части СССР.

6. Изучение видового распределения зубных пластин двоякодышащих рыб по горизонтам триаса на территории исследований позволило автору выявить (с учетом данных предыдущих исследователей) семь стратиграфических комплексов дипной, в различной степени изученных:

а) в ветлужской серии выделены три разновозрастных комплекса дипной. Первый из них, наиболее древний, ранневетлужский, выделяется условно. Он может быть охарактеризован лишь редкостью находок гнаториз (в противоположность более богатому поздневетлужскому комплексу) и встречен только в верхах вохминского горизонта в Московской синеклизе и в копанском горизонте на Общем Сырте совместно с тупилякозавровой группировкой неоратитомной фауны тетрапод. Второй, более молодой — поздневетлужский, характерен для верхней половины ветлужской серии и наиболее широко распространен на востоке Русской платформы. Третьим является беззниковский комплекс, встреченный лишь в одноименных слоях Московской синеклизы совместно с ветлугазавровой группировкой тетрапод (однако представляется необходимым дальнейшее уточнение его стратиграфической самостоятельности);

б) в составе баскунчакской фауны дипной выделены два четких комплекса. Первый из них, раннебаскунчакский, резко отличается от вышерассмотренных совместным присутствием двух родов — цератодов и гнаториз. На юго-востоке Русской платформы он открыт в выделенном автором прикаспийском горизонте, а на севере — приурочен к федоровскому горизонту. Позднебаскунчакский комплекс дипной содержит лишь представителей рода *Ceratodus*. В пределах Московской синеклизы он известен в тамском горизонте, а на Общем Сырте приурочен к слоям с псевдозухиями;

в) два среднетриасовых комплекса, донгузский и букобайский, известны главным образом из Южного Приуралья, где сопутствуют соответственно эриозуховой и мастодонзавровой фаунам тетрапод. Наиболее изученным является донгузский комплекс, представители которого часто встречаются в донгузской серии. Букобайский же комплекс известен пока только из единичных местонахождений в букобайской серии и требует своего дальнейшего изучения.

7. Анализ распределения по разрезу триаса фаунистических группировок тетрапод и впервые выделенных характерных комплексов дипной, а также результатов новейших палеомагнитных исследований позволили автору предложить в

качестве рабочего варианта несколько уточненную схему расчленения нижнетриасовых отложений, развитых на востоке Европейской части СССР. В ветлужской серии Русской платформы и Приуралья в соответствии с выявленными двумя группировками тетрапод (тупилякозавровой и ветлугозавровой) возможно выделить нижнюю и верхнюю подсерии. Впервые для территории исследований предлагается расчленять баскунчакскую серию на нижнюю и верхнюю подсерии на основании характера литологии, условий залегания отложений и обновления комплексов двоякодышащих рыб.

8. Проведенные тафономические наблюдения выявили довольно широкий диапазон условий захоронений остатков дипной на востоке Европейской части СССР — от континентальных до прибрежно-морских. Хорошая сохранность зубных пластин, часто не терявших при захоронении в самых различных фациях связи со слабоокостеневшими челюстными костями фациях связи со слабоокостеневавшими челюстными костями. Следовательно, триасовые цератодонтиды были непосредственными обитателями как рек и озер, так, возможно, и морских бассейнов.

9. По характеру питания среди цератодонтид на основании морфологических особенностей зубных пластин выделяются растительоядные и плотоядные типы адаптаций. Среди последних, кроме того, автор условно различает хищников, падалеядов и моллюскоядов.

10. Автор приходит к выводу, что находки остатков дипной в континентальных красноцветах сами по себе не являются подтверждением периодически засушливого палеоклимата.

11. Представляется целесообразным дальнейшее изучение палеоихтиофауны из пермских и триасовых отложений СССР с целью детального выяснения этапности ее развития и использования этих данных в стратиграфии и палеогеографии.

ЛИТЕРАТУРА

- Андерсон Т.** Введение в многомерный статистический анализ. М., Физматгиз, 1963.
- Блом Г. И.** Нижнетриасовые отложения Волго-Вятского междуречья. — «Тр. Всес. совещ. по уточнению униф. схемы стратигр. мезозойских отл. Русск. пл.». М., Гостоптехиздат, 1960, т. 1 («Тр. ВНИГРИ, вып. XXIX).
- Блом Г. И.** Каталог местонахождений фаунистических остатков в нижнетриасовых отложениях Среднего Поволжья и Прикамья. Изд-во Казанского ун-та, 1968.
- Блом Г. И.** Нижний триас востока Русской платформы. Изд-во Казанского ун-та, 1969.
- Воробьев В. Я., Жукова В. С.** Выбор информативных показателей в геологических задачах классификации. — «Геохимия», 1968, № 5.
- Воробьева Э. И.** Триасовый цератод из Южной Ферганы и некоторые замечания о системе и филогении цератодонтид. — «Палеонтол. журнал», 1967, № 4.
- Воробьева Э. И., Миних М. Г.** Опыт применения биометрии к изучению зубных пластинок цератодонтид. — «Палеонтол. журнал», 1968, № 2.
- Вьюшков Б. П., Чудинов П. К.** О триасовых рептилиях *Microspnetus* и *Tichvinskia*. — «ДАН СССР», 1956, т. 110, № 1.
- Гаряинов В. А., Очев В. Г.** Каталог местонахождений позвоночных в пермских и триасовых отложениях юга Общего Сырта и Оренбургского Приуралья. Изд-во Саратовского ун-та, 1962.
- Гаряинов В. А., Очев В. Г.** К стратиграфии триасовых отложений Оренбургского Приуралья. — «Изв. высш. учеб. завед., геол. и развед.», 1964, № 4.
- Добрускина И. А.** О границе среднего и верхнего триаса в континентальных отложениях СССР. — «Изв. АН СССР, геол.», 1968, № 9.
- Дубейковский С. Г.** Нижнетриасовые отложения бассейна верхнего течения рек Вятки и Камы. — В кн.: Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья, вып. 3, ч. 2. Изд-во Саратовского ун-та, 1966.
- Дубейковский С. Г.** Мезозойские отложения Вятско-Камской впадины. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геол.-мин. наук, Саратов, 1969.
- Ефремов И. А.** О стратиграфическом подразделении континентальных перми и триаса СССР по фауне наземных позвоночных. — «ДАН СССР, геол.», 1968, № 9.
- Ефремов И. А., Вьюшков Б. П.** Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР. — «Тр. палеонтол. института, АН СССР», 1955, т. XLVI.

Красильников Б. И., Вьюшков Б. П. О следах среднего и верхнего триаса в северной части Чкаловского Приуралья. — В кн.: *Вопр. теор. и прикл. геол.*, 1947, сб. 4.

Лозовский В. Р. Стратиграфия нижнетриасовых отложений бассейнов рек Унжи, Ветлуги и Юга. — Сб. статей по геол. и гидрогеол., 1965, вып. 4.

Лозовский В. Р. Новые данные по стратиграфии нижнетриасовых отложений Московской синеклизы. — Сб. статей по геологии и инженерной геологии, 1967, вып. 6.

Лозовский В. Р. Триасовые отложения осевой зоны Московской синеклизы. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геол.-мин. наук. М., 1969.

Лозовский В. Р., Розанов В. И. Стратиграфия триасовых отложений северной части Московской синеклизы. — *«Изв. высш. учебн. завед., геол. и разв.»*, 1969, № 10.

Миллер Т. и Кан Д. Статистический анализ в геологических науках. М., «Мир», 1965.

Миних М. Г. Значение остатков двоякодышащих (Dipnoi) для стратиграфии триасовых отложений востока Европейской части СССР. — В кн.: *Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья*, вып. 6. Изд-во Саратовского ун-та, 1969.

