

УДК 567.95:551.73(470.57)

СЛЕДОВЫЕ ДОРОЖКИ ПАРЕЙАЗАВРОВ ИЗ ВЕРХНЕЙ ПЕРМИ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

© 2003 г. Ю. М. Губин, В. К. Голубев, В. В. Буланов, С. В. Петухов

Палеонтологический институт РАН

Поступила в редакцию 28.11.2001 г.

Принята к печати 16.08.2002 г.

В верхнетатарских (верхняя пермь) континентальных отложениях бассейна р. Сухоны (Вологодская область) открыто первое в Европейской России местонахождение следов крупных наземных рептилий. Местонахождение сформировалось на побережье крупного озера в условиях субгумидного, сезонно-влажного климата. Изучены две следовые дорожки, оставленные четвероногими пятипальцами рептилиями с длиной тела более 1 м. Кисти удлинненные, повернуты медиально, первый палец направлен перпендикулярно оси движения животного. Самый длинный на кисти палец – 2-й. Стопы субтреугольной формы, 3-й палец направлен вдоль оси движения животного; самыми длинными являются 2-й и 3-й пальцы. Выделен новый ихнород и ихновид *Sukhoporus primus*, предположительно соотносённый с парейазаврами семейства *Bradysauridae*.

Ископаемые следы четвероногих широко распространены в пермских и триасовых континентальных отложениях Центральной и Западной Европы, что позволяет их использовать не только для восстановления палеообстановок и особенностей поведения животных, но и в стратиграфических построениях (Ceoloni et al., 1986; Gand, Haubold, 1988; Gand, 1993). Однако в Восточной Европе, несмотря на обилие здесь находок пермских тетрапод (Ивахненко и др., 1997), следы последних отмечены только дважды. В первом случае это следовая дорожка небольшой амфибии *Anthichnium ichnosp.* из отложений северодвинского горизонта верхнетатарского подъяруса окрестностей пос. Кульчумово Оренбургской области (Tverdokhlebov et al., 1997). Учитывая четырехпальчатость отпечатков передних лап животного, авторы первоописания предположили, что следы могли принадлежать ювенильной особи *Dvinosaurus* – единственного известного темноспондила в северодвинское время.

Вторая находка – следы из двух местонахождений в нижнепермских красноцветах Северного Кавказа (Lucas et al., 1999). Группа следов с четырьмя изогнутыми длинными пальцами лацертоидного типа определена как cf. *Dromopus ichnosp.*; кроме того, один изолированный отпечаток с пятью прямыми тонкими пальцами и выраженной пяточной областью отнесен к cf. *Dimetropus ichnosp.* и, возможно, принадлежал сфенакодонтному пеликозавру (Lucas et al., 1999). Чтобы завершить обзор палеозойских находок, упомянем самое раннее описание следовых дорожек с территории бывшего Советского Союза – в средневерхнекаменноугольных песчаниках одного из полиметаллических рудников Дзезказгана (Цен-

тральный Казахстан: Младенцев, Наркелюн, 1958). Судя по приведенной фотографии, часть следов могла принадлежать амфибиям, близким к *Parabaropus ichnosp.*, изображенному Г. Хаубольдом (Haubold, 1971).

Летом 2000 г. во время разведочного маршрута сотрудником экспедиционной группы Палеонтологического института РАН С.В. Петуховым на левом берегу р. Сухоны в 1 км ниже устья р. Стрельны (Великоустюгский р-н, Вологодская обл.) было открыто первое в Европейской России местонахождение следов крупных пермских рептилий (рис. 1). Местонахождение названо Есиповкой по расположенному рядом урочищу Есипцево. Отпечатки лап найдены на двух относительно узких, располагающихся друг над другом выходах плитчатого известняка, бронирующего берег

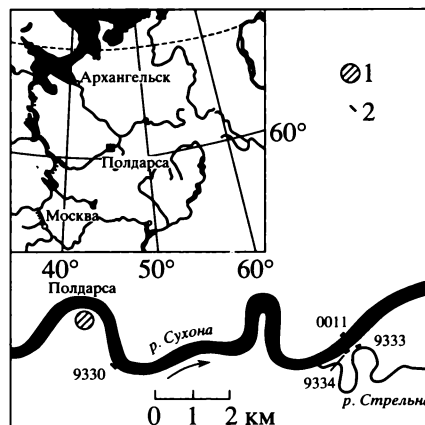


Рис. 1. Схема расположения изученных разрезов в бассейне нижнего течения р. Сухона.



Рис. 2. Местонахождение следов пермских тетрапод на левом берегу р. Сухона у урочища Есипцево (Вологодская обл., Великоустюгский р-н).

р. Сухоны менее чем в одном метре выше уровня воды в реке в межень (рис. 2). Очевидно, большую часть теплого времени года следы бывают закрыты водой.

Следы прослеживаются вдоль берега на протяжении почти 500 м¹. Всего на естественной площадке нижнего слоя шириной от 0.5 до 1.5 м обнаружено 186 не покрытых осыпью отпечатков, распространенных неравномерно: зоны их повышенной концентрации чередуются с участками, где следы единичны или отсутствуют. Следы разной выразительности (многие окружены краевым “грязевым” валиком и сохранили отчетливые отпечатки пальцев и когтей) и ориентировки. Наиболее крупные из них имеют в поперечнике более 35 см и глубину до 5.5 см. На верхнем слое известняка встречены только единичные следы; они сильно размыты и без отчетливо выраженных пальцев.

В ходе работ на нижнем слое были расчищены и изучены две следовые дорожки, расположенные на расстоянии 95.5 м друг от друга и оставленные животными разного размера. В дорожке более крупного экземпляра (СД-1) вскрыто 12 следов (6 правых и 6 левых), меньшего (СД-2) – 11 следов (5 и 6 соответственно). Положение дистальных фаланг пальцев на большинстве отпе-

¹ Как показали исследования 2001 г., следы на выходах известняка присутствуют по обоим берегам р. Сухоны на протяжении, по крайней мере, нескольких километров, а также и на некоторых ее притоках.

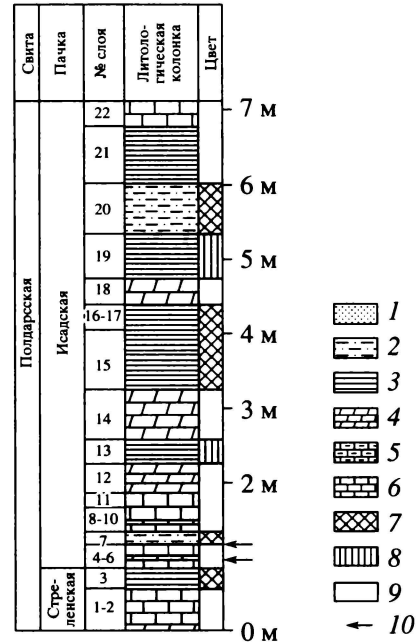


Рис. 3. Нижняя часть разреза верхнепермских отложений на левом берегу р. Сухона в районе урочища Есипцево (обн. № 0011). Обозначения: 1 – песок или песчаник, 2 – алевролит, 3 – глина, 4 – мергель, 5 – известняк глинистый, 6 – известняк, 7 – красноцветы, 8 – пестроцветы, 9 – сероцветы, 10 – местонахождения костных остатков и следов тетрапод.

