

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ  
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ ИМЕНИ А.А. БОРИСЯКА РАН  
ГБОУДО МОСКОВСКИЙ ДЕТСКО-ЮНОШЕСКИЙ ЦЕНТР ЭКОЛОГИИ,  
КРАЕВЕДЕНИЯ И ТУРИЗМА

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ КРУЖОК ПРИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ  
ИМЕНИ Ю.А. ОРЛОВА



«КОПРОЛИТЫ ПОЗВОНОЧНЫХ ВЯЗНИКОВСКОЙ ФАУНЫ И НОВЫЕ ДАННЫЕ О  
СИНЭКОЛОГИИ ПОЗДНЕПЕРМСКИХ СООБЩЕСТВ»

Выполнил:

Ученик 10 класса школы  
1570, юннат  
палеонтологического  
кружка при  
палеонтологическом музее  
им Ю.А. Орлова

Черных Федор Михайлович

Научный руководитель:

Старший научный  
сотрудник ПИН РАН, к.б.н.

Шмаков Алексей Сергеевич

Научный консультант:

Ведущий научный  
сотрудник, заведующий  
лабораторией  
палеогерпетологии ПИН  
РАН, к.б.н.

Сенников Андрей  
Герасимович

Москва

2023 г.

## Содержание

Введение .....	3
Актуальность .....	3
Обзор литературы .....	3
Цели и задачи .....	9
Материалы и методы .....	9
Ревизия морфотипов копролитов .....	10
Статистические данные по копролитам, как источник информации о численности животных мелководно-берегового экотона .....	18
Включения, как источник информации о синэкологии позднепермских сообществ ..	20
Следы редуцентов .....	26
Выводы .....	28
Благодарности .....	29
Библиографический список .....	30

## **Введение**

В июне 2022 в местонахождении Быковка (Центральный регион России, Владимирская область, окрестности города Вязники) экспедиционным отрядом А.Г. Сенникова, в слоях позднепермских континентальных отложений, среди прочего, была раскопана песчаная линза, содержащая копролиты. В отличие от костных остатков, комплекс копролитов изучен недостаточно. В силу последних обстоятельств, копролиты являются источником новой информации, недоступной для исследования по костным остаткам, в том числе необходимой для расчета относительной численности животных для конкретных биотопов на базе объективных данных, а не теоретических моделей, что привносит принципиально новые данные.

## **Актуальность**

На настоящий момент, недостаточно изучены копролиты, обнаруженные в Вязниках. С помощью копролитов можно восстановить синэкологические связи в вязниковском сообществе. В силу тафономических особенностей, костные остатки не позволяют оценить относительную численность представителей фаунистического комплекса. Копролиты, произведённые различными группами организмов, сохраняются в сходных условиях примерно в одинаковой степени, что позволяет получить данные об относительной численности животных в мелководно-береговом экотоне. В отличие от предыдущих исследований, в данном будет рассматриваться не отдельно наземная и водная фауны, а фауна переходного биогеоценоза, соединяющая водную и наземную экосистемы.

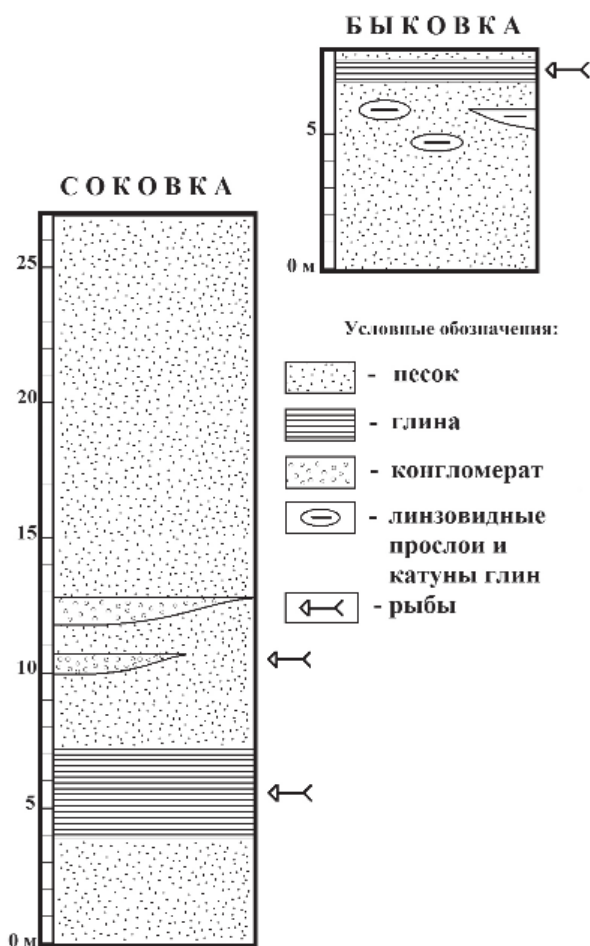
## **Цель и задачи**

Целью данного исследования является изучение структуры позднепермских предкризисных сообществ. Основные задачи: воссоздание трофических связей и состава предкризисных сообществ по копролитам, статистическое описание вязниковской фауны (переходная между пермскими и триасовыми фаунами, существовавшая незадолго до и во время пермотриасового вымирания) мелководно-береговом экотона (переходный нестабильный биогеоценоз, соединяющий водные и наземные экосистемы).

## **Обзор литературы**

Открытая в 1951-1956 годах Б.П. Вьюшковым группа местонахождений позднепермских позвоночных, Вязники начали детально, комплексно изучаться сравнительно недавно. По результатам раскопок и дальнейших исследований был установлен возраст отложений,

определённый как позднепермский. Это означает, что обнаруженная в данном местонахождении вязниковская фауна существовала незадолго до пермотриасового вымирания. Во многих чертах сообществ вязниковского времени наблюдается переход от палеозойских к мезозойским экосистемам (Сенников и др., 2003, 2014; Сенников, 2009; Сенников, Голубев, 2012, 2013). Изучение копролитов позвоночных вязниковской фауны в местонахождении Быковка (окрестности города Вязники, Владимирская область) берёт своё начало с совместных Российско-Польских экспедиций 2011 и 2013 гг. За время раскопок было собрано множество образцов копролитов, по которым были описаны первые морфотипы, разного рода включения (зубы, чешуи рыб, остатки шерсти и растительных волокон) и следы мелкоразмерных редуцентов (Сенников, Голубев, 2012; Owoski et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017).



