

УДК 56.016:565.32:551.761.1(470.56)

ПЕРВАЯ НАХОДКА СЛЕДОВ АРТРОПОД В НИЖНЕМ ТРИАСЕ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ (НОВОЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЕ МАНСУРОВО, ОРЕНБУРГСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2023 г. А. В. Ульяхин^а, *, А. Г. Сенников^а, **, И. В. Новиков^а, ***

^аПалеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва, 117647 Россия

*e-mail: ulyakhin@paleo.ru

**e-mail: sennikov@paleo.ru

***e-mail: inovik@paleo.ru

Поступила в редакцию 29.12.2022 г.

После доработки 03.04.2023 г.

Принята к публикации 03.04.2023 г.

Приводится описание следовых дорожек из гостевской свиты нижнего триаса местонахождения Мансурово Оренбургской обл., представленных противоположными на подошве песчаника с рябью течения. Ихнологическая характеристика треков и отдельных отпечатков демонстрирует их сходство с ихновидом *Diplichnites triassicus* (Linck, 1943), широко распространенным в речных и озерных отложениях карбона–триаса Европы и Северной Америки. Для *D. triassicus* наиболее вероятен передвигавшийся в водной среде слеодообразователь из группы жаброногих артропод *Notostraca*. В качестве слеконосителя, скорее всего, выступал микробиальный мат, развитый на поверхности песчаного субстрата, а последующее сохранение и захоронение следов артропод происходило при непосредственном участии микробиального сообщества.

Ключевые слова: членистоногие, *Notostraca*, нижний триас, Общий Сырт, ихнофоссилии, следовые дорожки, микробиальный мат

DOI: 10.31857/S0031031X23050100, **EDN:** IFQLRC

ВВЕДЕНИЕ

Нижнетриасовые отложения Восточной Европы представлены преимущественно континентальными фациями, хорошо охарактеризованными остатками рыб, тетрапод, конхостраками, остракодами и спорово-пыльцевыми комплексами. Ведущую роль при расчленении, корреляции и датировке этих отложений играют остатки наземных позвоночных (прежде всего, темносpondильных амфибий). Они позволяют непосредственно сопоставить вмещающие отложения со стандартной (морской) стратиграфической шкалой, благодаря присутствию отдельных характерных родов амфибий в прибрежно-морских отложениях других регионов совместно с фауной аммонитов (Shishkin et al., 2000; Новиков, 2018). Так, данные по раннетриасовым позвоночным позволили выделить в нижнем триасе Восточно-Европейской платформы семь последовательных горизонтов (снизу вверх): вохминский, заплавненский, рыбинский, слудкинский, устьмыльский, федоровский и гамский, при этом вохминский горизонт сопоставляется с нижним индом, заплавненский — с верхним индом, рыбинский, слудкинский и устьмыльский горизонты — с ниж-

ним оленеком, а федоровский и гамский — с верхним оленеком (Новиков, 2018).

Гостевская свита Общего Сырта (нижнеоленинградский подъярус, устьмыльский горизонт) характеризуется своеобразной литологией. Тетраподное сообщество времени ее формирования представляет собой важный этап в развитии фауны амфибий и рептилий в раннем триасе. Поскольку нам известно лишь небольшое число обнажений этой свиты, открытие новых местонахождений позвоночных, приуроченных к ней, имеет большое значение.

Так, в 2016 г. новое местонахождение раннетриасовых тетрапод было открыто в Первомайском р-не Оренбургской обл. у пос. Мансурово палеонтологом-любителем из г. Бузулук В.В. Константиновым, о чем он сообщил сотрудникам лаборатории палеогерпетологии Палеонтологического ин-та им. А.А. Борисяка РАН (ПИН РАН). В 2017 г. это местонахождение вместе с его первооткрывателем посетили сотрудники ПИН РАН А.Г. Сенников и И.В. Новиков, которые, помимо остатков тетрапод, обнаружили здесь многочисленные ихнофоссилии и начали детальные исследования. Данный случай — один из ярких примеров

плодотворного взаимодействия и сотрудничества любителей и специалистов-палеонтологов, когда новая ценная информация и новые уникальные палеонтологические образцы сохраняются и становятся достоянием науки. С этого времени местонахождение Мансурово интенсивно изучалось регулярными экспедициями ПИН РАН, в т.ч. совместно с членами Самарского палеонтологического общества. Результатом этих исследований явилось открытие здесь в 2021 г. следов артропод, описываемых ниже.

Местонахождение Мансурово расположено в карьере в 1.5 км на север-северо-восток от одноименного поселка. Вскрытые здесь отложения относятся к гостевской свите устьмыльского горизонта и по своей литологии типичны для данной свиты. В местонахождении обнаружены элементы характерного для этого горизонта комплекса тетрапод (группировки *Wetlugasaurus malachovi* фауны *Wetlugasaurus*): темносpondильные амфибии *Wetlugasaurus cf. malachovi* и *Angusaurus sp.*, текодонт *Tsylmosuchus sp.* и пролацертилия *Microspemus sp.*, приуроченные к песчанникам и конгломератам.

В пермских и триасовых континентальных отложениях Европейской России ихнофоссилии редки и до сих пор недостаточно изучены. Поэтому наиболее интересная, уникальная особенность рассматриваемого местонахождения — присутствие большого их числа. В первую очередь следует отметить открытие следов архозавроморф — *Rhynchosauroides isp.* и следов хиротериид, впервые найденных в Восточной Европе. Обнаруженные ихнофоссилии представлены как следами хождения, так и следами плавания. Среди следов беспозвоночных, помимо следовых дорожек артропод, также обнаружены следы ползания и зарывания, в том числе *Taenidium isp.*, *Rhizocogallium isp.* и другие.

Мы выражаем искреннюю признательность и благодарность В.В. Константинову, первооткрывателю местонахождения Мансурово, а также Е.А. Сенниковой, благодаря работе которой по координации связей любителей и специалистов на форуме сайта ПИН РАН данное открытие стало достоянием науки. Мы также благодарим Р.А. Гунчина, Ю.В. Зенину и других членов Самарского палеонтологического об-ва за участие и помощь в изучении данного местонахождения. Особую благодарность приносим “Оренбург-энерго”, благодаря технической и организационной поддержке которого стало возможным проведение экспедиций для исследования местонахождения Мансурово. Авторы благодарны сотрудникам ПИН РАН В.К. Голубеву, А.Г. Пономаренко, А.П. Расницыну, Д.Е. Щербакову, Д.С. Копылову, Д.В. Василенко, А.С. Башкуеву за консультации при подготовке работы,

А.С. Фелькер за фотосъемку материала, а также сотруднику каф. литологии РГУ нефти и газа им. И.М. Губкина (РГУНиГ) А.С. Рахматуллиной за предоставление доступа к микроскопному оборудованию.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 20-05-00092.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили ихнофоссилии, обнаруженные на подошве крупного блока песчаника из отвалов местонахождения Мансурово. Два небольших фрагмента породы с противоотпечатками следов артропод наилучшей сохранности были исследованы в ПИН РАН (экз. ПИН, №№ 5880/1, 2). Для описания морфологии ихнофоссилий оценивалась форма отдельно взятых противоотпечатков, а также морфология треков. Для рассмотрения морфологии отдельных противоотпечатков и состоящих из них треков по оригинальному материалу (треки №№ 1, 2, 7–9) были использованы следующие морфометрические параметры (рис. 1): длина отдельного противоотпечатка по длинной оси (L1), длина противоотпечатка по короткой оси (L2), расстояние между центрами соседних противоотпечатков по оси трека (L3), максимальное (L4) и минимальное (L5) расстояние между отдельными противоотпечатками соседних (параллельных) треков, высота отдельного противоотпечатка (H). Процентное соотношение типов отпечатков также учтено для оригинального материала. В целях установления геометрических особенностей парных треков и их сопоставления между собой строились линейные модели — расположенные друг напротив друга отдельные противоотпечатки соединялись отрезками, последовательность из которых оценивалась по изменению их длины, а также параллельности. Для уточнения литотипа породы с ихнофоссилиями и ее генезиса проводилось как литологическое макроописание породы, так и описание специально изготовленного петрографического шлифа.