Миних М. Г. Значение остатков двоякодышащих (Dipnoi) для стратиграфии триасовых отложений бассейна реки Мезени. — *«ДАН СССР»*, 1973, т. 208, № 5.

Молин В. А. Новые местонахождения позвоночных в пермских и триасовых отложениях Западного Притиманья. — *«Изв. Коми фил. Всес. геогр. о-ва»*, 1965, вып. 10.

Молоствовский Э. А. Палеомагнитное стратиграфическое изучение верхнепермских и триасовых отложений Южного Приуралья. — В кн.: *Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья*, вып. 4, ч. 3. Изд-во Саратовского ун-та, 1969.

Никитин С. Н. О находке зуба *Ceratodus* на реке Ветлуге. — *«Зап. Импер. минерал. о-ва, 2-я серия»*, 1883, ч. 18.

Очев В. Г. К стратиграфии триасовых отложений Южного Приуралья по фауне позвоночных. — *«Тр. Всес. совещ. по уточнен. униф. схем мезозойских отл. Русск. пл.»*, 1960, т. 1.

Очев В. Г. Стратиграфия триаса Русской платформы по данным изучения истории развития капитозавроидных лабиринтодонтов. Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора геол.-мин. наук. Казань, 1967.

Очев В. Г. Капитозавроидные лабиринтодонты юго-востока Европейской части СССР. Изд-во Саратовского ун-та, 1972.

Строк Н. И. Стратиграфия верхнепермских и нижнетриасовых пестроцветных отложений и тектоническое развитие центральной части Московской синеклизы в пермский и триасовый периоды. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата геол.-мин. наук. М., 1970.

Твердохлебов В. П. Новые данные по стратиграфии нижнетриасовых отложений Оренбургского и Башкирского Приуралья. — В кн.: *Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья*, вып. 3, ч. 1. Изд-во Саратовского ун-та, 1967а.

Твердохлебов В. П. Стратиграфия среднего и верхнего триаса Южного Приуралья. В кн.: *Вопросы геологии Южного Урала и Поволжья*, вып. 3, ч. 1. Изд-во Саратовского ун-та, 1967б.

Твердохлебов В. П. О подразделении ветлужской серии (индского

яруса) в пределах Южного Приуралья и Общего Сырта. — «Известия АН СССР, серия геологическая», 1970, № 12.

Терентьев П. В. Метод корреляционных плейд. — «Вестник ЛГУ, сер. биол.», 1959, № 9, вып. 2.

Хабаров А. В. Об остатках двоякодышащих (сем. Ceratodontidae). — «Тр. Палеозоол. ин-та АН СССР», 1932, т. 1.

Шишкин М. А., Очев В. Г. Фауна наземных позвоночных как основа стратификации континентальных триасовых отложений СССР. — В кн.: Стратиграфия и палеонтология мезозойских и палеогеновых континентальных отложений Азиатской части СССР. Л., «Наука», 1967.

Яковлев И. И. Триасовая фауна позвоночных из красноцветной толщи Вологодской и Костромской губерний. — «Геол. вестник», 1916, т. 2, вып. 4.

Agassiz L. On the fossil fishes of Scotland. — Rep. Brit. Assoc. Advans. Sci., 1834, vol. 4.

Broom R. The fossil fishes of the Upper Karro beds of South Africa. — «Ann. S. Afr. Mus.», 1909, vol. VII.

Case E. C. The vertebrates from the Permian bonebeds of Vermilion County, Illinois. — «J. Geol.», 1900, vol. VIII.

Case E. C. A new species of Ceratodus from the Upper Triassic of western Texas. — «Occ. Pap. Mus. Zool.», Univ. Michigan, 1921, N 101.

Cope E. D. On fossil remains of reptilia and fishes from Illinois. — «Proc. Acad. Nat. Sci.», Philad., 1875.

Cope E. D. Descriptions of extinct Vertebrata from the Permian and Triassic formations of the United States. — «Proc. Am. Phil. Soc.», 1877, vol. XVII.

Cope E. D. On some Vertebrata from the Permian of Illinois. — «Proc. Acad. Nat. Sci.», 1883, vol. 21.

Cope E. D. Fifth contributions to the knowledge of the fauna of the Permian formation of Texas and the Indian Territory. — «Proc. Amer. Phil. Soc.», 1884, vol. 22.

Eastman C. R. A peculiar modification among dipnoan dental plates. — «Am. Nat.», 1903, vol. XXXVII.

Frentzen K. Ceratodus palaeoruncinatus n. sp. aus dem oberen Buntsandstein der Gegend von Durlach in Baden. — «Centralbl. Min. Geol. Pal.», 1924.

Hussakof L. Catalogue of types and figured specimens of fossil vertebrates in the American Museum of Natural History. Part, 1. Fishes. — «Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.», 1908, vol. XXV.

Hussakof L. The Permian fishes of North America. — «Carnegie Instit. Publ.», 1911, vol., 146.

Young C. C. On the new Fossil Fishes from Southwestern China. — «Bull. Geol. Soc. of China», 1941, vol., XXI, N 1.

Young C. C. Fossil vertebrates from Kuangyan N. Szechuan China. — «Bull. Geol. Soc. China», 1942, vol. XXII, N 3—4.

Lehman J. P., Chafean C. Paleontologie de Madagascar. XXVIII. — Les poissons de la Sakamena moyenne. — «Ann. Pal.», 1959, vol. 45.

Mial L. C. Indian Ro-Tertiary Vertebrata. On the genus Ceratodus, with special reference to the fossil teeth found at Maledi, Central India. — «Paleont. Indica», 1878, vol. 1(4), N 2.

Rao C. R. Advanced Statistical Methods in Biometric Research. New York, 1958.

Romer A., Smith H. American Carboniferous Dipnoans. — «J. Geol.», 1934, vol. 42, N 7.

Romer A., Olson E. Aestivation in a Permian lungfish. — «Breviora Mus. Comp. Zool.», 1954, vol. 30.

Stromer E., Peyer B. Über rezente und triassische Gebisse von Ceratodontidae. — «Abstr. Geol. Zbl.», 1917, vol. 24.

Thomasset J. Le Bone-Bed rhetien de la Vallee de la Dheune. — «Bull. Soc. Geol. France», 1930, vol. 30(4).

Teller E. Veber den Schädel eines fossilen Dipnoers *Ceratodus sturii* n. sp. aus den Schichten der oberen Trias der Nordalpen. — «Abhande Geol. Reichsaust.», Wien, 1891, vol. 3, Bd. 15.

Texeira C. Sur un Ceratodontide du Karroo de l'Angola. — Academ. das Ciencias de Lisboa, 1954, t. VII.

Vollrath P. *Ceratodus elegans* n. sp. aus den Stubensandstein. — «Jahresber. Mitt. Oberrhein. Geol. Ver. (n. s.)», 1923, vol. 12.

Wade R. T. The Triassic Fishes of Brocvale, New South Wales. — «Brit. Mus. (Nat. Hist.)», 1935, vol. XIV.

White E. J. Two new fossil species of *Epiceratodus* from South Australia. — «Ann. and Mag. Natur. Hist.», 1925, vol. 16(9).

Williston S. W. Vertebrates from the Kansas Permian. — «Science, n. s.», 1897, vol. V.

Woodward A. S. Catalogue of the Fossil Fishes in the British Museum, Ld., 1891.

Woodward A. S. The fossil fishes of the Hawkesbury series at st. Peter s. — «Nat. Geol. Surv. New. South. Wales, Palaeont.», 1908, vol. 10.

Zittel K. A. Ueber *Ceratodus*. — «Sitzber. Bayer. Akad. Wiss., math. — phys.», 1886, vol. 16, N 2.