чатков стоп и кистей прослеживается отчетливо, ось движения в обоих случаях прямолинейна, причем СД-1 направлена на ВЮВ, а СД-2 – на запад. Отсутствие пересечения дорожек другими следами позволяет с уверенностью исключить возможность смешивания в них отпечатков разных особей.

Хотя отпечатки стопы и кисти в обоих случаях заметно различаются по форме и размерам, в целом их ориентировка, форма и длина пальцев по отношению к размерам лап на СД-1 и СД-2 одинаковы, что дает возможность связать их с животными одного вида. По результатам изучения дорожек выделяется новый ихнород и ихновид *Sukhonopus primus*.

СТРАТИГРАФИЯ

В рассматриваемом районе по берегам Сухоны и ее притоков на поверхность выходят отложения поддарской свиты верхнетатарского подъяруса. Непосредственно на месте обнаружения следов на левом берегу Сухоны снизу вверх от уровня воды в реке (август 2000 г.) описаны следующие слои (рис. 3):

Стреленская пачка.

1. Мергель темно-серый, горизонтально-слоистый, алевритовый, с битуминозным запахом, видимая мощность 0.1 м.

2. Известняк светло-зеленовато-серый, нечетко толстогоризонтально-слоистый, пелитоморфный, с тонкими (доли миллиметров) каналами от корней растений, с пропластками глины темно-зеленой, 0.47 м.

3. Глина коричневая с редкими крупными голубовато-серыми пятнами, массивная, непластичная, плохо размокающая, сильно алевроитовая, изотропная, 0.28 м.

Исадская пачка.

4. Известняк кремове-серый, зеленовато-серый, светло-серый (цветовые разности закономерно плавно переходят друг в друга; на выветренной поверхности порода светло-серая), массивный, неоднородный (чередование участков с кристаллической и землистой структурой), с многочисленными порами, а в средней части слоя и с тонкими вертикальными слабо извилистыми каналами (полости от корней растений), часто заполненными крупными кристаллами кальцита. Известняк на свежем сколе пачкает руки, без битуминозного запаха, монолитный (не плитчатый), крепкий, разбит вертикальными трещинами на крупные блоки размером в первые дециметры. Верхняя поверхность слоя неровная, волнистая, с трещинами усыхания и следами крупных тетрапод, 0.11 м.

5. Мергель серый, очень нечетко тонкогоризонтально-слоистый (слоистость слабо подчеркивается цветовыми оттенками), однородный, средней крепости, не плитчатый, без битуминозного запаха, 0.05–0.07 м.

6. Известняк кремове-серый, пятнами с зеленоватым оттенком, массивный, пелитоморфный, очень крепкий (с трудом колется молотком), аналогичен кристаллической разновидности известняка слоя 4. Порода разбита вертикальными трещинами на блоки размером от первых дециметров до первых метров. Верхняя поверхность слоя неровная, с трещинами усыхания и очень нечеткими следами крупных тетрапод, 0.15 м.

7. Алевролит серо-вишневым (преобладает), серо-коричневым, коричнево-серым, зелено-серым, в верхней части слоя с мелкими (первые миллиметры) зеленовато-серыми пятнами, очень нечетко горизонтально-слоистый, прослоями сильно песчанистый (зелено-серый), в нижней части слоя глинистый. Алевролит слабой крепости (руками ломается с трудом), с многочисленными остатками остракод, 0.17 м.

8–11. Известняк серый, массивный или толстоволнисто-слоистый, очень слабо битуминозный, с тонкими (до 2 мм) каналами от корней растений, обычно заполненными кристаллами кальцита, прослоями глинистый, плитчатый, 0.55 м.

12–14. Мергель зеленовато-серый, монохромный (внизу) или с коричневыми прожилками и пятнами (вверху), массивный (внизу) или горизон-

тально-слоистый (вверху), алевроитовый, с прослоями глины зеленовато-светло-серой и серо-розовой, горизонтально-слоистой, непластичной, карбонатной, 1.4 м.

15–19. Глина коричневая, внизу красно-коричневая, вверху светло-коричневая, прослоями с многочисленными красными прожилками и более редкими четкими зелеными круглыми пятнами. Глина массивная или очень нечетко толстогоризонтально-слоистая, в разной степени алевроитовая, с прослоем (35 см) мергеля зеленовато-серого, массивного, 2.1 м.

20. Алевролит коричневый, массивный, 0.7 м.

21. Глина голубовато-зеленовато-серая, массивная, однородная, карбонатная, алевроитовая, непластичная, 0.75 м.

22–33. Известняк серый, горизонтально-слоистый, глинистый, с тонкими каналами от корней растений (в кровле слоя известняк корненосный, здесь каналы от корней растений диаметром до 10 мм), с прослоями глины и мергелей серых и зеленоватых, горизонтально- и волнисто-слоистых, слабо битуминозных, 2.45 м.

34. Мергель серый, массивный, слабой крепости, 1.35 м.

35. Глина темно-зеленая с тонкими бежевыми червеобразными прожилками, тонкогоризонтально-слоистая, хрупкая, непластичная, алевроитовая, с обугленными остатками растений по поверхностям напластований, 0.5 м.

Пуртовинская пачка.

36–37. Глина темно-коричневая, с единичными или многочисленными (образующими прослои) бежевыми и белыми корнеобразными прожилками (зоны оглеения вокруг корней растений – палеопочвы), горизонтально-слоистая, непластичная, хрупкая, прослоями с сидеритовыми конкрециями; в самой нижней части слоя встречаются многочисленные отпечатки стеблей и листьев растений (хвощи, папоротники), а также ядра двустворчатых моллюсков, 2.45 м.

38–43. Алевролит красный с серыми прожилками и пятнами (зоны древнего оглеения вокруг органических остатков, в том числе и корней растений), очень нечетко толстогоризонтально-слоистый, средней крепости, 2.65 м.

44. Алевролит кирпично-красный с мелкими (первые миллиметры) четкими почти идеально круглыми зелеными пятнами (оглеение вокруг органического детрита), массивный, однородный, крепкий, 0.4 м.

Выше располагается толща (5–6 м) красноцветных толстополосатых алевролитов.

