

ОРИГИНАЛЬНАЯ СТАТЬЯ

УДК 551.761.1

doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.351-370

ИХНОФОССИЛИИ ПЕРМО-ТРИАСОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮЖНОГО ВЕРХОЯНЬЯ (РАЗРЕЗ ТИРЯХ-КОБЮМЕ, РЕСПУБЛИКА САХА (ЯКУТИЯ))

Д.Н. Мифтахутдинова¹, Р.В. Кутыгин²

¹Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, 480008, Россия

²Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН,
г. Якутск, 677000, Россия

Аннотация

Впервые проведен ихнофациальный и ихнотектурный анализ пермских и нижне-триасовых отложений Южного Верхоянья. Установлено четыре ихнокомплекса, относящихся к двум ихнофациям: глубоководной зоофитосовой и прибрежной сколитовой. Зоофитосовая ихнофация представлена ихнокомплексами *Helmintopsis* – *Phycosiphon* – *Zoophycos* и *Helmintopsis* – *Phycosiphon*, сколитовая – *Arenicolites* – *Skolithos* и *Diplocraterion* – *Arenicolites*. Ихнофации в разрезе чередуются, что отражает изменение условий осадконакопления. Пермская часть разреза формировалась в условиях зоофитосовой ихнофации. Нижняя часть некучанской свиты, отвечающая событию пермского массового вымирания, содержит обедненный комплекс ихнофоссилий. Она формировалась в условиях относительно глубоководного шельфа с пониженным содержанием кислорода. Триасовые отложения содержат ихнофоссилии, характерные для мелководной сколитовой ихнофации. Полученные результаты хорошо согласуются с седиментологическими и биофациальными данными изучения пермских и нижнетриасовых пород Кобюминской зоны Верхоянского бассейна.

Ключевые слова: граница перми и триаса, терминальная пермь, индский ярус, ихнофоссилии, Южное Верхоянье

Введение

Ихнофоссилии (следы жизнедеятельности организмов) являются уникальными объектами геологической летописи, позволяющими с высокой точностью расшифровывать особенности и условия осадконакопления. Значимость изучения ихнофоссилий особенно возрастает при изучении геологических тел, в которых первичные осадочные текстуры уничтожены в результате биотурбации (переработки рыхлого осадка живыми организмами), а традиционные ископаемые остатки отсутствуют или имеют плохую сохранность.

Южное Верхоянье является одним из немногих в мире регионов, геологическая летопись которых сохранила непрерывную последовательность морских терригенных (кластических) отложений перми и триаса, накопившихся в условиях высоких широт. Сходные непрерывные разрезy известны в Восточной Гренландии [1], на Шпицбергене [2, 3] и в Антарктиде [4]. Непрерывность отложений перми и триаса позволяет изучать геологические события, связанные с самым



Рис. 1. Местоположение разреза Тирях-Кобюме: а) обзорная карта; б) карта расположения изученного разреза; 1 – местоположение разреза Тирях-Кобюме, 2 – границы Верхоянского складчато-надвигового пояса

крупным массовым вымиранием, произошедшим на рубеже перми и триаса. Эти события можно условно разделить на три группы: события, предшествовавшие вымиранию, события, происходившие непосредственно во время вымирания, и события, происходившие уже после основной фазы вымирания и связанные с восстановлением разнообразия органического мира [5, 6].

Пермские и триасовые отложения Южного Верхоянья достаточно подробно охарактеризованы в лито- и биостратиграфическом отношении [7]. В то же время сведения о распространении и разнообразии ихнофоссилий в этих отложениях практически отсутствуют. Между тем исследования последних десятилетий показали эффективность использования ихнофоссилий для реконструкции событий массовых вымираний [3, 8–16].

Настоящая статья является первым опытом изучения ихнофоссилий из пермских и триасовых отложений Южного Верхоянья на материале из разреза Тирях-Кобюме (рис. 1), изученного и детально опробованного в 2019 г.

Геология района и характеристика разреза

Южное Верхоянье является частью Верхоянского складчато-надвигового пояса, занимающей обширную территорию на востоке России. Пермские и триасовые отложения здесь представлены мощной, ритмично построенной толщей терригенных пород преимущественно морского генезиса [17, 18].

Ритмичность (цикличность) накопления пород в конце палеозоя – начале мезозоя отражает последовательность смены условий осадконакопления, связанных с возвратно-поступательным движением береговой линии Верхоянского палеобассейна в результате эвстатических колебаний уровня моря на фоне постепенного заполнения пространства осадочным материалом [17, 19]. Разрез Тирях-Кобюме (N 63.374284, E 140.945873) расположен в приустьевой части р. Тирях-Юрях, правого притока р. Кобюме. Территория относится к Кобюминской структурно-фациальной зоне (СФЗ) Южного Верхоянья. Складчатое залегание отложений пермского, триасового и юрского возраста осложнено многочисленными тектоническими нарушениями (рис. 2).

Разрез перми и триаса характеризуется ритмичным переслаиванием разнозернистых алевролитов и песчаников, включающим подчиненные пачки аргиллитов. Отдельные уровни содержат прослои бентонитовых туфов, сидеритовых и карбонатных конкреций, диамиктитов, глендонитов (рис. 3). В целом разрез Тирях-Кобюме представляет непрерывную последовательность отложений от роадского яруса перми до индского яруса триаса и является стратотипическим для всех свит пермской системы Кобюминской СФЗ: *кобюминской*, *тиряхской*, *луговской* и *привольнинской* [7].

Кобюминская свита (видимая мощность 585 м) сложена преимущественно алевролитами с прослоями (1–4 м, реже до 10 м) глинистых и мелкозернистых песчаников. Ее нижняя и верхняя части характеризуются более глинистым составом и наличием мелких пиритовых и кремнисто-глинистых конкреций. В алевро-псаммитовых породах средней части свиты отмечаются единичные глендониты. Свита содержит редкие остатки морских двустворок и брахиопод. Она относится к роудскому и вордскому ярусам средней перми.

Тиряхская свита (мощность 940 м) сложена пачками ритмичного переслаивания мелкозернистых алевролитов и глинистых песчаников. Для свиты характерны многочисленные горизонты диамиктитов мощностью от 1–2 до 50 м. Кептенский возраст свиты обоснован брахиоподами *Canocrinelloides obrutschewi* (Licharew) [20]. Свита сопоставляется с нижней (трансгрессивной) частью дулгалахского регионального яруса, характерной чертой которого в Южном и Западном Верхоянье является широкое распространение диамиктитов [18], возможно представляющих собой ледово-морские образования [21].

Луговская свита (мощность 714 м) характеризуется грубым чередованием пластов (до 10–40 м) мелко-среднезернистых песчаников с пачками частого переслаивания разнозернистых алевролитов и песчаников. В пластах песчаников встречаются прослои гравелитов и разногалечных конгломератов. Свита содержит брахиопод *Canocrinelloides obrutschewi* (Licharew) и *Marginalosia? magna* Abramov et Grigorjeva [7, 20] и относится к верхней (регрессивной) части дулгалахского регионаляруса, отвечающего кептенскому ярусу Международной хроностратиграфической шкалы [18].

