

ГБОУДО города Москвы «Московский детско-юношеский центр экологии,
краеведения и туризма», ГБОУ «Школа № 57»

Обзор позднепермской Вязниковской фауны тетрапод

Автор работы:

Воронкина Арина Денисовна

Научные руководители:

Кулагина Л.В., Шмаков А.С.

Научный консультант:

Сенников А.Г., к.б.н.,

ПИН РАН

Москва 2024

Оглавление

Введение	2
Методология	3
История изучения	3
Геология местонахождения	6
Условие захоронения и кости последних сборов	9
Вязниковская тетраподная фауна и её отличия от ближайших фаун	10
Пермо-триасовый кризис	14
Заключение (вывод и благодарности)	17
Список литературы	18

Введение

В группе обнажений у г. Вязники Владимирской обл. открываются пермские отложения, ставшие типовыми для данной системы. Из них известна особая предкризисная Вязниковская фауна, имеющая большое значение в палеонтологической летописи.

Главной целью работы является обзор Вязниковской фауны, по большей части её тетраподного комплекса, за счёт изучения позднейших найденных образцов и сравнение их с более ранними. В том числе важной частью будет являться описание причин и процесса пермо-триасового кризиса, которые можно проследить по находкам.

В данной работе будут рассмотрены найденные в последней экспедиции кости, их препаровка и изучение, возможность их принадлежности к определённым таксонам. Их определение и внесение в списки может повлиять на разнообразие и точность описания данной фауны.

Так же будет рассмотрена история местонахождения, присвоение району Вязники титула типового региона перми, и геологическое описание разреза.

Методология

Найденные в последней экспедиции кости препарировались автором работы с 2022 по 2024 гг. Кости имеют обломочный характер, небольшие размеры и пористость структуры, от чего имеют повышенную хрупкость. Из-за этого работа с образцами потребовала большое количество времени.

Кости изначально пропитывались для увеличения их твёрдости. Затем тщательно отчищались от прилегающего песчаника и других пород с помощью кисточек и шил. По окончании препаровки куски склеивались в единую кость.

Далее кости сравнивались с предыдущими коллекциями из данного местонахождения и определялись. На основе полученных данных был составлен список найденных тетрапод.

История изучения

Первые упоминания отложений, названные в будущем пермскими, описывали и картировали российские геологи А.И. Оливьери, Г.П. Гельмерсен и др. в 1838 г. (подробнее освещенные в работах В.И. Игнатьева и Г.И. Блома). Они сравнивали их с красным лежнем, цехштейном или пестрым песчаником Центральной Европы и Англии.

С 1840 по 1841 гг. Сэр Родерик Импи Мурчисон — шотландский геолог, один из основоположников русской стратиграфии, заручившись поддержкой императора, смог организовать геологическую экспедицию по изучению Европейской России и Урала. Для участия в поездке он пригласил французского палеонтолога Эдуарда де Вернейля.

Важную информацию, в том числе геологические карты и описания разрезов предоставляли российские геологи — офицеры Корпуса горных инженеров. С российской стороны в экспедиции приняли участие граф А.А. фон

Кейзерлинг и Н.И. Кокшаров.

Впервые Мурчисон увидел обнажения пермских пород в Вязниках весной 1841 г. После обследования подмосковного каменноугольного бассейна, Мурчисон с Кокшаровым отправились через Нижний Новгород в Казань. По этому пути в Вязниках они впервые увидели пермские отложения, а их описание легло в основу характеристики верхнего пермского отдела, так как данные отложения достаточно полны. Таким образом, район Вязников является типовым регионом данной системы.

В результате экспедиции был создан первый монументальный научный труд — «Геологическое описание Европейской России и хребта Уральского» («The Geology of Russia in Europe and the Ural Mountains», 1845г.) и одна из первых и наиболее детальных геологических карт. Главным результатом проведенных исследований стало выделение на территории Российской империи новой пермской системы.