**Рис. 1.** Разрезы терминальнопермских отложений в местонахождениях Соковка и Быковка (Миних и др., 2014).



**Рис. 2.** Раскоп 2022 года разрез терминальнопермских отложений, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н. Фото предоставлено А.Г. Сенниковым.

1. P<sub>v3</sub> - косослоистые пески, видимая мощность 5-6 метров.
2. P<sub>v3</sub> - линзовидно-переслаивающиеся красновато-жёлтые горизонтальнослоистые и пологокосослоистые полимиктовые пески, алевриты, алевритистые глины (богатый копролитами слой), мощность 0.5-2 метров.
3. P<sub>v3</sub> – алевритистые глины, мощность до 1 метра.
4. Q – современная почва.
5. Q – суглинки глинистые буровато-красные с валунами, мощность 2-3 метра.



**Рис. 3.** Раскоп 2022 года разрез терминальнопермских отложений, богатый копролитами слой 2, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н. Фото предоставлено А.Г. Сенниковым.



**Рис. 4.** Раскопки богатого копролитами слоя, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н. Фото предоставлено А.Г. Сенниковым.

Рассматриваемая линза образовалась в субаквальных условиях на отмелях реки с нестабильным уровнем воды. Мелководно-береговой экотон, периодически подвергался осушению и затоплению. По изменчивости формы, внутри морфотипов можно судить о внешних условиях до их захоронения, влияющих на сохранность копролитов – уплощения от долгого пребывания в воде и трещины усыхания от пребывания над урезом воды (Сенников, 2017; Niedźwiedzki et al., 2016). Линза обладает мощностью до 0,5 метра и размерами до 15 метров в длину. Часть копролитов, точнее, на момент образования - еще фекалий или экскрементов - очевидно, рыб и отчасти амфибий, меньше рептилий захоранивались в месте их произведения животными (*in situ*), на мелководье, в субаквальных условиях (ниже уреза воды). Значительная часть экскрементов наземных животных, в основном рептилий могли быть произведены и рассеяны на значительной площади береговой зоны - на отмелях, на пляже реки, на ближайшей части поймы и некоторое время находились на поверхности суши (в субаэральных условиях, над урезом воды) и могли высыхать, о чём свидетельствуют трещины

усыхания. Затем, вероятно, во время влажных, дождливых сезонов они сносились, обирались (аккумулировались) в депрессиях на отмели, где и захоранивались. При этом копролиты могли распадаться на сегменты и слабо подвергаться окатыванию. Однако перенос был возможен лишь на небольшие расстояния, в пределах береговой зоны большой реки, т.к. вряд ли фекалии, даже подсохшие, могли выдержать дальний перенос. Таким образом, набор морфотипов и их соотношение отражает экологическую обстановку мелководно берегового экотона.



**Рис. 5.** Копролит крупной амфибии морфотипа Е со следами усыхания экз. ПИН, № 5078/96, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

## **Цель и задачи**

Цель:

Изучение структуры позднепермских предкризисных сообществ.

Задачи:

1. Проведение ревизии ранее описанных морфотипов копролитов позвоночных вязниковской фауны.
2. Воссоздание трофических связей и состава предкризисных сообществ по копролитам.
3. Статистическое описание вязниковской фауны (переходная между пермскими и триасовыми фаунами, существовавшая незадолго до и во время пермотриасового вымирания) мелководно-береговом экотона (переходный нестабильный биогеоценоз, соединяющий водные и наземные экосистемы).

## **Материалы и методы**

Отбор материала производился в июне 2022 года экспедиционным отрядом А.Г. Сенникова раскопчным способом в местонахождении Быковка (Центральный регион России, Владимирская область, окрестности города Вязники). Раскопки линзы, содержащей копролиты, проводились с применением метода снятия вскрыши (разбор слоёв происходит поочерёдно, начиная с самого молодого - верхнего). Из материала копролитонесной линзы отбирались копролиты и монолиты, их содержащие. Отобранные образцы упаковывались для безопасной транспортировки в лабораторию палеогерпетологии ПИН РАН, после которой подвергались механической препарировке в лабораторных условиях. После препаровки образцы копролитов были маркированы, занесены в коллекцию ПИН РАН. Маркированные копролиты были распределены по ранее выделенным морфотипам (Niedźwiedzki et al., 2016). Была проведена ревизия морфотипов копролитов на основе данных морфометрии. Также отмечались, включения и характер следов редуцентов. Определённые образцы и статистическому анализу. На основе полученных и литературных данных были сделаны предположения об экологии позднепермских предкризисных сообществ, скорректированы имеющиеся модели экосистем Вязников.

## Ревизия морфотипов копролитов

Копролиты, отобранные из линзы, были подвергнуты препаровке и последующему определению и количественному анализу. Определение производилось по средствам распределения образцов по уже описанным для вязниковской фауны морфотипам (Niedźwiedzki et al., 2016). Также отмечались и особенности, связанные с содержащимися неперевавшими остатками, следами редуцентов и другими включениями. Суммарно было определено 488 образцов, но более 1000 образцов представляли из себя сильно измельчённые или окатанные фрагменты, достоверно определить которые не удалось. Не все копролиты можно отнести к уже описанным морфотипам. При этом явно наблюдается распределение на группы (т.е. копролиты, не отнесённые к имеющимся морфотипам, не являются единичными, случайными изменениями). В силу данных обстоятельств следует объединить их в новые морфотипы. Таким образом, можно выделить два новых морфотипа копролитов для вязниковской фауны: морфотип J и морфотип K.

Морфотип А. Внутри морфотипа А наблюдается явное расщепление на два размерных класса: крупный – А1 и мелкий А2. По причине принадлежности производителей копролитов к одной группе Theroccephalia (Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017), Whaitsiidae стоит рассматривать описанный ранее морфотип А, как группу морфотипов.

Морфотипа А1. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая форма, иногда слабо сплюснута перпендикулярно длинной оси. Копролит прямой, обычно представлен сегментами. Размеры сегмента достигают 50 мм в длину и 25-35 мм в диаметре. Единственным тероцефалом вязниковского комплекса, способным оставить помёт таких габаритов, могла быть *Megawhaisia patrichae* Ivachnenko, 2008.