ПРИЛОЖЕНИЯ

•

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1

Список фактического материала

Местонахождение	Количество экземпляров	Место хранения	Стратиграф. интервал	Территория, регион, бассейн	Примечание
Рассыпное	1	ПИН АН СССР	T_1bs_2	Общий Сырт, Оренбургская обл.	Сборы Б. П. Вьюшкова, 1954 г.
Обн. 327/1	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	Сборы Саракташской ГСП, 1968 г.
Черная-I	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Южное Приуралье, Башкирская АССР	Сборы В. Г. Очева, 1961 г.
Язлав	2	НИИГ СГУ	T_1bs		Сборы Саракташской ГСП, 1964 г.
Колтаево-II	1	НИИГ СГУ	T_2dn	То же	Находка А. И. Данилова, 1969 г.
Обн. 5021/8	2	ПИН АН СССР	T_2dn	Южное Приуралье, Оренбургская обл.	Сборы Б. П. Вьюшкова, 1955 г.
	1	НИИГ СГУ	T_1bs		Сборы Саракташской ГСП, 1964 г.
Петропавловка-II	1	НИИГ СГУ	T_1bs_1	То же	Сборы автора, 1967 г.
Петропавловка-I	1	НИИГ СГУ	T_1bs_1	.	Сборы Саракташской ГСП, 1965 г.
Овраг Бехтеев	1	НИИГ СГУ	T_1bs	.	Сборы Саракташской ГСП, 1964 г.
Донгуз-IХ	2	НИИГ СГУ	T_1bs_1	.	Сборы автора и В. Г. Очева, 1961—1964 гг.
Донгуз-XII	30	НИИГ СГУ	T_2dn	.	Сборы автора и В. Г. Очева, 1962—1963 гг.
Донгуз-I	2	НИИГ СГУ	T_2dn	.	Сборы автора, 1965 г.

Местонахождение	Количество экземпляров	Место хранения	Стратиграф. интервал	Территория, регион. бассейн	Примечание
Донгуз-I	19	ПИН АН СССР	T_2dn	Южное Приуралье, Оренбургская обл.	Сборы Б. П. Вьюшкова, 1955 г.
Буко-Бай-V	2	НИИГ СГУ	T_2bk	То же	Сборы В. Г. Очева, 1961 г.
Бердянка-II	8	НИИГ СГУ	T_2dn_2	"	Сборы автора и В. Г. Очева, 1963 г.
Бердянка-III	1	НИИГ СГУ	T_2dn	"	Сборы В. А. Гаряинова, 1961 г.
Карагачка	8	НИИГ СГУ	T_2dn	"	Сборы автора и сотрудников НИИГ СГУ, 1964 г.
Кызы-Сай-II	2	НИИГ СГУ	T_1bs_1	"	Сборы В. Г. Очева, 1961 г.
Ази-Молла-I	1	НИИГ СГУ	$T_2(?)$	Прикаспийская впад., р-н оз. Индер	Находка Б. И. Смагина, 1969 г.
Ази-Молла-II	1	НИИГ СГУ	T_2	То же	Находка автора, 1968 г.
Б. Богдо, кост. точка А.	192	НИИГ СГУ	T_1bs_1	Прикаспийская впад., р-н оз. Баскунчак	Сборы автора, 1967 г.
Б. Богдо, кост. точка Б	1	НИИГ СГУ	T_1bs_2	То же	Находка А. И. Данилова, 1967 г.
Б. Богдо, кост. точка Б	2	Утеряны	T_1bs_2	"	Сборы И. А. Ефремова М. В. Байрунаса, 1930 г.
Донская Лука	80	НИИГ СГУ	T_1bs_2	Басс. р. Дона	Сборы автора, В. Г. Очева и С. П. Рыкова, 1964—1967 гг.
Донская Лука	1	ПИН АН СССР	T_1bs_2	То же	То же
Федоровка	9	НИИГ СГУ	T_1bs_1	Басс. р. Вятки	Сборы Г. И. Блома и М. Ф. Иваненко
Федоровка	35	ПИН АН СССР	T_1bs_1	То же	Сборы Г. И. Блома, Б. П. Вьюшкова, М. А. Шишкина

Местонахождение	Количество экземпляров	Место хранения	Стратиграф. интервал	Территория, регион, бассейн	Примечание
Ваймос	13	НИИГ СГУ	T_1bs_1	Басс. р. Лузы	Сборы автора и В. Р. Лозовского, 1967—1968 гг.
Пор-Иоль	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	Находка В. Р. Лозовского, 1965 г.
Коржинское	3	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	То же
Скважина № 1, глуб. 931, 934 м	2	НИИГ СГУ	T_1bs	Саратовское Заволжье, Южно-Ершовская пл.	Сборы Н. Н. Старожиловой, 1966 г.
Рыбинск	30	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Верхнее Поволжье, Ярославская обл.	Сборы автора, 1969 г.
Орсю	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Вычегды, Коми АССР	Находка В. Р. Лозовского, 1965 г.
Гам	3	НИИГ СГУ	T_1bs_2	То же	Сборы автора и В. Г. Лозовского, 1968—1969 гг.
Жешарт	6	НИИГ СГУ	T_1bs_2	„	Сборы автора, В. Р. Лозовского и В. И. Розанова, 1968 г.
Лопатино I	7	НИИГ СГУ	T_1bs_1	Бассейн р. Вычегды, Архангельская обл.	Сборы автора, 1971—1972 гг.
Лопатино II	1	НИИГ СГУ	T_1bs_1	То же	Сборы автора, 1971 г.
Тимошин Лог	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Юг	Находка В. Р. Лозовского, 1965 г.
Куданга	133	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Юг	Сборы автора и В. Р. Лозовского, 1967—1968 гг.
Юза-I	5	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Унжи	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Юза-II	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	То же
Пеженга	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	„	Сборы автора и В. Р. Лозовского, 1967—1968 гг.
Березники	189	НИИГ СГУ	T_1vt_2	„	То же

Местонахождение	Количество экземпляров	Место хранения	Стратиграф. интервал	Территория, регион, бассейн	Примечание
Поденьвица	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Унжи	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Георгиевское	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн " "	То же
Решетово	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Ветлуги	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Зубовское	3	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	То же
Мантурово	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Унжи	"
Бол. Слудка	3	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Ветлуги	Сборы В. Р. Лозовского и Г. И. Блома, 1960—1965 гг.
Спасское-I	4	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Ветлуги	Сборы Г. И. Блома и М. А. Шишкина, 1967 г.
Решма	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Волги	Сборы Г. И. Блома, 1960 г.
Тропино	10	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Унжи	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Пустынь	29	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Унжи	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Кологрив	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Междуречье Унжи и Ветлуги	То же
Суховерхово	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Междуречье Унжи и Ветлуги	Сборы В. Р. Лозовского, 1965 г.
Козлихинское	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	То же
Старка	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	"	"
17-й участок	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	"	"
Межа	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Мезенско-Вычегодское Междуречье	Находки автора, 1970 г.
Скв. 019	2	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	То же
Мутусья	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	Бассейн р. Мезени	"
Выбор	1	НИИГ СГУ	T_1vt_2	То же	Сборы Северной КТП, 1970 г.
Пижма Мезейская-I	1	НИИГ СГУ	T_1bs_1	"	Сборы Северной КТП, 1970 г.
Пижма Мезейская-II	1	НИИГ СГУ	T_1vt_1	"	Сборы Северной КТП, 1970 г.
Пижма Мезейская-III	2	НИИГ СГУ	T_1bs_1	"	Сборы Северной КТП, 1970 г.