Описанные отложения отвечают средней части тетраподной подзоны *Chroniosaurus dongusensis* зоны *Proelginia permiana* (сопоставление изученного разреза с близлежащими разрезами, в

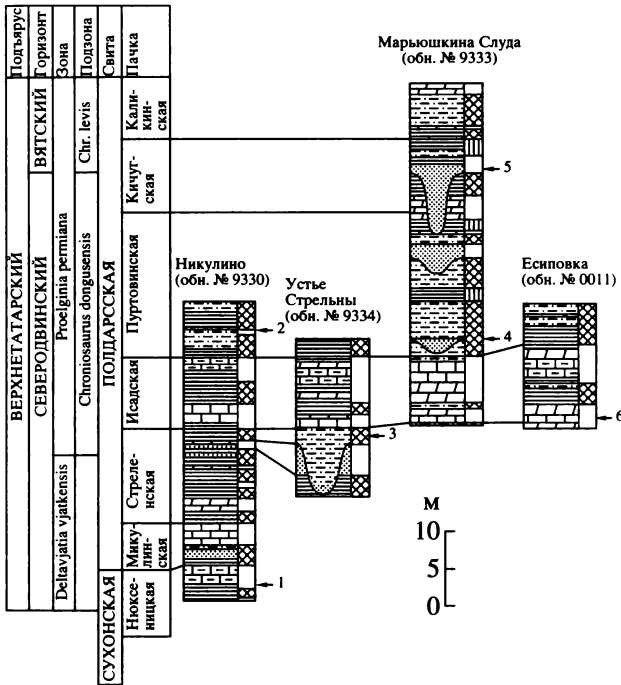


Рис. 4. Схема корреляции разрезов верхней перми нижнего течения р. Сухоны. Обозначения см. рис. 3. Местонахождения тетрапод: 1) Поддарса, 2) Микулино, 3) Устье Стрельны, 4) Марьюшкина Слуда-А, 5) Марьюшкина Слуда-С, 6) Есиповка.

которых обнаружены остатки позвоночных, приведено на рис. 4) и располагаются в верхней части северодвинского горизонта (Голубев, 2000).

ГЕНЕЗИС МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ

Есиповский разрез имеет типичное для полдарсской свиты строение, для которой целом характерно частое переслаивание глинисто-карбонатных пород с подчиненным положением обломочных пород тонкого состава (Голубев, 2000). Выделяемые в этой свите элементарные слои обычно имеют небольшую мощность (в среднем 0.4 м) и протягиваются на многие километры. Подобным строением отличаются отложения крупных бассейнов с неустойчивым режимом седиментации. В нашем случае это прибрежная зона крупного озера и прилегающая к нему обширная аллювиальная низменность со слабо расчлененным рельефом. Озерные отложения представлены сероцветными глинисто-карбонатными породами, аллювиальные – красноцветными алевроитоглинистыми (пойменный аллювий), реже песчаными (русловой аллювий) породами.

Наличие в полдарсской свите многочисленных уровней с корнями растений, трещинами усыхания и следами тетрапод указывает на то, что данные отложения периодически оказывались на поверхности. Пребывание в аэральных условиях могло быть довольно продолжительным, о чем, в

частности, свидетельствует красноцветность отдельных слоев и пачек, формирование которых явно проходило в окислительной обстановке. Отсутствие в этих отложениях легко растворимых солей (сульфатов и хлоридов) указывает на то, что на поверхности осадки находились в условиях промывного водного режима, т.е. в условиях преобладания нисходящего потока воды. Последнее возможно только при значительном количестве атмосферных осадков, которые в годовом цикле должны были превышать испаряемость (Лобова, Хабаров, 1983; Оллиер, 1987; Добровольский и др., 1998). Однако, судя по монмориллонитовому составу глин и карбонатности отложений (Опорный разрез..., 1981; Верзилин др., 1993), данное превышение было незначительным. В условиях теплого климата, существовавшего на территории Восточной Европы в позднепермскую эпоху (Жаков, Чумаков, 2001), этот феномен может объясняться неравномерным распределением атмосферных осадков в течение года, т.е. чередованием влажных и более сухих сезонов. Многочисленные уровни оглеения в аллювиальных образованиях, приуроченные, главным образом, к кореносным горизонтам, свидетельствуют о сезонном достаточно длительном переувлажнении отложений поверхностными метеорными и(или) паводковыми водами. Частично переувлажнение могло быть также связано с периодически высоким уровнем стояния грунтовых вод (Добровольский и др., 1998).

Таким образом, климат в рассматриваемом районе в полдарсское время был теплым, субгумидным, сезонно-влажным. Во влажные сезоны огромное количество пресной воды вместе с илистым материалом поставляли реки, берущие свое начало на Балтийском щите. Переизбыток воды приводил к разливу рек, затоплению огромных территорий и формированию обширных пойменных отложений. В более короткие засушливые периоды речной сток значительно сокращался, при этом сильно уменьшалось поступление глинистого материала и, наоборот, относительно увеличивалось поступление карбонатов, сокращалась площадь водоемов, и по их периферии образовывались огромные территории постепенно высыхающих глинисто-карбонатных озерных илов, густо поросших своеобразной растительностью, нечувствительной к переизбытку карбонатов в почве. От этих растений сохранились корневые системы типа *Radicites sukhonensis*, широко распространенные в верхнепермских карбонатных отложениях Европейской России (Арефьев, Наугольных, 1998).

Подобные ландшафты были излюбленными пастбищами растительноядных рептилий. В тех местах этих ландшафтов, где грунты были достаточно твердыми, мы, к сожалению, не находим никаких следов пребывания тетрапод. Но на бо-

лее мягких, увлажненных грунтах могли оставаться отпечатки их лап, которые в следующий влажный сезон смывались паводковыми водами или, наоборот, оказывались погребенными под слоем принесенного и отложенного этими водами илового осадка. Наконец, более вязкие и топкие грунты (озерного или пойменного происхождения) могли превращаться в настоящие ловушки для наземных животных – возможно, подобным образом сформировались местонахождения Котельнич и Порт Котельнич, обнаруженные на берегу р. Вятка в Кировской области в отложениях, близких по возрасту к следоносным слоям полдарской свиты (Голубев, 1999). Что касается самого местонахождения Есиповка, то последовательность его формирования могла быть следующей: 1) отступление береговой линии озера (регрессия) и образование обширного поля медленно высыхающей известковой грязи, густо поросшей растительностью; 2) появление крупных растительных рептилий и образование следов; 3) полное высыхание карбонатных илов с образованием трещин усыхания; 4) захоронение следов под слоем глинистого осадка во время следующего паводка; 5) озерная трансгрессия, начало накопления лимнических карбонатных илов – завершение цикла и начало нового. Очевидно события неоднократно развивались по данному сценарию (причем циклы были достаточно частыми²). Однако, по мере формирования следоносных карбонатных отложений, происходило не только захоронение следов, но и наоборот размывание отложенных ранее осадков и уничтожение уже образовавшихся местонахождений. На это указывает линзовидное строение следоносной карбонатной пачки, отдельные слои которой прослеживаются только на очень небольшие расстояния. Так, слои, выделенные в разрезе Есиповка, не распознаются в разрезе Устье Стрельны (0.6 км от Есиповки) и Марьюшкина Слуда (1.5 км).

ОПИСАНИЕ ИХНОФОССИЛИЙ

К Л А С С PARAREPTILIA

О Т Р Я Д PAREIASAURIDA

? СЕМЕЙСТВО BRADYSAURIDAE HUENE, 1948

Sukhonopus Gubin et Bulanov, ichnogen.nov.

