

ГБОУДО МОСКОВСКИЙ ДЕТСКО-ЮНОШЕСКИЙ ЦЕНТР ЭКОЛОГИИ, КРАЕВЕДЕНИЯ И
ТУРИЗМА
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ КРУЖОК ПРИ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОМ МУЗЕЕ ИМЕНИ Ю.А.
ОРЛОВА



«ДЕТРИТНЫЕ ПИЩЕВЫЕ ЦЕПИ ВЯЗНИКОВСКОГО СООБЩЕСТВА (ПОЗДНЯЯ
ПЕРМЬ, ВОСТОЧНАЯ ЕВРОПА)»

Автор:

Черных Федор Михайлович,
палеокружок при
палеонтологическом музее им
Ю.А. Орлова

Научный руководитель:

В.н.с., зав. лабораторией
палеогерпетологии ПИН РАН,
к.б.н. Сенников А.Г., к.б.н.,
с.н.с. Шмаков А.С.

Москва, 2024 г.

Содержание

Введение	3
Обзор литературы	3
Цели и задачи	5
Материалы и методы	5
Результаты.....	6
Следы бактериального разложения.....	6
Следы мелкоразмерных детритофагов.....	7
Следы крупноразмерных детритофагов.....	8
Древнейшие свидетельства появления насекомых в нише копрофагов.....	11
Выводы.....	13
Благодарности	13
Библиографический список	15

Введение

Позднепермская вязниковская биота Центральной России отражает один из важных этапов перестройки наземных экосистем на границе палеозоя и мезозоя. Для реконструкции детритных цепей питания, существовавших в вязниковском сообществе, важнейшую роль играет исследование ихнофоссилий, в частности копролитов позвоночных, несущих на себе следы жизнедеятельности детритофагов. Изучение следов жизнедеятельности детритофагов позволяет уточнить роль различных организмов, занимавших эту нишу и выявить ранее неизвестные аспекты их биологии.

Обзор литературы

В 1999-2022 годах Палеонтологическим институтом им. А.А. Борисяка проводились комплексные полевые работы на позднепермских местонахождениях в Вязниковском и Гороховецком районах Владимирской области. Здесь были обнаружены остатки позвоночных животных, принадлежащих к вязниковской фауне, во многих чертах которой наблюдается переход от палеозойских к мезозойским экосистемам (Сенников и др., 2003, 2013, 2014; Сенников, 2009).

В 2008-2013 годах состоялась совместная российско-польская экспедиция, когда, в частности, были проведены раскопки в местонахождения Быковка и Жуков Овраг (Владимирская область, окрестности города Вязники). Помимо костных остатков в раскопанной линзе были обнаружены многочисленные копролиты. На основе отобранного материала были описаны первые морфотипы копролитов позвоночных вязниковской фауны (Niedźwiedzki et al., 2016).

Позднее в ходе ревизии была скорректирована модель разделения копролитов на морфотипы и их таксономической привязки (Сенников и др., 2023). Также немалый интерес представляют включения непереваренных остатков, содержащихся в составе материала копролитов. Благодаря последним были скорректированы имеющиеся ранее (Сенников, 2017) модели трофических связей в вязниковском сообществе (Сенников и др., 2023).

Костные остатки различных таксонов даже в сходных условиях попадают в палеонтологическую летопись весьма избирательно и с разной степенью сохранности, что позволяет оценить по ним лишь общее биоразнообразие (в силу влияния особенностей захоронения, таких, как перенос и накопление, а также фоссилизации). Копролиты различных таксономических групп, в отличие от костных остатков, сохраняются в сходных условиях примерно одинаково, в силу чего по ним можно произвести не только оценку

биоразнообразия, но и статистически описать экосистему, в рамках которой они были оставлены. Хрупкость копролитов, как до fossilization, так и после неё, что исключает возможность дальнего переноса. Следовательно, по копролитам можно статистически описать экосистему, в которой они образовались с минимально возможной погрешностью. Таким образом, было проведено статистическое описание мелководно-берегового экотона (переходного биогеоценоза, соединяющего экосистемы суши и водные экосистемы) в рамках экосистемы вязниковского времени. Данная территория, в силу климатических особенностей поздней перми, раз в год подвергалась затоплению (во влажный сезон) в ходе деятельности полноводной реки и осушению (во время сухого сезона), когда река могла сильно мелеть или даже распадаться на мелкие замкнутые остаточные водоёмы (Стародубцева и др., 2008). Зачастую, данные водоёмы заключали в себе рыб и других водных организмов, что играло важную роль в формировании кормовой базы мелководно-берегового экотона. Эта особенность объясняет доминирование среднеразмерных тероцефалов (*Therocerphalia*), в копролитах которых большую часть включений составляет чешуя рыб палеонисков (*Palaenisciformes*) при сравнительно небольшой численности рыб, также обнаруженных в виде костных остатков в окрестностях Вязников (Миних и др., 2014). Во всех морфотипах копролитов позвоночных вязниковской фауны, в том числе наземных животных, обнаружены включения в виде чешуи рыб, что скорее всего является следствием вышеупомянутой особенности режима водного питания реки и формирования кормовой базы мелководно-берегового экотона (Сенников и др., 2023).