Привольнинская свита (мощность 620 м) характеризуется чередованием пачек преимущественно мелкозернистых алевролитов (10–40 м, иногда до 70 м) с пластами песчаников, мощность которых вверх по разрезу увеличивается от первых метров до 10–20 м. В наиболее тонкозернистых интервалах разреза рассеяны небольшие, преимущественно окатанные обломки экзотических пород

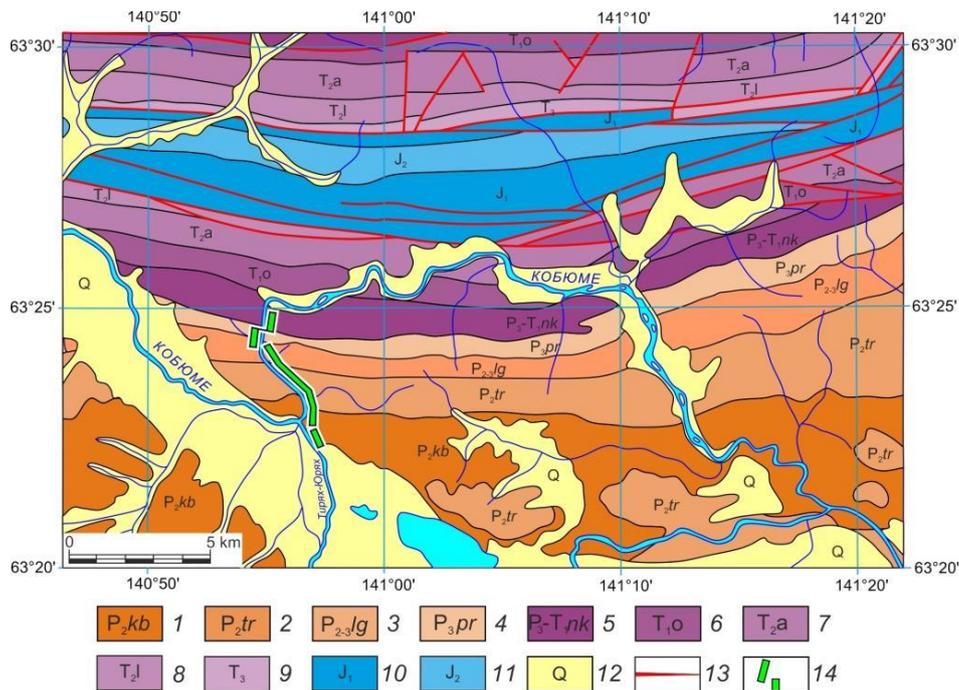


Рис. 2. Геологическое строение площади работ. Условные обозначения: 1 – кобюминская свита (роадский и вордский ярусы), 2 – тиряхская свита (кептенский ярус), 3 – луговская свита (кептенский ярус), 4 – привольнинская свита (вучапинский и чансинский ярусы), 5 – некучанская свита (чансинский и индский ярусы), 6 – оленекский ярус, 7 – анизийский ярус, 8 – ладинский ярус, 9 – верхнетриасовые отложения, 10 – нижнеюрские отложения, 11 – среднеюрские отложения, 12 – четвертичные отложения, 13 – тектонические нарушения, 14 – разрез Тирях-Кобюме

(в основном кварцитов). В свите отмечаются горизонты карбонатно-кремнистых и глинисто-кремнистых конкреций, а также слойки (первые сантиметры, реже до 10 см), заполненные обломками призматического слоя раковин иноцерампоподобных двустворок. Средняя часть привольнинской свиты охарактеризована брахиоподами *Strophalosia? vollossovitschi* Fredericks, *Crassispirifer monumentalis* Abramov et Grigorjeva, *Marginalosia? magna* Abramov et Grigorjeva и др. [20]. Это наиболее молодой комплекс брахиопод в пермской системе Верхоянья (ниже некучанского горизонта), характеризующий слой с *Crassispirifer monumentalis* хальпирского региояруса лопинского отдела перми [18].

К пограничному пермско-триасовому интервалу относятся верхняя часть привольнинской и нижняя часть некучанской свит. Граница между пермской и триасовой системами обоснована находками цератитов *Otoceras boreale* Spath, встречающимися в 2.5 м выше подошвы некучанской свиты [22].

В строении нижней части некучанской свиты преобладают мелкозернистые алевролиты (слои 34–36) с многочисленными карбонатно-кремнистыми конкрециями, содержащими аммоноидеями, двустворок и конхострак.

Верхняя псаммитовая часть (слой 37 и выше) сложена разнозернистыми песчаниками, содержащими (до 30%) интракласты горных пород.

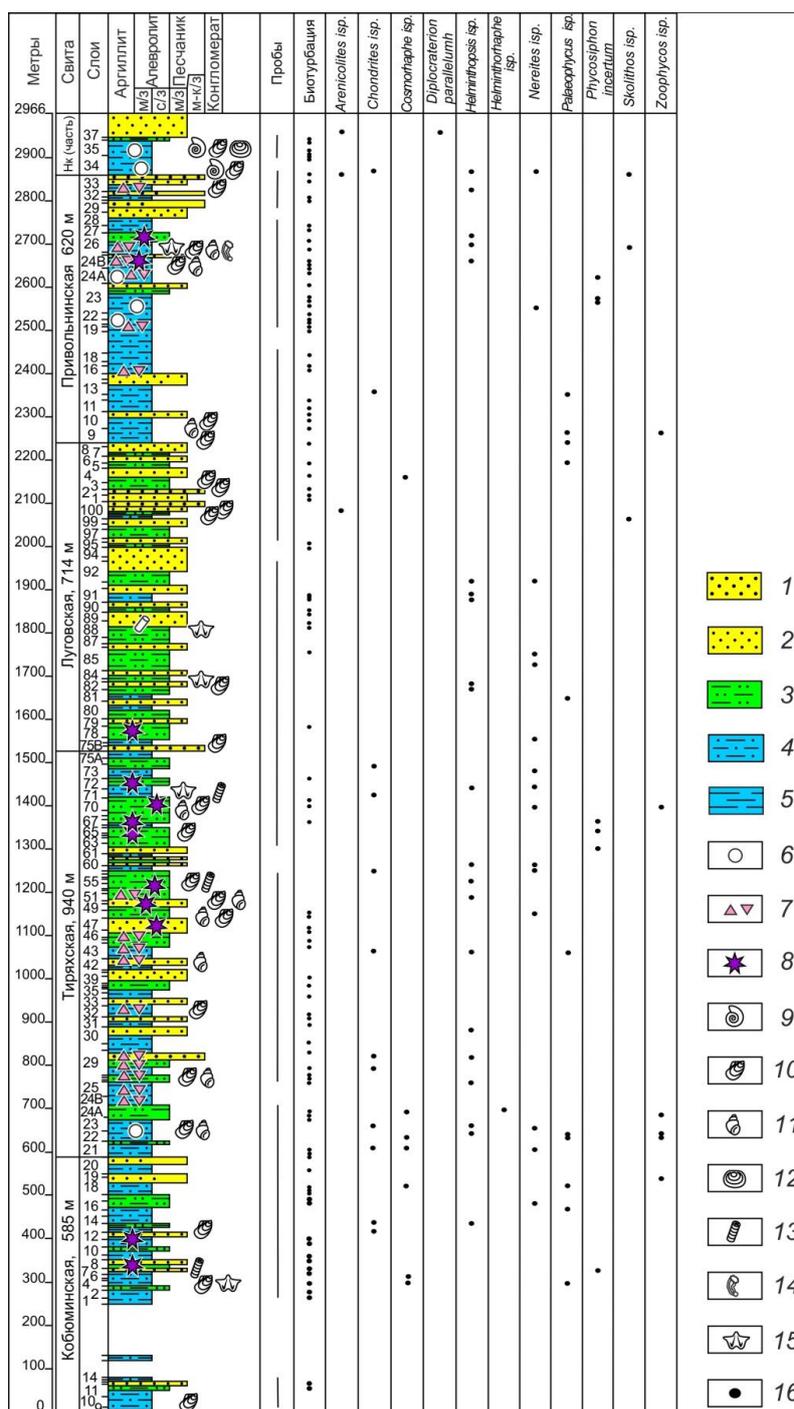


Рис. 3. Распространение ихнофоссилий и биотурбации в разрезе Тирях-Кобюме: 1 – песчаники крупнозернистые; 2 – песчаники мелкозернистые; 3 – алевролиты крупнозернистые; 4 – алевролиты мелкозернистые; 5 – аргиллиты; 6 – карбонатно-глинистые и карбонатно-кремнистые конкреции; 7 – диамиктиты; 8 – глендониты; 9 – аммоноидеи; 10 – двусторонки; 11 – гастроподы; 12 – конхостраки; 13 – криноидеи; 14 – кораллы; 15 – брахиоподы; 16 – ихнофоссилии; Нк – некучанская свита; м/з – мелкозернистый; с/з – среднезернистый; к/з – крупнозернистый