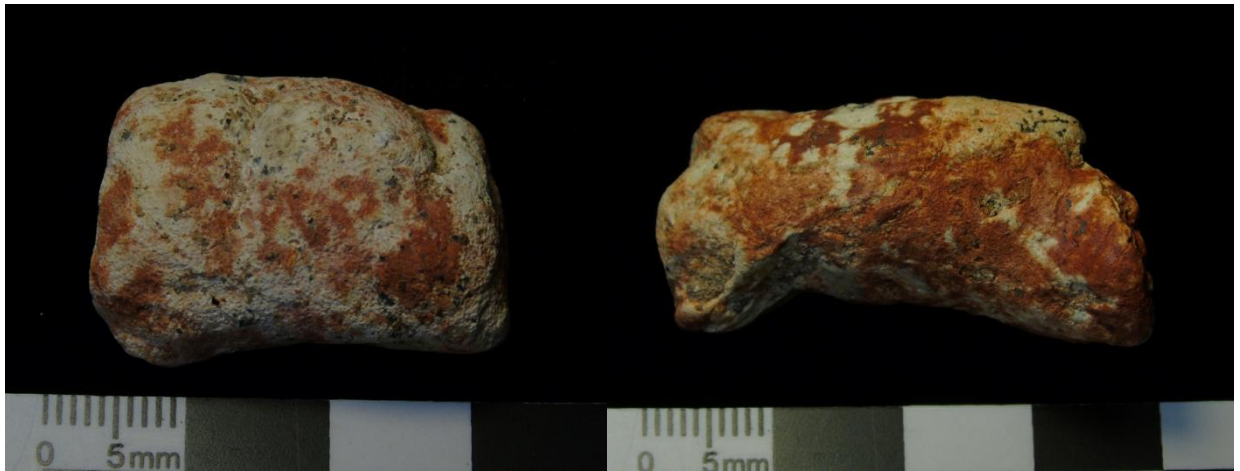
**Рис. 6.** Копролиты тероцефалов морфотипа А1 экз. ПИН, № 5078/81 (слева), ПИН, № 5078/82 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Морфотип А2. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая форма, иногда слабо сплюснута перпендикулярно длинной оси. Копролит прямой, обычно претставлен сегментами. В морфологии крайне схож с морфотипом А1 за исключением размеров, варьирующихся в диапазоне 35-50 мм в длину и 10-20 мм в ширину. Данный морфотип мог принадлежать тероцефалам из семейства *Whaitsiidae*, находившимся в одном размерном классе: *Moschowaitisia vjuschkovi* Tatarinov, 1963 и ювенильным особям *Megawhaitisia patrichae* Ivachnenko, 2008.



**Рис. 7.** Копролиты тероцефалов морфотипа А2 экз. ПИН, № 5078/83 (слева), ПИН, № 5078/83 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Внутри морфотипа В, принадлежащего базальным архозаврам протерозухидам (Owocłki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017) наблюдается явная вариативность размеров, притом без явной границы, как это было бы в случае разных видов. Данная особенность наличием копролитов как взрослых, так и ювенильных особей *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960.



**Рис. 8.** Копролиты текодонтов морфотипа В экз. ПИН, № 5078/85 (слева), ПИН, № 5078/86 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

В отложениях, приуроченных к данной линзе, не были обнаружены копролиты морфотипа I, принадлежащие *Dicynodontia* или мелким парейазаврам *Elginiidae*. Но копролиты данного морфотипа были найдены в косослоистых песках местонахождения Петрино (Аристов и др., 2014; Niedźwiedzki et al., 2016; Сенников, 2017).

Морфотип С. Внутри морфотипа С наблюдается расщепление на три других морфотипа, выделяющихся на основе отличий в общей форме и размерах: С1- веретеновидный, С2 – крупный цилиндрический, С3 – мелкий цилиндрический. По причине принадлежности производителей копролитов к одной группе *Gnatostomata* стоит рассматривать описанный ранее морфотип С, как группу морфотипов.

Морфотип С1. Для данного морфотипа характерна веретеновидная или коническая форма с усечёнными концами по длинной оси. На поверхности копролита всегда присутствуют следы от спирального клапана, притом их витки лежат довольно разреженно, в среднем по 5-7 оборотов. Размеры копролита варьируются в диапазоне 20-30 мм в длину и 10-15 мм в диаметре самой широкой части. Данный морфотип мог принадлежать среднего размера рыбам из группы *Chondrichies*, остатки плавниковых шипов которых были найдены в окрестностях Вязников (Сенников, 2017).



**Рис. 9.** Копролиты акул морфотипа С1 экз. ПИН, № 5078/87, ПИН, № 5078/88 местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Морфотип С2. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая форма. Копролит завёрнут в тугую спираль 3-5 оборотов в сечении, витки от следов спирального клапана лежат довольно плотно, их число может варьироваться. Размеры копролита варьируются в диапазоне 25-45 мм в длину и 15-25 мм в диаметре. Данный морфотип мог принадлежать крупного размера рыбам из группы Actinopterygii, вероятнее всего *Mutovinia sennikovi* A. Minich, остатки которой были найдены в окрестностях Вязников (Миних и др., 2014; Сенников, 2017).



**Рис. 10.** Копролиты крупных лучепёрых рыб морфотипа С2 экз. ПИН, № 5078/89 (слева), ПИН, № 5078/90 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Морфотип С3. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая форма. Копролит завёрнут в тугую спираль 3-5 оборотов в сечении, витки от следов спирального клапана лежат довольно плотно, их число может варьироваться. Морфологически крайне сходен с

морфотипом С2, но отличается размерами, варьирующимися в диапазоне 10-15 мм в длину и 3-7 мм в диаметре. Данный морфотип мог принадлежать небольшого размера рыбам из группы *Paleonisciformes*, остатки которых были найдены в окрестностях Вязников (Сенников, 2017), в том числе и в виде включений непереваренных остатков внутри копролитов (Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016; Сенников, 2017).