В толще материала копролита зачастую встречаются полости различной природы. В некоторых полостях были обнаружены остатки паразитических круглых червей (*Nematoda*) и их яиц (последние содержатся в толще копролита). Стоит отметить, что полости, содержащие гельминтов, никогда не открываются на поверхность копролитов. Данное обстоятельство явно свидетельствует о том, что гельминты и их яйца находились в фекальном материале ещё до его выхода за пределы желудочно-кишечного тракта животного, а не проникали в толщу помёта после его выхода из организма. Также в толще копролитов могут присутствовать полости различных форм и размеров, чьё происхождение, вероятно, связано 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; Сенников и др., 2023).

Некоторые полости содержат в себе непереваренные растительные остатки и вытянутые полости, интерпретируемые, как остатки волосяного покрова. Первые были отмечены как для растительноядных (*Dicynodontia*; *Pareiasauria*, *Elginiidae*), так и для хищных животных

(Therocerphalia). Однако второй тип включений встречался лишь в копролитах тероцефалов, что может свидетельствовать о наличии у последних шерсти, которую в свою очередь они вылизывали подобно современным хищным млекопитающим из семейства кошачьих (Felidae), псовых (Canidae) и пр. (Bajdek et al., 2016; Сенников и др., 2016; Сенников и др., 2023)

Среди прочего копролиты позвоночных вязниковской фауны несут на себе следы жизнедеятельности детритофагов и редуцентов. Ранее были отмечены следы в виде извитых ходов, углубляющихся в толщу материала копролита. Данные ходы всегда открываются на поверхность копролита, из чего можно сделать вывод о том, что они были оставлены редуцентами, начавшими потребление фекального материала уже после выхода последнего за пределы желудочно-кишечного тракта животного. Диаметр данных ходов укладывается в 2 непересекающихся диапазона: 0.3 мм и 1–1.2 мм, что позволяет выделить их, как отдельные типы следов жизнедеятельности редуцентов (Сенников, 2013; Owocki et al., 2012; Niedźwiedzki et al., 2016; Bajdek et al., 2016, 2017; Сенников, 2017). В более поздних исследованиях была предложена таксономическая привязка данного типа следов. Вероятно, последние были оставлены свободноживущими нематодами (Nematoda) и мелкоразмерными жуками из семейства Permosynidae (Сенников и др., 2023). Позже был обнаружен ещё один тип следов более крупного диаметра (30–60 мм). Данные ходы цилиндрической или аморфной формы тоже открываются на поверхность копролита, но при этом уходят не слишком глубоко в толщу материала копролита. Эти особенности строения позволяют предположить, что данный тип следов жизнедеятельности был оставлен средне- и крупноразмерными жуками из семейства Permosynidae (Сенников и др., 2023).

Цель и задачи

Целью данного исследования являлось изучение детритных цепей питания вязниковского сообщества (поздняя пермь, Восточная Европа).

Были поставлены такие задачи, как проведение ревизии типов следов жизнедеятельности детритофагов, содержащихся на копролитах позвоночных вязниковской фауны; определение таксономической приуроченности детритофагов к следам их жизнедеятельности и механизма их образования.

Материалы и методы

Отбор материала производился в 1999–2022 годах экспедиционным отрядом А.Г. Сенникова раскопчным способом в местонахождениях Быковка и Жуков овраг

(Владимирская область, Вязниковский и Гороховецкий районы). Раскопки линзы, содержащей копролиты, проводились с применением метода снятия вскрыши (разбор слоёв происходит поочерёдно, начиная с самого молодого - верхнего). Из материала раскопанных линз отбирались копролиты и фрагменты породы, их содержащие. Отобранные образцы упаковывались для безопасной транспортировки в лабораторию палеогерпетологии ПИН РАН, после которой подвергались механической препаровке 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). При разборе материала отмечались следы жизнедеятельности детритофагов. Последние сравнивались с ранее описанными следами жизнедеятельности детритофагов (Сенников, 2017), по ранее неотмеченным на основе сравнительных данных были составлены описания. Копролиты позвоночных, несущие на себе следы жизнедеятельности детритофагов также были исследованы с помощью томографа NEOSCAN-80 и созданных на основе полученных данных 3D моделей с помощью CTvox64. Образцы фотографировались с помощью фотоаппарата SONY-Cybershot DSC-H400 и сканирующего электронного микроскопа TESCAN VEGA-2. На основе особенностей характера следов жизнедеятельности детритофагов была установлена таксономическая приуроченность к организмам, наиболее вероятно, оставившим их. С учётом морфологических особенностей и особенностей биологии организмов, оставивших данные следы, были выяснены наиболее вероятные механизмы образования последних.