Материал и методы

Материалом исследований послужила коллекция терригенных пород, собранная во время полевых работ 2019 г. Первоначально образцы отбирались на геохимические (347 проб), палеомагнитные (195 проб), ихнологические (50 штучков горных пород) исследования. При изучении материала оказалось, что практически все породы, из которых были отобраны пробы, содержат ихнофоссилии и имеют биотурбационную текстуру. В результате все эти пробы (около 600 проб) были изучены в 2020 г. при подготовке настоящей статьи.

Штучки горных пород с ихнофоссилиями были сфотографированы В.В. Силантьевым во время полевых работ *in situ*. Из большинства образцов (около 440 проб) были изготовлены шлифовки, которые затем сканировались с высоким разрешением с помощью фотосканера Epson Perfection V350 Photo, (Epson, Япония).

Изучение горных пород и содержащихся в них ихнофоссилий проведено методами ихнофацеального [23, 24], и ихнотекстурного [25] анализов.

Ихнофацеальный анализ включал определение отдельных ихнотаксонов, выявление ассоциаций ихнотаксонов, связанных между собой общими условиями окружающей среды, и выделение на этой основе ихнофацаций. Ихнотаксоны определялись как на поверхностях напластования пород, так и в поперечном сечении пород, в шлифовках.

Ихнотекстурный анализ использовался для изучения текстурных особенностей пород, возникших в результате воздействия живых организмов на осадок. Породы изучались в шлифовках, в поперечном сечении. На данном этапе была проведена качественная оценка степени биотурбации пород.

Сохранность ихнофоссилий в породах изученного разреза средняя. Большинство ихнофоссилий сохранилось в алевролитах в виде эндохний – биогенных структур, сохранившихся внутри осадка. Реже встречаются эпихнии – биогенные структуры, сохранившиеся на поверхности напластования [26]. В большинстве случаев сохранились форма ходов, характер их заполнения, скульптура стенки. В то же время нам приходилось работать с фрагментарным материалом, что было обусловлено особенностями отбора проб из разреза – небольшими по размеру пробами горных пород.

При изучении шлифовок мы имели дело с проекцией ходов на поверхность вертикального сечения, перпендикулярного к плоскостям наложения. В этом случае в плоскости сечения различимы только ходы с активным заполнением и ходы с драпировкой или футеровкой стенок. Минеральный состав и цвет вещества, заполняющего ходы и/или выполняющего их стенки, обычно отличаются от состава и цвета вмещающей породы и позволяют с разной степенью детальности и условности восстанавливать форму ходов.

Из-за указанных выше сложностей большинство ихнотаксонов было определено до уровня ихнорода.

Ихнофоссилии в разрезе

Большинство слоев, слагающих разрез Тирях-Кобюме, включает многочисленные следы жизнедеятельности организмов. Несмотря на свое обилие, следы не отличаются большим таксономическим разнообразием.

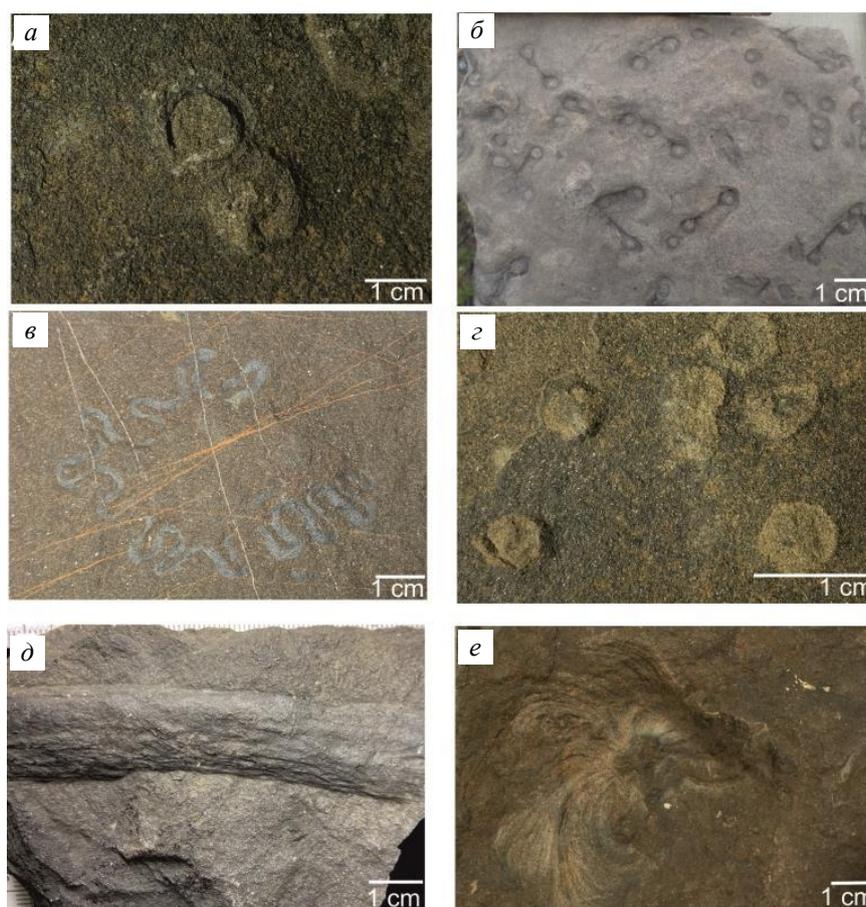


Рис. 4. Ихнофоссилии разреза Тирях-Кобюме: а) поверхность напластования алевролита с выходами *Arenicolites* isp., обр. ПМ 324, слой 33, привольнинская свита; б) поверхность напластования песчаника с *Diplocraterion parallelum*, обр. ПМ 308, слой 37, некучанская свита; в) алевролит с *Nereites* isp., обр. ПМ 88, слой 85, луговская свита; г) поверхность напластования алевролита с выходами *Skolithos* isp., обр. ПМ 323, слой 33, привольнинская свита; д) поверхность напластования алевролита с горизонтальными ходами *Palaeophycus* isp., обр. ПМ 214, слой 10, привольнинская свита е) конусообразные постройки *Zoophycos* isp., обр. ПМ 90, слой 85, луговская свита

Всего идентифицировано 11 ихнородов. Вертикальные ходы представлены ихнородами *Arenicolites*, *Diplocraterion*, *Skolithos*; горизонтальные и субгоризонтальные ходы представлены ихнородами *Cosmorhapse*, *Chondrites*, *Helminthorhapse*, *Helminthopsis*, *Nereites*, *Palaeophycus*, *Phycosiphon* и *Zoophycos*. Некоторые ихнороды, например *Chondrites* и *Cosmorhapse*, диагностированы только в поперечном сечении пород, в пришлифовках.

Ниже приведена краткая характеристика встреченных ихнотаксонов.

Ихнород *Arenicolites* Salter, 1857 (рис. 4, а) представлен вертикальными U-образными структурами рытья; диаметр ходов 6–8 мм; заполнение пассивное, гравитационное, стенки хода драпированы тонким глинистым материалом [26]. Ихнород *Arenicolites* встречен на двух стратиграфических уровнях – в алевролитах средней части луговской свиты и в песчаниках некучанской свиты (рис. 3).