**Рис. 11.** Копролиты палеонисков морфотипа С3 экз. ПИН, № 5078/91 (слева), ПИН, № 5078/92 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Только морфотипы D (бочонкообразные, с заострённым концом и следами от спирального клапана в виде 3-6 витков спирали), принадлежащие рыбам из группы *Dipnoi*, E (округлые или бобовидные, сильно уплощённые копролиты среднего размера), принадлежавшие крупным водным амфибиям (*Lepospondylii* и *Temnospondyli*) и G (небольшие цилиндрические вытянутые копролиты), принадлежавшие амфибиям из группы *Bystrowianidae* (Niedźwiedzki et al., 2016), показали свою состоятельность.



**Рис. 12.** Копролиты двоякодышащих рыб морфотипа D экз. ПИН, № 5078/93 (слева), ПИН, № 5078/94 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.



**Рис. 13.** Копролиты крупных амфибий или рептилий морфотипа E экз. ПИН, № 5078/95 (слева), ПИН, № 5078/96 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.



**Рис. 14.** Копролиты крупных амфибий морфотипа G экз. ПИН, № 5078/97 (слева), ПИН, № 5078/98 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Ни один из найденных в Быковке в июне 2022 г. копролитов не был отнесён к морфотипам F и H. Данные морфотипы ошибочно описаны по фрагментам копролитов, относящихся к другим морфотипам. Морфотипы F и H представляют из себя обломки концевых частей копролитов морфотипа A и сильно замытые копролиты морфотипы D (сохраняются общие черты формы, но перестают быть различимыми следы от спирального клапана). F – концевую (заострённый конец – следствие деятельности сфинктера, второй конец – обломан), H – начальную (начало скругленное и утолщённое, далее сужается, наблюдается поверхность скола), относительно направления движения по желудочно-кишечному тракту. В силу последних фактов, морфотипы F и H подлежат ликвидации, как искусственные.

Морфотип J. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая форма, и наличие гребней, вытянутых вдоль длинной оси. Гребни выражены в различной степени, что связано с деятельностью сфинктера в процессе дефекации. Диаметр варьируется от 20 до 30 мм. Данный морфотип мог принадлежать крупным амфибиям, возможно *Chroniosuchia*, остатки которых были найдены в окрестностях Вязников (Сенников, 2017).



**Рис. 15.** Копролиты крупных амфибий морфотипа J экз. ПИН, № 5078/99 (слева), ПИН, № 5078/100 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

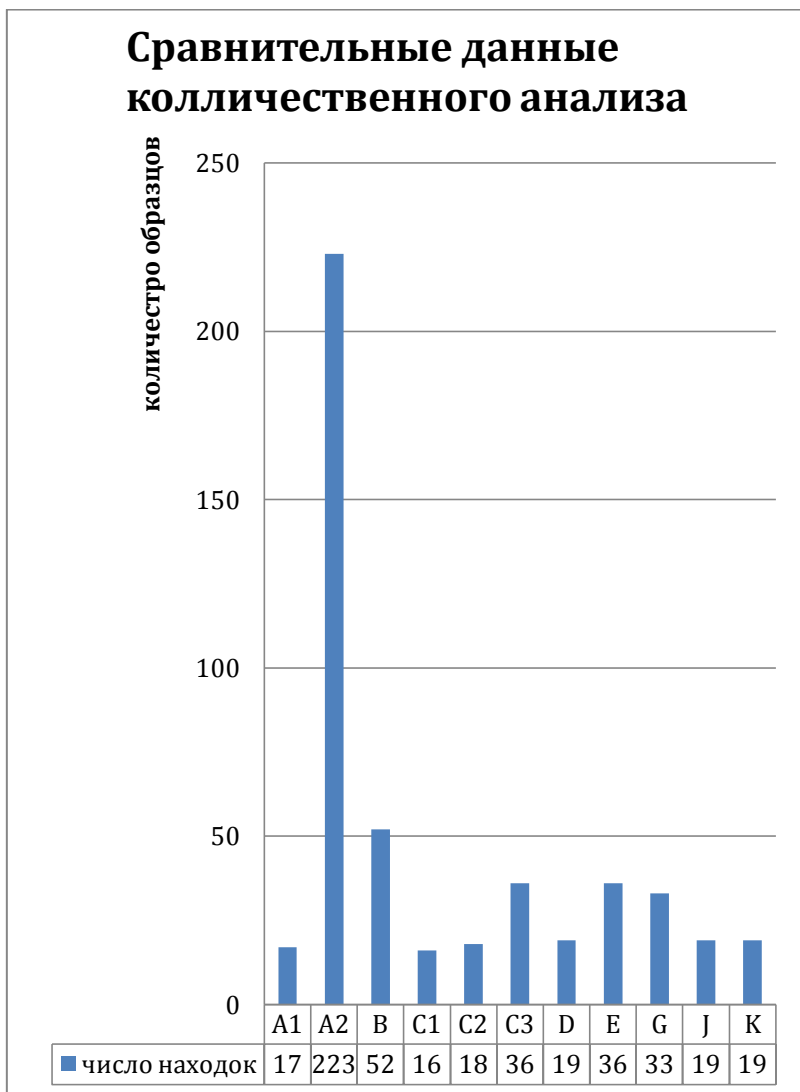
Морфотип К. Для данного морфотипа характерна цилиндрическая или округлая, иногда приплюснутая форма. Копролит прямой или слегка изогнутый. Перетяжки отсутствуют. Длина и диаметр могут варьироваться в диапазоне 10-15мм и 5-8 мм соответственно. Данный морфотип мог принадлежать некрупным рептилиям *Prolacertilia*, либо амфибиям *Seymouriomorpha* или *Microsaugia*, костные остатки которых были найдены в окрестностях Вязников (Сенников, 2017).



**Рис. 16.** Копролиты некрупных амфибий морфотипа P экз. ПИН, № 5078/97 (слева), ПИН, № 5078/98 (справа), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

**Статистические данные по копролитам, как источник информации о численности животных мелководно-берегового экотона.**

Среди изученных 488 образцов к морфотипу А1 принадлежали 17, к А2 – 223, к В – 52, к С1- 16, к С2 – 18, к С3 – 36, к D – 19, к E – 36, к G – 33, к I – 0, к J – 19, к K – 19 соответственно.