Ихнофоссилии изучались с использованием стереоскопического микроскопа Микромед МС-4-ZOOM LED. Петрографический шлиф изучался на каф. литологии РГУНиГ в поляризованном свете с использованием оптического микроскопа Axio Imager.A2m. Общие изображения ихнофоссилий, а также отдельных треков были получены с помощью камер CanonEOS 77D и Leica DFC425, изображения шлифа — с помощью камеры AxioCam HRc. Обработка изображений осуществлялась с применением программного обеспечения Corel DRAW.

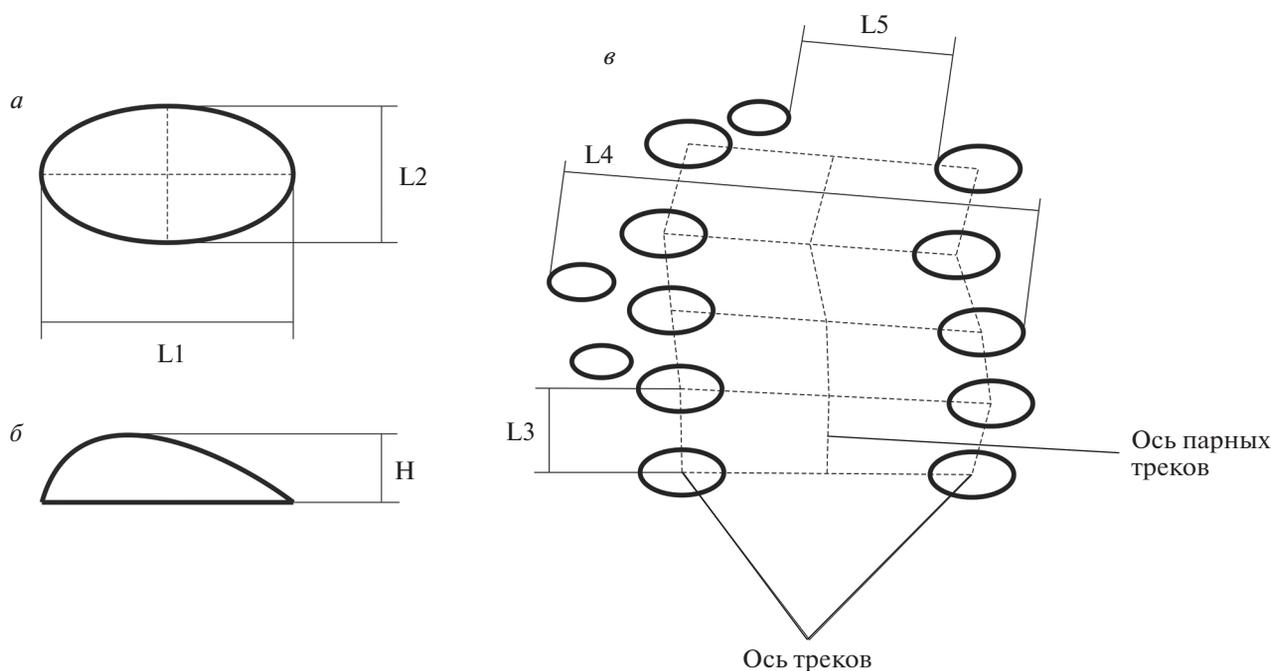


Рис. 1. Основные морфометрические показатели отдельных отпечатков при виде сверху (а) и виде сбоку (б), а также треков (в).

ГЕОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Общая характеристика разреза. В разрезе Мансурово выделяются три различающиеся по литологии пачки (снизу вверх) (рис. 2):

1) Красновато-бурые алевритистые глины с прослоями зеленовато-серых и голубовато-серых рыхлых алевролитов и песчаников (видимая мощность до 6 м).

2) Светло-серые и желтовато-серые рыхлые горизонтальнослоистые, косослоистые, пологоволнистослоистые и неяснослоистые песчаники с редкими прослоями серых глин, линзами конгломератов невыдержанной мощности до 0.5–1 м, приуроченных по мощности к центральной и подошвенной частям песчаного тела, с уплощенной глинистой и песчанистой галькой и прослоями более плотных песчаников; нижняя граница четкая неровная (мощностью до 9 м).

3) Желтовато-серые, серые и пестрые рыхлые глины и алевролиты, местами песчанистые (видимая мощность до 3 м).

Первая и третья пачки имеют, вероятно, пойменный генезис, в то время как вторая – русловой и, отчасти, местами, прирусловой.

Литологическая характеристика породы с ихнофоссилиями. На гладкой подошве крупного блока песчаника с редкими железистыми включениями в виде уплощенных округлых бляшек диаметром до 15 мм выделены напластовые текстуры, представленные знаками ряби (рис. 3, а). Для ряби характерны простые формы с округлыми сглаженными вершинами валиков. Валики слабоизогну-

тые, широкие и асимметричные. Расстояние между вершинами соседних валиков (впадины на подошве слоя) составляет 160–170 мм, высота валиков 15–17 мм, индекс высоты ряби равен 10, индекс асимметрии валиков – 5.5. Азимутальное направление потока ввиду не инситного залегания установить невозможно. Местами валики в центральной и краевой частях осложнены морщинистой текстурой (рис. 3, б).

В шлифе (рис. 3, в–е) обломочная часть занимает около 60% от площади шлифа. Распределение обломков равномерное. Размер обломков – 0.05–0.15 мм; преобладание – 0.1 мм. Обломки преимущественно удлиненной, реже изометричной и резкоудлиненной формы; по степени окатанности – большей частью полуокатанные, в меньшей степени – окатанные и угловатые, хорошо отсортированные. По минеральному составу обломочная часть представлена в основном кварцем и реже слюдами. Слюдистый материал представлен зернами длиной 0.1–0.5 мм, составляет около 5% от площади шлифа, распределен неравномерно, ориентирован преимущественно в одном направлении, формирует волнистую неясную микрослоистость (рис. 3, в).

Форменные элементы представлены микробиальными образованиями карбонатными, микророзернистыми, сгустково-комковатой структуры, без выраженной микрослоистости: фрагмент пленки длиной 6 мм и толщиной 0.2 мм (рис. 3, в), лента на поверхности напластования (подошва слоя) толщиной до 0.8 мм (рис. 3, д). Микробиальная лента осложнена углеродистыми включе-