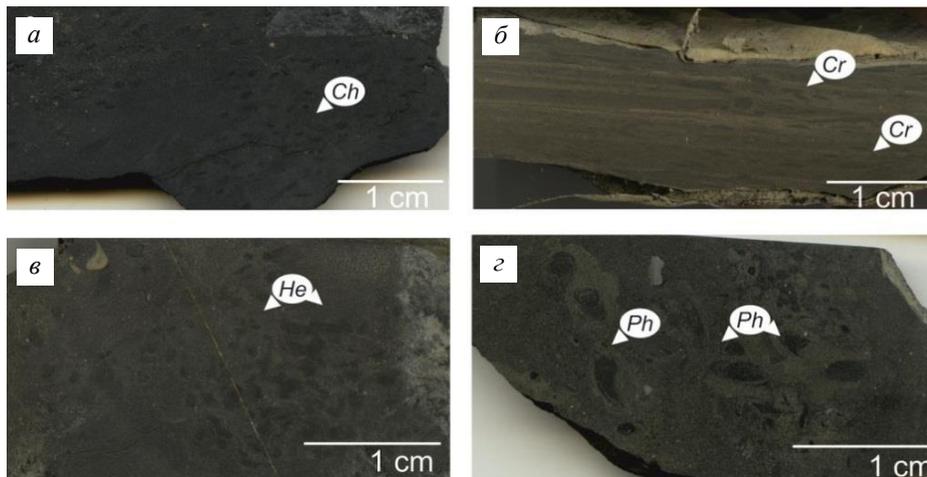


Рис. 5. Ихнофоссилии в шлифовках: а) поперечное сечение алевролита с ходами *Chondrites* isp., проба ГХ 141, слой 74, тиряхская свита; б) поперечное сечение алевролита с ходами *Cosmorhapse* isp., проба ГХ 348, слой 34, некучанская свита; в) поперечное сечение алевролита с ходами *Helminthopsis* isp., проба ГХ 348, слой 34, некучанская свита; з) поперечное сечение алевролита со следами *Phycosiphon incertum*, проба ГХ 238, слой 23, привольнинская свита

Ихновид *Diplocraterion parallelum* (рис. 4, б) представлен вертикальными, перпендикулярными к плоскостям напластования U-образными структурами. На поверхности напластования хорошо видны воронкообразные расширения – выходы туннеля; расстояние между соседними выходами туннеля составляет 15–25 мм, диаметр туннелей 5–9 мм. В отличие от *Arenicolites*, пространство между выходами заполнено шпрейтами – тонкими перемычками переработанного материала [27]. Плитка с многочисленными *Diplocraterion parallelum* встречается в песчаной части некучанской свиты.

Ихнород *Skolithos* Haldeman, 1840 (рис. 4, з) – простые вертикальные, неветвящиеся ходы округлого сечения с пассивным гравитационным заполнением, стенки хода драпированы тонким глинистым материалом [27]. Диаметр ходов 6–8 мм. Ходы, отнесенные к ихнороду *Skolithos*, встречаются в песчаниках верхней части привольнинской свиты.

Ихнород *Chondrites* von Sternberg, 1833 установлен с некоторой степенью условности, так как зафиксирован только в шлифовках (рис. 5, а). Типичный *Chondrites* представляет собой целую систему разветвляющихся ходов-туннелей, похожих на ветку растения. В поперечном сечении ходы *Chondrites* формируют «пятнистую» структуру из многочисленных округлых или овальных стяжений глинистого материала, более темного, чем вмещающая порода [27]. В разрезе подобные «группировки пятен» встречаются в алевролитах практически всех свит и являются особенно многочисленными в кобюминской и тиряхской свитах (рис. 3).

Ихнород *Cosmorhapse* Fuchs, 1895 также зафиксирован только в шлифовках (рис. 5, б). Ходы *Cosmorhapse* – простые синусоидные, неветвящиеся ходы питания и в поперечном разрезе представляют тонкие прослои темного вещества в породе [28].



Рис. 6. Фрагмент хода *Helminthorhapse* на поверхности напластования алевролита (а) и его реконструкция (б); серая заливка – полный рельеф хода, пунктирная линия – негативный эпирельеф. Обр. ПМ 24, слой 24А, тиряхская свита

Ихнород *Helminthopsis* Heer, 1877 (рис. 5, в) на плоскостях напластования пород представлен горизонтальными плоскими гладкими извилистыми ходами шириной от 0.2 до 2 мм. Заполнение норы в целом идентично вмещающей породе. В поперечном сечении ходы *Helminthopsis* формируют плоские, хаотично размещенные включения темного глинистого вещества. [29]. Ходы *Helminthopsis* многочисленны; встречаются в алевролитах всех свит пермской части разреза.

Ихнород *Helminthorhapse* Seilacher, 1977 также установлен условно в силу частичной сохранности хода (рис. 6). На напластованиях *Helminthorhapse* представлены неветвящимися ходами с меандрами первого порядка. Поверхность хода выпуклая, гладкая, стенки четкие [30]. Плитка алевролита с фрагментом хода *Helminthorhapse* встречена в слое 24А тиряхской свиты (рис. 3).

Ихнород *Nereites* MacLeay in Murchison, 1839 (рис. 4, в) на поверхности напластования пород представлен плоскими, горизонтальными, изгибающимися ходами с петлеобразными изгибами (меандрами). Заполнение ходов активное, менисковидное. В поперечном сечении ходы *Nereites* представлены плоскими, параллельными друг другу включениями более темного вещества в породе [27]. Многочисленные *Nereites* приурочены к алевролитам всех свит пермской части разреза, особенно широко распространены в верхах тиряхской свиты и нижней части луговской свиты.

Ихнород *Phycosiphon* Fischer-Ooster, 1858 включает только один ихновид *Phycosiphon incertum*. Ходы *Phycosiphon incertum* (рис. 5, г) представлены на поверхности напластования плоскими, горизонтальными или субгоризонтальными к поверхности напластования протрузивными ходами. Заполнение ходов

активное; они выполнены алевроитово-глинистым материалом. Ходы U-образные, извилистые, меандрирующие. В поперечном сечении темный ход окружен ореолом более светлого, переработанного организмом-слеодообразователем материала. Этот ореол позволяет отличить *P. incertum* от внешне сходного ихнорода *Nereites*, у которого такой ореол отсутствует [27, 31]. Ходы *Phycosiphon incertum* встречаются в нижней части кобюминской свиты, средней части тиряхской свиты и в привольнинской свите.

Ихнород *Palaeophycus* Hall, 1847 (рис. 4, д) представлен горизонтальными прямыми или слегка изогнутыми ходами. Сечение ходов округлое или овальное. Стенки четкие, гладкие или слегка орнаментированные, без футеровки. Заполнение туннелей массивное, пассивное [26, 27]. Ширина хода варьирует от 7 до 17 мм. Ходы *Palaeophycus* встречены в алевролитах кобюминской свиты и в верхней части луговской свиты.

Ихнород *Zoophycos* Massalongo, 1855 (рис. 4, е) представлен конусообразными постройками, сложенными многочисленными тонкими дугообразными ходами – ламинами, плотно прилегающими друг к другу. От центра к периферии диаметр ламин увеличивается, и последний оборот охватывает всю постройку полностью, придавая ей округлый вид. Заполнение ламин активное, в поперечном сечении менисковидное, иногда контрастное [27]. Зоофикосы встречены в алевролитах тиряхской (слои 24А и 48) и луговской свит (слой 85) (рис. 3).