Спустя продолжительное время, в начале 90-х годов XIX в., были найдены первые ископаемые остатки позвоночных в Вязниках, геологом Н.М. Сибирцевым — «чешуйки *Palaeoniscus*».

Затем Вязники, как местонахождение позвоночных, было заново открыто в 1951 г., геологом А.А. Добролюбовым. Однако осмотр Вязниковского местонахождения, произведенный в следующем году, доставил лишь очень немного новых находок, так как стенки оврага оползли. Зато удалось обнаружить второй выход костеносных пород в песчаном карьере у западной окраины пригорода Ярцево. Обе точки под названием Вязники I и Вязники II вошли в «Каталог местонахождений пермских и триасовых наземных позвоночных на территории СССР», изданный Академией наук СССР в 1955 г. (Ефремов, Вьюшков, 1955).

В 1955 г. новые находки остатков позвоночных, сделанные

А.А. Добролюбовым в карьере Вязники II, явились поводом для повторного осмотра местонахождения и постановки пробных раскопок, выполненных Б.П. Вьюшковым совместно с Л.П. Татариновым. Эти раскопки оказались весьма продуктивными и доставили ценный палеонтологический материал. Небольшие раскопки местонахождения проводились и в 1956-1957 гг. В результате раскопок Вьюшкова была собрана основная часть уникального материала по позвоночным вязниковской фауны, известного к настоящему времени, документированных его частично сохранившимися полевыми записями; вместе с костями были встречены также остатки конхострак и копролиты.

Таким образом, главные этапы изучения вязниковских отложений оказались разделены временным интервалом. Из-за отсутствия неполноты информации, доступной из его публикаций, у современных исследователей появились трудности с топографией костеносных слоёв, а так же привязками некоторых находок.

С 1999 г. экспедиционные работы в Вязниках возобновились. Были открыты вновь или переоткрыты многие местонахождения. В первый же год в толще косослоистых песков местонахождения Быковка А.Г.Сенников нашел остатки рыб, амфибий и рептилий, а также копролиты. В 2003 г. В.В. Буланов обнаружили другую костеносную точку — Соковку — найдены остатки остракод, двустворчатых моллюсков, рыб, амфибий и рептилий, в частности древнейшего текодонта *Archosaurus rossicus*. Тогда же в районе Вязников впервые открыли несколько богатых местонахождений флоры (Балымотиху, Соковку и др.). В 2004 в старичных глинах с растительными остатками Д.Е. Щербаков, А.Г. Сенников, Е.Д. Лукашевич и Е.И. Родионова открыли ископаемых насекомых. Через год в Соковке и Балымотихе были найдены новые отпечатки насекомых. В дальнейшем данные о фауне пополнялись

частично разными учёными (Голубев, 2004; Голубев и др., 2005; Sennikov, Golubev, 2005, 2006, Сенников, Голубев, 2006, 2007, 2010, 2013; Сенников, 2009; Newell et al., 2010; Owocki et al., 2012; Аристов и др., 2014; Голубев, Сенников, 2015; Lebedev et al., 2015; Niedźwiedzki et al., 2016). Эти работы позволили дополнительно обнаружить здесь остракод, насекомых, а также богатую макрофлору и палинокомплекс, что позволяет расширить характеристику вязниковской биоты.

Геология местонахождения

Пермо-триасовые континентальные красные пласты занимают площадь $1,4 * 10^6$ км². Европейской части России и содержат важную информацию об изменениях в земной среде и экосистемах до, во время и после массового вымирания в конце пермского периода. Работа над пермо-триасовыми речными сукцессиями на Южном Урале показала, что на границе пермо-триаса происходят резкие изменения осадконакопления, которые могли возникнуть в результате нестабильности климата и потери устойчивой растительности в речных бассейнах (Ньюэлл и др., 1999). И только в Вязниках сохраняется достаточно полное осадконакопление, более нигде не известное в мире. По нему можно проследить самые последние этапы осадконакопления.