Результаты

Следы бактериального разложения

Копролиты позвоночных вязниковской фауны также несут на себе следы бактериального разложения. Данный тип следов жизнедеятельности редуцентов представлен замкнутыми полостями различной формы и диаметра. Примечательно, что последние никогда не образуют ходов регулярной формы (что характерно для других следов жизнедеятельности детритофагов, таких, как повреждения, оставленные беспозвоночными). Обычно полости, чьё происхождения связывается с бактериальным происхождением, имеют округлую форму и небольшой диаметр (1-2 мм), но встречаются полости как большего, так и меньшего диаметра. На стенках данных полостей были обнаружены бактериальные сферулы, сходные со стафилококковыми скоплениями (Niedźwiedzki et al., 2016). Данный тип следов жизнедеятельности редуцентов сходен с нынешним бактериальным разложением, происходящим на суше. Данное обстоятельство дополнительно свидетельствует о том, что копролиты позвоночных вязниковской фауны до фоссилизации могли значительное время

находиться на суше и подвергаться воздействию детритофагов и редуцентов. Вероятно, полости данного типа также могли быть образованы симбионтами, попавшими в состав фекального материала ещё во время нахождения последнего в желудочно-кишечном тракте животного, его оставившего.

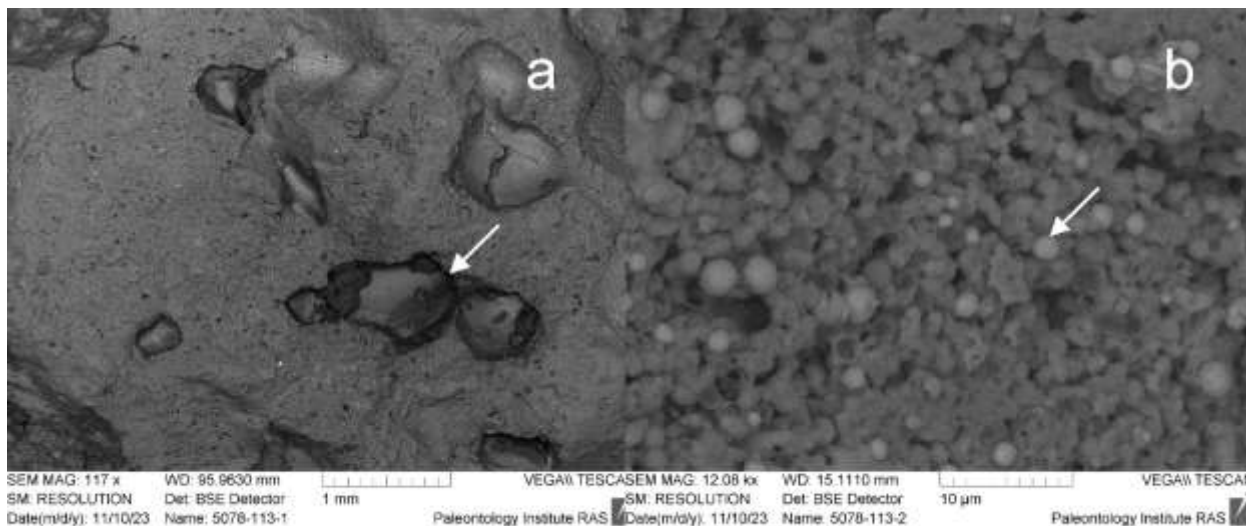


Рис. 1. Копролит тероцефала морфотипа А2 со следами бактериального разложения экз. ПИН, № 5078/113, а – полости, образовавшиеся в ходе бактериального разложения, б – бактериальные сферулы, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Следы мелкоразмерных детритофагов

Среди прочего копролиты позвоночных вязниковской фауны несут на себе следы жизнедеятельности мелкоразмерных детритофагов. Данный морфотип представлен цилиндрическими в сечении ходами, открывающимися наружу на поверхности копролита. Часто ход продолжается на поверхности копролита в виде извитой канавки такого же диаметра, что и основной ход. Стенки хода не несут явно выраженных следов рытья. Вероятно, сравнительно большая протяжённость следа на поверхности копролита объясняется целенаправленным питанием полужидкой фракцией внешней части копролита. Таким образом, можно предположить, что основным пищевым объектом детритофагов данного типа была богатая симбиотическими бактериями слизи, окружавшей помёт во время нахождения последнего в желудочно-кишечном тракте животного и после выхода за его пределы. В то же время извитые ходы, погружающиеся в толщу копролита можно связать с заботой о потомстве. Предположительно в данных ходах могли развиваться отложенные взрослыми особями яйца и вышедшие из них ювенильные организмы. Стоит отметить, что данный тип следов жизнедеятельности встречается исключительно на малоповреждённых

(т.е. сравнительно быстро захоронившихся) копролитах, практически никогда не несущих на себе следы продолжительного усыхания, что дополнительно свидетельствует о целенаправленном питании полужидкой фракцией фекалий, существовавшей в данных условиях сравнительно недолго.