Биотурбация и биотурбационные текстуры

Биотурбация – это процесс нарушения первичной слоистости пород в результате жизнедеятельности донных организмов до литификации осадков [27]. Биотурбация формирует деформативные биогенные структуры, к которым относятся в том числе ихнофоссилии. Многократное наложение следов жизнедеятельности друг на друга и интенсивное перемешивание рыхлого осадка организмами препятствует сохранению отдельных ходов в осадке и горной породе. Во всех этих случаях независимо от того, идентифицированы или нет определенные ихнотаксоны, можно говорить о биотурбационной текстуре породы.

Биотурбация первичного осадка зафиксирована практически во всех слоях, слагающих разрез (рис. 3). Степень биотурбации пород варьирует. Максимальная биотурбация приурочена к глубоководным мелкозернистым алевролитам.

Поведенческие и трофические особенности ихнофоссилий

По этологической (поведенческой) классификации Адольфа Зейлахера [32, 33] большинство встреченных ихнотаксонов относятся к *fodinichnia* (фодинихния) – следам питания организмов-илоедов (табл. 1). Эти организмы в поисках органического вещества проедают верхний рыхлый субстрат осадка, образуя преимущественно горизонтальные, туннельные ходы простой и сложной формы.

Менее многочисленная группа встреченных ихнотаксонов относится к *domichnia* (домихния) – постоянным жилым норкам зарывающихся организмов, питающихся либо суспензией (сестонофаги), либо осадком (илоеды). Обычно следы жизнедеятельности *domichnia* имеют вид шахт или коридоров с преобладанием вертикальной составляющей.

Табл. 1

Этологические и трофические характеристики пермских и триасовых ихнофоссилий из разреза Тирях-Кобюме

Ихнотаксон	Этологическая группа	Трофическая группа
<i>Arenicolites</i>	Домихния	Поедатели суспензии
<i>Chondrites</i>	Фодинихния	Поедатели осадка
<i>Cosmorhapse</i>	Пасцихния/фодинихния	Поедатели осадка
<i>Diplocraterion</i>	Домихния	Поедатели суспензии
<i>Helminthorhapse</i>	Фодинихния	Поедатели осадка
<i>Helmintopsis</i>	Фодинихния	Поедатели осадка
<i>Nereites</i>	Фодинихния	Поедатели осадка
<i>Palaeophycus</i>	Фодинихния/домихния	Поедатели осадка
<i>Phycosiphon</i>	Фодинихния	Поедатели осадка
<i>Skolithos</i>	Домихния	Поедатели суспензии
<i>Zoophycos</i>	Фодинихния	Поедатели осадка

Ихнокомплексы

Анализ разнообразия и распространения ихнотаксонов по разрезу (рис. 3) позволил выделить три ихнокомплекса. Ихнокомплексы рассматриваются как ассоциации ихнофоссилий, которые формировались в осадках в сходных условиях седиментации.

Ихнокомплекс *Helmintopsis* – *Phycosiphon* – *Zoophycos* распространен в большей части пермского интервала разреза и включает крупные преимущественно горизонтальные и субгоризонтальные ходы глубоководных организмов-иллоедов, относящиеся к фодинихнии. В состав ихнокомплекса входят также горизонтальные ходы *Nereites* и *Helminthorhapse*.

Следы *Phycosiphon* встречаются в очень широком диапазоне глубин: от шельфа до глубоководных равнин; ориентировка в породе также может варьировать: от горизонтальной до вертикальной. Горизонтальная ориентировка *Phycosiphon* в отложениях разреза Тирях-Кобюме указывает на высокое содержание в осадке органического вещества, необходимого для питания животных-следопроизводителей [31].

Глубина формирования следов *Zoophycos* увеличивалась на протяжении всего фанерозоя, и к окончанию палеозоя они приурочены к относительно глубоководным (offshore) отложениям [26, 27].

Следы *Nereites* и *Helminthopsis* характерны для наиболее глубоководных и флишевых отложений [27, 29].

Ихнокомплекс *Arenicolites* – *Skolithos* включает вертикальные ходы *Arenicolites*, *Skolithos* и приурочен к песчаным слоям верхней части привольнинской свиты.

Ходы *Arenicolites* и *Skolithos* встречаются преимущественно в морских мелководных прибрежных приливно-отливных обстановках; иногда их отмечают и в более глубоководных отложениях [27].

Ихнокомплекс *Helmintopsis* – *Phycosiphon* распространен в базальной части нечучанской свиты (слои 34–36, рис. 3) и может рассматриваться как глубоководный обедненный ихнокомплекс. Обедненность выражена уменьшением раз-

нообразия ихнотаксонов и мелкими размерами ихнофоссилий (до первых миллиметров).

Ихнокомплекс *Diplocraterion* – *Arenicolites* включает вертикальные ходы *Diplocraterion* и *Arenicolites*, сохранившиеся в песчаниках некучанской свиты.

Вертикальные ходы *Diplocraterion* характерны для прибрежного мелководья с песчаными грунтами и высокой гидродинамической энергией [26, 27].

Ихнофации

Ихнокомплексы разреза Тирях-Кобюме относятся к двум ихнофациям – зоофикосовой и сколитовой.

Зоофикосовая ихнофация включает два ихнокомплекса: *Helmintopsis* – *Phycosiphon* – *Zoophycos* и обедненный ихнокомплекс *Helmintopsis* – *Phycosiphon*. Ихнофация приурочена к хорошо отсортированным субстратам, сформировавшимся в спокойных условиях умеренно-глубоководного шельфа, ниже уровня штормовых волн, с пониженным содержанием кислорода [34, 26]. В ходах зоофикосовой ихнофации преобладает горизонтальная составляющая, а для пород характерна высокая степень биотурбации; это указывает на спокойный гидродинамический режим с низкой энергией волнений и течений.

Сколитовая ихнофация включает два ихнокомплекса: *Arenicolites* – *Skolithos* и *Diplocraterion* – *Arenicolites*. Данная ихнофация характерна для прибрежных обстановок с активными гидродинамическими процессами и большим поступлением обломочного и органического вещества. Организмы-сестонофаги строят норы с преобладающей вертикальной составляющей, устойчивой к постоянно изменяющейся гидродинамической энергии и к эрозии. Горизонтальные ходы здесь практически не встречаются.

Установленные ихнофации чередуются в разрезе следующим образом.

Зоофикосовая ихнофация, представленная ихнокомплексом *Helmintopsis* – *Phycosiphon* – *Zoophycos*, распространена в отложениях кобюминской, тиряхской, луговской свит и большей части привольнинской свиты.

Сколитовая ихнофация, представленная ихнокомплексом *Arenicolites* – *Skolithos*, сменяет зоофикосовую ихнофацию в верхней (терминальной) части привольнинской свиты (слой 33, рис. 3).

Зоофикосовая ихнофация, представленная обедненным ихнокомплексом *Helmintopsis* – *Phycosiphon*, вновь фиксируется в разрезе в базальной алевролитовой части некучанской свиты (слой 34–36, рис. 3).

Сколитовая ихнофация повторно появляется в разрезе в песчаной части некучанской свиты (слой 37, рис. 3), где представлена ихнокомплексом *Diplocraterion* – *Arenicolites*.

Обсуждение результатов

Полученные результаты позволяют высказать предположение о том, что Кобюминская часть Верхоянского бассейна в пермском периоде и в начале триаса характеризовалась чередованием низких и высоких скоростей осадконакопления и изменением глубины бассейна от глубоководного внешнего шельфа до при-

брежно-морских и авандельтовых обстановок. Это предположение согласуется с данными, полученными по смежным разрезам Южного Верхоянья [35].