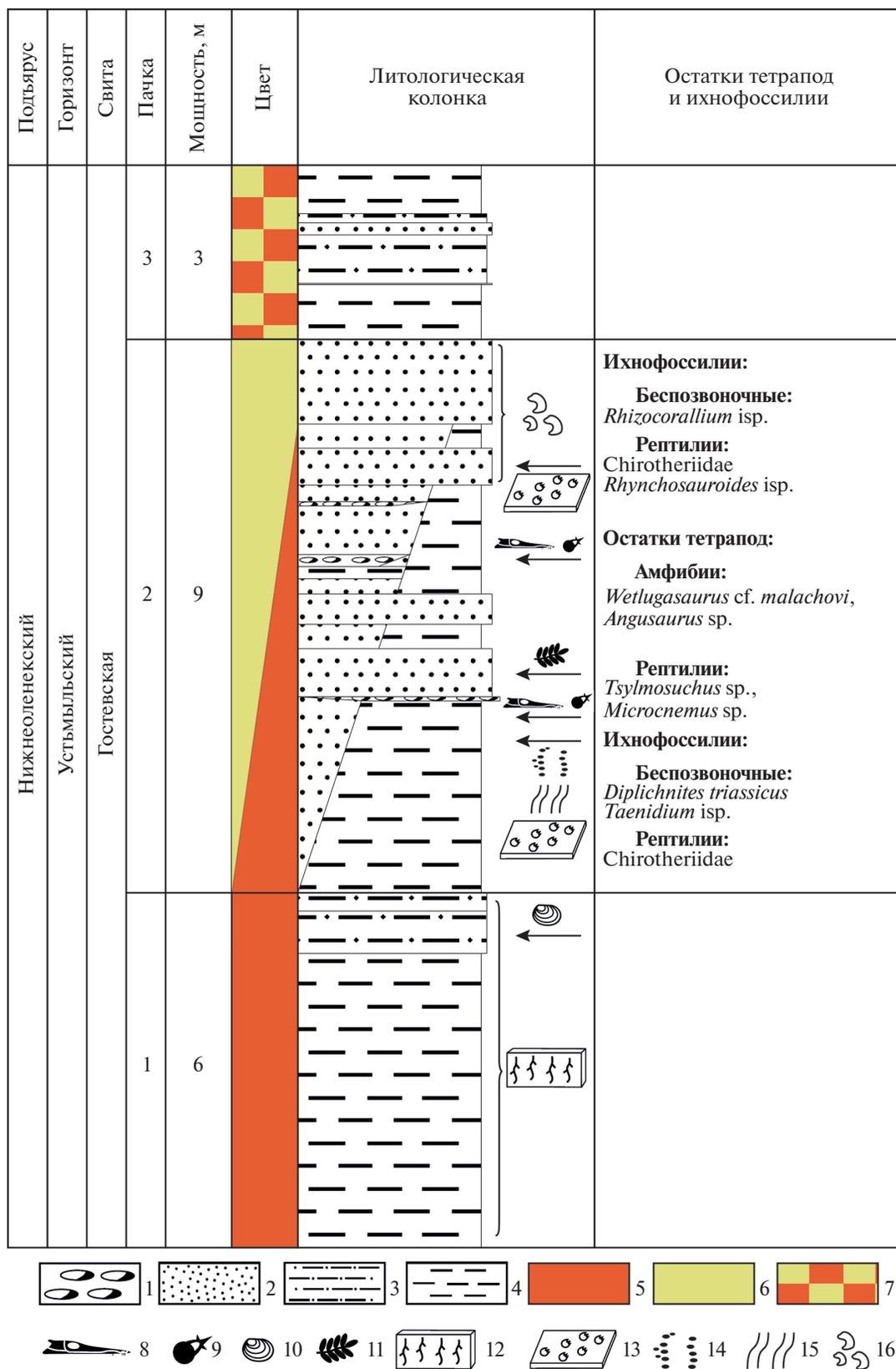


Рис. 2. Сводная литолого-стратиграфическая колонка разреза Мансурово. Обозначения: 1 – конгломерат; 2 – песчаник; 3 – алевролит; 4 – глина; 5 – красновато-бурые, зеленовато- и голубовато-серые породы; 6 – светло- и желтовато-серые породы; 7 – желтовато-серые, серые и пестрые породы; 8 – остатки амфибий; 9 – остатки рептилий; 10 – остатки конхострак; 11 – остатки растений; 12 – остатки корней; 13 – следы Chirotheriidae и Rhynchosauroides isp.; 14 – следы Diplichnites triassicus; 15 – следы Taenidium isp.; 16 – следы Rhizocorallium isp.

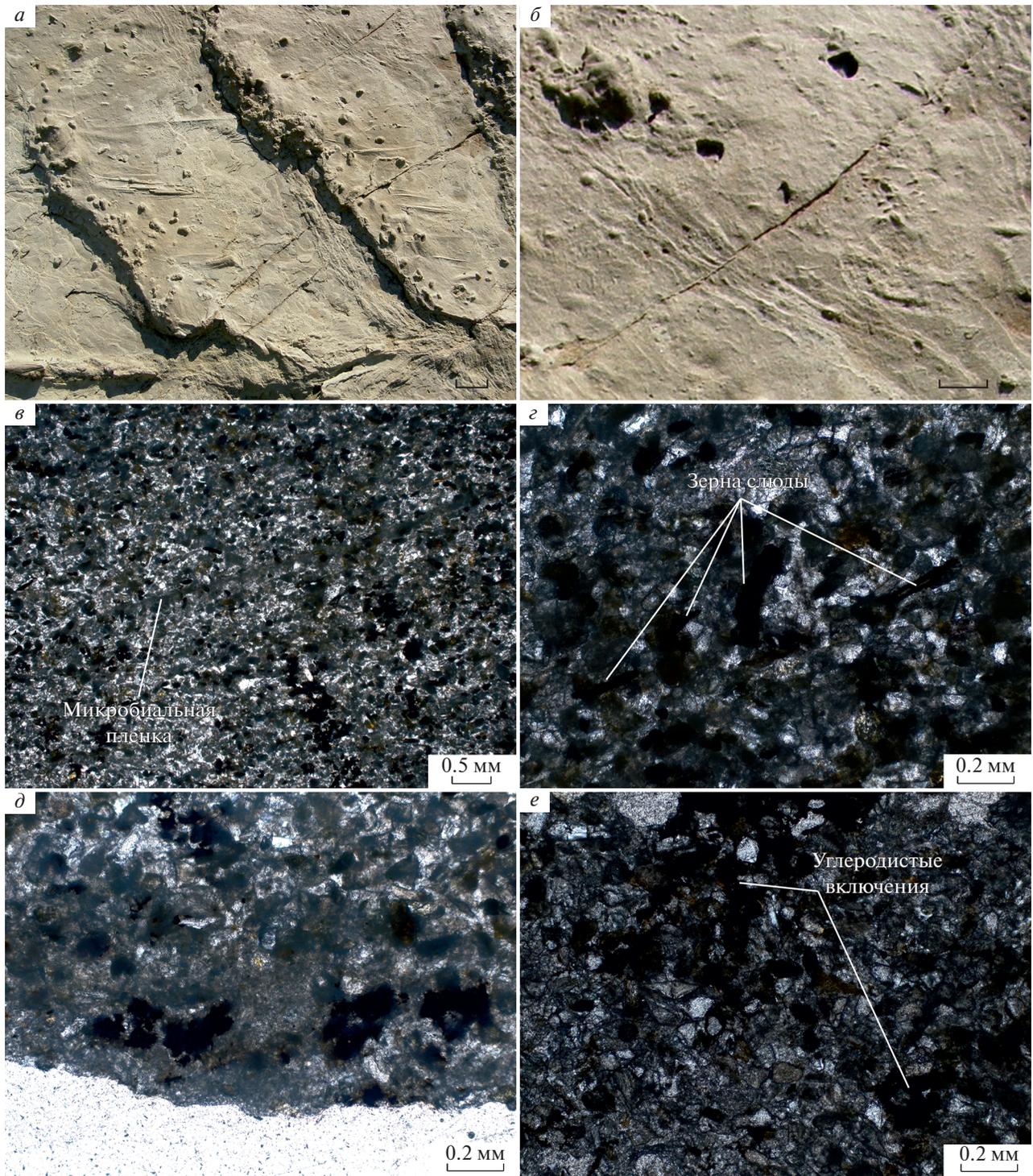


Рис. 3. Макро- и микролитологические особенности песчаника со следами артропод: *a* – знаки ряби течения с треками артропод, бугорками (следы питания или зарывания беспозвоночных), следами плавания хиротериид и морщинистыми микробными структурами; *б* – морщинистая микробная структура с расположенными рядом треками артропод; *в* – фото шлифа (без анализатора) с увеличением 2.5×; *з* – фото шлифа (без анализатора) с увеличением 10×; *д* – фрагмент микробной пленки на подошве песчаника (без анализатора); *е* – углеродистые микробные включения в песчанике (без анализатора). Длина масштабной линейки для фиг. *a* – 20 мм, *б* – 10 мм.

ниями сложной формы, размером до 0.2 мм. Также углеродистые включения размером до 5 мм встречены в обломочной части у подошвы слоя,

где они занимают поровое пространство с формированием каемок вокруг кварцевых зерен (рис. 3, *e*). Цементирующая часть составляет око-