**Рис. 17.** График количественного распределения копролитов позвоночных вязниковской фауны по морфотипам.

По количественным данным, по находкам копролитов был проведён количественный и статистический анализ. Было выявлено, что морфотипов, приуроченных к явно наземным таксонам наиболее многочисленным был морфотип А2, принадлежавший тероцефалам семейства *Whaitsiidae* (мосховайстия и ювенильные особи мосховайтсий). Из этого можно сделать вывод о том, что в прибрежно-отмелевом экотоне обитали не только взрослые особи крупных доминантных хищников из группы *Therocephalia*, но и их

ювенильные особи. Их доля среди позвоночных обитателей прибрежно-отмелевого экотона составляла 46%. Ювенильные особи мегавайтсии, также как и молодые архозавры, могли становиться пищей для взрослых особей доминантных хищников, что сказывалось на численности последних. Это дополнительно подкрепляет высказанные ранее предположения о влиянии питания молодью на численность доминантных хищников (Сенников, 2017). Аналогичная ситуация наблюдается в настоящее время при питании ювенильными крокодилами взрослых млекопитающих (Somaweera et al., 2013). В целом, тероцефалы (группа морфотипов А) были более многочисленными, нежели архозавры (морфотип В). Группа морфотипов А имела частоту обнаружения почти в пять раз больше, чем морфотип В, что отражает картину численности животных – производителей копролитов. На численность тероцефалов и архозавров приходилось 60% из которых 49% - тероцефалы (43% - *Moschowahitsia vjuschkovi* Tatarinov, 1963 и ювенильные особи *Megawahitsia patrichae* Ivachnenko, 2008; 3% - взрослые особи *Megawahitsia patrichae*) и 11% - *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960.

Среди морфотипов, приуроченных к рыбам (группа морфотипов С), наиболее многочисленными являются копролиты морфотипа С3, принадлежавшие мелкоразмерным палеонискам, которые могли обитать на сравнительно небольших глубинах и часто заходить на отмели. Возможно, палеониски на ранних стадиях развития обитали исключительно на отмелях, и лишь с возрастом стали мигрировать в более глубокие части водоёмов, как это делают многие современные рыбы. Данными особенностями вероятнее всего и было обусловлено их количественное превосходство среди рыб отмелевой части рассматриваемого экотона. На долю мелкоразмерных палеонисков приходилось 7% численности позвоночных прибрежно-отмелевого экотона. Меньшее число рыб, приуроченных к морфотипам С1 и С2, было обусловлено их крупными размерами. Их доля среди позвоночных обитателей прибрежно-отмелевого экотона составляла 3% и 4% соответственно. Для рыб крупного размерного класса, обитавших на территории востонахождения Быковка, в соответствии с принципом актуализма, логично предположить приуроченность к более глубоким водам. В силу своих размеров, крупные акулы и другие челюстноротые рыбы не могли постоянно обитать на отмелях.

На долю рептилий и амфибий, кроме тероцефалов и архозавров, суммарно приходилось чуть менее четверти (22%) от общего числа позвоночных прибрежно-отмелевого экотона. По 7% из них – морфотипы, приуроченные к крупноразмерным амфибиям: Е (*Lepospondyli*) и G (*Temnospondyli*, *Bystrowianidae*). По 4% - морфотипы J и K,

приуроченные к крупным крокодилоподобным амфибиям – *Chroniosuchia* и мелкоразмерными амфибиям и рептилиям соответственно.



**Рис. 18.** Соотношение морфотипов копролитов позвоночных вязниковской фауны.

**Включения, как источник информации о синэкологии позднепермских сообществ.**

Копролиты в составе остатков фекальных масс несут включения из непереваренных остатков пищи организмов, что в свою очередь позволяет точнее определить и таксономическую принадлежность производителя копролита, его рацион и пищевые объекты.

Включения в виде костей встречаются с различной сохранностью, что связано с деятельностью ферментов в процессе пищеварения. Также отмечено, что кости, содержащиеся в копролитах, фрагментированы в различной степени. Для копролитов группы морфотипов А характерна большая измельчённость и меньшая переваренность содержащихся костных остатков, нежели для морфотипа В. Данные особенности обусловлены способом питания, строением челюстного аппарата и пищеварительной системы в целом (Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017).

В толще копролита встречаются остатки волокон, интерпретирующиеся как фрагменты растительности. Данный тип включений отмечен для морфотипа В и группы морфотипов А (Bajdek et al., 2016; Сенников и др., 2017). Также, для расформированного морфотипа F (после переопределения – морфотип А2) были отмечены включения планктонных ракообразных *Conchostraca* (Сенников, 2017). Наличие данного рода включений было связано с целенаправленным поеданием жаброногих ракообразных (Сенников и др., 2020), но не менее вероятным видится предположение о случайном попадании конхострак из обмелевшего замкнутого водоёма (к примеру – обмелевшее в следствии засухи старичное озеро, количество воды в котором, за счёт испарения, уменьшилось, а количество конхострак осталось прежним, следственно: концентрация ракообразных увеличилась) вместе с водой при питье. Последнее предположение кажется более правдоподобным, если принять во внимание принадлежность копролита с конхостраками к морфотипу А2 (тероцефалы семейства *Whaitsidae*), так как целенаправленное питание тероцефалов конхостраками маловероятно, а находки копролитов с подобного рода единичны.

Обилие чешуи рыб во всех морфотипах копролитов позволяет сделать выводы о том, что рыбы играли весьма важную роль в рационе представителей мелководных и береговых сообществ, что вносит коррективы в модели экосистемы вязниковской фауны, предложенной ранее (Сенников, 2017). Имеющиеся образцы чешуи принадлежат лучепёрым рыбам из группы *Paleonisciformes*, дальнейшее определение затруднено в силу наличия повреждений, нанесённых образцам желудочными ферментами во время пребывания в пищеварительной системе производителя копролита. Их обилие в копролитах группы морфотипов А и морфотипа В указывают на наличие адаптаций к частично водному образу жизни и охоте в воде (аналогично современным крокодилам) тероцефалов и протерозухид (Ivakhnenko, 2011; Татаринов, 1961 и др.; Cruickshank, 1972; Ивахненко, 2001). Также имело место поедание погибших при высыхании замкнутой части водоёма рыб. Данное обстоятельство было связано с сезонностью климата