Плавное осаждение мелкоалевролитового осадка было характерно для обстановок ниже уровня штормовых волн, с незначительной гидродинамической энергией. В этих условиях бентосные организмы активно заселяли илистое морское дно без риска быть погребенными под толщей осадочного материала [36]. Обилие бентосных организмов привело к сильной биотурбации осадка. Совместно с ихнофоссилиями на многих стратиграфических уровнях отмечены местонахождения бентосных окаменелостей – двустворчатых и брюхоногих моллюсков, брахиопод, криноидей, кораллов (рис. 3). В периоды обильного поступления в бассейн псаммитового материала формировались мощные песчаные толщи с малым количеством и незначительным разнообразием биогенных структур [37].

Кобюминская свита (роадский и вордский ярусы) формировалась в относительно спокойных условиях глубоководного внешнего шельфа. Тиряхская свита (нижняя часть кептенского яруса), вероятно, накапливалась в краевой части шельфа при участии грязевых потоков. Луговская свита (верхняя часть кептенского яруса), включающая мощные пачки песчаников, была сформирована благодаря деятельности крупных речных дельт. Нижняя часть привольнинской свиты (вучапинский ярус) накапливалась в условиях внешнего шельфа. В данном стратиграфическом интервале преимущественно развита зоофикосовая ихнофаация с ихнокомплексом *Helmintopsis – Phycosiphon – Zoophycos*, характерным для глубоководных обстановок.

В пограничных отложениях перми и триаса (верхи привольнинской и основание некучанской свит) отмечается быстрая и частая смена ассоциаций ихнофоссилий.

Во время накопления верхней части привольнинской свиты произошла смена зоофикосовой ихнофаации на сколитовую с ихнокомплексом *Arenicolites – Skolithos*. Это событие отражает крупную регрессию Верхоянского бассейна и смену глубоководных обстановок на условия внутреннего шельфа. Терминальные песчаники привольнинской свиты (слой 33, рис. 3), вероятно, можно отнести к авандельтовым образованиям.

Осадки нижней части некучанской свиты накапливались в спокойных условиях относительно глубокого шельфа без поступления грубого терригенного материала. Для этого интервала характерна зоофикосовая ихнофаация с обедненным ихнокомплексом *Helmintopsis – Phycosiphon*. Обеднение ихнокомплекса и отсутствие бентосных окаменелостей в этой части разреза могут быть вызваны аноксическими условиями в придонном слое, распространенными в это время повсеместно на Земле [5, 6, 16, 35].

Формирование песчаной части некучанской свиты происходило, вероятно, в прибрежной части моря. Здесь вновь распространена сколитовая ихнофаация с ихнокомплексом *Diplocraterion – Arenicolites*. Осаждение песчаников происходило в условиях интенсивных гидродинамических процессов, что подтверждается присутствием в их составе интракластов горных пород (до 30%). Сходные признаки зафиксированы в песчаниках некучанской свиты бассейна р. Сеторым [35].

Заключение

Пермские и триасовые отложения, слагающие разрез Тирях-Кобюме, содержат многочисленные следы жизнедеятельности организмов. Детальное изучение морфологии следов позволило установить 11 ихнородов.

Биотурбация (биотурбационные текстуры) фиксируется практически во всех слоях пермской и триасовой частей разреза.

В разрезе Тирях-Кобюме выделено четыре ихнокомплекса, отнесенные к двум ихнофациям – зоофикосовой и сколитовой. Ихнофации чередуются в разрезе, что отражает изменение условий осадконакопления.

Ихнотаксоны зоофикосовой ихнофации относятся к следам питания организмов-илоедов (*fodinichnia*), обитавших внутри осадка и питавшихся осадком; такие организмы могли существовать при пониженном содержании кислорода.

Ихнотаксоны сколитовой ихнофации относятся к *domichnia* (домихния) – постоянным жилым норкам (преимущественно вертикальным); организмы, строившие такие норки, обитали в условиях активных гидродинамических процессов и высокого содержания кислорода.

Реконструкция пермских и раннетриасовых обстановок осадконакопления Кобюминской части Верхоянского бассейна, проведенная на основе ихнофациального и ихнотекстурного анализов, хорошо согласуется с результатами предыдущих исследований, основанных на седиментологических и биофациальных данных. Это свидетельствует о целесообразности продолжения изучения пермских и триасовых ихнофоссилий Южного Верхоянья. Использование количественных методов ихнофациального и ихнотекстурного анализов позволит детализировать реконструкцию условий и обстановок осадконакопления.

Благодарности. Исследование образцов с ихнофоссилиями выполнено за счет субсидии, выделенной Казанскому федеральному университету по государственному заданию № 671-2020-0049 в сфере научной деятельности. Послойное изучение разреза проводилось по госзаданию ИГАБМ СО РАН (проект № 0381-2019-0002).

Литература

1. Wignall P.B., Twitchett R.J. Permian-Triassic sedimentology of Jameson Land, East Greenland: Incised submarine channels in an anoxic basin // *J. Geol. Soc.* – 2002. – V. 159, No 6. – P. 691–703. – doi: 10.1144/0016-764900-120.
2. Wignall P.B., Morante R., Newton R. The Permo-Triassic transition in Spitsbergen: $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils // *Geol. Mag.* – 1998. – V. 135, No 1. – P. 47–62. – doi: 10.1017/S0016756897008121.
3. Uchman A., Hanken N.M., Nielsen J.K., Grundvåg S.A., Piasecki S. Depositional environment, ichnological features and oxygenation of Permian to earliest Triassic marine sediments in central Spitsbergen, Svalbard // *Polar Res.* – 2016. – V. 35. – P. 1–21. – doi: 10.3402/polar.v35.24782.
4. Miller M.F., Collinson J.W. Trace fossils from Permian and Triassic sandy braided stream deposits, central Transantarctic Mountains // *Palaios.* – 1994. – V. 9, No 6. – P. 605–610. – doi: 10.2307/3515131.