Список проб для статистического анализа

№ п/п	Объем пробы	Положение пластин в челюсти	Видовое определение	Геологический возраст	Местонахождение
1	14	Нижние	<i>Ceratodus donensis</i> Vorob. et Minich	T_1bs_2	Донская Лука
2	11	Верхние	То же		То же
3	7	Верхние	<i>Ceratodus recticristatus</i> Vorob.	$T_1bs_2 - T_2dp$	Рассыпное, Карагачка, Калтаево-II, Бердянка-II, Донгуз-XII
4	5	Нижние	То же		То же
5	18	Верхние	<i>Ceratodus multicristatus</i> Vorob.	T_1bs_1	Федоровка
6	13	Нижние	То же		То же
7	4	Нижние	»		Ваймос
8	6	Верхние	»		То же
9	4	Нижние	»		Б. Богдо, кост. точка А
10	9	Нижние	<i>Gnathorhiza triassica wetlugensis</i> Minich, subsp. nov.	T_1vt_2	Тропинно
11	29	Нижние	<i>Gnathorhiza triassica beresnikiensis</i> Minich, subsp. nov.	T_1vt_2	Березники

Продолжение

№ п/п	Объем пробы	Положение пластины в челюсти	Видовое определение	Геологический возраст	Местонахождение
12	15	Верхние	То же		То же
13	25	Нижние	»	T_1vt_2	Куданга
14	10	Верхние	»		То же
15	7	Нижние	»	T_1vt_2	Рыбинск
16	6	Верхние	<i>Gnathorhiza triassica beresnikiensis</i> Minich, subsp. nov.	T_1vt_2	Рыбинск
17	7	Нижние	То же	T_1vt_1	Спасское
18	5	Нижние	<i>Gnathorhiza losovskii</i> Minich, sp. nov.	T_1vt_2	Куданга
19	6	Верхние	То же	T_1vt_2	Куданга
20	9	Верхние	»	T_1vt_2	Березники
21	10	Нижние	»		Березники
22	13	Нижние	<i>Gnathorhiza triassica baskunchakensis</i> Minich, subsp. nov.	T_1bs_1	Бол. Богдо, коса точка А
23	13	Верхние	То же		То же
24	5	Нижние	<i>Gnathorhiza bogdensis</i> Minich, sp. nov.		»

Таблица 3

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus multicristatus* Vorob.
(местонахождение — Федоровка)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=13, проба № 6)														
\bar{x}	Среднее арифметич.	6,77	87,46	2,46	89,15	71,54	54,15	16,45	14,89	12,85	13,03	21,67	5,99	4,57
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,12	0,74	0,22	0,40	0,24	0,32	0,76	0,83	0,64	0,56	1,03	0,27	0,16
S	Стандартное отклон.	0,44	2,67	0,78	1,45	0,88	1,14	2,74	2,98	2,31	2,03	3,70	0,97	0,58
V	Козфф. вариации	6,51	3,06	3,17	1,63	1,23	2,11	16,65	20,00	18,01	15,58	17,01	16,21	12,71
Верхнечелюстные (n=18, проба № 5)														
\bar{x}	Среднее арифметич.	7,36	92,33	2,17	94,44	74,56	57,39	17,63	13,37	13,11	13,87	22,27	5,31	4,75
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,09	0,33	0,32	0,32	0,31	0,29	0,74	0,71	0,59	0,64	0,97	0,30	0,25
S	Стандартное отклон.	0,37	1,41	1,38	1,38	1,34	1,23	3,15	3,03	2,51	2,70	4,11	1,26	1,05
V	Козфф. вариации	5,03	1,53	63,60	1,49	1,86	2,15	17,86	22,32	19,12	19,47	18,45	23,36	22,43

Таблица 4

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus multicristatus* Vorob.
(местонахождение — Ваймос)

Индекс	Статистические показатели	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=4, проба № 7)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	7,17	92,83	2,17	95,00	74,33	56,50	16,52	12,72	12,38	12,98	20,30	5,23	4,23
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,11	0,61	0,61	0,25	0,21	0,43	1,16	1,18	1,06	1,04	1,43	0,40	0,29
S	Стандартное отклонение	0,26	1,48	1,48	0,63	0,52	1,05	2,84	2,90	2,61	2,55	3,51	0,98	0,72
V	Кoeff. вариации	3,63	1,59	68,25	0,66	0,71	1,86	17,18	22,78	21,11	19,71	17,28	18,76	17,10
Верхнечелюстные (n=6, проба № 8)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,51	87,25	2,00	89,25	70,75	54,25	16,15	14,88	13,45	13,60	20,65	5,60	4,33
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,00	0,48	0,41	0,48	0,48	0,25	0,75	1,00	0,65	0,65	1,50	0,29	0,27
S	Стандартное отклонение	0,00	0,96	0,82	0,96	0,96	0,50	1,50	2,00	1,30	1,30	3,00	0,59	0,55
V	Кoeff. вариации	0,00	1,10	42,00	1,07	1,36	0,92	9,30	13,45	9,68	9,57	14,51	10,52	12,70

Таблица 5

Основные биометрические показатели нижнечелюстных зубных пластин
Ceratodus multicristatus Vorob.
 (местонахождение — гора Бол. Богдо, кост. точка А, $n=4$, проба № 9)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,63	84,50	1,78	86,50	70,50	53,75	15,90	13,87	12,60	12,68	20,30	4,93	4,10
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,24	0,50	0,60	0,29	0,87	0,75	0,70	0,52	0,75	0,85	0,67	0,32	0,25
S	Стандартное отклонение	0,48	1,00	1,20	0,58	1,75	1,50	1,41	1,05	1,50	1,71	1,35	0,64	0,50
V	Кoeff. вариации	7,25	1,30	67,50	0,67	2,48	2,79	8,87	7,61	11,90	13,48	6,66	12,97	12,18

Таблица 6

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus multicristatus lipovensis* Minich, subsp. nov.
(местонахождение — Донская Лука)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=2)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,25	90,0	2,0	88,0	64,0	48,0	25,5	18,5	15,75	17,00	31,00	7,50	6,00
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,18	0,0	0,0	0,0	0,71	1,42	0,35	1,06	1,24	0,71	0,71	0,35	0,35
S	Стандартное отклонение	0,25	0,0	0,0	0,0	1,00	2,00	0,50	1,50	1,75	1,00	1,00	0,50	0,50
V	Кoeff. вариации	4,00	0,0	0,0	0,0	1,56	4,17	1,96	8,12	11,11	5,89	3,23	6,67	8,34
Верхнечелюстные (n=2)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	7,0	115,00	10,0	105,00	73,50	50,0	22,5	15,75	15,25	16,75	28,50	6,15	6,00
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	3,55	0,0	3,55	1,06	0,0	0,06	0,18	0,18	0,18	1,77	0,60	0,35
S	Стандартное отклонение	0,0	5,00	0,0	5,00	1,5	0,0	1,5	0,25	0,25	0,25	2,5	0,85	0,5
V	Кoeff. вариации	0,0	4,35	0,0	4,76	2,05	0,0	6,67	1,59	1,64	1,49	8,78	13,81	8,34

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus jechartiensis* Minich, sp. nov.
(местонахождение — Жешарт)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=2)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	7,0	115,0	-16,00	99,00	66,00	43,50	26,50	17,0	15,5	17,00	34,0	7,3	6,60
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,0	0,71	0,71	0,71	0,87	0,50	0,0	0,0	0,71	0,0	0,0	0,23
S	Стандартное отклонение	0,0	0,0	1,00	1,00	1,00	1,23	0,71	0,0	0,0	1,00	0,0	0,0	0,32
V	Коэфф. вариации	0,0	0,0	6,26	1,00	1,52	2,82	2,68	0,0	0,0	5,88	0,0	0,0	4,86
Верхнечелюстные (n=2)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	7,0	113,50	-5,50	108,0	73,50	53,50	27,50	18,75	17,50	18,15	34,50	7,50	6,25
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,89	0,50	0,0	0,50	0,50	0,87	0,62	0,87	0,92	0,87	0,71	0,62
S	Стандартное отклонение	0,0	1,25	0,71	0,0	0,71	0,71	1,23	0,87	1,23	1,30	1,23	1,00	0,87
V	Коэфф. вариации	0,0	1,10	12,91	0,0	0,97	13,28	4,47	4,70	7,03	6,96	3,57	13,35	14,08