Название ихнорода от р. Сухона и от *opus греч.* – нога.

² В 2001 г. на следоносном известняке (сл. 4), в числе многих других, был обнаружен хорошо выраженный одиночный след задней лапы четвероногого. При его формировании давление лапы прошло через известняк насквозь, так что на подстилающем мергеле также остался след, правда, всего лишь в виде неглубокого конуса, окруженного грязевыми валиками. Очевидно, в этом случае карбонатный ил, сформировавшийся на стадии 5, перекрыл глинистый осадок, отложившийся недавно и еще неполностью литифицировавшийся.

Типовой ихновид – *S. primus ichnosp. nov.*

Д и а г н о з. Животное четвероногое, отпечатки лап пятипалые, пятый палец выражен очень слабо. Следы волочения хвоста отсутствуют. Отпечатки стоп округло-субтреугольные, их ширина составляет около 40% от ширины следовой дорожки; отпечатки кистей удлинненные с отношением длины к ширине 0.65–0.7. Пальцы короткие, с заостренными когтевыми фалангами, первый палец и на кисти, и на стопе не отставлен в сторону. На стопе 3-й палец направлен параллельно оси движения животного, самыми длинными являются 2-й и 3-й пальцы. Медиальный (внутренний) край кисти, отражающий положение первого пальца, повернут перпендикулярно оси движения; самым длинным и здесь является 2-й палец.

В и д о в о й с о с т а в. Род монотипичный.

С р а в н е н и е. По форме отпечатков и коротким, равноудаленным друг от друга пальцам стопы новый ихнород близок ихнородам *Dicynodontipus*, *Gallegosichnus* и *Calibarichnus* (Haubold, 1971; Conti et al., 1977), однако заметно отличается по размерам следов, форме и постановке кисти, выраженности на ней внешнего пальца. Пятипалая кисть *Brontopus* (Ellenberger, 1983; Gand, Haubold, 1988) по форме напоминает кисть нового ихнорода, но отличается положением по отношению к оси движения и более длинным первым пальцем; стопы различаются по форме – они округлые у *Brontopus* и субтреугольные у *Suchonopus* и имеют различной длины пальцы. Кроме того, по отношению к ширине дорожки новый ихнород имеет меньшие лапы. Описанные из верхнетатарских отложений Италии следы парейазавров (*Pachyures dolomiticus*: Conti et al., 1977) по размерам и форме напоминают отпечатки задних лап *Suchonopus*, но у пахипеса самый длинный палец стопы – 4-й, концевые заостренные фаланги практически не выражены, а отпечатки кисти и стопы очень похожи. Все это резко отличается от наблюдаемого у *Sukhonopus*.

Sukhonopus primus Gubin et Bulanov, ichnosp. nov.

Табл. IV, фиг. 1–3 (см. вклейку)

На з в а н и е в и д а *primus лат.* – первый.

Г о л о т и п – ПИН³, № 4850/2, часть следовой дорожки, состоящая из последовательных левых следов задней и передней лап; Вологодская область, Великоустюгский район, р. Сухона, местонахождение Есиповка; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус, северодвинский горизонт, зона *Proelginia permiana*.

³ Здесь и далее приняты следующие сокращения названий организаций: ПИН – Палеонтологический институт РАН, Москва; МС – Федеральное государственное учреждение “Музей Самоцветы”, Москва.

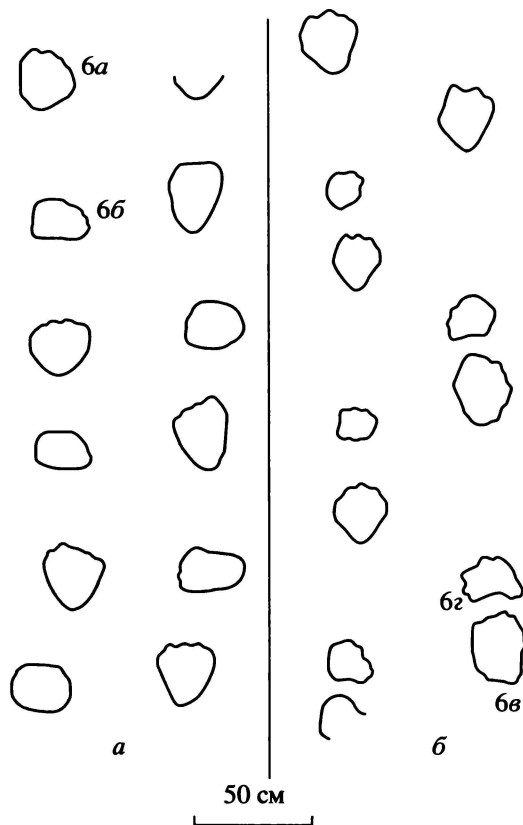


Рис. 5. *Sukhonopus primus* ichnosp. nov.: следовые дорожки: *a* – более крупного животного (СД-1), *б* – меньшего животного (СД-2). Обозначения следов на дорожках (6, *a*–*z*) соответствуют изображениям следов на рис. 6.

О п и с а н и е (рис. 5, 6, *a*–*z*). Следовая дорожка с более крупными отпечатками (СД-1; табл. IV, фиг. 1; рис. 5, *a*) состоит из 6 пар следов передних и задних лап. Она почти прямая, шириной 58–63 см; расстояние между медиальными сторонами отпечатков стоп (*interpes distance*)⁴ – 36–40 см, длина двойного шага (*stride*) – 82–95 см. Недокрытие слева составляет 45 см, а справа 36–38 см (следы “взаимно противоположны”, по Haubold, 1971). Угол шага (*pace angulation*) варьирует от 70 до 79° у задних лап и 67–72° у передних. Постоянная шага (*const*) равна 108–112 см, основная составляющая постоянной шага варьирует от 90 до 94 см. Большинство отпечатков глубокие, с хорошо выраженными концевыми фалангами пальцев, сопровождаются валиками, показывающими положение поволоки и выволоки (по Руковскому, 1988).

Стопы (табл. IV, фиг. 3; рис. 6, *a*). Отпечатки имеют форму почти равностороннего треуголь-

⁴ При описании следов используется терминология, предложенная В.Б. Сухановым (1968) и Хаубольдом (Haubold, 1971).