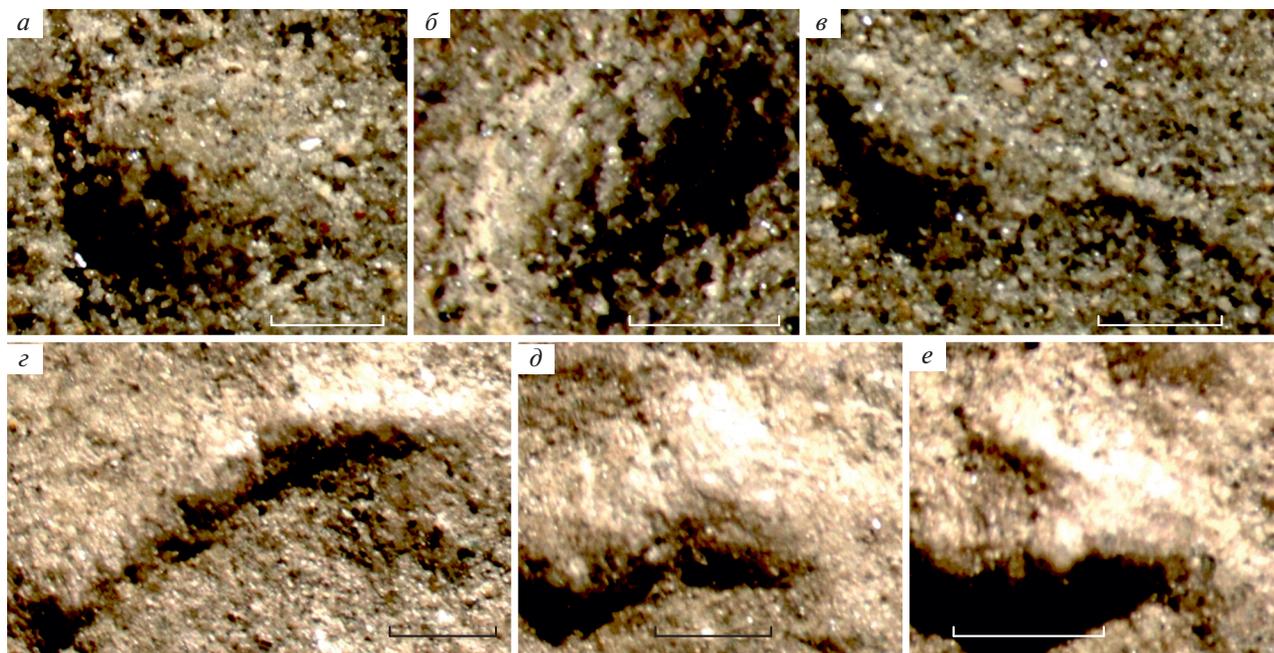


Рис. 4. Морфотипы отдельных отпечатков следовых дорожек *Diplichnites triassicus*: *a* – округлые, *б* – овальные, *в* – овальные с дугообразным продолжением, *г* – дугообразные, *д* – топовидные, *е* – двучленистые. Длина масштабной линейки 1 мм.

ло 40% площади шлифа. Цемент базальный и поровый, равномерный, сплошной микрзернистой структуры. По минеральному составу преобладает кальцитовый цемент.

С учетом микролитологической характеристики порода с ихнофоссилиями представлена песчаником мелкозернистым, олигомиктовым, с карбонатным цементом базального и порового типа микрзернистой структуры.

Положение породы с ихнофоссилиями в разрезе. Обнаруженный блок песчаника со следами артропод находился на подстилающих желтовато-серых песчаниках, среднезернистых, косослоистых, малой крепости, с глинистой галькой желтовато-бурой, уплотненной. Рассматриваемые породы соответствуют нижней части второй, “песчаной” пачки. Высокое содержание в образце породы с ихнофоссилиями слюдястого материала с учетом ее структурно-текстурных особенностей соответствует практически основанию упомянутой пачки.

ОПИСАНИЕ ИХНОФОССИЛИЙ

На описываемом блоке песчаника присутствуют в виде противоотпечатков следовые дорожки артропод, продольные линейные противоотпечатки пальцев плывущего хиротериида (которым будет посвящена следующая статья), а также многочисленные небольшие бугорки – противоотпечатки следов питания или зарывания беспозвоночных.

Отдельные противоотпечатки конечностей артропод. Единичные противоотпечатки размером 1.5–5 мм (чаще 2 мм) по длинной оси (L1) и 0.5–2 мм (чаще 1 мм) по короткой оси (L2), имеющие в большинстве случаев форму нормального овала. Высота противоотпечатков (H) не превышает 1/3 длины по длинной оси. Всего было выделено шесть морфотипов противоотпечатков (рис. 4): 1) округлые (составляющие 20% от всех найденных отпечатков) (рис. 4, *a*); 2) овальные (в т.ч. сильно вытянутые) – 55% (рис. 4, *б*); 3) овальные с дугообразным продолжением – 2% (рис. 4, *в*); 4) дугообразные – 13% (рис. 4, *г*); 5) топовидные – 8% (рис. 4, *д*); 6) двучленистые – 2% (рис. 4, *е*).

Треки артропод. Выделенные треки (рис. 5, *в–д*; 6) числом 11 довольно короткие, длиной от 7 до 45 мм. Треки прямые или слабоизогнутые, как единичные, так и двойные (параллельны друг другу). Отдельные противоотпечатки в пределах трека/парных треков образуют ряд с числом от 5 до 16 (5 – 2 шт., 6 – 2 шт., 8 – 3 шт., 10 – 2 шт., 12 – 1 шт., 16 – 1 шт.), выстраиваются в прямую, дугообразную или волнистую линию. Стоит отметить, что некоторые треки осложнены дополнительными противоотпечатками, обычно меньшего размера, расположенными чаще на одной линии вместе с парными противоотпечатками. Единичные вытянутые противоотпечатки ориентированы по основной осью в основном субперпендикулярно по отношению к оси трека. Расстояние между соседними противоотпечатками (L3) составляет 1.5–5.5 мм, 78% измеренных L3 ≤ 3 мм, среднее

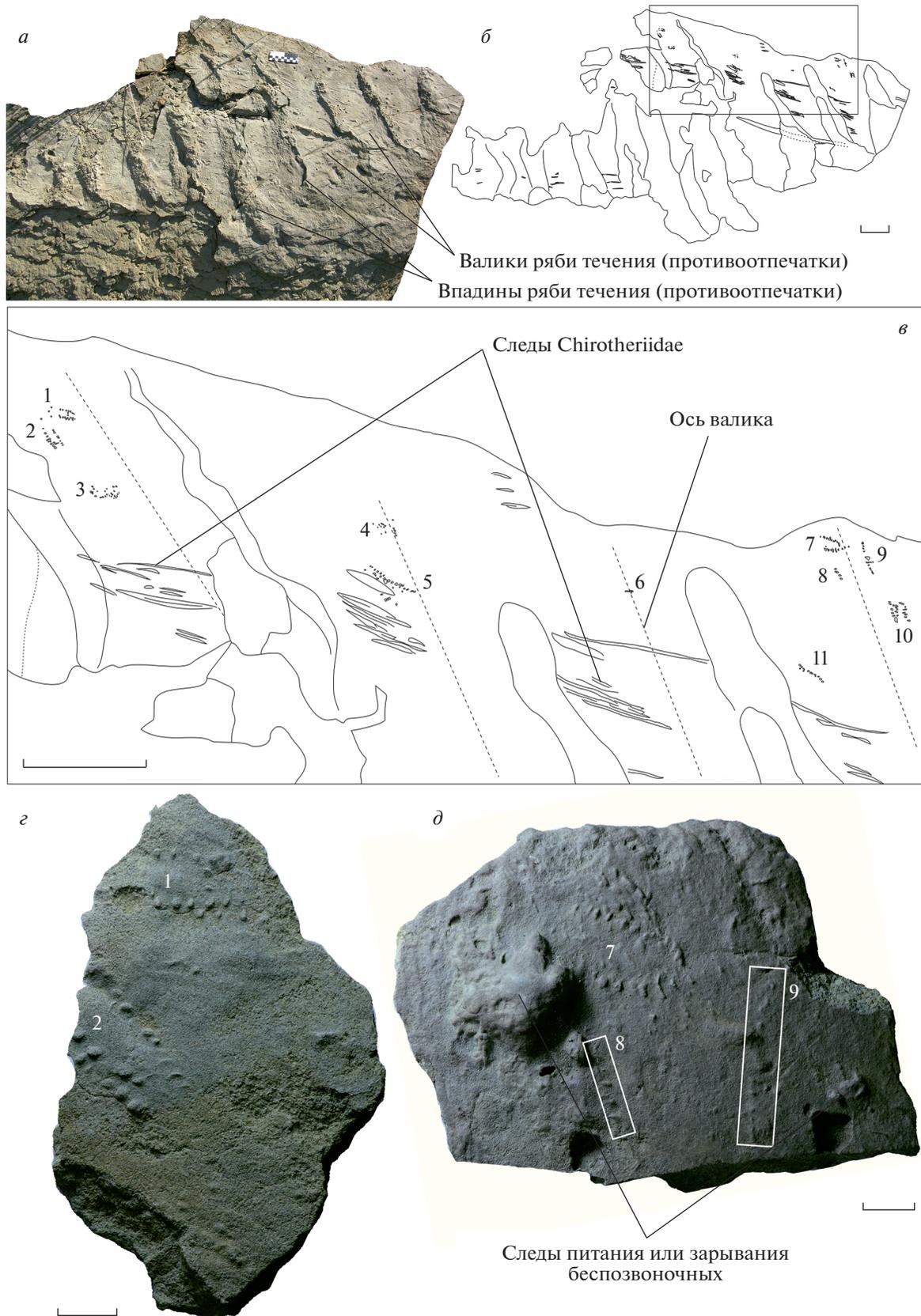


Рис. 5. Иchnofossilии местонахождения Мансурово: *a* – блок песчаника из отвалов местонахождения Мансурово; *b* – прорисовка сохранившихся участков подошвы; *v* – увеличенный фрагмент подошвы песчаника с указанием всех обнаруженных трекв артропод (№№ 1–11), а также следов плавания хиротерида в виде параллельной штриховки; *z* – фото трекв №№ 1 и 2 (экз. ПИН, № 5880/1); *d* – фото трекв №№ 7–9 (экз. ПИН, № 5880/2). Длина масштабной линейки для фиг. *a–v* – 10 см, для фиг. *z, d* – 1 см.