Вязниковское местонахождение представлено несколькими изолированными выходами костеносных пород: Вязники I и Вязники II, Соковка, Быковка, Металлист, Федурники, Балымотиха и Петрино (иногда обозначаются под названием «Траншеи»).

Местонахождение Вязники I расположено в правой стенке правого бокового овражка (отвершка), примерно в 40 м от впадения его в недлинный глубокий овраг, прорезающий коренной склон реки Клязьмы. Вязники II приурочено к короткому овражку и песчаным карьерам с правой стороны

бывшей дороги из пос. Ярцево в д.Быково по данным Вьюшкова.

От Вязников I местонахождение Вязники II расположено примерно в 300–400 м на запад-юго-запад и отделено увалом. Соковка находится чуть выше и западней Вязников II. Балымотиха размещается примерно в 5 км юго-западной Вязников II.

Наиболее низкий слой системы представлен толщей гипсов, выходящих на урезах воды. Далее выше него следует толща различно окрашенных известковых глин (25-30 м). Верхи этой толщи выходят в главном стволе оврага у Петрино. Здесь наблюдается чередование пестрых, оскольчатых, плитчатых, непластичных глин, алевроитов и мелкозернистых песчаников. В самой кровле этой толщи, уже в костеносном отвершке залегает двухметровый пласт темной плитчатой глины, выше которого следует костеносная песчаная толща. Контакт между толщами не определён, предполагаются следы размыва песчаника.

А.А. Добролюбов записал разрез песчаной толщи в пункте Вязники I (сверху вниз):

1. Почва и подпочвенный суглинок, 1.5 м.
2. Песок коричневый, 1 м.
3. Конгломерат пестрый, известковистый, 0.5 м.

(Слои 2–3 представляют верхнечетвертичные аллювиальные отложения.)

4. Песчаник рыхлый, зелено-серый, с темно-коричневыми включениями, 1 м.

Кровля верхней перми.

5. Песчаник рыхлый, плитчатый, зеленовато-серый, с прослоями темно-коричневых песков. Следы выветривания. 6.5 м.
6. Конгломерат из глинистых катунов, пестрый, известковистый, слабосцементированный, 1.4 м.

7. Песок пестрый костеносный, 0.9 м.
8. Песчаник плитчатый, рыхлый, с прослойками песка, 5.2 м.
9. Песок, 0.8 м.
10. Песчаник, 3 м.

Костеносные пески очень рыхлые, неяснослоистые, средне-, чаще мелкозернистые, полиминеральные, слабослюдистые, почти без примеси глинистых частиц, но с отдельными катунами красной глины. Примерно на уровне средней части слоя 5 располагается “плита” – уровень, на котором залегают глыбы плотного песчаника. Имеет темно-серого цвета, с хорошо выделяющейся на темном фоне галькой красных и белых глин. Мощность плиты 30–40 см. Под “плитой”, в интервале от 1.2 до 2 м, в жёлтом песке, количество остатков максимально.

В местонахождении Вязники II костеносные пермские пески и песчаники прикрыты 3–4-х метровой толщиной четвертичных суглинков и служат предметом разработки для местных нужд, с чем связано появления работающего карьера. А сами пески более яркоокрашенные, чем в Вязниках I. В остальном геологическое описание схоже, тоже самое относится к близкой Соковке.

В Балымотихе серые слоистые аргиллиты сочетаются с метровыми толщами зеленовато-серых, поперечно-слоистых, мелкозернистых песков с обилием измельченного растительного материала. Слои в верхнем интервале, состоящие из слоистого песка, грубеют и утолщаются кверху, образуя шапку красных аргиллитов. Эти пески, вероятно, представляют собой отложения озёрных дельт, образовавшихся на берегах озёр, где река впадала в неглубокий многолетний водоем. В остальном, даже при условии расстояния в 5 км, геологические данные коррелируются между всеми четырьмя точками.