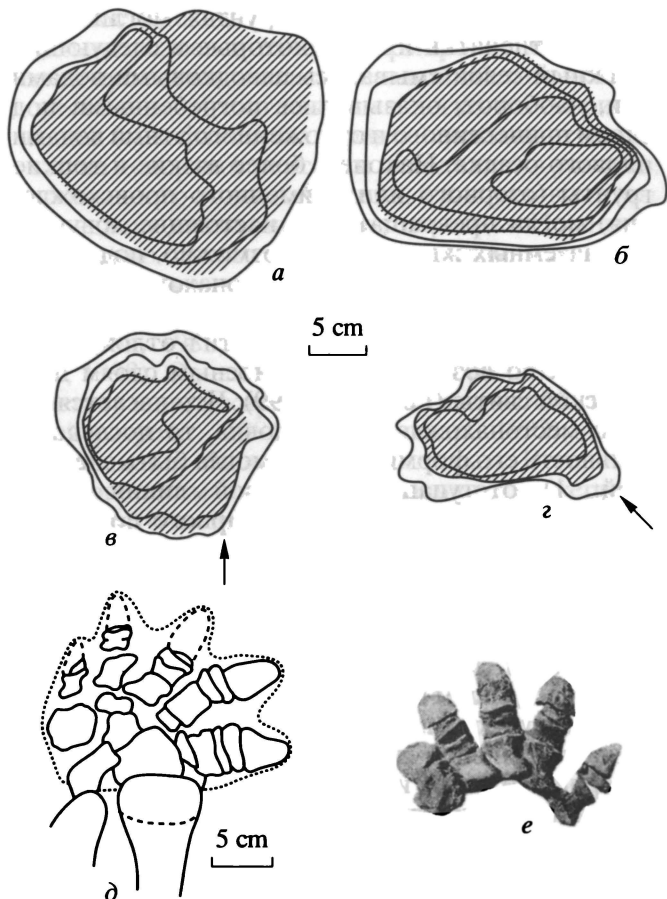


Рис. 6. *a*–*z* – *Sukhonopus primus* ichnosp. nov.; *a*, *б* – прорисовки отпечатков левых лап СД-1: *a* – задней (фрагмент голотипа ПИН, № 4850/2а), *б* – передней (фрагмент голотипа ПИН, № 4850/2б); *в*, *г* – экз. ПИН, № 4850/4 (СД-2); прорисовки отпечатков последних правых лап: *в* – задней, *г* – передней (заштрихованная поверхность – предполагаемая форма автоподия; стрелкой показано направление движения лапы при опускании; изогипсы проведены через один сантиметр); *д* – *Deltavjatia vjatkensis* (Hartmann-Weinberg, 1937), экз. МС, № 5324, левая передняя лапа сверху (пунктиром показаны отсутствующие фаланги, контуром выделен возможный отпечаток такой лапы); *е* – *Scutosaurus karpinskii* (Amalitzky, 1922), голотип ПИН, № 2005/1532, метакарпалии и пальцы передней лапы.

ника с закругленными углами; из длина по 3-му пальцу – 21–23 см (голотип – 21 см), ширина на уровне оснований пальцев – 23–27 см (голотип – 24 см). Длина остальных пальцев близка таковой 3-го пальца. Стопы пятипалые, причем внешний палец обычно выражен слабее. У пяти из шести отпечатков 3-й палец расположен параллельно оси движения животного и только один след слабо завернут медиально. Наибольшую глубину следы имеют вдоль медиального края, особенно в его средней части и в отпечатках когтевых фаланг 2-го и 3-го пальцев. Судя по положению по-

волоки и наволоки, лапа при опускании и подъеме двигалась сзади вперед. Количество пальцев на стопе можно определить только по выступающим вперед концевым фалангам, что, возможно, является следствием развития между пальцами толстой кожистой перепонки и утолщенной кожи на подошве стопы.

Кисти (табл. IV, фиг. 2; рис. 6, б). Все отпечатки СД-1 направлены так, что медиальная сторона кисти (1-й палец) ориентирована перпендикулярно оси движения. На голотипе ось отпечатка самого длинного пальца (видимо, 2-го) располагается под углом 80° , следующий за ним палец под углом 70° и 4-й, внешний (последний отчетливо отпечатавшийся) – под углом 50° . Длина отпечатка, измеренная параллельно оси движения животного 16 см, ширина – 24 см, и их отношение – 0.67. Длина кисти по меньшему из выраженных на отпечатке 4-му пальцу – 18.5 см. Медиальный край кисти в центре имеет слабый выгиб вперед, видимо, показывая положение запястья; максимальную глубину (около 5 см), как и на задней лапе, отпечаток имеет вдоль медиального края и в средней части 1-ого и 2-го пальцев. На 2–4-м пальцах отчетливо выражены заостренные когтевые фаланги, причем у 2-го конец когтя отогнут назад. Сзади и спереди отпечаток сопровождается валиками, из которых передний сдвинут вперед. С латеральной (запястной) стороны валик отсутствует и, видимо, кисть опускалась в грязь в латеромедиальном направлении, а вынималась вперед.

Следовая дорожка № 2 (ПИН, № 4850/4; рис. 5, б). Ширина дорожки – 49 см, расстояние между медиальными сторонами стоп – 25–28 см, двойной шаг – 79–85 см. Недокрытие составляет 22–24 см, угол шага – 82 – 87° , постоянная шага – 83 см, основная составляющая постоянной шага равна 66 см.

Стопа (правая последняя лапа, рис. 6, в) округло-треугольной формы, как и на СД-1, с максимальным углублением в районе 1-го и 2-го пальцев. Длина 2-го–4-го пальцев примерно одинакова, 1-й и 5-й пальцы заметно короче. Ширина стопы равна ее длине по 3-му пальцу и составляет 17 см. Когти хорошо выражены на 2–4 пальцах.

Кисти (правая и левая последние лапы; рис. 6, з). На отпечатках правой и левой кистей отчетливо выражены 4 пальца, пятый (внешний) намечен очень слабо. Ширина отпечатка 16 см, длина – 10 см. Самый длинный второй палец и по убыванию длины следуют 1-й, 3-й, 4-й и 5-й. Максимальная глубина приходится на заднюю треть – середину отпечатков. На первых трех пальцах левой кисти отчетливо выражены концевые фаланги. По сравнению с СД-1, на кистях пальцы выражены более четко. Возможно, это показывает, что перепонки между пальцами у этой особи были более тонкие или еще не так хорошо развитые, как у более крупного животного. На СД-2 по

положению грязевых валиков хорошо видно, что лапа подносилась сзади и снаружи (рис. 6, з).

Материал. Голотип, а также ПИН, № 4850/4 – следовая дорожка из 6 правых и 6 левых отпечатков лап (СД-2).

ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ И ЛОКОМОЦИИ SUKHONOPUS

Сухановым (1968) предложен метод определения размеров четвероногого животного, при котором гленоацетабулярное расстояние определяется как сумма половины двойного шага и недокрытия. Исходя из этого, длина корпуса четвероногого, оставившего СД-1, составляет 85–90 см (СД-2: 62–66 см), что совпадает с результатами, полученными после измерения расстояния между последовательными отпечатками передних и задних конечностей (метод Лиленштерна и Бейрда: по Суханову, 1968). При этом она в 3.5–3.75 раза (СД-2: 3.1–3.15) превышает длину стопы животного и в 4.85–5.15 (СД-2: 6.2–6.6) раза длину кисти. Длина тела без хвоста (длина которого сильно варьирует у разных групп) у крупных пермских тетрапод меняется от полуторного гленоацетабулярного расстояния (парейзавры) до почти двойного у хищных терапсид. Поэтому длина более крупного сухонопуса (СД-1) должна составлять около 140–170 см, а более мелкого (СД-2) – 90–110 см.