значение с учетом всех L3 – 3 мм. Максимальное расстояние между параллельными треками (L4) составляет 10–15 мм с максимальной разницей в 5 мм, а минимальное (L5) – 5–6 с максимальной разницей в 1 мм. Примечательно, что линии, соединяющие положение двух единичных противоотпечатков, расположенных один напротив другого, параллельны практически по всей длине треков, проявляя закономерность их расположения. В пяти случаях крайние пары 1–2 треков 1, 2, 3 и 10 (рис. 6) имеют заметно большее расстояние между собой, чем последующие. Краевые противоотпечатки треков чаще всего более вытянутые и менее высокие, чем в центральной части. Противоотпечатки парных треков ориентированы приостренной частью (если она выражена) внутрь. Ось парных треков чаще относительно прямая, и гораздо реже – изогнутая.

Следы питания или зарывания беспозвоночных. На подошве блока песчаника расположены многочисленные бугорки (рис. 5, д), представляющие собой заполнение ямок на поверхности нижележащего слоя. Бугорки невысокие, имеют не совсем правильную округлую, овальную, реже удлиненную или более сложную форму. Их линейные размеры от 5 до 13 мм, чаще – около 10 мм. Расположение бугорков закономерно. На валиках ряби течения они относительно редки, располагаются на минимальном расстоянии до 20 мм друг от друга. Но в узких продольных углублениях вдоль валиков, особенно в их самой глубокой части, бугорки весьма многочисленны, образуют сплошные скопления из многих десятков экземпляров, касаясь или даже перекрывая друг друга.

ОБСУЖДЕНИЕ

На природу изученных противоотпечатков как ихнофоссилий указывает следующее:

1) Схожие размер и морфология отдельных противоотпечатков для всех треков;

2) Закономерное расположение многочисленных отдельных противоотпечатков друг относительно друга, наблюдаемое у всех выявленных треков: относительно выдержанное расстояние между отдельными противоотпечатками в пределах одного трека и между парой отдельных противоотпечатков у парных треков, а также закономерное отстояние крайней пары противоотпечатков у всех парных треков относительно других пар;

3) Приуроченность треков к возвышенным участкам валиков (вершина, пологий склон) ряби течения.

Установленная закономерность и отсутствие выраженной хаотичности соответствует не литологической, а биологической природе отпечатков. То же относится к многочисленным бугоркам на поверхности слоя, представляющим собой противоотпечатки ямок, как возможных следов

питания, расположение и форма которых весьма закономерны.

Принадлежность отпечатков. Морфология противоотпечатка типа 3 (рис. 4, в) указывает на наличие у слеодообразователя приостренного конца конечности, а морфология противоотпечатка типа 6 (рис. 4, е) – на раздвоенный конец. Присутствие парных треков свидетельствует о явной билатеральности, а короткие треки с серией следов числом до восьми в наибольшем числе случаев указывают на многосегментное тело с числом пар конечностей до восьми. С учетом длины шага слеодообразователя и максимального расстояния между парными треками, его тело было относительно коротким, с длиной не меньше 24–26 мм, шириной – 10–15 мм, и с расстоянием между парами конечностей – около 3 мм.

По размеру и морфологии отдельных противоотпечатков, треков ихнофоссилии из местонахождения Мансурово имеют сходство с *Diplichnites*: два простых параллельных ряда отдельных точечных и регулярных отпечатков, расположенных близко друг к другу, удлиненных перпендикулярно к оси трека (Häntzschel, 1975; Briggs et al., 1979; Fillion, Pickerill, 1990). Ихнород *Diplichnites* с характерными следами в виде четких отпечатков и царапин, оставленными двигательными придатками членистоногих, известен с кембрия из отложений как морского, так и континентального генезиса (Fillion, Pickerill, 1984; Davies et al., 2006; Gand et al., 2008; Briggs et al., 2010; Collette et al., 2012; Gouramanis, McLoughlin, 2016; Toom et al., 2019; Zachos, Platt, 2019; Verde et al., 2022). Внешнее сходство рассматриваемых ихнофоссилий обнаруживается с ихновидом *D. triassicus* (Linck, 1943; Machalski, Machalska, 1994) – треки с максимальной шириной между отдельными отпечатками 7–11 мм, прямые или извилистые, часто прерывистые; при этом участки могут быть разноориентированными, отпечатки как четкие, так и нечеткие, в некоторых случаях отмечается только один ряд отпечатков; морфология отдельных отпечатков очень изменчива (овальные, эллипсовидные, серповидные, в форме “запятой”). Важным диагностическим признаком *D. triassicus* является хорошо распознаваемая серия из семи–девяти отпечатков в треке (Pollard, 1985; Vuatois et al., 1998). Однако девять отпечатков могут наблюдаться и у *D. gouldi* (Smith et al., 2003). Короткие (до 30 мм) или протяженные следовые дорожки шириной до 11 мм сравнимого ихновида известны из каменноугольных и триасовых отложений Канады, США, Великобритании, Германии и Польши, в основном речного (мелководные и активные русла), но также озерного генезиса (Pickerill, 1992; Machalska, Machalska, 1994; Keighley, Pickerill, 1998; Knaust, Hauschke, 2005; Lucas et al., 2006; Pollard et al., 2008; Gand et al., 2008). Находка *D. triassicus* в нижнетриасовых отложениях Центральной Польши

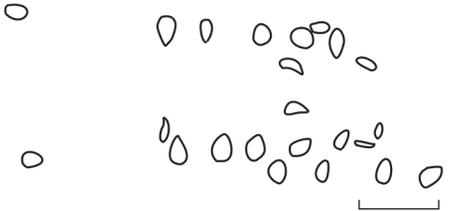
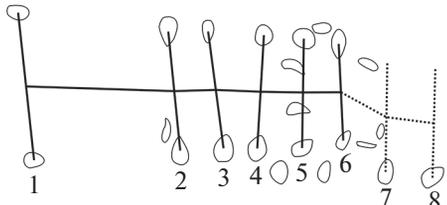
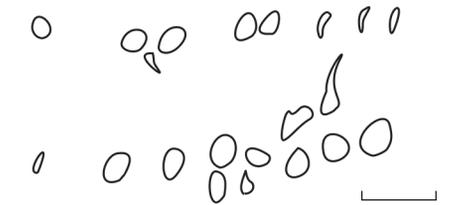
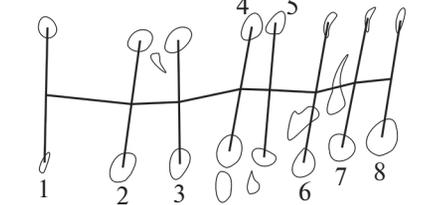
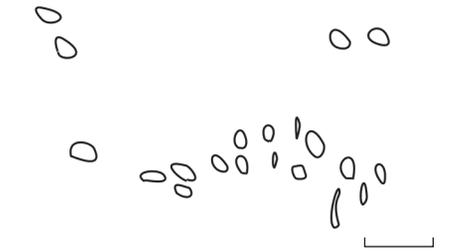
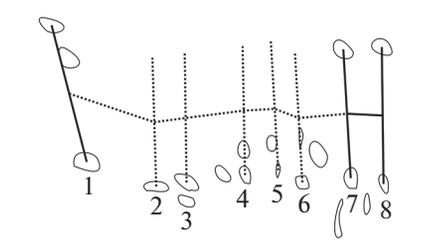
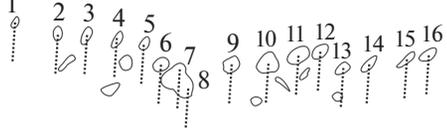
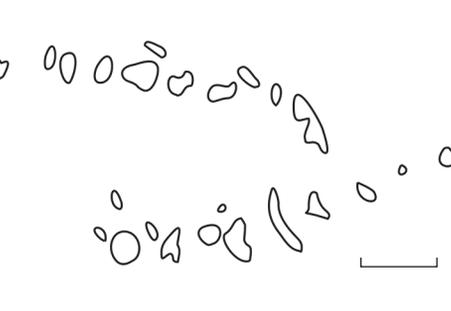
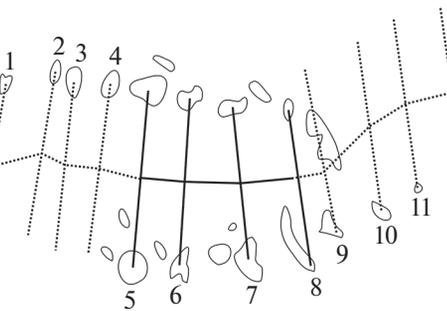
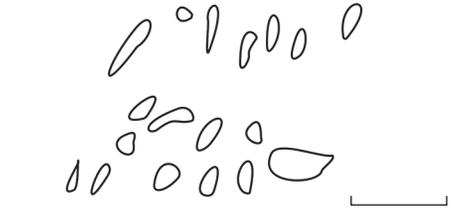
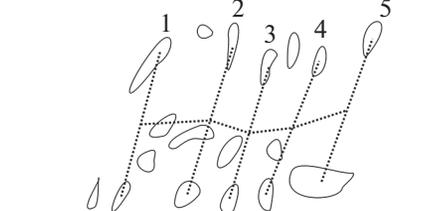
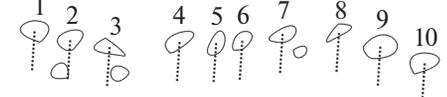
№ трек	Морфология трек	Линейная модель трек
1		
2		
3		
5		
7		
10		
11		