5. *Hofmann R.* The end-Permian mass extinction // *Mángano M.G., Buatois L.A. (Eds.) The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events. V. 1: Precambrian and Paleozoic.* – Dordrecht: Springer, 2016. – P. 325-349. – doi: 10.1007/978-94-017-9600-2_7.
6. *Luo M., Shi G.R., Buatois L.A., Chen Z.-Q.* Trace fossils as proxy for biotic recovery after the end-Permian mass extinction: A critical review // *Earth-Sci. Rev.* – 2019. – V. 203. – Art. 103059, P. 1–15. – doi: 10.1016/j.earscirev.2019.103059.
7. *Абрамов Б.С.* Стратиграфия верхнепалеозойских отложений Южного Верхоянья. – Новосибирск: Наука, 1974. – 96 с.
8. *Twitchett R.J., Wignall P.B.* Trace fossils and the aftermath of the Permo-Triassic mass extinction: Evidence from northern Italy // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 1996. – V. 124, No 1–2. – P. 137–151. – doi: 10.1016/0031-0182(96)00008-9.
9. *Twitchett R.J.* Palaeoenvironments and faunal recovery after the end-Permian mass extinction // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 1999. – V. 154, No 1–2. – P. 27–37. – doi: 10.1016/S0031-0182(99)00085-1.
10. *Pruss S.B., Bottjer D.J.* Early Triassic trace fossils of the western United States and their implications for prolonged environmental stress from the end-Permian mass extinction // *Palaaios.* – 2004. – V. 19, No 6. – P. 551–564. – doi: 10.1669/0883-1351(2004)019<0551:ETTFOT>2.0.CO;2.
11. *Fraiser M.L., Bottjer D.J.* Opportunistic behaviour of invertebrate marine tracemakers during the Early Triassic aftermath of the end-Permian mass extinction // *Austr. J. Earth Sci.* – 2009. – V. 56, No 6. – P. 841–857. – doi: 10.1080/08120090903002656.
12. *Knaust D.* The end-Permian mass extinction and its aftermath on an equatorial carbonate platform: Insights from ichnology // *Terra Nova.* – 2010. – V. 22, No 3. – P. 195–202. – doi: 10.1111/j.1365-3121.2010.00934.x.
13. *Chen Z.Q., Tong J., Fraiser M.L.* Trace fossil evidence for restoration of marine ecosystems following the end-Permian mass extinction in the Lower Yangtze region, South China // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2011. – V. 299, No 3–4. – P. 449–474. – doi: 10.1016/j.palaeo.2010.11.023.
14. *Chen Z.Q., Benton M.J.* The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction // *Nat. Geosci.* – 2012. – V. 5, No 6. – P. 375–383. – doi: 10.1038/ngeo1475.
15. *Hofmann R., Goudemand N., Wasmer M., Bucher H., Hautmann M.* New trace fossil evidence for an early recovery signal in the aftermath of the end-Permian mass extinction // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2011. – V. 310, No 3–4. – P. 216–226. – doi: 10.1016/j.palaeo.2011.07.014.
16. *Hofmann R., Buatois L.A., MacNaughton R.B., Mángano M.G.* Loss of the sedimentary mixed layer as a result of the end-Permian extinction // *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.* – 2015. – V. 428. – P. 1–11. – doi: 10.1016/j.palaeo.2015.03.036.
17. *Будников И.В., Гриненко В.С., Клец А.Г., Кутыгин Р.В., Сивчиков В.Е.* Модель формирования верхнепалеозойских отложений востока Сибирской платформы и ее складчатого обрамления (закономерности осадконакопления, районирование, корреляция) // *Отеч. геол.* – 2003. – № 6. – С. 86–92.
18. *Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R., Sivtchikov V.E., Krivenko O.V.* Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review // *J. Asian Earth Sci.* – 2020 – V. 196. – Art. 104365, P. 1–21. – doi: 10.1016/j.jseaes.2020.104365.
19. *Бяков А.С.* К структурно-фациальному районированию территории Северо-Восточной Азии в перми // *Вестн. СВНЦ ДВО РАН.* – 2010. – № 2. – С. 2–7.
20. *Абрамов Б.С., Григорьева А.Д.* Биостратиграфия и брахиоподы перми Верхоянья. – М.: Наука, 1988. – 204 с.

21. *Кутыгин Р.В.* Основные черты стратиграфии и палеогеографии нижнедулгалахского регионального подъяруса пермской системы Якутии // Природные ресурсы Арктики и Субарктики. – 2018. – № 3. – С. 5–21. – doi: 10.31242/2618-9712-2018-25-3-5-21.
22. *Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Давыдов В.И., Клясов А.Н., Силантьев В.В.* Первые находки цератитов рода *Otoceras* в Кобьюминской зоне Южного Верхоянья, северо-восток России // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2019. – Т. 161, кн. 4. – С. 550–570. – doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.550-570.
23. *Seilacher A.* Biogenic sedimentary structures // Imbrie J., Newell N. (Eds.) Approaches to Paleocology. – N. Y.: Wiley, 1964. – P. 296–316.
24. *Seilacher A.* Bathymetry of trace fossils // Mar. Geol. – 1967. – V. 5, No 5–6. – P. 413–428. – doi: 10.1016/0025-3227(67)90051-5.
25. *Droser M.D., Bottjer D.J.* A semiquantitative field classification of ichnofabric // J. Sediment. Petrol. – 1986. – V. 56, No 4. – P. 556–559. – doi: 10.1306/212F89C2-2B24-11D7-8648000102C1865D.
26. *Микулаш Р., Дронов А.В.* Палеоихнология – введение в изучение ископаемых следов жизнедеятельности. – Прага: Геол. ин-т Акад. наук Чешской Республики, 2006 – 122 с.
27. *Knaust D.* Atlas of Trace Fossils in Well Core: Appearance, Taxonomy and Interpretation. – Cham, Switzerland: Springer, 2017. – XV, 209 p. – doi: 10.1007/978-3-319-49837-9.
28. *Mckann T., Pickerill R.K.* Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska // J. Paleontol. – 1998. – V. 62, No 3. – P. 330–347. – doi: 10.1017/S0022336000059138.
29. *Książkiewicz M.* Trace fossils in the Flysch of the Polish Carpathians // Palaeontologia Polonica. – Warszawa; Kraków: Państwowe Wydawn. Naukowe, 1977. – No 36. – P. 1–208.
30. *Seilacher A.* Pattern analysis of Paleodictyon and related trace fossils // Crimes T.P., Harper J.C. (Eds.) Trace Fossils 2: Geological Journal Special Issue. – 1977. – V. 9. – P. 289–334.
31. *Wetzel A., Bromley R.G.* *Phycosiphon incertum* revisited: *Anconichnus horizontalis* is its junior subjective synonym // J. Paleontol. – 1994. – V. 68, No 6. – P. 1396–1402. – doi: 10.1017/S0022336000034363.
32. *Seilacher A.* Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie // Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh. – 1953. – V. 96. – P. 421–452.
33. *Seilacher A.* Trace Fossil Analysis. – Berlin; Heidelberg: Springer, 2007. – XIII, 226 p. – doi: 10.1007/978-3-540-47226-1.
34. *Ekdale A.A., Mason T.R.* Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments // Geology. – 1998. – V. 16, No 8. – P. 720–723. – doi: 10.1130/0091-7613(1988)016<0720:CTFAIO>2.3.CO;2.
35. *Biakov A.S., Zakharov Yu.D., Horacek M., Richoz S., Kutygin R.V., Ivanov Yu.Yu., Kolesov E.V., Konstantinov A.G., Tuchkova M.I., Mikhalitsyna T.I.* New data on the structure and age of the terminal Permian strata in the South Verkhoyansk Region (Northeastern Asia) // Russ. Geol. Geophys. – 2016. – V. 57, No 2. – P. 282–293. – doi: 10.1016/j.rgg.2016.02.005.
36. *Ян П.А., Вакуленко Л.Г.* Смена состава ихнофоссилий в келловей-оксфордских отложениях Западно – Сибирского бассейна как отражение цикличности седиментогенеза // Геология и геофизика. – 2011. – Т. 52, №10. – P. 1517–1537.
37. *Buatois L.A., Mángano M.G.* Ichnology. Organism-Substrate Interaction in Space and Time. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2011. – 366 p. – doi: 10.1017/CBO9780511975622.

Поступила в редакцию
24.06.2021

Мифтахутдинова Динара Надировна, аспирант кафедры палеонтологии и стратиграфии

Казанский (Приволжский) федеральный университет
ул. Кремлевская, д. 18, г. Казань, 420008, Россия
E-mail: dinara.miftakhutdinova@gmail.com

Кутыгин Руслан Владимирович, кандидат геолого-минералогических наук, ведущий научный сотрудник

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН
пр. Ленина, д. 39, г. Якутск, 677000, Россия
E-mail: rkutygin@mail.ru

ISSN 2542-064X (Print)
ISSN 2500-218X (Online)

UCHENYE ZAPISKI KAZANSKOGO UNIVERSITETA. SERIYA ESTESTVENNYE NAUKI
(Proceedings of Kazan University. Natural Sciences Series)

2021, vol. 163, no. 3, pp. 351–370

ORIGINAL ARTICLE

doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.351-370

**Ichnofossils of the Permian-Triassic Sediments in the Southern Verkhoyansk Region
(Tiryakh-Kobyume Section, Republic of Sakha (Yakutia), Russia)**

D.N. Miftakhutdinova^{a*}, *R.V. Kutugin*^{b**}

^a*Kazan Federal University, Kazan, 420008 Russia*

^b*Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch,
Russian Academy of Sciences, Yakutsk, 677000 Russia*