Таблица 8

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus donensis* Vorob. et Minich
(местонахождение — Донская Лука)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=14, проба № 1)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	4,46	81,50	-11,57	70,00	41,00	20,71	12,77	9,57	9,04	11,51	14,71	6,01	4,50
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,03	0,42	0,54	0,57	0,64	0,41	0,73	0,37	0,2	0,25	0,33	0,43	0,15
S	Стандартное отклонение	0,13	1,55	2,09	2,13	2,39	1,53	2,71	1,37	0,75	0,92	1,24	1,59	0,57
V	Коэфф. вариации	2,91	1,90	18,09	3,04	5,84	7,41	9,77	14,32	8,31	7,97	8,44	26,44	12,62
Верхнечелюстные (n=11, проба № 2)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	5,0	86,72	4,35	82,36	55,91	33,63	12,94	8,54	8,72	11,74	14,56	5,47	4,69
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,53	0,41	0,59	0,61	0,65	0,61	0,35	0,41	0,55	0,53	0,34	0,28
S	Стандартное отклонение	0,0	1,71	1,37	1,96	2,02	2,14	1,69	1,16	1,37	1,83	1,77	1,13	0,92
V	Коэфф. вариации	0,0	1,97	31,57	2,38	3,62	6,37	13,08	13,59	15,72	15,56	12,15	20,34	19,64

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus gracilis* (Vorob.)
(местонахождение — Донгуз-1)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=3)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	4,0	91,00	12,67	78,33	45,00	20,67	8,93	6,60	6,07	7,93	10,17	3,90	3,57
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,94	0,27	0,73	0,47	0,54	0,84	0,34	0,59	0,77	0,94	0,17	0,34
S	Стандартное отклонение	0,0	1,63	0,47	1,26	0,82	0,94	1,45	0,59	1,01	1,33	1,62	0,29	0,58
V	Кoeff. вариации	0,0	1,79	3,71	1,61	1,82	4,55	16,25	8,94	16,65	16,79	15,92	7,45	16,25
Верхнечелюстные (n=3)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	5,0	100,67	3,00	97,67	61,67	36,67	9,90	6,40	6,20	7,37	10,67	3,40	3,5
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,54	0,47	0,98	0,72	0,72	0,41	0,21	0,33	0,01	0,60	0,01	0,0
S	Стандартное отклонение	0,0	0,94	0,82	1,69	1,25	1,25	0,71	0,37	0,57	0,1	1,03	0,14	0,0
V	Кoeff. вариации	0,0	0,93	27,19	1,75	2,03	3,41	7,17	5,79	9,20	13,56	9,68	4,12	0,0

Таблица 10

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus orenburgensis* Minich, sp. nov.
(местонахождение — Донгуз-1)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=1)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	5,0	90,00	0,00	90,00	65,00	38,00	14,00	9,00	8,80	11,9	15,00	5,00	4,50
Верхнечелюстные (n=6)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,0	110,83	8,50	102,33	64,17	43,00	11,13	8,10	7,73	8,93	13,47	4,13	3,95
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,83	1,15	1,28	0,68	0,52	1,21	1,26	0,39	0,66	1,73	0,31	0,25
S	Стандартное отклонение	0,0	2,03	2,81	3,09	1,67	1,28	2,96	3,08	0,95	1,61	4,22	0,77	0,62
V	Козэф. вариации	0,0	1,83	33,05	30,3	2,92	2,98	26,68	38,02	12,29	18,05	31,19	18,64	15,71

Основные биометрические показатели зубных пластин *Ceratodus recticristatus* Vorob.
(местонахождения — Рассыпное, Колтаево-II, Карагачка, Донгуз-I, Донгуз-XII и Бердянка-II)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Нижнечелюстные (n=5, проба № 4)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	5,75	100,2	-11,0	89,20	55,6	38,80	37,06	31,36	24,56	28,66	46,22	16,20	9,70
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,09	4,22	1,13	4,35	0,92	0,04	0,99	1,49	0,68	0,99	1,09	1,62	0,08
S	Стандартное отклонение	0,22	9,43	2,53	9,74	2,06	0,98	2,23	3,34	1,52	2,22	2,43	3,63	0,18
V	Коэфф. вариации	5,84	9,31	23,00	10,91	3,75	2,52	6,02	10,68	6,18	7,74	5,26	22,20	1,86
Верхнечелюстные (n=7, проба № 3)														
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,21	122,7	-17,7	105,0	63,0	43,0	27,54	17,84	17,11	20,83	32,89	8,07	8,00
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,30	2,53	1,83	1,44	0,57	0,65	1,83	1,80	1,53	1,83	3,00	0,83	0,65
S	Стандартное отклонение	0,78	6,70	4,86	3,80	1,50	1,73	4,86	4,75	4,06	4,83	7,96	2,20	1,71
V	Коэфф. вариации	12,56	5,46	27,46	3,62	2,70	4,02	17,67	26,68	23,80	23,22	24,19	27,16	21,38

Таблица 12

Основные биометрические показатели нижнечелюстных зубных пластин *Ceratodus bucobaensis* Minich, sp. nov.
(местонахождения — Буко-Бай-V и Индер, $n=2$)

Индекс	Статистические показатели	№ признаков												
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
\bar{x}	Среднее арифметическое	6,0	107	1,00	105	66,5	43,5	42,5	28,5	26,5	32,5	47,5	14,8	12,3
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	3,55	0,71	3,55	1,06	1,06	1,77	1,06	1,06	0,36	1,77	0,14	0,21
S	Стандартное отклонение	0,0	5,00	1,00	5,00	1,50	1,50	2,50	1,50	1,50	0,50	2,50	0,20	0,30
V	Кoeff. вариации	0,0	4,67	100	4,76	2,26	3,45	5,88	5,26	5,65	1,54	5,26	1,35	2,44

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza triassica triassica* Minich, subsp. nov.
(местонахождение — Куданга)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=25, проба № 13)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,43	120,32	81,20	3,25	1,78	2,66	1,11	1,90
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,02	0,39	0,43	0,19	0,09	0,15	0,06	0,08
<i>S</i>	Стандартное отклон.	0,11	1,95	2,15	0,94	0,48	0,76	0,31	0,42
<i>V</i>	Кoeff. вариации	3,21	1,62	2,65	28,95	26,99	28,51	27,95	22,10
Верхнечелюстные (n=10, проба № 14)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	120,80	82,90	3,32	2,15	3,58	0,82	1,18
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,75	0,57	0,41	0,25	0,33	0,09	0,13
<i>S</i>	Стандартное отклон.	0,0	2,35	1,79	1,30	0,79	1,06	0,28	0,41
<i>V</i>	Кoeff. вариации	0,0	1,95	2,17	39,25	36,77	29,61	34,18	34,80

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza triassica beresnikiensis* Minich, subsp. nov.
(местонахождение — Березники)