Суммируя полученные данные, можно сказать, что животные, прошедшие по известковистому субстрату в северодвинское время, обладали достаточно крупным туловищем, при этом хвост или был коротким, или держался в приподнятом положении, не оставляя следа на субстрате. На обеих дорожках между правыми и левыми лапами отсутствует какая-либо примятость, что говорит о приподнятости тела над землей по крайней мере больше, чем на 5–6 см. Крупные короткопалые задние лапы имели пять пальцев, возможно, с перепонками между ними и при движении переносились сзади вперед. Кисти, также пятипалые, с перепонками, были удлиненными и при движении ставились сбоку, а вынимались вперед. На СД-1 отчетливо видна неравномерность движения животного, при которой измеренный двойной шаг отличается для левой и правой сторон дорожки (так, для передних лап 84 см и 88–90 см, для задних 82–84 см и 86 см соответственно). Видимо, это отражает какую-то индивидуальную особенность четвероногого, или же эта дорожка представляет собой часть длинной дуги поворота движения животного влево.

Обращают на себя внимание пропорционально меньшие размеры отпечатков передних лап на СД-2. При одинаковой форме лап отношение длины задней лапы к передней на СД-1 равно при-

мерно 1а, в то время как на СД-2 этот индекс более 1.2. Кроме того видно, что размеры следов лап по отношению к гленоацетабулярному расстоянию также заметно отличаются. Возможно, дорожки оставлены особями разного пола.

Суханов (1968), анализируя движение современных ящериц и оставленные ими следы, заключил, что располагая только следовыми дорожками невозможно сделать вывод о типе передвижения животного (медленный шаг, рыс, бег)⁵. На примере млекопитающих известно, что при увеличении скорости недокрытие и проработанность следов уменьшаются. Если допустить, что это положение справедливо и для оставивших дорожки животных, то, судя по хорошей выразительности отпечатков, в обоих случаях это было медленное движение, по-видимому, с симметрично-диагональной последовательностью работы конечностей, обеспечивающей максимальную устойчивость и свойственной примитивным четвероногим. Тем не менее, животное СД-2 двигалось несколько более быстрым темпом, что и отразилось на величине недокрытия, а также на положении максимально углубленных участков следа стоп – не в средней части, а на пальцах.

СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ SUKHONOPUS

Континентальные отложения верхнетатарского подъяруса севера европейской России изучаются уже более ста лет и можно предположить, что состав тетраподной фауны известен достаточно хорошо. Среди относительно крупных животных здесь отмечены лабиринтодонты двинозавры и антракозавры хронизухиды, парарептилии парейазавры, эотериодонты бурнетиды, териодонты горгонопсы и сцилакозавриды, а также аномонты дицинодонтиды (Ивахненко и др., 1997). Скорее всего, именно среди них и нужно искать формы, оставившие следовые дорожки. Рассмотрим их по степени вероятности.

Амфибии. Очевидно, представители этой группы должны быть исключены из рассмотрения, поскольку имеют постановку автоподий обычно параллельно оси движения (а лабиринтодонты к тому же четырехпалые передние лапы). Косвенно об этом говорит также несимметрично распределяемое давление веса на грунт в следе (что обычно встречается у рептилий) и отсутствие следов волочения хвоста.

Эотериодонты и териодонты. В целом следы СД-1 и СД-2 могут быть отнесены к тероморфо-

идному типу (по Суханову, 1968) с короткими отпечатками тесно поставленных пальцев, пятипалой конечностью и срединной осью давления на грунт. Следует, однако, отметить, что многие тероморфы (териодонты и эотериодонты) не подпадают под такое определение – это были формы с длинными, заметно различающимися друг от друга по длине, хорошо выраженными тонкими пальцами, а отпечатками тероморфоидного типа должны были обладать и парарептилии парейазавры.

Дицинодонты. На территории Восточной Европы они известны из всех верхнетатарских отложений: в зоне *Deltavjatia vjakensis* встречены остатки представителей рода *Australobarbarus*, в зоне *Proelginia permiana* – *Oudenodon*, в зоне *Scutosaurus karpinskii* – *Dicynodon* и *Elph*, в зоне *Archosaurus rossicus* – *Vivaxosaurus*, *Interpresosaurus* и *Delectosaurus*. К сожалению, лапы дицинодонтов в сочлененном состоянии пока не описаны. Д. Уотсон (Watson, 1960) на примере южноафриканских представителей группы отмечает, что характерными чертами следов пермских дицинодонтов должны быть удлиненный, заостряющийся впереди третий палец на лапах, обычно большая передняя и меньшая задняя конечности и широко раздвинутые пальцы кистей. Это не соответствует наблюдаемому на СД-1 и СД-2. У триасовых *Lystrosaurus* (ПИН, № 3447/1; Broom, 1932 по Вьюшков, 1964) и *Parakannemeyeria* (ПИН, № 2421/1) автоподии сильно различаются по форме как между собой так и от предполагаемой формы лап сухонопуса.

Парейазавры в татарских отложениях Европейской России представлены брадизавридом *Deltavjatia* и парейазавридами *Proelginia* и *Scutosaurus*. Наиболее хорошо строение конечностей известно у дельтаватии из группы местонахождения у г. Котельнич Кировской области (Хлюпин и др., 2000). Условия захоронения парейазавров здесь своеобразны: животные гибли, увязнув в липком глинистом иле и сохранились в виде недеформированных, практически полных скелетов. Стараясь освободиться, они задними лапами опирались на твердое дно, а передними делали разгребующие движения. В результате кисти животных расправлены и зафиксировались в различных положениях – они вытянуты вперед, подвернуты под предплечье, отвернуты латерально, карпальные элементы в большинстве случаев не сохранились. Тем не менее, на одном из скелетов (экз. МС, № 5324; гленоацетабулярное расстояние 95 см) кости левой передней лапы (рис. 6, д) сохранились в прижизненном сочленении, и есть возможность определить форму и положение кисти. *Ulna* и *radius* причленяются к ней в постеролатеральном ее отделе, а сама кисть развернута так, что первый палец направлен перпендикулярно оси зейгоподия. При этом пятый

⁵ Использование формул, применяемых при определении типа движения животных с парасагитальной постановкой конечностей (см. например, Thulborn, 1984), в нашем случае затруднительно и требует особого рассмотрения, выходящего за пределы данной статьи.

