

## ИХНОФОССИЛИИ ИЗ ПЕРМСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ КОТЕЛЬНИЧСКОГО МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ И МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ СУНДЫРЬ: СХОДСТВА И РАЗЛИЧИЯ

Шиловский О.П.<sup>1,2</sup>, Киселева Д.В.<sup>3</sup>, Бакаев А.С.<sup>4</sup>, Шумов И.С.<sup>5</sup>

<sup>1</sup>Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань

<sup>2</sup>Музей естественной истории Татарстана, г. Казань, [pau@hotmail.ru](mailto:pau@hotmail.ru)

<sup>3</sup>Институт геологии и геохимии УрО РАН, г. Екатеринбург

<sup>4</sup>Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка, РАН, г. Москва

<sup>5</sup>Вятский палеонтологический музей, г. Киров

**Введение.** Котельничское местонахождение па-рейзавров известно во всем мире находками практически целых скелетов пермских тетрапод, которые сохранились благодаря уникальному стечению тафономических условий захоронения, геохимических условий седиментации и фоссилизации, что уже ранее отмечалось [Benton et al., 2012; Kiseleva et al., 2019]. Кроме целых скелетов и их фрагментов, в терригенных отложениях северодвинского яруса на правом берегу реки Вятки неоднократно находились различные образцы ихнофоссилий. Природа их образования до конца была не ясна, что приводило исследователей к разнообразной идентификации собранного материала.

*Ихнофоссилии* – следы жизнедеятельности ископаемых организмов, сохранившиеся в осадочных породах в виде биогенных структур, таких как следы ползания и зарывания; следы выедания, норки, ходы и следы сверления; следы передвижения позвоночных; яйца и яичная скорлупа; копролиты и др. [Seilacher, 2007].

Исследование ихнофоссилий имеет важное значение не только при реконструкции осадконакопления древних бассейнов и биофациальном анализе, но и особенно при изучении «немых» осадков, не содержащих никаких других органических остатков. Чаще всего, ихнофоссилии отражают не столько морфологию животного, сколько функционирование его органов, этологические и трофические аспекты жизни. Кроме этого, ихнофоссилии могут принадлежать организмам, не сохранившимся в ископаемом состоянии, и поэтому являются единственным источником сведений об этих животных.

Обширная группа ихнофоссилий, объединяющая свидетельства деятельности пищеварительной системы организмов, называется *бромалиты*; она подразделяется на четыре категории: *копролиты* – окаменевшие фекалии, *регургиталиты* – окаменевшие погадки (отрыгнутое непереваренное содержание желудка), *кололиты* – окаменевшее содержимое кишечника, *гастролиты* – окаменевшее содержимое желудка [Shelton, 2013]. Наиболее часто встречаются и

хорошо изучены копролиты, строение и содержимое которых позволяет реконструировать трофические цепи, относительную скорость метаболизма, физиологию и поведение организмов.

Наиболее изученными являются копролиты из терминальных отложений поздней перми Владимирской области (окрестности г. Вязники: местонахождения Быковка, Металлист, Соковка, а также окрестности г. Гороховец: местонахождение Жуков овраг) [Baidek et al., 2016]. На основе изучения их морфологии и внутреннего содержимого выделено 9 морфотипов [Niedźwiedzki et al., 2016].

**Цель** данной работы заключается в проведении сравнительного анализа ихнофоссилий пермского возраста на основе сходства и различий в морфологии объектов, в геохимии локальных особенностей состава и структуры, зон контакта с вмещающей породой и новообразований в пустотах, а также в оценке степени сохранности внутреннего содержимого и клеточных структур на микроскопическом уровне.

**Материал и методы.** Для достижения поставленной цели были исследованы различные образцы ихнофоссилий, собранные в течение нескольких полевых сезонов из отложений северодвинского яруса местонахождений пермских тетрапод на р. Вятка под г. Котельнич (м. Котельнич, ванюшонковская пачка, Кировская обл.) и на р. Волге, около устья р. Сундырь (м. Сундырь-4, слой 11, Республика Марий Эл).

Материал был комплексно исследован на световом оптическом микроскопе, сканирующая электронная микроскопия проведена с использованием СЭМ Carl Zeiss AURIGA CrossBeam с ЭДС-приставкой Oxford instruments Inca X-Max (КФУ, оператор Б. Галиуллин). Перед исследованием образцы и шлифы напылялись углеродом.