6. М. Г. Миних

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=29, проба № 11)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,39	115,14	73,21	2,68	1,65	2,67	1,13	1,72
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,03	0,68	0,88	0,15	0,09	0,13	0,08	0,09
S	Стандартное отклон.	0,17	3,58	4,73	0,81	0,47	0,69	0,41	0,48
V	Кoeff. вариации	5,01	3,10	6,47	30,22	28,43	25,82	36,32	27,90
Верхнечелюстные (n=15, проба № 12)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	107,99	77,00	3,34	1,88	3,39	0,77	1,24
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,68	0,58	0,24	0,11	0,21	0,05	0,10
S	Стандартное отклон.	0,0	2,62	2,26	0,93	0,45	0,78	0,20	0,39
V	Кoeff. вариации	0,0	2,42	2,94	27,82	23,95	23,41	26,00	31,51

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza triassica baskunchakensis* Minich, subsp. nov.
(местонахождение — гора Бол. Богдо, кост. точка А)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=13, проба № 22)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,85	98,00	66,77	2,37	1,92	2,95	0,78	1,42
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,02	0,89	0,62	0,09	0,09	0,19	0,07	0,08
S	Стандартное отклон.	0,06	3,21	2,20	0,34	0,33	0,71	0,26	0,28
V	Кoeff. вариации	1,68	3,28	3,31	14,31	17,21	24,12	33,42	19,74
Верхнечелюстные (n=13, проба № 23)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	90,08	60,23	2,88	2,47	3,65	0,70	1,29
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	0,89	0,75	0,14	0,12	0,13	0,06	0,07
S	Стандартное отклон.	0,0	3,20	2,71	0,51	0,45	0,47	0,22	0,27
V	Кoeff. вариации	0,0	3,52	4,50	17,72	18,20	12,85	31,48	20,98

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza lozovskii* Minich, sp. nov.
(местонахождение — Березники)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=10, проба № 21)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,0	121,30	53,10	5,62	3,03	5,82	2,32	3,78
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	1,89	1,73	0,35	0,25	0,63	0,29	0,47
S	Стандартное отклон.	0,0	5,98	5,48	1,10	0,79	1,97	0,93	1,50
V	Коэфф. вариации	0,0	4,95	10,30	19,60	26,08	33,92	40,10	39,75
Верхнечелюстные (n=9, проба № 20)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	129,99	91,67	6,43	3,01	5,73	1,54	2,36
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	1,83	1,10	0,31	0,11	0,36	0,10	0,21
S	Стандартное отклон.	0,0	5,50	3,30	1,52	0,33	1,10	0,31	0,65
V	Коэфф. вариации	0,0	4,25	3,61	23,72	11,0	19,24	20,17	27,58

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza otschevi* Minich, sp. nov.
(местонахождение — гора Бол. Богдо, кост. точка А)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=2)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,0	125,50	61,50	6,60	3,10	4,50	5,40	3,30
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	1,77	0,84	0,56	0,62	0,71	0,34	0,91
S	Стандартное отклон.	0,0	4,74	2,20	0,85	1,45	1,60	0,81	1,95
V	Кoeff. вариации	0,0	3,98	2,02	15,75	20,55	19,21	24,34	35,17
Верхнечелюстные (n=2)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	142,50	106,0	8,20	4,10	4,45	5,65	3,34
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	2,08	1,32	0,82	0,98	1,05	0,52	1,44
S	Стандартное отклон.	0,0	5,85	3,74	1,48	2,28	2,34	1,92	3,17
V	Кoeff. вариации	0,0	5,21	3,56	19,12	24,61	22,17	30,86	39,11

Таблица 18

Основные биометрические показатели зубных пластин *Gnathorhiza bogdensis* Minich, sp. nov.
(местонахождение — гора Бол. Богдо, кост. точка А)

Индекс	Статистический показатель	№ признаков							
		1	2	3	4	5	6	7	8
Нижнечелюстные (n=5, проба № 24)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	3,0	116,60	89,80	8,92	6,06	8,70	2,96	4,82
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	1,89	0,67	0,42	0,58	0,67	0,27	0,85
<i>S</i>	Стандартное отклон.	0,0	4,22	1,50	0,94	1,30	1,50	0,60	1,90
<i>V</i>	Коэфф. вариации	0,0	3,62	1,68	14,48	21,52	17,28	20,11	39,43
Верхнечелюстные (n=3)									
\bar{x}	Среднее арифметич.	4,0	133,3	102,5	8,35	5,50	7,33	4,25	3,70
$m\bar{x}$	Ошибка среднего	0,0	2,46	0,83	0,52	0,57	0,77	0,38	0,91
<i>S</i>	Стандартное отклон.	0,0	5,21	2,2	0,83	1,51	1,23	0,92	1,53
<i>V</i>	Коэфф. вариации	0,0	5,88	2,52	18,73	22,13	19,74	23,08	43,11

Таблица 19

Значения обобщенного расстояния D^2 и критерия T^2 Готеллинга для проб нижнечелюстных пластин двоякодышащих рыб рода *Ceratodus*

№ проб	№ проб				
	1	4	6	7	9
1	—	12994	1432	50517	712,3
4	48728	—	853,4	2021	40,92
6	9973	3082	—	17,73	24,07
7	159528	5144	54,23	—	21,39
9	2249	121,3	70,48	64,02	—

← T^2 →

Таблица 20

Значения обобщенного расстояния D^2 и критерия T^2 Готеллинга для проб небных пластин рода *Ceratodus*

№ проб	№ проб			
	2	3	5	8
2	—	725	639	1913
3	3691	—	1146	544
5	5036	6345	—	4,85
8	8036	2905	21,81	—

← T^2 →

Таблица 21

Значения обобщенного расстояния D^2 и критерия T^2 Готеллинга для проб нижнечелюстных пластин двоякодышащих рыб рода *Spatherhiza*

№ пробы	№ проб								
	10	11	13	15	17	18	21	22	24
10	—	3,63	1,19	0,34	0,92	8,80	13,87	8,11	34,94
11	21,01	—	2,78	2,17	3,81	10,03	18,67	1,53	43,79
13	6,28	18,80	—	0,98	0,87	5,39	13,90	35,98	26,41
15	1,34	15,41	5,15	—	1,00	9,08	18,41	15,92	36,52
17	5,95	24,60	4,87	6,93	—	4,31	4,03	43,53	15,92
18	28,28	42,73	32,48	25,43	30,12	—	1,24	45,69	14,84
21	79,91	138,82	99,39	75,81	28,25	8,70	—	59,60	20,26
22	26,93	11,74	307,63	76,25	211,71	134,93	333,87	—	73,21
24	102,52	182,60	150,02	105,58	45,60	37,10	67,53	234,37	—

← T^2 →

Таблица 22

Значения обобщенного расстояния D^2 и критерия T^2 Готеллинга
для проб верхнечелюстных пластин двоякодышащих рыб рода *Gnathorhiza*

№ пробы	№ проб					
	12	14	16	19	20	23
12	—	1,74	4,82	39,14	42,69	0,97
14	10,76	—	0,87	28,520	21,15	4,74
16	27,63	4,08	—	32,63	34,82	4,18
19	271,49	171,18	204,53	—	0,56	40,29
20	307,71	125,98	235,44	3,16	—	76,47
23	6,51	23,96	24,95	288,83	546,37	—