Отмеченные ранее следы жизнедеятельности детритофагов меньшего диаметра (Сенников и др., 2023), по видимости являют собой два отдельных морфотипа.

Данные морфотипы представлены ходами различного диаметра, чьи диапазоны величин не перекрываются. Первый морфотип извитых ходов, зачастую идущих по поверхности, характеризуются диаметром 0.5–1.2 мм. Второй морфотип обладает меньшим диаметром 0.1–0.3 мм в поперечнике (Сенников 2017; Сенников и др., 2023). Данные ходы, наиболее вероятно являются следами деятельности свободноживущих круглых червей (Nematoda), предположительно, относящихся к отряду Diplogasterida. Большой диапазон диаметра ходов, вероятно, объясняется широкой предполагаемой таксономической привязкой (т.е. размерными отличиями различных представителей отряда Diplogasterida). В существующих сегодня сообществах диплогастериды играют важную роль в детритных цепях питания. Для подавляющего большинства нынеживущих представителей данного таксона было отмечено питание разлагающимся органическим материалом: среди прочего, навозом (Гагарин, 2008).

Высказанное ранее предположение о связи мелкогазмерных следов жизнедеятельности детритофагов и мелкогазмерных жуков из семейства пермосенид (Permosynida) (Сенников, 2023) было опровергнуто. Даже наиболее мелкие из известных представителей пермосенид, остатки которых были обнаружены в окрестностях Вязников (Паноморенко, 2011) не могли бы оставить данные ходы в силу морфологических особенностей.

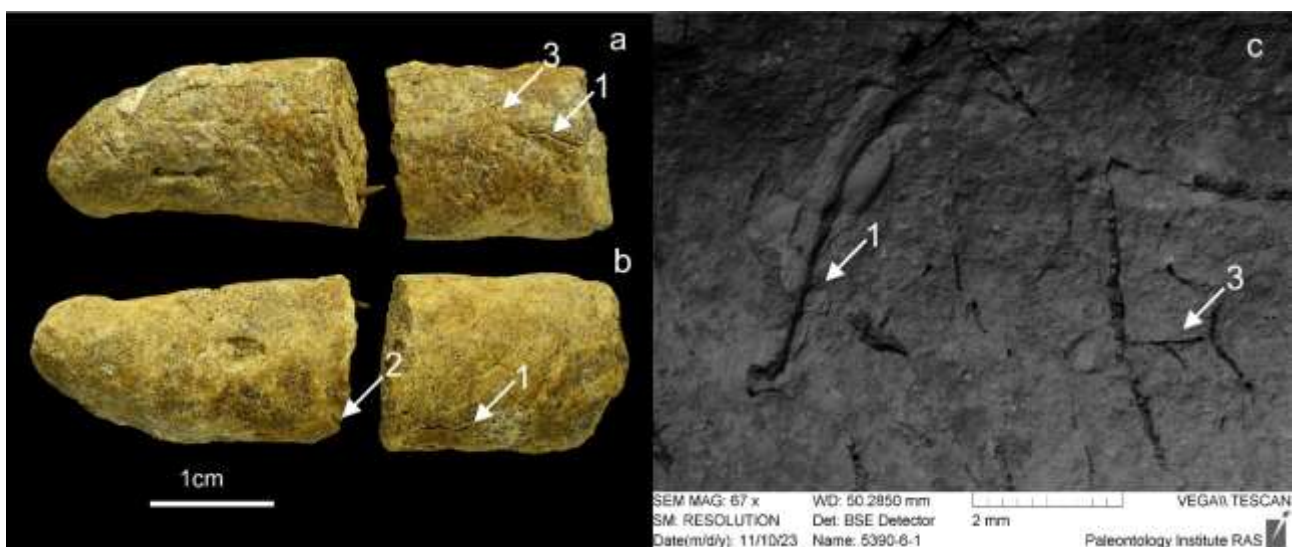


Рис. 2. Копролит тероцефала морфотипа А2 со следами жизнедеятельности мелкогазмерных

детритофагов экз. ПИН, № 5390/6, а – копролит, вид сбоку, b – копролит, вид сверху, с – поверхность копролита; 1 – поперечные ходы мелкоразмерных редуцентов большого диаметра, 2 – ходы мелкоразмерных редуцентов большого диаметра, уходящие в толщу копролита, 3 – следы мелкоразмерных редуцентов меньшего диаметра, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Следы крупноразмерных детритофагов

Отмеченные ранее следы жизнедеятельности детритофагов большого диаметра (Сенников и др., 2023), по видимости являют собой два отдельных морфотипа, а соответственно имеют различную таксономическую привязку.