Рис. 6. Морфологические вариации трек *Diplichnites triassicus* и соответствующие им линейные модели (№№ 1–3, 5, 7, 10, 11).

(Machalski, Machalska, 1994) была до настоящего момента наиболее восточной.

Исходя из описания исследуемого материала и его морфологического сходства с *D. triassicus*, можно предполагать, что слеодообразователь был представителем членистоногих, возможно, близким к жаброногим *Notostraca*. На это указывают соотносимый размер с ископаемыми и современными представителями рассматриваемой группы членистоногих, регулярность отдельных отпечатков, расположенных примерно на одном расстоянии друг от друга в ряду, вытянутых перпендикулярно оси трека, с приостренными внутренними концами в парных треках; наличие раздвоенного конца; прерывистость треков; сужение парных треков на одном из концов (Knaust, Hauschke, 2005; Lucas et al., 2006; Gand et al., 2008). В некоторых исследованиях *Diplichnites* относят к *Muyiropoda* (Verde et al., 2022) и, в частности, к *Arthropleuridea* (Walter, Gaitzsch, 1988; Lucas et al., 2005; Gand et al., 2008). Принадлежность отпечатков из местонахождения Мансурово к многоножкам кажется маловероятной по причине того, что: 1) треки сформировались в субаквальной обстановке речного русла (см. тафономия), 2) число отдельных отпечатков в семи треках из 11 не превышает восьми, 3) треки располагаются разнонаправленно и очень хаотично друг относительно друга в пределах локальных участков, 4) треки приурочены к возвышенным участкам ряби течения, при этом по направлению движения они должны были заходить и в понижения, в случае многочленистого слеодообразователя с длинным телом, как у *Muyiropoda*.

Характер локомоции. Отпечатки морфотипа 1 (рис. 4, а) были оставлены на следоносителе при вертикальном надавливании и резком поднятии, морфотипа 2 (рис. 4, б) — при надавливании под небольшим углом к вертикальной оси и резком поднятии, морфотипа 3 (рис. 4, в) — при надавливании под небольшим углом к вертикальной оси и резком поднятии с проскальзыванием конца конечности в субвертикальной плоскости по поверхности следоносителя в направлении острого окончания, морфотипа 4 (рис. 4, г) — при проскальзывании конца конечности в субвертикальной плоскости по поверхности следоносителя в направлении острого окончания, морфотипа 5 (рис. 4, д) — при проскальзывании конца конечности в субгоризонтальной плоскости по поверхности следоносителя, морфотипа 6 (рис. 4, е) — при надавливании под небольшим углом и спокойном поднятии. О резком поднятии конечностей при оставлении отпечатков морфотипов 1 и 2 свидетельствует отсутствие раздвоения, как в случае единственного примера морфотипа 6. Это можно объяснить локальным взмучиванием следоносителя в пределах оставленного отпечатка при уменьшении его детализации и угловатости при условии, что до момента захоронения не про-

исходило нарушения поверхности дна с учетом биологического и геологического факторов. Наличие овальных противоотпечатков парных треков (55% от общего числа) с зауженными частями, ориентированных внутрь следовой дорожки, свидетельствует о не строго вертикальной постановке конечностей. Число отпечатков в коротких треках в основном до восьми (рис. 6) указывает на то, что слеодообразователь садился на субстрат без перемещения по нему. Присутствие дополнительных отпечатков в пределах основных треков указывает на перебирание конечностями находящегося в полувзвешенном состоянии слеодообразователя, что возможно в субаквальной обстановке. Треки тяготеют к возвышенным частям валиков, при этом ориентированы как вдоль, так и поперек них. Прерывистость треков может быть обусловлена волнообразной морфологией дна, с учетом того, что слеодообразователь перемещался в основном не как подвижный бентос, а как нектон, без существенного изменения глубины. Соприкосновение конечностей с поверхностью субстрата происходило только на валиках ряби течения, а не в наиболее низких частях между ними. Примечательно, что схожим образом расположены лезвиевидные отпечатки пальцев от плавания архозавроморф — хиротериид (рис. 5, в), также оставленные на возвышенных участках валиков. Все треки артропод расположены довольно хаотично друг относительно друга, но при этом вдоль одной субперпендикулярной валикам ряби течения полосы. Треки образуют четыре группы отпечатков числом один, два, три и пять, соответственно. Все треки в группах могли быть оставлены одним слеодообразователем. Из 11 треков шесть ориентированы вдоль валиков (треки 2, 4, 8–11) и пять — субперпендикулярно (треки 1, 3, 5–7). В процессе передвижения слеодообразователь перемещался, меняя направление движения (в пределах группирования треков), при этом мог поворачиваться под углом 45°, оставаясь практически на месте (треки 1 и 2) (рис. 5, г). Примечательно, что субперпендикулярные треки артропод ориентированы так же, как и следы плавания хиротериид. Возможно, это связано с перемещением по течению.

В целом, можно предположить, что слеодообразователи передвигались и плавали у дна, временами немного всплывая над его поверхностью, временами опускаясь вниз и садясь на грунт. Отсутствие длинных, непрерывных, однонаправленных треков говорит о том, что в данном случае не происходило хождение по дну.

Закономерное расположение ямок на дне, очевидно, связано с тем, что в продольных углублениях вдоль валиков ряби течения в условиях относительно спокойной гидродинамической обстановки скапливалось наибольшее количество органического вещества — детрита. В местах концентрации органики могли обитать небольшие

беспозвоночные, питавшиеся детритом. Поэтому одна из возможных интерпретаций генезиса этих ямок — следы неглубокого зарывания беспозвоночных. Другая, на наш взгляд, более вероятная, — это следы питания животных, плавающих у дна и подбигающих с поверхности грунта детрит, фрагменты растений или мелких животных. Это соответствует образу жизни щитней (Бирштейн, Заренков, 1988; Gand et al., 2008), которые могли быть следообразователями отпечатков, противополопки которых обнаружены на описываемом песчанике. Кроме того, подобные ихнофоссилии интерпретируются именно как следы питания щитней у поверхности дна (Gand et al., 2008). Поэтому можно предположить, что эти ямки — следы питания тех же щитней, что оставили отпечатки конечностей.