$\xleftarrow{\quad T^2 \quad} \xrightarrow{\quad}$

$\updownarrow D^2$

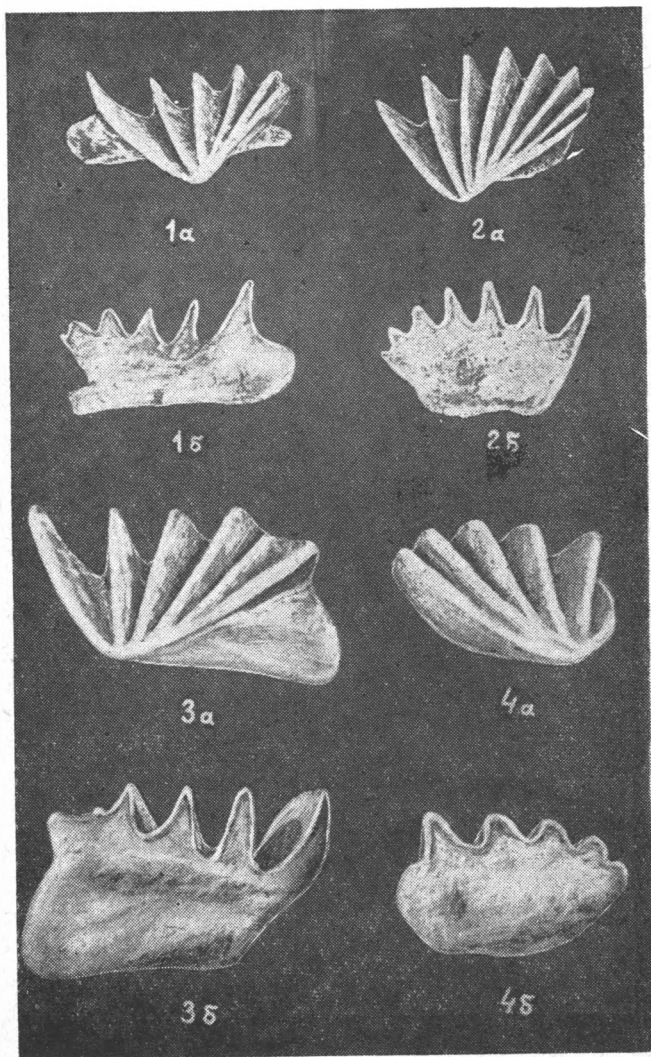


Таблица I

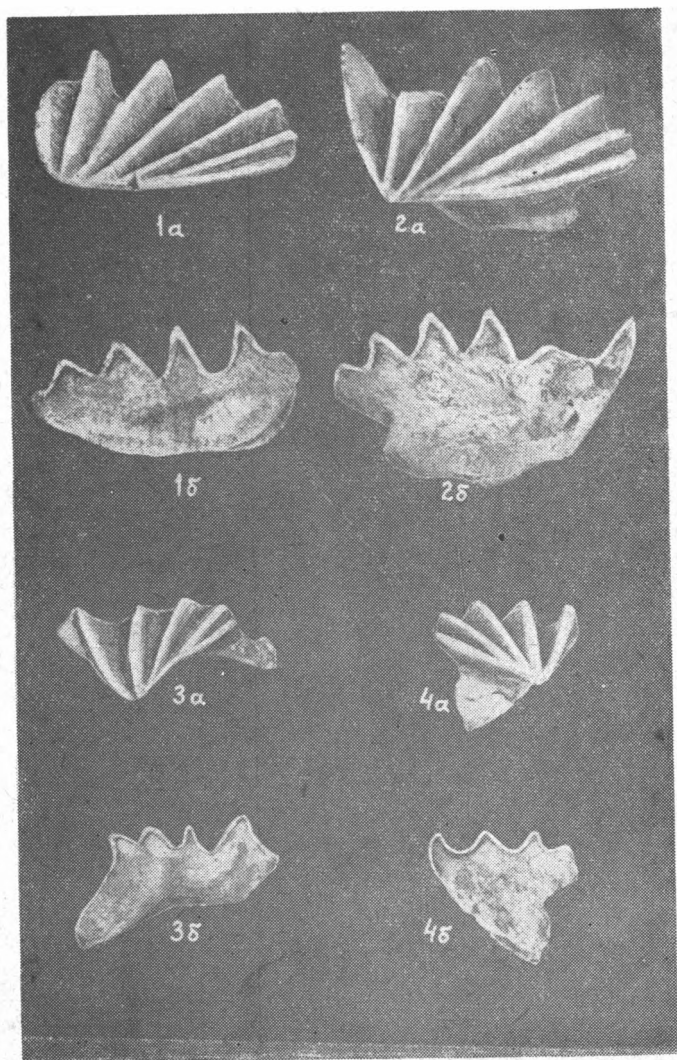


Таблица II

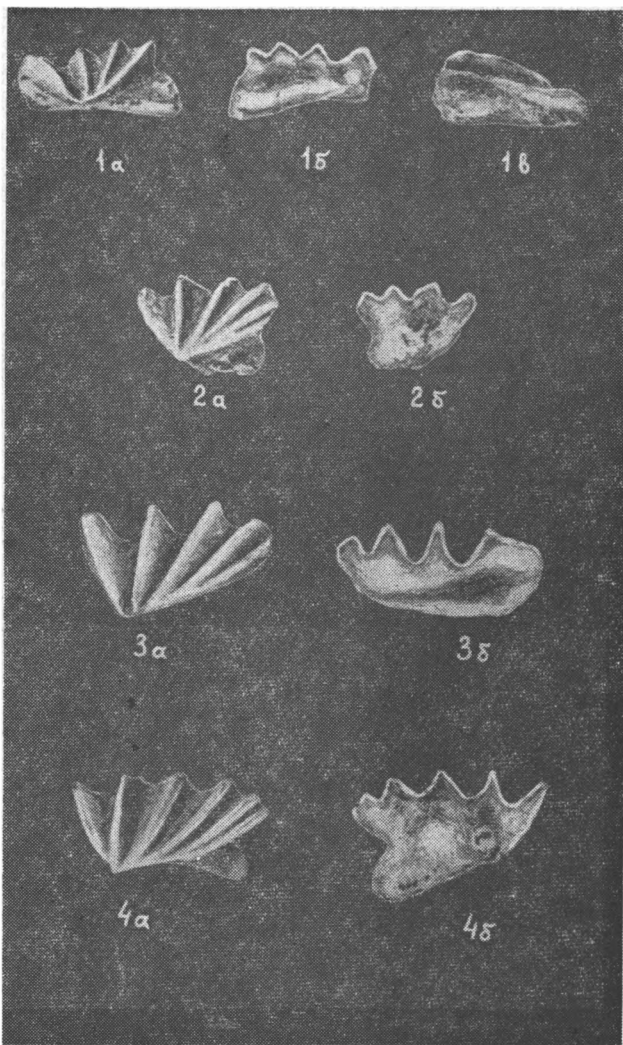


Таблица III

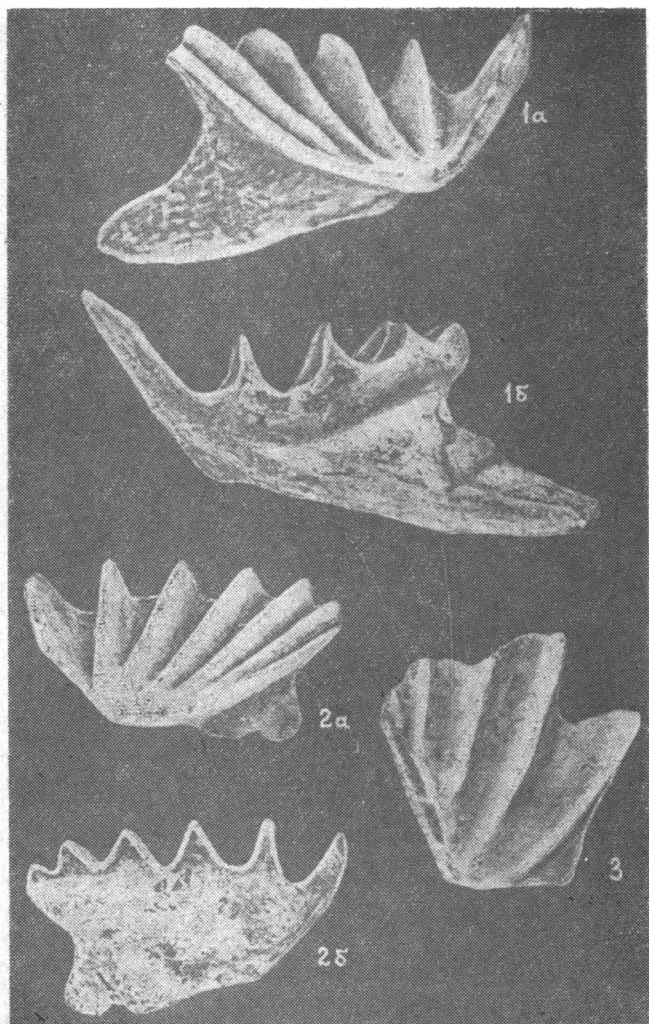


Таблица IV

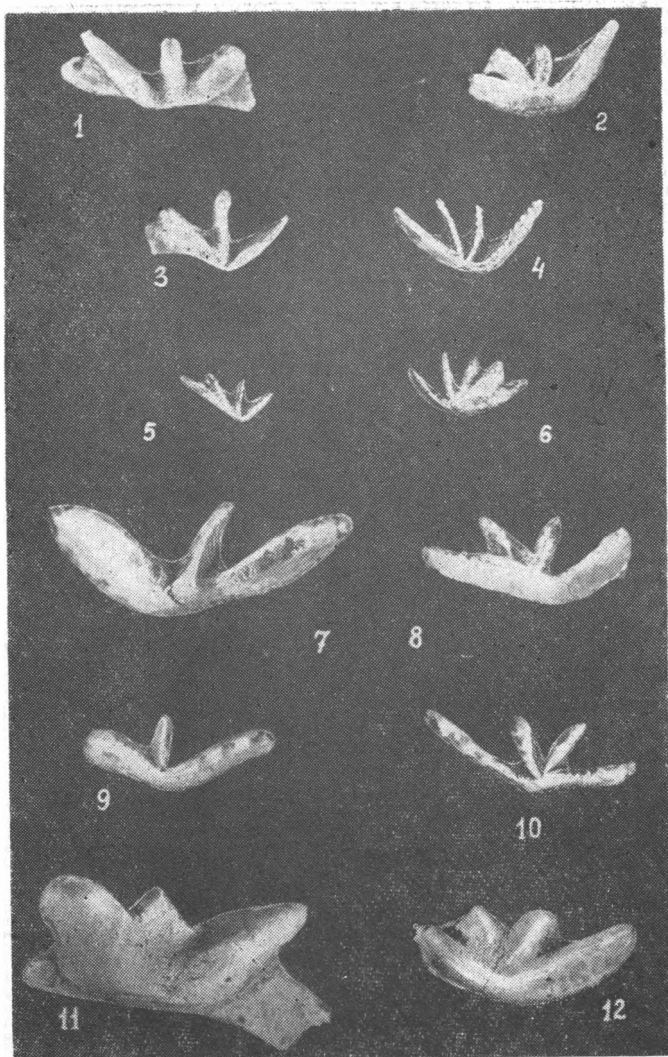


Таблица V

ОБЪЯСНЕНИЯ К ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИМ ТАБЛИЦАМ

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1—2. *Ceratodus multicristatus multicristatus*.

1 — нижнечелюстная зубная пластина, паратип ПИН АН СССР, № 953/1031 (×1,25), Федоровка (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 2 — нёбная зубная пластина, паратип ПИН АН СССР, № 953/1003 (×1,25), Федоровка (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

Фиг. 3—4. *Ceratodus multicristatus lipovensis*, subsp. nov.

3 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/38 (×1,25), Донская Лука (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 4 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/122 (×1,25), Язлав (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1—2. *Ceratodus jechartiensis*, sp. nov.

1 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/711 (×1,25), Жешарт (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 2 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/709 (×1,25), Жешарт (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

Фиг. 3—4. *Ceratodus donensis* Vorob. et Minich, 1968.

3 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/51 (×1,25), Донская Лука (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 4 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/63 (×1,25), Донская Лука (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

ТАБЛИЦА III

Фиг. 1—2. *Ceratodus gracilis* (Vorob.).

1 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип ПИН АН СССР, № 2430/509 (×1,7), Донгуз-I (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания, *v* — вид сбоку); 2 — нёбная зубная пластина, паратип ПИН АН СССР, № 2430/507 (×1,7), Донгуз-I (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

Фиг. 3—4. *Ceratodus orenburgensis*, sp. nov.

3 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип ПИН АН СССР, № 2430/507 (×2), Донгуз-I (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 4 — нёбная зубная пластина, паратип ПИН АН СССР, № 2430/150 (×1,7), Донгуз-I (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1—2. *Ceratodus recticristatus* Vorob.

1 — нижнечелюстная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/29 (×1,7), Карагачка (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания); 2 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/30 (×1,7), Карагачка (*a* — вид сверху, *b* — вид с основания).