Условия захоронения и кости последних сборов

Из находок большую часть составляют мелкие обломки костей, чешуи рыб, копролиты и позвонки мелких пресмыкающихся. В песках над “плитой” костные остатки очень редки. В желтых, подстилающих “плиту” песках кости довольно часты и могут помещаться в небольших гнездышках черного от окислов марганца песка (это может свидетельствовать о теплоте климата). Некоторые кости заключены в стяжения очень плотного песчаника. В основном кости окатанные.

Костеносная толща в Вязниках представляет собой отложение большого, длительно существовавшего, мелководного речного бассейна. Скорость течения его временами была довольно значительна, о чем можно судить по величине галечного материала. За всё время раскопок в данных местонахождениях кости имеют разрозненный характер, что так же подтверждает это. Костный материал попадал в захоронение за счет разноса трупов животных, обитавших в самой реке или в её пойме, в старицах и т. д. Возможно, что они также попадали с прилегающих территорий. Подавляющее большинство остатков до захоронения претерпело длительный перенос (волочение по дну), этим объясняется большое количество окатанных остатков и отсутствие костей в сочленённом виде.

Характерна крайняя пористость и рыхлость костей, особенно в местонахождении Вязники I, изъеденность их поверхности и редкость случаев развития вокруг костей конкреционных образований (за исключением «марганцевых гнездышек»). Это объясняется тем, что кости погребались в осадках уже лишённые своего органического вещества. Вероятно, до погребения они некоторое время находились на подводных отмелях и подвергались воздействию окружающей среды. При высыхании большинство остатков становится очень легким, пористым и нуждается в пропитке. Кости

обычно светлые, красно-бурые или очень темные.

В последних экспедициях, организованных А.Г. Сенниковым с 1999 по 2024 гг., был собран материал из Соковки и Быковки. В течение 2022 по 2024 гг. костные останки из Быковки препарировались автором работы.

Имеется много неопределимого кускового материала, но часть всё же удалось определить: это кости двинозавров (*dentalia*), интерцентры и покровные кости хронизухий, позвонки котлассиоморф, бедренная кость дицинодонта, ключица и плечевой пояс (*scapulocoracoid*) *Microphon terminalis* (также возможно покровная кость). Так же было найдено большое количество сопутствующих копролитов и остатков рыб.

Microphon terminalis впервые имеет подобную хорошую сохранность, является ценным образцом коллекции, и описан по данной находке под новым родом.

Вязниковская тетраподная фауна и её отличия от ближайших фаун

Вязниковский комплекс относится к татарскому отделу, верхнему Вятскому ярусу, Жуковскому горизонту, и ему соответствует фауна *Archosaurus rossicus* (названная по доминирующим тетраподам фауны). Перед Вязниковским идёт Соколовский комплекс, а после него уже триасовый Спасский.

Список групп, описанных для вязниковской тетраподной фауны:

1. Temnospondyli
2. Dvinosauridae (*Dvinosaurus egregius*, *D. purlensis*)
3. Anthracosauromorpha
4. Bystrowianidae (*Bystrowiana permira*)
5. Chroniosuchidae (*Uralerpeton tverdochlebovae*)
6. Seymouriamorpha

7. Karpinskiosauridae (*Karpinskiosaurus ultimus*, *K. secundus*)
8. Kotlassiidae (*Microphon terminalis*)
9. Parareptilia
10. Pareiasauria
11. Elginiidae (*Obirkovia* sp.)
12. Diapsida
13. Archosauromorpha
14. Prolacertilia (?) fam. indet.
15. Thecodontia
16. Proterosuchidae (*Archosaurus rossicus*)
17. Therapsida
18. Therocephalia
19. Moschowhaitsiidae (*Moschowhaitsia vjuschkovi*)
20. Whaitsiidae (*Megawhaitsia patrichiae*)
21. Annatherapsididae (*Annatherapsidus postum*)
22. Scaloposauridae (*Malasaurus germanus*)
23. Nanictidopidae (*Purlovia maxima*)
24. Anomodontia
25. Dicyodontidae gen. indet.