Первый морфотип представлен цилиндрическими в сечении ходами, открывающимися наружу на поверхности копролита. Стенки хода не несут явно выраженных следов рытья. Ходы диаметром 2-6 мм не ветвятся, прямые или слабо извитые. Выход на поверхность в виде сужающегося горлышка, открывающегося в толщу копролита сферической камерой или цилиндрическим ходом с расширением. Довольно широкий диапазон значений диаметра ходов и камер, вероятно, объясняется стадией проклядывания хода имаго или развития личинки, в ней обитавшей. Также диаметр ходов мог отличаться у различных видов пермосинид, в соответствии с размерными характеристиками, которые возможно оценить по имаго, описанным из позднепермских разрезов, окрестностей Вязников (Пономаренко, 2011; Лозовский и др., 2016). Примечательно, что все обнаруженные следы жизнедеятельности детритофагов данного морфотипа приходятся исключительно на морфотипы копролитов крупных наземных позвоночных: архозавров и тероцефалов (морфотип В – *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960; группа морфотипов А – *Whaitsiidae*). Исходя из диаметра ходов (соответствующих размерам мелко- и среднеразмерных пермосинид) и других особенностей их строения, а также субстратной приуроченности, можно предположить, что данный морфотип следов жизнедеятельности был оставлен жуками-пермосинидами (*Permosynidae*), остатки которых были обнаружены в окрестностях Вязников (Пономаренко, 2011; Лозовский и др., 2016) и их личинками.

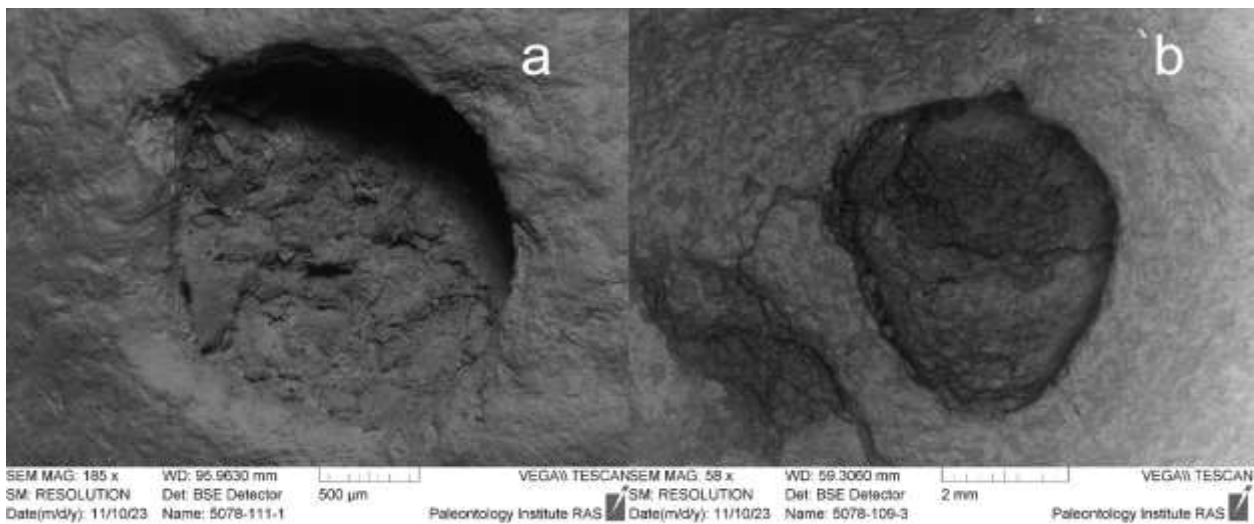


Рис. 3. Копролиты тероцефала морфотипа А2 с ходами крупноразмерных редуцентов, а – экз. ПИН, № 5078/111, б – экз. ПИН, № 5078/109, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Второй морфотип крупноразмерных следов жизнедеятельности детритофагов представлен неглубокими погрызами на поверхности копролитов позвоночных. Данный морфотип обычно образован поверхностными повреждениями, обычно не уходящими глубоко в толщу копролита. Край повреждений не образует каких-либо сужений или ходов. Поверхность погрыза покрыта радиальными или косыми, зачастую пересекающимися линейными углублениями, вероятно, следами ротовых придатков. Данные следы жизнедеятельности редуцентов встречаются тоже исключительно на морфотипах копролитов крупных наземных позвоночных: архозавров и тероцефалов (морфотип В – *Archosaurus rossicus* Tatarinov, 1960; группа морфотипов А – *Waitsidae*). Вероятнее всего данные следы были оставлены при помощи мандибул тараканов (*Blattidae*), остатки которых были обнаружены в окрестностях Вязников (Пономаренко, 2011; Лозовский и др., 2016). Данное предположение подкрепляется характером следов на поверхности повреждения копролита. Борозды от мандибул образуют дугу, вписывающуюся в тупой угол, вершиной которого является центр погрыза, а сторонам принадлежат точки начала и конца данной борозды. Такие протяжённые следы свидетельствуют о довольно широком разведении мандибул друг относительно друга. Данной особенностью обладает только грызущий тип ротового аппарата с малоспециализированными челюстями, для насекомых вязниковской фауны характерный лишь для тараканов (*Blattidae*), в то время, как остальные обладатели грызущего ротового аппарата имели мандибулы более массивные, характерные для других семейств, для которых можно предполагать возможность занятия экологической ниши редуцентов-копрофагов