палец не выходит латерально за проекцию внешнего края локтевой кости. Наиболее длинным является 2-й палец, 3-й и 4-й пальцы постепенно уменьшаются в размерах. Фаланги 5-го пальца не сохранились, но, судя по изображениям других скелетов (Хлюпин и др., 2000), этот палец был значительно меньше 4-го. Отношение длины кисти к ширине, измеренное относительно длинной оси тела, равно 12.5 см/16 см или 0.75. На прорисовках отпечатков задних и передних лап СД-1 и СД-2 (рис. 6, а–г) сделана попытка определить возможную форму автоподий животных по положению перехода более крутых участков следа в пологие. Как видно, отпечаток передней лапы дельтаватии по форме должен быть похож на следы передних лап СД-1 и СД-2. Различия между ними – относительные размеры лап (отношение гленоацетабулярного расстояния к длине кисти у образца МС, № 5324 равно 9.0, в то время как у равного ему по размерам СД-1–4.8–5.2) и большая длина первого пальца кисти у котельнического экземпляра, что может быть вызвано принадлежностью сухоносных животных к другому, но близкому роду брадизаврид. При этом строение автоподий южноафриканского *Bradysaurus* (см. Gregory, 1946), типового для семейства *Bradysauridae*, заметно отличается от наблюдаемого у *Deltavjatia* (и сухонопуса): у брадизавра 2-й–4-й пальцы кисти близки по длине, а первый палец резко увеличен по сравнению с другими; на задних же лапах, наоборот, размеры пальцев постепенно увеличиваются от 1-го до самого длинного 4-го, а 5-й меньше 4-го, но крупнее 1-го.

Среди восточноевропейских форм у проелгинии посткраниальный скелет не известен, а у скутозавра из автоподий в коллекциях ПИН присутствует только одна неполная, без карпальных элементов, кисть (рис. 6, е). Пальцы на ней примерно одной длины, короткие, и отпечаток такой лапы хотя и напоминает сухонопуса короткопалостью, должен быть ближе итальянским находкам (*Pachypes*: Conti et al., 1977). По мнению М.Ф. Ивахненко (2001), особенности строения скелета *Scutosaurus* говорят о его водном образе жизни и плохой способности к передвижению по суше. Это также говорит о маловероятности связи представителей этого рода со следовыми дорожками.

Ориктоценозы тетрапод из полдарсской свиты образованы исключительно водными и амфибиотическими формами. Из крупных рептилий здесь встречены только растительноядные парейазавры (местонахождения Кочевала-1, Микулино и Марьюшкина Слуда-С), а также хищные бурнетиды (местонахождение Наволоки) и горгонопиды (местонахождения Наволоки, Потеряха-2, Устье Стрельны, Марьюшкина Слуда-С, Мутовино). Остатки дицинодонтов из полдарсской свиты не известны. Впервые они появляются в нижней ча-

сти ровдинской пачки саларевской свиты, формирование которой происходило в более наземных условиях. Повсеместно на территории Европейской России пермские дицинодонты связаны с наиболее возвышенными экотопами. Очевидно, сильно обводненные, топкие низины, вроде той, что существовала в бассейне Сухоны в полдарсское время, были мало пригодными для них местами обитания. Эти соображения могут также косвенно указывать на то, что изученные следы скорее принадлежат парейазаврам, чем дицинодонтам.

Как уже отмечалось, в Северной Италии из верхнепермских песчаников “Val Gardena” описаны короткопалые следы *Pachypes dolomiticus*, несенные к парейазаврам (Conti et al., 1977). К сожалению, в песчаниках полностью отсутствуют костные остатки четвероногих, и к своему заключению авторы статьи пришли путем последовательного исключения возможных претендентов среди крупных форм, исходя из списка мировой фауны позднепермских тетрапод. Мы в процессе определения следовых дорожек из Есиповки шли тем же путем, но с привлечением также данных по составу комплекса тетрапод из всей полдарсской свиты бассейна р. Сухоны. Как видно из рис. 4, стратиграфически ближайšie местонахождения с типичным для свиты набором четвероногих, в том числе парейазавров, находятся всего лишь в нескольких метрах выше или ниже по разрезу следоносных известняков Есиповки, что служит дополнительным аргументом в пользу правильности наших выводов.

Подводя итог всему сказанному выше, и исходя из наших знаний о строении автоподий крупных наземных тетрапод поздней перми, можно заключить, что следовые дорожки СД-1 и СД-2 были оставлены парейазаврами, причем (из европейских форм с описанными лапами) более близкими к *Deltavjatia* (fam. *Bradysauridae*) чем к *Scutosaurus* (fam. *Parejasauridae*).

Авторы искренне благодарны Е.Е. Драмшевой и И.И. Нехаенко, предоставившим возможность ознакомиться со скелетом парейазавра дельтаватии, хранящемся в ФГУ “Музей Самочеты”. Сотрудники ПИН М.Ф. Ивахненко и Н.Н. Калададзе активно участвовали в обсуждении положений, затронутых в статье. А.Г. Сенников любезно согласился просмотреть текст статьи и сделал серию полезных замечаний. Фотографии выполнены авторами и А.В. Мазиным (ПИН).

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований: проекты № 00-05-64586, 00-15-97754.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арефьев М.П., Наугольных С.В. Изолированные корни из татарского яруса бассейна рек Сухоны и Малой Северной Двины // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 86–99.

Верзилин Н.Н., Калмыкова Н.А., Сулов Г.А. Крупные песчаные линзы в верхнепермских отложениях севера Московской синеклизы // Тр. СПб. об-ва естествоиспыт. 1993. Т. 83. Вып. 2. С. 1–112.

Вьюшков Б.П. Надсемейство Dicynodontioidea // Основы палеонтологии. Земноводные, пресмыкающиеся, птицы / Ред. А.К. Рождественский, Л.П. Татаринцов. М.: Наука, 1964. С. 290–297.

Голубев В.К. Новая узкопанцирная хронизузия (Amphibia, Anthracosauromorpha) из верхней перми Восточной Европы // Палеонтол. журн. 1999. № 2. С. 43–50.

Голубев В.К. Пермские и триасовые хронизузии и био-стратиграфия верхнетатарских отложений Восточной Европы по тетраподам // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 2000. Т. 276. С. 1–174.

Добровольский Г.В., Шеремет Б.И., Афанасьева Т.В., Палечек Л.А. Почвы (Энциклопедия природы России). М.: АБФ, 1998. 368 с.

Жарков М.А., Чумаков Н.М. Палеогеография и обстановки седиментации во время пермо-триасовых биосферных перестроек // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 4. С. 29–54.

Ивахненко М.Ф. Тетраподы Восточно-Европейского плаката – позднепалеозойского территориально-природного комплекса. Пермь: ГУК Пермский обл. краевед. музей, 2001, 200 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 283).

Ивахненко М.Ф., Голубев В.К., Губин Ю.М. и др. Пермские и триасовые тетраподы Восточной Европы. М.: ГЕОС, 1997. 216 с. (Тр. ПИН РАН. Т. 268).

Лобова Е.В., Хабаров А.В. Почвы (Природа мира). М.: Мысль, 1983. 303 с.

Младенцев Г.Д., Наркелюн Л.Ф. Первая находка отпечатков следов четвероногих позвоночных в верхнепалеозойских песчаниках Джекказгана // Природа. 1958. № 5. С. 72–74.

Оллиер К. Выветривание. М.: Недра, 1987. 348 с.

Опорный разрез татарского яруса реки Сухоны. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. 1981. 116 с.

Руковский Н.Н. По следам лесных зверей. М.: Агропромиздат, 1988. 175 с.

Суханов В.Б. Общая система симметричной локомоции и особенности передвижения низших тетрапод. Л.: Наука, 1968. 228 с.