**Стратиграфия.** *Котельнич.* На правом берегу р. Вятки на протяжении 24 км вскрываются пермские континентальные отложения, вмещающие несколько отдельных местонахождений различного возраста. Здесь мы принимаем деление разреза на четыре пачки:

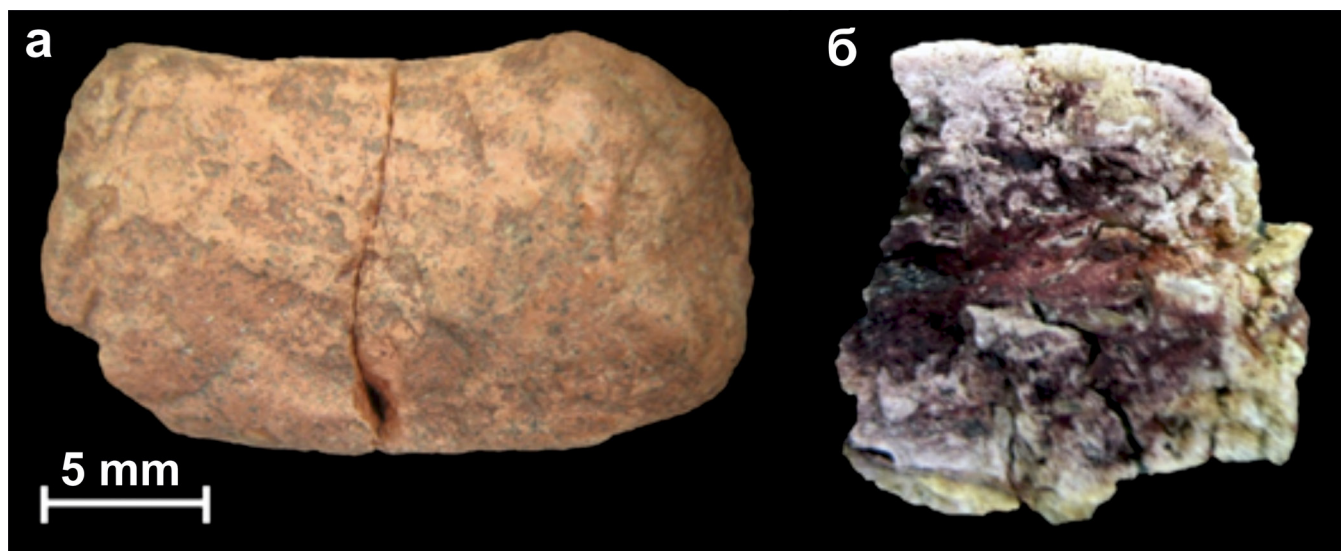


Рис. 1. Внешняя форма копролита из Ванюшонковской пачки, р. Вятка (а) и внутреннее содержимое копролита из слоя 11, р. Сундырь (б)

ванюшонковская, боровиковская, шестаковская и соколовогорская. Изученные ихнофоссилии происходят из нижней, ванюшонковской пачки, которая сложена глинами, красными и красновато-коричневыми, песчанистыми, с прослоями голубовато-серых глин [Benton et al., 2012]. Накопление осадка происходило в условиях периодически увлажняемой поймы. Бледные красно-коричневые глины, в которых были обнаружены изученные остатки, накапливались в периоды умеренного периодического увлажнения [Benton et al., 2012]. Ванюшонковская пачка охарактеризована тетраподами котельнического фаунистического субкомплекса (зона *Deltavjatia vjatkensis*), имеющего позднесеверодвинский возраст.

*Сундырь-4*. Местонахождение расположено на правом берегу р. Волги (южный берег Чебоксарского водохранилища), в 1 км ниже по течению от устья реки Сундырь (Горономарийский район, республика Марий Эл). Разрез представлен глинами и алевролитами с прослоями песков и песчаников, мергелей и известняков; в ней выделено 24 слоя [Golubev, Vulapov, 2018]. Остановимся на сл. 11 (м. Сундырь-4, где и были собраны изученные копролиты). Слой 11 по литологическим характеристикам очень близок к слою бледно-красных глин Ванюшонковской пачки. По всей видимости, накопление осадка происходило в сходных условиях периодически увлажняемой поймы. Однако, в отличие от Ванюшонковской пачки, временные водоёмы в Сундыре-4 соединялись с постоянными, из-за чего в слое 11 присутствуют остатки водных позвоночных. Возраст Сундырь-4, по всей видимости, примерно аналогичен возрасту Ванюшонковской пачки.