(Grylloblattidae, Permosynidae и др.), чьи остатки были обнаружены в одновозрастных местонахождениях в окрестностях Вязников (Пономаренко, 2011; Лозовский и др., 2016).

Судя по всему, крупноразмерные детритофаги приходили на смену мелкоразмерным после высыхания полужидкой фракции фекалий. Об этом свидетельствует наличие следов усыхания на копролитах, повреждённых крупноразмерными детритофагами. Данная особенность также доказывает, что основным объектом питания последних был именно фекальный материал, а не слизь, богатая микрофлорой, содержащаяся в полужидкой фракции фекалий (что характерно для мелкоразмерных детритофагов).

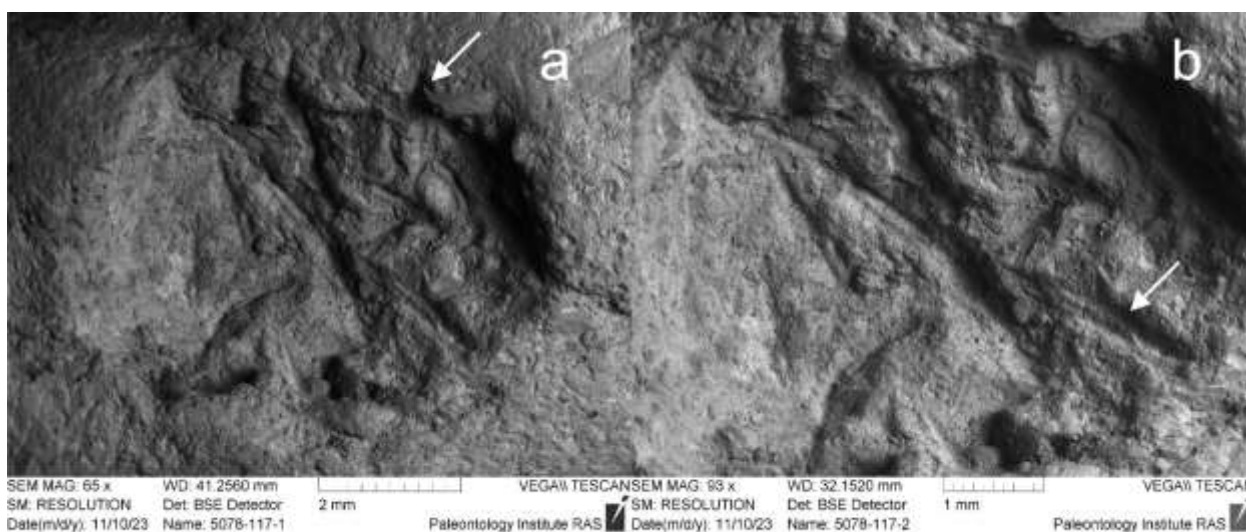


Рис. 4. Копролит тероцефала морфотипа А2 с поверхностными погрызами, оставленными крупноразмерными детритофагами, экз. ПИН, № 5078/117, а – общий вид погрыза, б – следы мандибул, местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Древнейшие свидетельства появления насекомых в нише копрофагов

По форме копролита можно судить о его расположении относительно поверхности микрорельефа. К примеру, нижняя сторона может быть достоверно выявлена по уплощению копролита параллельно его длинной оси. Иногда копролит может нести на себе следы субстрата, на котором он был оставлен – включения фрагментов частиц песка, вклеенных в материал копролита на нижней поверхности. Принимая во внимание данные об ориентации копролита в пространстве, можно заметить, что все следы крупноразмерных детритофагов открываются на поверхность копролита на поверхности, не соприкасавшейся с субстратом. Из этого обстоятельства следует, что для детритофагов, принадлежавших к вязниковской фауне, не была характерна стратегия жуков-туннеллеров, поделывавших подземные ходы-туннели, поедая фекальные массы с нижней стороны. Исходя из особенностей ходов