Характерной особенностью фауны Вязниковского местонахождения является довольно большое разнообразие видового состава.

Из хищных рептилий в Вязниковском комплексе доминировали крупные текодонты – *Archosaurus rossicus*. Их остатки найдены только в двух позднепермских местонахождениях центральной части России — в Вязниках и Пурлах (Нижегородская обл.). Появление архозавров было самым значимым событием в истории фауны наземных позвоночных на рубеже палеозойской и мезозойской эр, так как архозавры сменили доминировавших в перми

звероящеров и стали господствующей группой в мезозое. Во всем мире первые примитивные архозавры из группы текодонтов известны лишь с начала триаса, и только в вязниковском комплексе обнаружены позднепермские. Этой переменой они особо связаны с последующими триасовыми фаунами, и резко отличаются от предыдущих пермских.

Именно открытие данного архозавра принесло новую волну популярности данным местонахождениям. Известны хорошей сохранности позвонки и части черепа этих животных.

В вязниковское время исчез целый отряд хищных зверообразных рептилий — горгонопий, бывшие характернейшим элементом соколковской фауны. Зато другой отряд этих рептилий — тероцефалы — сохранился, но уже с новыми родовыми таксонами, представители которых сильно различались размерами и специализацией (всего описано около 5 из данных местонахождений - *Moschowhaitsiidae* (*Moschowhaitsia vjuschkovi*), *Whaitsiidae* (*Megawhaitsia patrichiae*), *Annatherapsididae* (*Annatherapsidus postum*), *Scaloposauridae* (*Malasaurus germanus*), *Nanictidopidae* (*Purlovia maxima*).

Оставались многочисленными растительноядные звероящеры — дицинодонты (из семейства дицинодонтид, группа аномодонтов), бывшие одной из доминирующих групп и в предшествующем Соколковском комплексе. Однако почти исчезли парейзавры — типичная для него группа крупных специализированных растительноядных парарептилий. В вязниковской фауне обычным элементом становятся родственники парейзавров — *Elginiidae* (*Obirkovia sp.*).

В числе вязниковских амфибий значатся хрониозухии. Одни из них, чисто водные животные семейства хрониозухид (например, *Uralerpeton*

tverdochlebovae), были типичными и для соколковской фауны. Другие появились впервые, например новое семейство хрониозухий — *Bystrowianidae* (*Bystrowiana permira*), вероятно, ведшие амфибиотический образ жизни. Их присутствие в вязниковской фауне сближает ее с более молодыми, триасовыми, фаунами Восточной Европы, где быстровианиды изредка встречаются в отложениях раннего и среднего триаса. Относятся они к группе антракозавров, которые были широко распространены только в каменноугольном и первой половине пермского периода. В конце перми, а тем более в раннем и среднем триасе, хрониозухии стали уже реликтовой группой. Их широкое распространение было особенностью Восточной Европы.

Котлассиоморфные амфибии, которые преимущественно жили в воде, также были общими компонентами вязниковской и соколковской фаун.

Из других крупных хищных амфибий в Вязниках найдены остатки двинозавров. Это неотенические (или личиночные, т.е. сохранявшие жабры всю жизнь) водные животные, принадлежавшие к группе брахиопоидных лабиринтодонтов (древнейших амфибий). Они входили в состав и предшествующего соколковского комплекса. В Вязниках же появились два новых вида — *Dvinosaurus egregius* и *D. purlensis*.

В вязниковском комплексе оказались микрозавры. Микрозавры жили гораздо раньше — в каменноугольном и в начале пермского периода, а затем исчезли из геологической летописи. В конце перми вязниковские микрозавры уже были реликтами предыдущего комплекса.