**Результаты и обсуждение.** Исследованные ихнофоссилии пермского возраста на первый взгляд по своей внешней морфологии практически неотличимы друг от друга, хотя и имеют некоторые характерные особенности формы, размеров и скульптуры внешней поверхности. Для всех них характерна вытянутая, цилиндрическая, иногда слегка сплюснутая в одном направлении, закругленная на концах, форма (рис. 1) и разрозненная, единичная встречаемость в слоях по простирацию, что отмечалось разными авторами [Bajdek et al., 2016; Niedźwiedzki et al., 2016].

*Ихнофоссилии – копролиты.* Копролиты характеризуются вытянутой, колбасовидной, иногда изогнутой, закругленной на концах и различной длины формой, иногда несущие на своей поверхности поперечную гофрировку, вероятное следствие мышечных сокращений. На поверхности просматривается его неоднородность, с выступающими фрагментами внутреннего содержимого (кости и чешуи), заметные и различимые даже невооруженным взглядом. На поперечном сколе копролита хорошо различима зональность и изменение цвета – от бежевой, у краевой кромки, до красновато-бурой окраски в центральной части (рис. 1). Внутреннее содержимое копролита представляет собой рыхлую субстанцию, с многочисленными и разноразмерными пустотами, в которой в разном количестве смешан костный детрит, фрагменты костей и чешуй [Bajdek et al., 2016; Niedźwiedzki et al., 2016]. Выделенные морфотипы были соотнесены с вероятными водными и околководными тетраподами. Изученный нами копролит из местонахождения Сундырь-4 демонстрирует наибольшее сходство с ранее описанным морфотипом H [Niedźwiedzki et al., 2016]

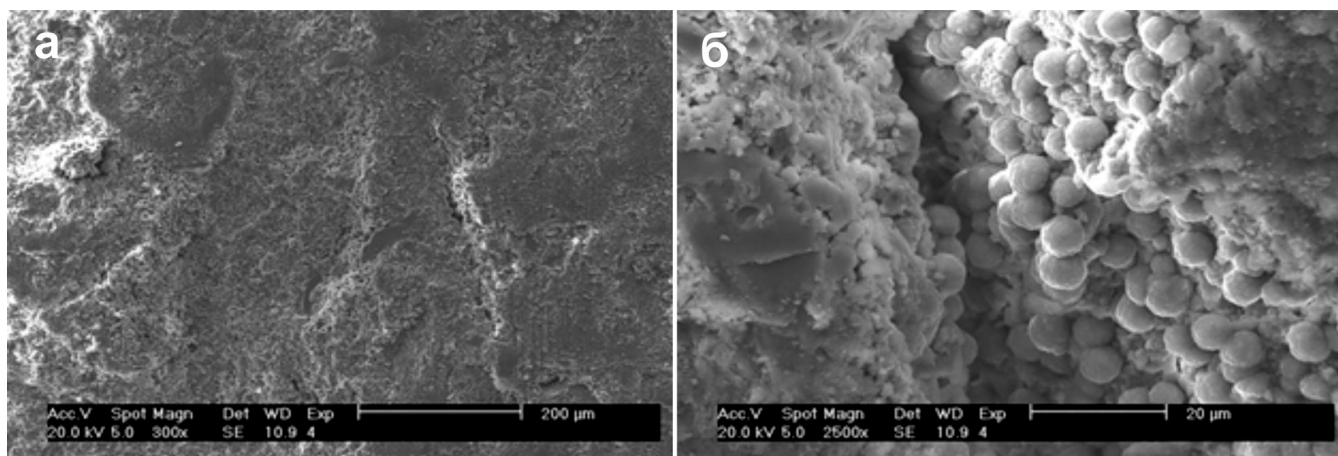


Рис. 2. Рыхлая субстанция внутреннего содержимого копролита (содержание P – 12.6 %) (а) с многочисленными и разноразмерными пустотами, заполненными колониями бактерий (содержание Fe до 80.8 %) (б)

из окрестностей города Вязники (Владимирская область, Вязниковский район): копролит удлинённый, короткий, толстый, цилиндрический, с тупыми, не заострёнными концами, в основном фосфатный по составу и содержащий псевдоморфозы по бактериям, отдельные чешуи рыб и кости. Псевдоморфозы по бактериям коккоидной формы представлены гематитом, что вероятно связано с процессами пищеварения и аноксидной обстановкой в отделах пищеварительного тракта (рис. 2). Как отмечалось ранее, копролиты подобной формы, с высокой вероятностью, принадлежали амфибиотическим тетраподам и, в частности, *Chroniosuchidae* [Niedźwiedzki et al., 2016].