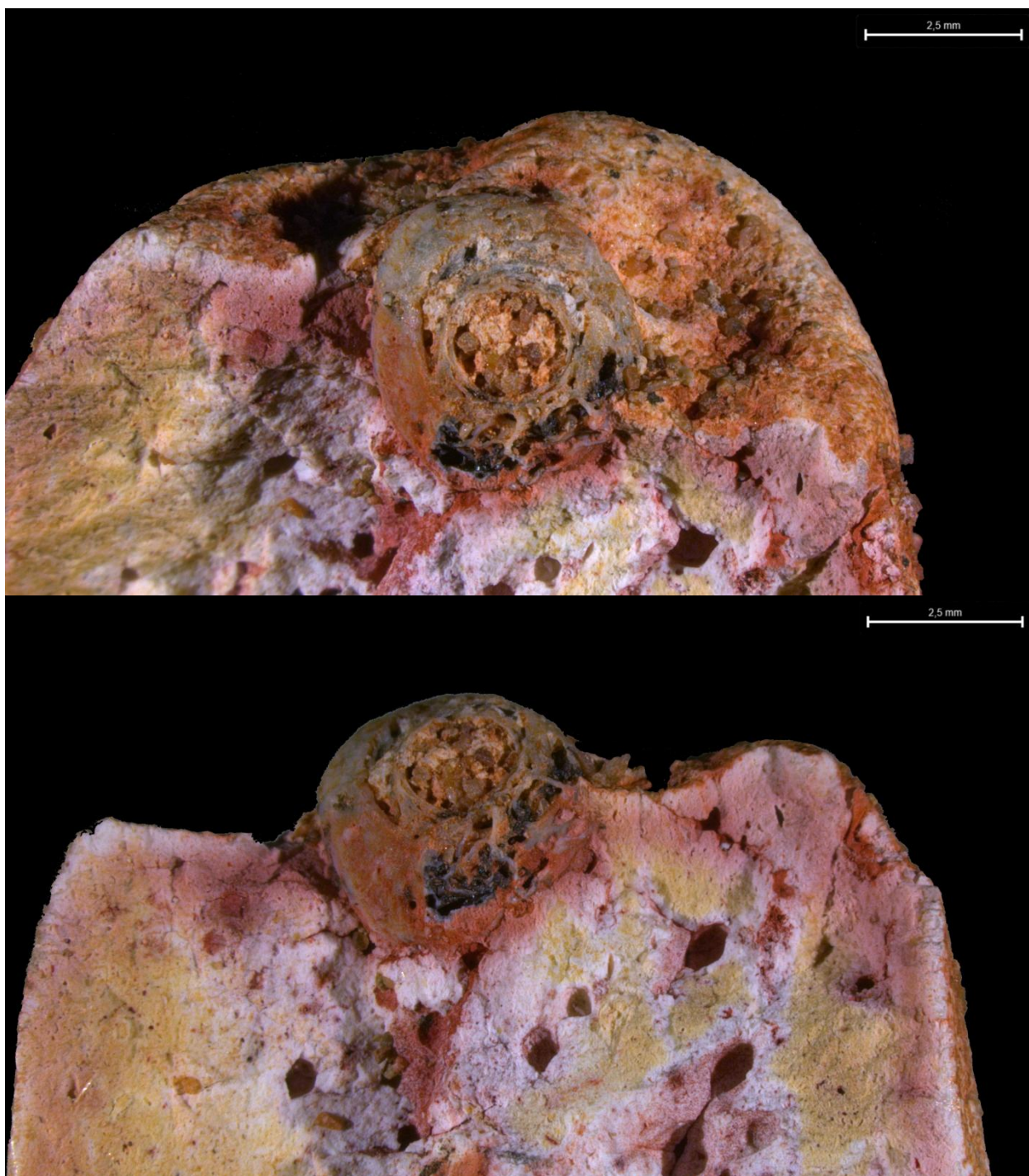
(Стародубцева, 2008). Рыбы жили в мелководной части экотона на затопленной территории во время влажного сезона. Последние, оставшись в понижениях дна, при спаде уреза воды в засушливый сезон оказывались изолированы в обособленном от русла старичном озере или другом залитым водой углублении. После обмеления и последующего высыхания данной замкнутой части водоёма рыба погибала и становилась лёгкодоступной пищей для обитателей береговой части экотона. Последним обстоятельством объясняется обилие остатков рыбьей чешуи в виде включений в копролитах при довольно малом количестве копролитов, принадлежавших рыбам.



**Рис. 19.** Копролит тероцефала морфотипа А2 с чешуёй палеонисков экз. ПИН, № 5078/106, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Ценным диагностическим материалом являются зубы, встречающиеся в копролитах. Образцы зубов имеют разную степень повреждённости, но данный вид включений не критично подвержен влиянию желудочных ферментов и сохраняет диагностические признаки. Благодаря этому, возможно точнее реконструировать роль животного в трофических связях. Так было отмечено поедание тероцефалами ювенильных особей *Archosaurus rossicus* (Сенников, 2017) В копролите морфотипа А1 (тероцефалы среднего размера, вероятно *Moschovaytsia*) обнаружен зуб архозавроморфного типа с режущими кантами без зазубрин, принадлежавший мелкой рептилии из группы *Diapsida*, *Archosauromorpha*, наиболее вероятно, *Prolacertilia*. Также в копролитах данного морфотипа встречаются остатки зубов, предположительно являющихся нёбными клыками амфибий *Temnospondylii*. Дальнейшее определение затруднено, так как большая часть

зуба, в том числе острая часть коронки, погружены в толщу копролита. Доступными для изучения являются только поверхность зуба с пульпарной камерой и остатками дентина. Судя по размеру найденных в копролитах клыков и костных остатках темноспондилов, найденных в Вязниках, можно сделать предположение о питании *Moschowhaitsia* погибшими крупными амфибиями. Охота некрупных тероцефалов на крупноразмерных постоянноводным амфибий представляется маловероятной. Данная ситуация вероятна лишь в случае крайнего пересыхания водоёма, когда крупные водные обитатели становятся крайне уязвимыми. Сходная ситуация наблюдается при питании рыбой шакалов во время заморозов и пересыханий водоёмов Прикаспийской низменности.



**Рис. 20.** Копролит тероцефала морфотипа А2 с зубом темноспондильной амфибии экз. ПИН, № 5078/103, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус: сверху – вид сверху, снизу – вид сбоку.