крупноразмерных детритофагов – жуков пермосинид (цилиндрические ходы крупного диаметра) можно сделать вывод о том, что для данных детритофагов была характерна стратегия жуков-двеллеров. Жуки с данной стратегией не проделывают подземных ходов, а проникают с внешней поверхности фекальных масс, в толще которых и обитают. Об этом свидетельствует наличие расширенной камеры в составе хода, уходящего в толщу фекального материала. Таким образом данные следы жизнедеятельности жуков пермосинид являются древнейшим свидетельством появления стратегии жуков-двеллеров, отодвигая данное событие на 180 млн лет назад, относительно предыдущих находок, датированных поздним мелом (70 млн лет назад). Следы позднемеловых детритофагов принадлежали жукам-навозникам, (Chin et al., 1996; Храмов, 2022). Вышеупомянутые детритофаги принадлежат к разным семействам и фаунам. Между этими детритофагами не наблюдается эволюционной преемственности в экологической нише копрофагов. Данные обстоятельства позволяют утверждать о том, что стратегия жуков-двеллеров появлялась неоднократно и конвергентно в различных сообществах, начиная с поздней перми.

Древнейшие ранее обнаруженные следы жизнедеятельности детритофагов, оставленные тараканами, относятся к нижнему мелу (барремский ярус). Данные тараканы из семейства Blattulidae, питались помётом динозавров-зауропод, о чём помимо следов жизнедеятельности на копролитах свидетельствуют и общие ареалы (Vršanský P. et al., 2013; Храмов, 2022). Таким образом находка следов жизнедеятельности детритофагов, оставленных тараканами, является древнейшим свидетельством появления тараканов в экологической нише копрофагов, отодвигая данное событие более чем на 130 млн лет назад, относительно предыдущих находок, датированных поздним мелом (121 млн лет назад). Вышеупомянутые детритофаги принадлежат к разным семействам и фаунам. Между этими детритофагами не наблюдается эволюционной преемственности в экологической нише копрофагов. Данные обстоятельства позволяют утверждать о том, что различные группы тараканов (Blattoptera) неоднократно и конвергентно приходили к данной экологической нише в различных сообществах, начиная с поздней перми.