Фиг. 3. *Ceratodus visobaensis*, sp. nov.

3 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/35 (×1,7), Букобай V (вид сверху).

ТАБЛИЦА V

Фиг. 1—2. *Gnathorhiza triassica triassica*, subsp. nov.,

1 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/458 (× 3,3), Куданга (вид сверху); 2 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/480 (× 3,3), Куданга (вид сверху).

Фиг. 3—4. *Gnathorhiza triassica beresnikiensis*, subsp. nov.

3 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/696 (× 3,3), Березники (вид сверху); 4 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/622 (× 3,3), Березники (вид сверху).

Фиг. 5—6. *Gnathorhiza triassica baskunchakiensis*, subsp. nov.

5 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/191 (× 3,3), Бол. Богдо (вид сверху); 6 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/159 (× 3,3), Бол. Богдо (вид сверху).

Фиг. 7—8. *Gnathorhiza lozovskii*, sp. nov.

7 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/658 (× 3,3), Березники (вид сверху); 8 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/661 (× 3,3), Березники (вид сверху).

Фиг. 9—10. *Gnathorhiza otschevi*, sp. nov.

9 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/164 (× 3,3), Бол. Богдо (вид сверху); 10 — нёбная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/215 (× 3,3); Бол. Богдо (вид сверху).

Фиг. 11—12. *Gnathorhiza bogdensis*, sp. nov.

11 — нижнечелюстная зубная пластина, голотип СГУ, № 104-Б/153 (× 3,3), Бол. Богдо (вид сверху); 12 — нёбная зубная пластина, паратип СГУ, № 104-Б/150 (× 3,3); Бол. Богдо (вид сверху).

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	3
Глава I. К истории вопроса	5
Глава II. Материал и методика исследований	9
Глава III. Описание зубных пластин	16
Глава IV. Анализ биометрических данных	34
Глава V. Тафономия и условия обитания	41
Глава VI. Стратиграфическое значение	47
Заключение	56
Литература	59
Приложения	63

Максим Георгиевич Миних

ТРИАСОВЫЕ ДВОЯКОДЫШАЩИЕ РЫБЫ ВОСТОКА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

Под редакцией доктора биологических наук **Э. И. Воробьевой**
и доктора геолого-минералогических наук **В. Г. Очева**

Редактор *И. А. Маерина*
Технический редактор *Н. И. Добровольская*
Корректоры *Е. К. Быковская, И. Ю. Бучко*

НГ73340. Сдано в набор 12.IV.1976 г. Подписано к печати 23.VI.1977 г.
Формат 60×84¹/₁₆. Бумага тип. № 3. Усл. печ. л. 5,58(6). Уч.-изд. л. 6.
Тираж 1000 экз. Заказ 4205. Цена 90 коп.

Издательство Саратовского университета, Университетская, 42
Типография издательства «Коммунист», Волжская, 28

90 коп.