Хлюпин А.Ю., Коффа А.А., Лаломов А.В., Наугольных С.В. Парк пермского периода на вятской земле. Котельнич, 2000. 56 с.

Ceoloni P., Conti M.A., Mariotti N., Nicosia U. New Late Permian Tetrapod Footprints from Southern Alps // Mem. Soc. Geol. Ital. 1986. V. 34. P. 45–65.

Conti M.A., Leonardi G., Martiotti N., Nicosia U. Tetrapod footprints of the Val Gardena Sandstone (Northern Italy). Their paleontological, stratigraphic and paleoenvironmental meaning // Palaeontogr. Ital. 1977. V. 70. P. 1–91.

Ellenberger P. Sur l'interet paleontologique de la Dalle a Pistes de la Lieude (commune de Merifons, Herault, France) // Soc. Protec. Natur. Languedoc Rous. Bull. 1983. № 1 spec. 10 p.

Gand G. La palichnofaune de vertebres tetrapodes du bassin permien de Saint-Affrique (Aveyron): comparaisons et consequences stratigraphiques // Geol. France. 1993. № 1. P. 41–56.

Gand G., Haubold H. Permian tetrapod footprints in Central Europe, stratigraphical and palaeontological aspects // Z. geol. Wiss. Berlin. 1988. V. 16. № 9. P. 885–894.

Gregory W.K. Pareiasaurs versus Placodonts as near ancestors to the turtles // Bull. Amer. Mus. Natur. History. 1946. V. 86. Art. 6. P. 279–326.

Haubold H. Ichnia amphibiorum et reptiliorum fossilium. Encyclopedia o Paleoherpology. Jena: Gustav Fischer Ver., 1971. V. 18. 124 p.

Lucas S.G., Lozovsky V.R., Shishkin M.A. Tetrapod footprints from Early Permian Redbeds of the Northern Caucasus, Russia // Ichnos. 1999. V. 6. № 4. P. 277–281.

Thulborn R.A. Preferred gaits of bipedal dinosaurs // Alcheringa. 1984. V. 8. P. 243–252.

Tverdokhlebov V.P., Tverdokhlebova G.I., Benton M.J., Storrs G.W. First record of footprints of terrestrial vertebrates from the Upper Permian of the Cis-Urals, Russia // Palaeontol. 1997. V. 40. Pt. 1. P. 157–166.

Watson D.M.S. The Anomodont Skeleton // Trans. Zool. Soc. London, 1960. V. 29. Pt. 3. P. 131–208.

Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–3. *Sukhonopus primus* ichnospp. nov.: 1 – следовая дорожка крупного животного (СД-1); 2 – фрагмент голотипа ПИН, № 4850/26, след левой передней лапы (×0.27); 3 – фрагмент голотипа ПИН, № 4850/2а, след левой задней лапы (×0.27). Вологодская обл., Великоустюгский р-н, р. Сухона; верхняя пермь, верхнетатарский подъярус.

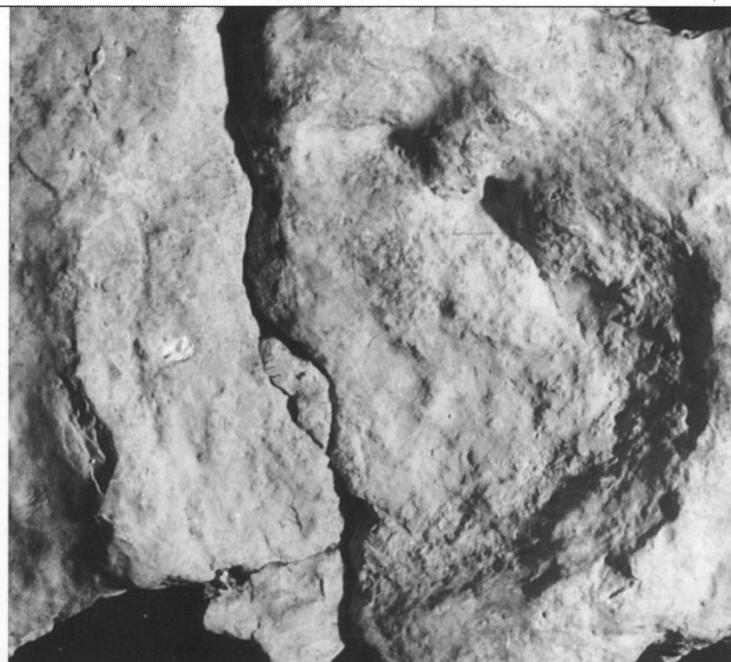
Pareiasaurian Tracks from the Upper Permian of Eastern Europe

Yu. M. Gubin, V. K. Golubev, V. V. Bulanov, and S. V. Petukhov

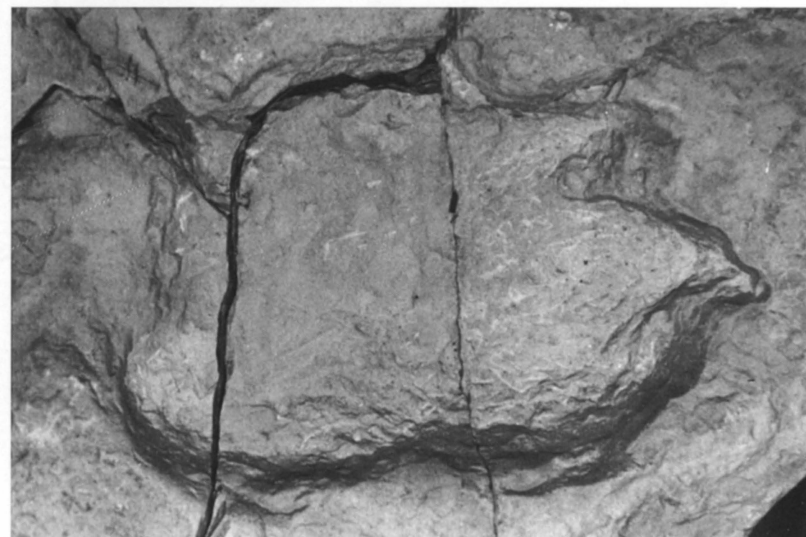
The first footprints and tracks of large terrestrial reptiles were discovered in the Late Tatarian deposits in northern European Russia. The tracks were found in light gray thick-bedded limestone of the Upper Tatarian (*Proelginia permiana* Tetrapod Zone, Severodvianian Horizon, Upper Permian). The locality was formed on the shore of a large lake in the subhumid seasonal climate. Two tracks extending about two meters each are described in detail. These tracks belong to quadrupedal pentadactyl reptiles with a body length exceeding 1 m. The manus is elongated and turned medially, the first digit is positioned perpendicular to the axis of the animal's movement. The second digit of the forelimb is the longest. Pes imprints are subtriangular, the third digit is parallel to the movement axis, the longest pes digits are the second and third. We tentatively assign the tracks to large pareiasaurians of the family Bradysauridae with a glenoacetabular distance longer than 85 cm. A new ichnogenus and ichnospecies, *Sukhonopus primus*, are described.



1



3



2