**Рис. 21.** Копролит плотоядной рептилии морфотипа В с зубом диапсидной рептилии экз. ПИН, № 5078/112, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус: сверху – общий вид сломанного копролита, снизу – зуб диапсидной рептилии, содержащийся в толще копролита.

Внутри материала копролитов встречаются яйца гельминтов и полости с остатками взрослых особей и их покровов (Bajdek et al., 2016; Сенников и др., 2016), что свидетельствует о наличии эндопаразитов у некоторых особей. Также, в толще копролита могут присутствовать полости различных форм и размеров, вероятно связанных с деятельностью бактерий-симбионтов желудочно-кишечного тракта или же простейших и бактерий-редуцентов, остатки которых обнаружены в копролитах (Bajdek et al., 2016; Сенников и др., 2016). К полостям данного происхождения могут принадлежать и полости вокруг непереваренных остатков, таких, как зуб *Archosaurus rossicus* (Сенников 2017). В литературе есть упоминания о протяжённых полостях малого диаметра в копролитах группы морфотипов А, принадлежащих тероцефалам. Происхождение полостей связывается и остатками шерсти, которая могла попасть в желудочно-кишечный тракт животного либо при поедании организма, покрытого шерстью, либо при вылизывании собственной шерсти, что наблюдается у современных хищных млекопитающих. (Bajdek et al., 2016; Сенников, 2017).

### **Следы редуцентов**

Копролиты содержат следы деятельности редуцентов различных размерных классов. Встречаются 4 основных типа:

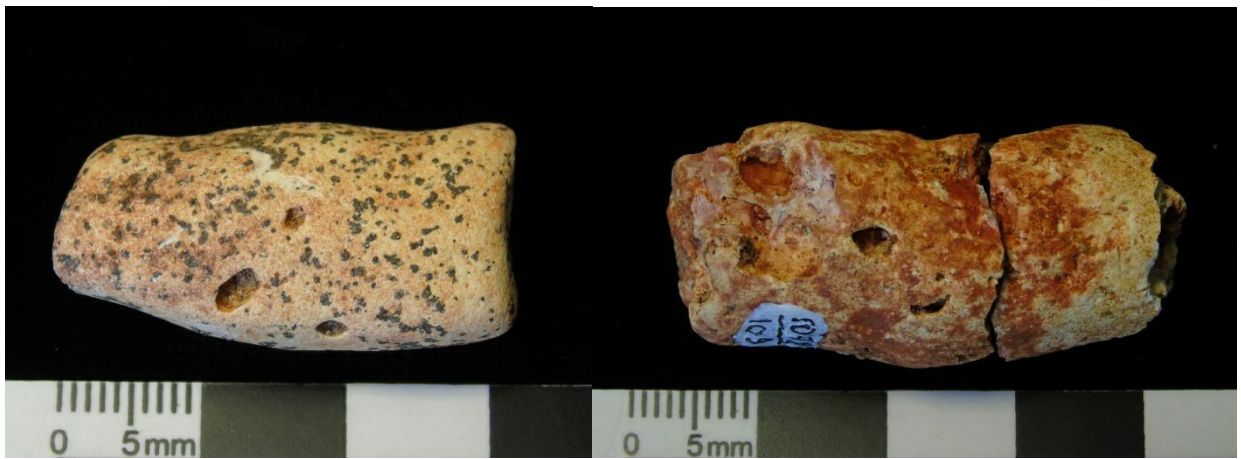
Следы деятельности бактерий и простейших (Bajdek et al., 2016; Сенников и др., 2016)

Норки, проходящие по поверхности копролита и заглубляющиеся внутрь материала копролита, образующие извитые ходы диаметром 1–1.2 мм и 0.3 мм в поперечнике (Сенников 2017). Данные ходы, наиболее вероятно являются следами деятельности свободноживущих *Nematoda* или же мелкоразмерными жуками *Permosinida*. Данные следы редуцентов принципиально отличаются от полостей, оставленных гельминтами, наличием выхода, открывающегося за пределы фекальной массы, в то время как полости, содержащие остатки гельминтов всегда замкнуты.



**Рис. 22.** Копролит тероцефала морфотипа А2 со следами мелкоразмерных копрофагов экз. ПИН, № 5078/113, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Крупные, ранее не отмечавшиеся в научной литературе следы, вероятно оставленные крупноразмерными представителями *Permosinida*, обнаруженных в том числе в Вязниках (Пономаренко, 2011). Данные следы представлены относительно крупными (30-60 мм в диаметре), незаглубляющимися глубоко в материал копролита отверстия полушарообразной, цилиндрической или аморфной формы. Важно отметить, что данные остатки деятельности копрофагов обнаружены исключительно на копролитах морфотипов группы А и В. Данные морфотипы принадлежат представителям наземных тетрапод (*Therocerphalia*, *Archosauria*). Также, копролиты со следами крупных погрызов зачастую несут на себе трещины усыхания, что лишь подкрепляет предположение о их происхождении с помощью наземных жуков.



**Рис. 23.** Копролит тероцефала морфотипа А2 со следами крупноразмерных копрофагов экз. ПИН, № 5078/108 (слева), ПИН, № 5078/109 (слева), местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.



**Рис. 24.** Копролит текодонта морфотипа В со следами крупноразмерных копрофагов аморфной формы экз. ПИН, № 5078/107, копролит тероцефала морфотипа А2 со сквозным ходом крупноразмерного копрофага экз. ПИН, № 5078/110, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

### **Выводы**

После разбора материала линзы, содержащей копролиты, было найдено более 1500 фрагментов копролитов позвоночных животных, 488 из которых были определены до таксонов различного ранга. По данному материалу были изучены различного рода

включения, в том числе обнаруженные впервые. Во всех морфотипах копролитов были обнаружены включения в виде остатков чешуи рыб, что свидетельствует о важной роли рыб в трофических цепях (присутствие в рационе всех позвоночных мелководно-берегового экотона) и скорректировать имеющиеся модели экосистемы вязниковской фауны. Из предложенных ранее моделей выделения морфотипов копролитов, только 4 морфотипа (B, D, E, G) показали себя как истинные, ещё 2 переведены в ранг групп морфотипов (A и C). Было выделено 7 новых морфотипов (A1, A2, C1, C2, C3, J, K), 5 из которых объединяются в группы, ранее рассматривавшиеся, как самостоятельные морфотипы (группа морфотипов A и C). Для группы морфотипов A и морфотипа B было показано наличие копролитов ювенильных особей. Была установлена относительная численность позвоночных животных в мелководно-береговом экотоне на основе объективных данных. Доказано доминирование тероцефалов в данном местообитании. Также отмечено численное преобладание среднеразмерных тероцефалов. Среди обитателей мелководной части экотона наиболее многочисленными были крупные амфибии и рыбы палеониски.