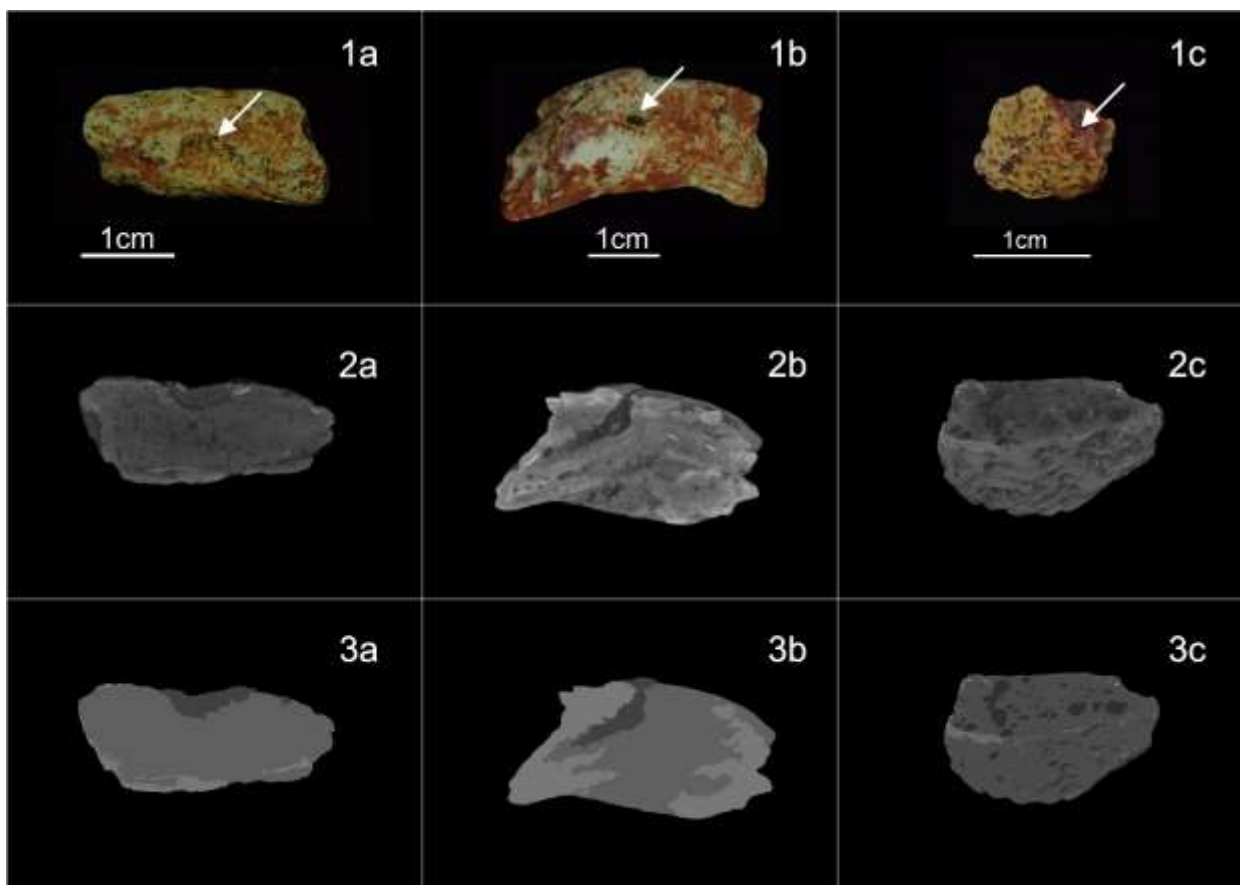


Рис. 5. Копролиты позвоночных вязниковской фауны со следами деятельности детритофагов и редуцентов, а – копролит морфотипа А2 с погрызом крупноразмерного редуцента, экз. ПИН, № 5078/117, б – копролит морфотипа В с ходом крупноразмерного редуцента, экз. ПИН, № 5078/86, с – копролит морфотипа А2 со следами бактериального разложения, ПИН, № 5078/113, 1 – фотография образца (стрелками отмечены следы жизнедеятельности детритофагов и редуцентов, 2 – срез трёхмерной модели, 3 – схема среза (тёмно-серым выделены следы жизнедеятельности детритофагов и редуцентов); местонахождение “Быковка”, Владимирская обл., Вязниковский р-н; верхняя пермь, вятский ярус, верхневятский подъярус.

Выводы

В результате проведённого исследования была осуществлена ревизия типов следов жизнедеятельности детритофагов на копролитах позвоночных вязниковской фауны, описанных ранее (Сенников, 2017; Сенников и др., 2023), установлена их возможная таксономическая принадлежность и механизм образования. Было показано наличие в вязниковской биоте детритофагов различных размерных классов и типов специализации, последовательно сменявших друг друга в процессе утилизации экскрементов. Первыми появлялись мелкоразмерные детритофаги – наиболее вероятно, свободноживущие Nematoda из отряда Diplogasterida, поедавшими полужидкую фракцию фекалий и содержащихся в ней

бактерий. Параллельно происходило бактериальное разложение. С высыханием экскремента им на смену приходили крупноразмерные копрофаги – скорее всего, тараканы (*Blattida*), оставлявшие поверхностные погрызы, и жуки-пермосиниды (*Permosynida*), оставлявшие цилиндрические ходы большего диаметра. Данные следы являются древнейшим свидетельством деятельности насекомых-копрофагов, конвергентно реализовавших существующие сегодня экологические ниши, которые, как предполагалось, были освоены насекомыми лишь к концу мезозоя (Chin et al., 1996; Vrřanský et al., 2013; Храмов, 2022). Таким образом, специализация к копрофагии возникла среди насекомых конвергентно и неоднократно, начиная с поздней перми.

Новые ихнологические данные существенно расширяют наши представления об эволюции адаптаций насекомых, а также о детритных цепях питания и экологических особенностях континентальных сообществ поздней перми Восточной Европы.

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, руководителю 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, компьютерной томографией и электронной микроскопией.

Библиографический список

- Гагарин В.Г.; [отв. ред Шобанов Н.А.] Нематоды отряда Diplogasterida фауны России // Ин-т биологии внутр. Вод им. И.Д. Папанина РАН.: Наука, 2008, С. 5-16.
- Лозовский В.Р., Ю. П. Балабанов Ю.П., Карасев Е.В., Новиков И.В., Пономаренко А.Г., Ярошенко О.П. Терминальная пермь Европейской России: вязниковский горизонт и недубовская пачка и граница перми и триаса // Палеонтол. журн., 2016, № 4, С. 38-54.
- 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., 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.). Progr. 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.
- Сенников А.Г., Черных Ф.М., Голубев В.К., Мизинцев Д.С. Новые данные по копролитам из верхнепермского местонахождения Быковка (Владимирская область) // Палеострат-2023. Годичное собр. (науч. конф.) секц. палеонтол. МОИП и Моск. отд. Палеонтол. об-ва при РАН (Москва, 30 янв. – 1 фев. 2023 г.). Progr. и тез. докл. / Ред. Голубев В.К., Алексеев А.С. М.: ПИН РАН, 2023. С. 64–65.

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 Алексеев А.С.] 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.

Храмов А.В. [науч. ред. Карцев В.М.] Краткая история насекомых: Шестиногие хозяева планеты // Альпина нон-фикшн, 2022. С. 298-316.

Bajdek P., Qvarnsrom 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.

Bajdek P., Qvarnsrom 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.

Chin K., Gill B.D. Dinosaurs, Dung Beetles, and Conifers: Participants in a Cretaceous Food Web // *Palaios*. 1996. Vol. 11. P. 280-285.

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.

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.

Vršanský P. et al. Cockroaches Probably Cleaned Up after Dinosaurs // *PLoS ONE*. 2013. Vol. 8: e80560.