Тафономия. Сохранение следов, оставленных живыми организмами, зависит от происходящих тафономических процессов (Cohen et al., 1991). Наличие песчаного субстрата, выступающего в качестве следоносителя, косвенно подтверждается морфологией и текстурными особенностями ряби течения в виде ее противополопки. Рябь, которая характеризует отсутствующие подстилающие отложения, была сформирована в пределах обводненного участка в процессе течения в условиях умеренной и сильной ветровой активности в мелководной (отмельной) зоне (Reineck, Singh, 1975; Vaas et al., 2013). В обстановках прирусловой отмели с умеренной гидродинамикой при существующем течении накопление илистого материала с образованием слоя выдержанной по простиранию мощности маловероятно. Также стоит отметить, что в нижней части песчаной пачки, откуда происходят следы артропод, в пределах ее видимой доступности в разных точках карьера отсутствуют слои глин и алевролитов. Мелкий размер, хорошая сортировка и преимущественная полуокатанность зерен перекрывающего песчаника псаммитовой структуры также указывают на прирусловую отмель. Таким образом, условия формирования подстилающего и перекрывающего слоев были схожи. Прерывистость треков и наличие отпечатков скольжения, оставленных когтями плывущих наземных рептилий *Chirotheriidae* после следов артропод, свидетельствует об их образовании в явно субаквальной обстановке. Присутствие прослеживающихся вдоль одной воображаемой линии (поперек ряби течения) групп следов равной высоты (на подошве), оставленных плывущим по поверхности воды хиротериидом, касавшимся придонного грунта только когтями, может свидетельствовать о глубине не менее одного метра. Наличие морфологических деталей, таких как приотренные части отдельных противополопки (рис. 4, в), свидетельствует о спокойном гидродинамическом режиме. Отсутствие в некоторых местах парных треков может объясняться нарушением поверхности субстрата в ре-

зультате воздействия различных деструктивных процессов, в частности, связанных с влиянием других организмов до момента захоронения. Так, вдоль наиболее протяженного трека 5 (рис. 5, в), на том расстоянии, где должна быть однотипная параллельно идущая дорожка следов, обнаруживается размытый след плавания хиротерииды. При этом отсутствие следов артропод в пределах наиболее пониженных участков ряби течения не связано с биотурбацией. В рассматриваемой области выделенные следы питания довольно разрежены, без существенного преобразования придонного осадка. Образовавшиеся следы, оставленные открытыми, в основном быстро разрушаются и имеют крайне низкую вероятность сохранения. При этом промежуток времени между образованием следов и их захоронением непосредственно влияет на потенциал сохранения (Laporte, Behrensmeier, 1980). Важным условием сохранения мелкогабаритных следов артропод в ископаемом состоянии является развитие микробиальных матов (Seilacher, 2008). Жизнедеятельность микробиальных сообществ способствует связыванию (закреплению) и стабилизации осадка в условиях легко разбалансируемой водной среды. Быстрое закрепление следов в условиях консолидации микробиального мата имеет решающее значение для предотвращения деструкции до момента захоронения, во время него или уже после (Phillips et al., 2007). При этом важно, чтобы обитающая на субстрате колония быстро погибла и уплотнилась вскоре после образования следов, с последующим покрытием поверхности следоносителя осадком до момента начала развития новой колонии (Marty et al., 2009). Оценивая максимальную глубину отпечатков из местонахождения Мансурово, которая равна 1/3 длины по длинной оси, и реконструкцию небольшой величины организма и его приблизительной массы с учетом нахождения в водной среде, можно сделать вывод, что придонный субстрат был не сильно уплотненным, о чем также свидетельствует преобладание отпечатков с закругленными и неугловатыми краями, оставленных приотренным концом конечности. Литологические особенности песчаника с ихнофоссилиями, такие как: 1) гладкая поверхность следоносителя, который, вероятнее всего, подстилался породой псаммитовой структуры (рис. 5, г, д), 2) наличие морщинистых прямых образований (рис. 3, б) в центральных и краевых частях валиков ряби течения микробиальной структуры (Kumar, Ahmad, 2014; Sarkar et al., 2020), 3) фрагменты микробиальных пленок (рис. 3, в, д) среди кварцевых зерен (Cuadrado, 2020; McMahon et al., 2021), 4) углеродистые включения (рис. 3, д, е) (Sarkar et al., 2016; Vodrážková et al., 2018) указывают на его вероятную микробиальную природу. Формирование бактериальных пленок на поверхности субстрата в речных условиях свидетельствует об изменении

гидродинамического режима в сторону замедления скорости течения и уменьшения его турбулентности. На поверхности субстрата в момент воздействия на него слеодообразователя был развит микробный мат, на котором произошла фиксация следов артропод с их последующим сохранением и захоронением.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установленный по серии следовых дорожек *Diplichnites triassicus* дополняет фаунистический комплекс местонахождения Мансурово, представленный в основном ассоциацией наземных тетрапод, представителями пресноводных беспозвоночных. На сегодняшний день находка *D. triassicus* в раннеоленинских отложениях Общего Сырта является наиболее восточной из известных, расширяя палеогеографическое распространение рассматриваемого ихновида в раннем триасе. После проведенного морфологического анализа ихнофоссилий (треков и их отдельных отпечатков), а также предполагаемого литотипа породы следоносителя, можно утверждать, что следы были оставлены в мелководной обстановке речного русла слеодообразователем, вероятнее всего, близким к членистоногим из группы *Notostraca*. Особенности расположения коротких следовых дорожек на подошве мелкозернистого песчаника со следами ряби течения позволяет предположить характер локомоции животного, которое садилось на дно без перемещения по нему. Все это существенно дополняет описание *D. triassicus* не только деталями морфологии следовых дорожек, но и особенностями передвижения в конкретной среде обитания для более точного установления принадлежности слеодообразователя. Слеодообразователь оставил следы на следоносителе, представленном, вероятнее всего, песчаным субстратом с развитием на его поверхности микробного мата, способствовавшего сохранению отпечатков до и в процессе захоронения. Таким образом, проведенное изучение местонахождения Мансурово, его комплекса ихнофоссилий помимо фауны тетрапод, позволило более полно охарактеризовать биотические и абиотические условия конца раннего оленека на территории Общего Сырта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бирштейн Я.А., Заренков Н.А. Подотряд Щитни (*Notostraca*) // Жизнь животных. Т. 2: Моллюски. Иглокожие. Погонофоры. Щетинкочелюстные. Полухордовые. Хордовые. Членистоногие. Ракообразные / Ред. Пастернак Р.К. М.: Просвещение, 1988. С. 300–303.

Новиков И.В. Раннетриасовые амфибии Восточной Европы: эволюция доминантных групп и особенности смены сообществ. М.: РАН, 2018. 358 с. (Тр. Палеонтол. ин-та РАН. Т. 296).

Baas J.H., Davies A.G., Malarkey J. Bedform development in mixed sand-mud: The contrasting role of cohesive forces in flow and bed // *Geomorphology*. 2013. V. 182. P. 19–32.

Briggs D.E.G., Miller M.F., Isbell J.L., Sidor C.A. Permo-Triassic arthropod trace fossils from the Beardmore Glacier area, central Transantarctic Mountains, Antarctica // *Antarctic Sci.* 2010. V. 22. P. 185–192.

Briggs D.E.G., Rolfe W.D.I., Brannan J. A giant myriapod trail from the Namurian of Arran, Scotland // *Palaeontology*. 1979. V. 22. P. 273–291.

Buatois L.A., Mángano M.G., Maples C.G., Lanier W.P. Ichnology of an Upper Carboniferous fluvio-estuarine paleovalley – The Tonganoxie Sandstone, Buildex Quarry, eastern Kansas // *J. Paleontol.* 1998. V. 72. P. 152–180.

Cohen A., Lockley M., Halfpenny J., Michel A.E. Modern vertebrate track taphonomy at Lake Manyara, Tanzania // *Palaios*. 1991. V. 6. № 4. P. 371–389.

Collette J., Gass K., Hagadorn J. Protichnites eremita unshelled? Experimental model-based neoichnology and new evidence for a euthycarcinoid affinity for this ichnospecies // *J. Paleontol.* 2012. V. 86. № 3. P. 442–454.

Cuadrado D.G. Geobiological model of ripple genesis and preservation in a heterolithic sedimentary sequence for a supratidal area // *Sedimentology*. 2020. V. 67. № 5. P. 2747–2763.

Davies N.S., Sansom I.J., Turner P. Trace fossils and paleoenvironments of a Late Silurian marginal-marine/alluvial system: the Ringerike Group (Lower Old Red Sandstone), Oslo Region, Norway // *Palaios*. 2006. V. 21. № 1. P. 46–62.

Fillion D., Pickerill R.K. Systematic ichnology of the Middle Ordovician Trenton Group, St Lawrence Lowland, eastern Canada // *Atlantic Geol.* 1984. V. 20. № 1. P. 1–41.