### **Благодарности**

Выражаю признательность руководству и сотрудникам Палеонтологического института РАН за помощь при написании данной работы.

Особую благодарность хочется выразить научному руководителю – ведущему научному сотруднику, заведующему лабораторией палеогерпетологии ПИН РАН, кандидату биологических наук - А.Г. Сенникову и старшему научному сотруднику лаборатории палеоэнтомологии РАН, кандидату биологических наук, кружководу палеонтологического кружка - А.С. Шмакову за неоценимую помощь, консультации и чуткое руководство при написании данной работы; старшему научному сотруднику лаборатории палеогерпетологии, кандидату геолого-минералогических наук - В.К. Голубеву и старшему научному сотруднику лаборатории палеогерпетологии ПИН РАН, кандидату биологических наук - О.А. Лебедеву за помощь в определении материала и ценные консультации; старшему научному сотруднику кабинета приборной аналитики и лаборатории артропод ПИН РАН, кандидату биологических наук - Р.А. Ракитову за помощь с фотоматериалами; юннатам палеонтологического кружка при Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова: Е.Е. Ивановой, А.И. Кузьменко и Ф.А. Шмакову за помощь в оформлении и иллюстрировании работы, советы и моральную поддержку!

## Библиографический список

- Аристов Д.С., Сенников А.Г., Голубев В.К.* Новые данные по пограничным отложениям перми и триаса в окрестностях Вязников (Владимирская область) // Палеострат-2014. Годичное собр. (науч. конф.) секц. палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 27–29 января 2014 г.). Тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2014. С. 10–11.
- Ивахненко М.Ф.* Тетраподы Восточно-Европейского плакката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: Пермск. обл. краеведч. муз., 2001. 200 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 283).
- Миних А.В., Миних М.Г., Андрушкевич С. О.* Ихтиофауна терминальной перми в окрестностях г. Вязники Владимирской области// Изв. Саратов. ун-та. Нов. сер. Сер. Науки о Земле. 2014. Т. 14, вып. 2, С.91-96.
- Пономаренко А.Г.* Новые жесткокрылые (Insecta, Coleoptera) местонахождения Вязники, терминальная пермь Европейской России// Палеонтол. журн., 2011, № 4, С. 55-63.
- Сенников А.Г.* Новые данные по синэкологии Вязниковского наземного сообщества (терминальная пермь, центральная Россия)// Палеонтол. журн., 2017, № 4, С. 65–77.
- Сенников А.Г.* Позднепермское местонахождение Вязники – история и перспективы изучения // Междунар. конф., посв. 250-летию Гос. геол. музея им. В.И. Вернадского РАН “Современная геология: история, теория, практика” г. Москва. 14–16 окт. 2009 г. Тез. докл. М.: ГГМ РАН, 2009. С. 209–212.
- Сенников А.Г., Буланов В.В., Шольце Ф.,* Копролит с конхостраками из терминальной перми центральной России – палеобиологическое и стратиграфическое значение// Палеонтол. журн., 2020, № 1, С. 6–13.
- Сенников А.Г., Голубев В.К.* Первые находки раннетриасовых позвоночных в окрестностях г. Вязники // Палеострат-2013. Годичное собр. (науч. конф.) секц. палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 28–30 янв. 2013 г.). Прогр. и тез. докл. / Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2013. С. 63–65.
- Сенников А.Г., Голубев В.К., Буланов В.В.* Уникальные разрезы пограничных отложений перми и триаса в районе Гороховца (Владимирская область) // Матер. II науч.-практ. чт. им. акад. Ф.П. Саваренского. Вып. 2. Гороховец: Муниц. бюдж. учр. культ. “Межпоселенческая библиотека” Гороховецкого р-на Владимирской обл., 2014. С. 45–50.

- Сенников А.Г., Губин Ю.М., Голубев В.К. и др.* Новый ориктоценоз водного сообщества позднепермских позвоночных Центральной России // Палеонтол. журн. Ц2 2003. № 4. С. 80–88.
- Стародубцева И.А., Сенников А.Г., Сорока И.Л., Голубев В.К., Горбенко Н.В., Наугольных С.В., Кандинов М.М., Павлова Л.А., Новиков И.В.; [отв. ред А.С. Алексеев]* Геологическая история Подмосковья в коллекциях естественнонаучных музеев Российской академии наук // Гос. геол. музей им. В.И. Вернадского РАН ; Палеонтол. ин-т РАН . - М. : Наука, 2008. С. 60-81.
- Татаринов Л. П.* Материалы по псевдозухиям СССР // Палеонтол. журн. 1961. № 1. С. 117–132.
- Bajdek P., Qvarnstrom M., Owocki K. et al.* Microbiota and food residues including possible evidence of pre-mammalian hair in Upper Permian coprolites from Russia // *Lethaia*. 2016. V. 49. № 4. P. 455–477.
- Cruickshank A.R.I.* The proterosuchian thecodonts // *Studies in vertebrate evolution* / Eds. Joysey K.A., Kemp T.S. Edinburgh: Oliver and Boyd, 1972. P. 89–119.
- Owocki K., Niedźwiedzki G., Sennikov A.G. et al.* Upper Permian vertebrate coprolites from Vyazniki and Gorokhovets, Vyatkian regional stage, Russian platform // *Palaios*. 2012. V. 27. №12. P. 867–877.
- Ivakhnenko M.F.* Permian and Triassic therocephals (Eutherapsida) of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2011. V. 45. №9. P. 981–1144.
- Niedźwiedzki G., Bajdek P., Qvarnstrom M. et al.* Reduction of vertebrate coprolite diversity in association to the end Permian extinction event in Vyazniki region, Central Russia // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* 2016. V. 450. P. 77–90.
- Somaweera R., Brien M., Shine R.* The role of predation in shaping crocodylian natural history // *Herpetol. Monogr.* 2013. V. 27. № 1. P. 23–51.