По итогу сравнения, вязниковское водное сообщество немного изменилось по сравнению с предшествующим Соколковским, в то время как в наземном сообществе произошли существенные изменения с исчезновением

доминирующих хищников – горгонопий и крупных фитофагов парейазавров. Место горгонопий заняли тероцефалы и древнейшие архозавры. Вязниковское наземное сообщество было первым текодонтово-дицинодонтовым сообществом, прообразом ранне- и среднетриасовых сообществ, и принципиально отличалось от предшествующего Соколковского. Дицинодонты продолжают оставаться многочисленными, а тероцефалы даже увеличивают свое таксономическое разнообразие.

Новые группы с устойчивыми связями вытеснили очень важные другие компоненты фауны, из-за чего подобная «встройка» сделала данное сообщество более уязвимым и шатким. Иными словами, вязниковское наземное сообщество позвоночных характеризовалось неустойчивостью и распадом трофических связей, существовавших в перми (при господстве зверообразных рептилий), и формированием структуры пищевых связей нового сообщества триасового типа (с доминированием архозавров). Это и привело к пермо-триасовому кризису.

Пермо-триасовый кризис

Самое крупное вымирание в истории нашей планеты произошло на границе перми и триаса, палеозойской и мезозойской эр. Только в морских экосистемах исчезли животные 90% видов, 55% родов и 28% семейств, 20 отрядов, двух классов и двух подклассов. Значительным изменениям подверглась и наземная фауна.

Континентальные отложения пермского и триасового периодов развиты на всех материках, но во всех пластах осадочных пород именно в промежуток перехода присутствует перерыв в осадконакоплении. Поэтому для многих районов невозможно описать изменения в этот отрезок времени. По результатам геологических и палеонтологических исследований, проведенных в последние годы в Вязниках, можно судить о том, что именно здесь сохранилось наиболее

полное описание кризисного сообщества для Восточно-Европейской платформы.

Фауна и флора представляют собой комплексы, переходные между пермскими и триасовыми. Судя по составу, вязниковские отложения — самые молодые, заключительные пермские образования, соответствующие последнему этапу биотического кризиса.

Скорее всего, основной причиной возникновения вымирания послужил не внешний (абиотический) фактор, а внутренний — биотический. Связано это с продолжительной перестройкой пермских сообществ на протяжении всего периода, поэтапное их разрушение, что прослеживается сквозь предыдущие фауны.

О кризисах мы можем судить по появлению или исчезновению групп живых организмов. Это возможно проследить при сравнении сообществ, шедших до и после вязниковской фауны.

По сравнению с предшествующими позднепермскими сообществами Котельнической, Ильинской и Соколовской фаун показываются характерные проявления неравновесности (переходности) состава. Она пытается заполнить свои недостающие выпавшие фрагменты, что делает её более подверженной распаду. Среди проявлений можно выделить несколько основных категорий.

Хотя по групповому составу вязниковское сообщество в основном сохраняет позднепермский облик, его трофическая организация меняется в сторону мезозойских. Фитофаги–парейзавры вместе с хищниками–горгонопиями, венчавшими пищевую пирамиду, исчезают. Их роль переходит, соответственно, к дицинодонтам, а среди хищников — к тероцефалам и первым архозаврам–протерозухиям, представленным здесь их единственным палеозойским родом *Archosaurus* (Сенников, Голубев, 2006).

То есть основные коадаптивные пары «хищник-жертва» уже заменяются.

Изменяются простейшие связи в системе.

Еще одно отличие вязниковского сообщества от предшествующих позднепермских фаун связано с появлением в нем реликтовых антракозавров–хрониозухий из семейства *Vystrowianidae*. В Восточной Европе их не находят, вплоть до вязниковского времени. Ранее они либо отсутствовали, либо относились к редким. То есть происходит возникновение и экспансия бывших реликтовых групп и будущих доминантов.

К кратковременным “возрождением” отдельных групп, казавшихся вымершими, относятся реликты пермокарбоновой экваториальной биоты – *Microsauria* среди амфибий и двоякодышащих рыб рода *Gnathorhiza* (Shishkin, Oshev, 1993; Миних и др., 2011; Шишкин и др., 2018). Большинство из таких групп либо исчезают уже в перми, либо, как *Gnathorhiza*, не переживают раннего триаса.