Fillion D., Pickerill R.K. Ichnology of the Upper Cambrian? to Lower Ordovician Bell Island and Wabana groups of Eastern Newfoundland, Canada // *Palaeontogr. Canad.* 1990. V. 7. P. 1–83.

Gand G., Garrie J., Schneider J. et al. Notostraca trackways in Permian playa environments of the Lõdeve basin (France) // *J. Iberian Geol.* 2008. V. 34. P. 73–108.

Gouramanis C., McLoughlin S. Siluro-Devonian trace fossils from the Mereenie Sandstone, Kings Canyon, Watarrka National Park, Amadeus Basin, Northern Territory, Australia // *Alcheringa. Australas. J. Palaeontol.* 2016. V. 40. № 1. P. 118–128.

Häntzschel W. Trace fossils and problematica // *Treatise on Invertebrate Paleontology*. Pt. W, Miscellanea. Suppl. 1. Lawrence: Geol. Soc. Amer.; Univ. Kansas Press, 1975. P. W3–W269.

Keighley D.G., Pickerill R.K. Systematic ichnology of the Mabou and Cumberland groups (Carboniferous) of western Cape Breton Island, eastern Canada, 2: surface markings // *Atlantic Geol.* 1998. V. 34. № 2. P. 83–112.

Knaust D., Hauschke N. Living conditions in a Lower Triassic playa system of Central Germany: evidence from ichnofauna and body fossils // *Hallesches Jb. Geowiss., Reihe B*. 2005. Bd 19. P. 95–108.

Kumar S., Ahmad S. Microbially induced sedimentary structures (MISS) from the Ediacaran Jodhpur Sandstone, Marwar Supergroup, Western Rajasthan // *J. Asian Earth Sci.* 2014. V. 91. P. 352–361.

Laporte L.F., Behrensmeyer A.K. Tracks and substrate reworking by terrestrial vertebrates in Quaternary sediments of Kenya // *J. Sediment Petrol.* 1980. V. 50. P. 1337–1346.

- Linck O. Die Buntsandstein-Kleinfährten von Nagold. (*Limuludichnulus nagoldensis* n.g. n.sp. *Merostomichnites triassicus* n.sp.) // N. Jb. Miner. Geol. Paläontol. Monats. Abt. B. 1943. S. 9–27.
- Lucas S.G., Lerner A.J., Spielmann J.A., Hunt A.P. Invertebrate ichnofossils from the Upper Triassic Bull Canyon Formation, east-central New Mexico // The Triassic–Jurassic Terrestrial Transition / Eds. Harris J.D., Lucas S.G., Spielmann J.A. et al. Albuquerque, 2006. P. 118–121 (Bull. New Mexico Mus. Nature and Sci. V. 37).
- Lucas S.G., Minter N.J., Spielmann J.A. et al. Early Permian ichnofossils from the northern Caballo Mountains, Sierra County, New Mexico // The Permian of Central New Mexico / Eds. Lucas S.G., Zeigler K.E., Spielmann J.A. Albuquerque, 2005. P. 151–162 (Bull. New Mexico Mus. Nature and Sci. V. 31).
- Machalski M., Machalska K. Arthropod trackways, “Diplichnites” triassicus (Linck, 1943), from the Lower Triassic (Buntsandstein) fluvial deposits of the Holy Cross Mts, Central Poland // Acta Geol. Pol. 1994. V. 44. P. 267–275.
- Marty D., Strasser A., Meyer C.A. Formation and taphonomy of human footprints in microbial mats of present-day tidal-flat environments: implications for the study of fossil footprints // Ichnos. 2009. V. 16. P. 127–142.
- McMahon S., Matthews J.J., Brasier A., Still J. Late Ediacaran life onland: desiccated microbial mats and large biofilm streamers // Proc. R. Soc. B. 2021. V. 288. P. 1–10.
- Pickerill R.K. Carboniferous nonmarine invertebrate ichno-coenoses from southern New Brunswick, eastern Canada // Ichnos. 1992. V. 2. P. 21–35.
- Phillips E.R., Merritt J.W., Auton C.A., Golledge N.R. Microstructures developed in subglacially and proglacially deformed sediments: faults, folds and fabrics, and the influence of water on the style of deformation // Quatern. Sci. Rev. 2007. V. 26. P. 1499–1528.
- Pollard J.E. Isopodichnus, related arthropod trace fossils and notostracans from Triassic fluvial sediments // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1985. V. 76. P. 273–285.
- Pollard J., Selden P., Watts S. Trace fossils of the arthropod *Camptophyllia* from the Westphalian (Carboniferous) of Lancashire, UK and their palaeoenvironmental context // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 270. № 3–4. P. 399–406.
- Reineck H.E., Singh I.B. Depositional Sedimentary Environments. Berlin, Heidelberg, N.Y.: Springer-Verlag, 1975. 439 p.
- Sarkar S., Banerjee S., Chakraborty P.P. Microbial mat structures and role of microbes in Precambrian siliciclastic sedimentation: Evidence from Indian Proterozoic basins // Episodes. 2020. V. 43. № 1. P. 164–174.
- Sarkar S., Choudhuri A., Mandal S., Eriksson P.G. Microbial mat-related structures shared by both siliciclastic and carbonate formations // J. Palaeogeogr. 2016. V. 5. № 3. P. 278–291.
- Seilacher A. Biomats, biofilms, and biogluce as preservational agents for arthropod trackways // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 2008. V. 270. № 3–4. P. 252–257.
- Shishkin M.A., Ochev V.G., Lozovskii V.R., Novikov I.V. Tetrapod biostratigraphy of the Triassic of Eastern Europe // The Age of Dinosaurs in Russia and Mongolia / Eds. Benton M.J., Shishkin M.A., Unwin D.M., Kurochkin E.N. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2000. P. 120–139.
- Smith A., Braddy S.J., Marriott S.B., Briggs D.E.G. Arthropod trackways from the Early Devonian of South Wales: a functional analysis of producers and their behaviour // Geol. Mag. 2003. V. 140. № 1. P. 63–72.
- Toom U., Vinn O., Hints O. Ordovician and Silurian ichnofossils from carbonate facies in Estonia: A collection-based review // Palaeoworld. 2019. V. 28. P. 123–144.
- Verde M., Castillo C., Martín-González E. et al. A new Miocene–Pliocene ichnotaxon for vermetid anchoring bioerosion structures // Front. Earth Sci. 2022. 10:906493. P. 1–12.
- Vodrážková S., Vodrážka R., Munnecke A. et al. Microbially induced wrinkle structures in Middle Devonian siliciclastics from the Prague Basin, Czech Republic // Lethaia. 2018. V. 52. P. 149–164.
- Walter H., Gaitzsch B. Beiträge zur Ichnologie limnisch-terrestrischer Sedimentationsräume, Teil II: *Diplichnites minimus* n. ichnosp. aus dem Permosiles des Flechtinger Höhenzuges // Freiburger Forsch. Reihe C. 1988. Bd 427. S. 73–84.
- Zachos L.G., Platt B.F. Actupaleoichnology of a modern Bay of Fundy macro-tidal flat: analogy with a Mississippian tidal flat deposit (Hartselle Sandstone) from Alabama // PeerJ. 2019. V. 7:e6975. P. 1–32.

The First Arthropod Trackways in the Lower Triassic of Eastern Europe from the New Locality Mansurovo, Orenburg Region

A. V. Uliakhin¹, A. G. Sennikov¹, I. V. Novikov¹

¹*Borissiak Paleontological Institute, Russian Academy of Sciences, Moscow, 117647 Russia*

A description is given of trace fossils from the Lower Triassic Gostevskaya Formation of the Mansurovo locality, Orenburg Region, represented by counterimpressions on the lower contact of sandstone with wave ripples. The ichnological characteristics of the trackways and their individual imprints are similar to the ichnospecies *Diplichnites triassicus* (Linck, 1943), which is widespread in fluvial and lake sediments of the Carboniferous–Triassic of Europe and North America. For *D. triassicus* most likely the trace maker from the group of branchiopod arthropods Notostraca, which moved in the aquatic environment. Most likely, the microbial mat developed on the surface of the sand substrate acted as a trace carrier, and the subsequent preservation and burial of arthropod trackways took place with the direct participation of the microbial mat.

Keywords: arthropods, Notostraca, Lower Triassic, Obshchy Syrt, ichnofossils, trackways, microbial mat