Копролит слегка сплюснен с боков (фекалии расплющиваются под воздействием силы тяжести или при ударе о грунт после выделения), а также не имеют на своей поверхности трещин усыхания, как большинство копролитов, произведённых на суше [Niedźwiedzki et al., 2016]. Это подтверждает первоначальное пребывание копролита во влажной или водной среде.

Исследованный копролит содержит в себе определимые чешуи рыб, принадлежащие виду *Toyemia tverdochlebovi*, часто встречающемуся в верхнесеверодвинских отложениях. Обнаружение чешуи рыб так же подтверждает принадлежность копролита хронизухидам – специализированным хищникам-ихтиофагам.

*Ихнофоссилии, алевролитовые галтовки (гальки).* Иногда в отложениях ванюшонковской пачки встречаются небольшие алевролитовые галтовки (гальки), отличающиеся красно-бурым цветом от вмещающих красно-коричневых пород, но очень схожих своей формой и размерами с копролитами. Такие образования часто встречаются в центральной части Ванюшонковской пачки на участках от Боровиковского до

Ванюшонковского оврагов, от Рвачевского оврага до Агафоновской линзы. Порода, в которой заключены «галтовки», как правило, однородная и не имеет карбонатных образований. Многие из «галтовок» имеют в себе фрагменты зубов сумний, кости мелких рептилий, но встречаются и «пустые» образцы. На внешней поверхности галтовок иногда также проступают костные остатки, но без изучения внутренней морфологии и содержимого, невозможно однозначно дать определение копролит это или нет. Внутреннее содержимое галтовки представлено, как правило, одной крупной костью или ее фрагментом, которая занимает центральную часть в однородной породе, по консистенции схожей с алевролитовой глиной, в которой чаще всего находят скелеты тетрапод. Возможно, сама кость послужила центром образования алевролитовой галтовки, или же была обкатана и сформирована в процессе переноса.

Таким образом, показаны значительные различия между гальками и копролитами. Гальки имеют окатанную поверхность, относительно, более гомогенный матрикс, содержат немацерированные остатки (как правило составляющие ее основу), имеют нефосфатный состав и не имеют остатков микроорганизмов. Копролиты имеют поверхность, несущую следы органов выделительной системы (спиральный клапан, анального сфинктера и т.д.), сильно гетерогенный матрикс, состоящий из мацерированных костей, чешуй и их фрагментов, имеют фосфатный состав и многочисленные псевдоморфозы колоний микроорганизмов в пустотах и на съеденных остатках.

## ЛИТЕРАТУРА

1. Bajdek P., Qvarnström M., Owocki K., Sulej T., Sennikov A.G., Golubev V.K., Niedźwiedzki G. Microbiota and food residues including possible evidence

- of pre-mammalian hair in Upper Permian coprolites from Russia // *Lethaia*. 2016. V. 49. P. 455–477.
2. Benton M.J., Newell A.J., Khlyupin A.Y., Shumov I.S., Price G.D., Kurkin A.A. Preservation of exceptional vertebrate assemblages in Middle Permian fluviolacustrine mudstones of Kotelnich, Russia: stratigraphy, sedimentology, and taphonomy // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2012. V. 319–320. P. 58–83.
  3. Golubev V.K., Bulanov V.V. Amphibians of the Permian Sundryr tetrapod assemblage of Eastern Europe // *Paleontol. J.* 2018. V. 52(6). P. 639–652.
  4. Kiseleva D., Shilovsky O.P., Shagalov E. et al. Composition and structural features of two Permian parareptile (*Deltavjatia vjatkensis*, Kotelnich Site, Russia) bone fragments and their alteration during fossilization // *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*. 2019. V. 526. P. 28–42.
  5. Niedźwiedzki G., Bajdek P., Qvarnström M., Sulej T., Sennikov A.G., Golubev V.K. Reduction of vertebrate coprolite diversity associated with the end-Permian extinction event in Vyazniki region, European Russia // *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 2016. V. 450. P. 77–90.
  6. Shelton C.D. A new method to determine volume of bromalites: Morphometrics of Lower Permian (Archer City Formation) heteropolar bromalites // *Swiss Journal of Palaeontology*. 2013. V. 132(2). P. 221–238.