А некоторые группы испытывают «терминальную неустойчивость»-повышенную и ускоренную изменчивость. Например, у единственного известного здесь рода темноспондильных амфибий – тримерорахоида *Dvinosaurus* наблюдаются разнородные отклонения от типичной для палеозойских форм организации. Два встреченных здесь вида *Dvinosaurus* показывают резкие мозаичные отличия – как друг от друга, так и от своего консервативного предшественника *D. primus*, существовавшего на протяжении всей истории предвязниковских татарских фаун.

При всех изменениях в сторону мезозойского облика, наблюдаемых в пермской тетраподной фауне Восточной Европы, она остается резко отличной от сменившей ее пионерной раннетриасовой тупилякозавровой фауны, не обнаруживая сходства нигде, кроме как на уровне единичных общих семейств,

например *Bystrowianidae* или *Proterosuchidae*.

Почти все триасовые группы берут своё начало не из пермских, а из вновь появившихся триасовых форм. В целом очевидно, что пионерная триасовая тетраподная фауна региона возникла не как изменённая пермская, а как по новому сформированная.

По итогу триасовые фауны были построены с нуля, с появлением новых трофических связей, прогрессивных и крупных форм. Вязниковская фауна исчезает.

Заключение. Выводы

Вязниковская группа местонахождений является очень важной для геологической летописи. В ней присутствует особый период осадконакопления — в переходе между пермью и триасом. Тут же открыта нигде более не известная предкризисная Вязниковская фауна.

При изучении Вязниковских отложений имели место большие перерывы, что создало определённые трудности в их изучении, что повлияло на развитие изучения. Но оно возобновилось и продолжается.

Из последней экспедиции были обнаружены новые костные останки тетрапод, в том числе хорошо сохранившийся *Mikrophon terminalis*. В целом они подтверждают предыдущие исследования данной фауны, а именно то, что наступление кризиса было неизбежным.

При продолжении исследований можно будет, возможно, обнаружить новые таксоны и пополнить список терапод данной фауны.

Благодарности

Хочу поблагодарить за консультации, советы и помощь своих научных руководителей Сенникова А.Г., Шмакова А.С. и Кулагину Л.В.

Спасибо Голубеву В.К. и всей лаборатории палеогерпетологии ПИН РАН за предоставление материала и помощь в определении.

Список литературы

1. A.G. Sennikov , V.K. Golubev . Unique Vyazniki Biotic Complex of the terminal permian from central Russia, And The Global Ecological Crisis At The Permo-Triassic Boundary — 2014 г.
2. A.J. Newelli, A.G. Sennickov , M.J. Benton, Y.I. Molostovskaya, V.K. Golubev , A.V. Minikh. Disruption of playa–lacustrine depositional systems at the Permo-Triassic boundary: evidence from Vyazniki and Gorokhovets on the Russian Platform — 2018 г.
3. Сенников А.Г. Диапсидные рептилии перми и триаса Восточной Европы - 1995 Г.
4. В.П. Вьюшков. Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники — 2018г.
5. Сенников А.Г., Голубев В.К. Вязниковская фауна: черты экологического кризиса - Природа • №7 • 2006
6. А Г. Сенников, В.К. Голубев. Последовательность пермских фаун тетрапод Восточной Европы и пермо-триасовый экологический кризис - 2017 г.
7. М.А. Шишкин, А.Г. Сенников, В.К. Голубев. О Статье Б.П. Вьюшкова “Местонахождение пермских наземных позвоночных в окрестностях г. Вязники” (комментарии к публикации) - 2018 г.
8. М.А. Шишкин. О следах неравновесных состояний в эволюции сообществ наземных позвоночных на рубеже палеозоя и мезозоя - 2022 г.