E-mail: ^{*}dinara.miftakhutdinova@gmail.com, ^{**}rkutygin@mail.ru

Received June 24, 2021

Abstract

The paper presents the first detailed evidence for the Permian and Early Triassic ichnofossils of the Southern Verkhoyansk Region. The possibility of using ichnofossils for reconstruction of terrigenous sedimentation at high latitudes, including environments related to the events of the great Permian mass extinction, was discussed. The results obtained are based on ichnofacial and ichnotextural analyses of about 600 samples collected in 2019 from the Tiryakh-Kobyuma section. We found that the Permian and Triassic sediments of the studied section contain numerous ichnofossils attributed to 11 ichnogenera. Four ichnoassemblages were identified. They were referred to two ichnofacies – Zoophycos and Skolithos. The Zoophycos ichnofacies includes two ichnoassemblages: *Helmintopsis* – *Phycosiphon* – *Zoophycos* and the depleted *Helmintopsis* – *Phycosiphon* ichnoassemblages. This ichnofacies is confined to well-sorted substrates formed in calm temperately deep-water shelf environments, below the level of storm waves, with reduced oxygen content. The Skolithos ichnofacies includes two ichnoassemblages: *Arenicolites* – *Skolithos* and *Diplocraterion* – *Arenicolites*. It is characteristic of coastal environments with active hydrodynamics and large inputs of clastic and organic matter. The ichnofacies alternate across the section, reflecting sedimentological changing during the accumulation. The sediments of the lower part of the Nekuchan Formation, corresponding to the Permian mass extinction event, accumulated in calm conditions of a relatively deep shelf. This interval is characterized by the Zoophycos ichnofacies with a depleted *Helmintopsis* – *Phycosiphon* ichnoassemblage. The depletion of ichnoassemblage and absence of benthic fossils in this part of the section may be caused by anoxic conditions at the basin bottom. The reconstruction of the Permian and Early Triassic environments agrees well with the results of previous studies based on sedimentological and biofacies data.

Keywords: Permian-Triassic boundary, terminal Permian, Induan Stage, ichnofossils, Southern Verkhoyansk Region

Acknowledgements. The work was supported by the subsidy allocated to Kazan Federal University for state assignment no. 671-2020-0049 in the sphere of scientific activities. Stratigraphic study was performed as part of the state assignment to Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (project no. 0381-2019-0002).

Figure Captions

- Fig. 1. Location of the Tiryakh-Kobyume section: *a*) overview map; *b*) location of the studied section; 1 – location of the Tiryakh-Kobyume section, 2 – boundaries of the Verkhoyansk fold-thrust belt.
- Fig. 2. Geological map of the Tiryakh-Kobyume section. Formations: 1 – Kobyume (Roadian and Wordian Stages), 2 – Tiryakh (Capitanian Stage), 3 – Lugovaya (Capitanian Stage), 4 – Privol'nyj (Wuchiapingian and Changhsingian Stages), 5 – Nekuchan (Changhsingian and Induan Stages), 6 – Olenekian Stage, 7 – Anisian Stage, 8 – Ladinian Stage, 9 – Upper Triassic, 10 – Lower Jurassic, 11 – Middle Jurassic, 12 – Quaternary sediments, 13 – tectonic faults, 14 – Tiryakh-Kobume section.
- Fig. 3. Ichnofossils distribution and bioturbation in the Tiryakh-Kobyume section: 1 – coarse-grained sandstones; 2 – fine-grained sandstones; 3 – coarse-grained siltstones; 4 – fine-grained siltstones; 5 – mudstones; 6 – carbonate-argillaceous and carbonaceous-siliceous concretions; 7 – diamictites; 8 – glendonites; 9 – ammonoids; 10 – bivalves; 11 – gastropods; 12 – conchostracans; 13 – crinoids; 14 – corals; 15 – brachiopods; 16 – ichnofossils; Nk – Nekuchan Formation; f/g – fine-grained; m/g – medium-grained; c/g – coarse-grained.
- Fig. 4. Ichnofossils of the Tiryakh-Kobyume section: *a*) Siltstone with *Arenicolites* isp. exit traces, sample PM 324, bed 33, Privol'nyj Fm; *b*) sandstone with *Diplocraterion parallelum*, sample PM 308, bed 37, Nekuchan Fm; *c*) siltstone with *Nereites* isp., sample PM 88, bed 85, Lugovaya Fm; *d*) siltstone bedding surface with *Skolithos* isp. exit traces, sample PM 323, bed 33, Privol'nyj Fm; *e*) siltstone with horizontal *Palaeophycus* isp. burrows, sample PM 214, bed 10, Privol'nyj Fm; *f*) *Zoophycos* isp. cone-shaped burrows, sample PM 90, bed 85, Lugovaya Fm.
- Fig. 5. Ichnofossils in the polished slabs: *a*) cross-section of siltstone with *Chondrites* isp. burrows, sample GKh 141, bed 74, Tiryakh Fm; *b*) cross-section of siltstone with *Cosmorhaphé* isp. burrows, sample GKh 348, bed 34, Nekuchan Fm; *c*) cross-section of the siltstone with *Helminthopsis* isp. burrows, sample GKh 348, bed 34, Nekuchan Fm; *d*) cross-section of siltstone with *Phycosiphon incertum* traces, sample GKh 238, bed 23, Privol'nyj Fm.
- Fig. 6. Fragment of the *Helminthorhaphé* burrow in siltstone (*a*) and its reconstruction (*b*). Gray fill – full relief, dotted line – negative epirelief. Sample PM 24, bed 24A, Tiryakh Fm.

References

1. Wignall P.B., Twitchett R.J. Permian-Triassic sedimentology of Jameson Land, East Greenland: Incised submarine channels in an anoxic basin. *J. Geol. Soc.*, 2002, vol. 159, no. 6, pp. 691–703. doi: 10.1144/0016-764900-120.
2. Wignall P.B., Morante R., Newton R. The Permo-Triassic transition in Spitsbergen: $\delta^{13}\text{C}_{\text{org}}$ chemostratigraphy, Fe and S geochemistry, facies, fauna and trace fossils. *Geol. Mag.*, 1998, vol. 135, no. 1, pp. 47–62. doi: 10.1017/S0016756897008121.
3. Uchman A., Hanken N.M., Nielsen J.K., Grundvåg S.A., Piasecki S. Depositional environment, ichnological features and oxygenation of Permian to earliest Triassic marine sediments in central Spitsbergen, Svalbard. *Polar Res.*, 2016, vol. 35, pp. 1–21. doi: 10.3402/polar.v35.24782.
4. Miller M.F., Collinson J.W. Trace fossils from Permian and Triassic sandy braided stream deposits, central Transantarctic Mountains. *Palaios*, 1994, vol. 9, no. 6, pp. 605–610. doi: 10.2307/3515131.
5. Hofmann R. The end-Permian mass extinction. In: Mangano M.G., Buatois L.A. (Eds.) *The Trace-Fossil Record of Major Evolutionary Events*. Vol. 1: Precambrian and Paleozoic. Dordrecht, Springer, 2016, pp. 325–349. doi: 10.1007/978-94-017-9600-2_7.
6. Luo M., Shi G.R., Buatois L.A., Chen Z.-Q. Trace fossils as proxy for biotic recovery after the end-Permian mass extinction: A critical review. *Earth-Sci. Rev.*, 2019, vol. 203, art. 103059, pp. 1–15. doi: 10.1016/j.earscirev.2019.103059.
7. Abramov B.S. *Stratigrafiya verkhnepaleozoiskikh otlozhenii Yuzhnogo Verkhoyan'ya* [Stratigraphy of the Upper Paleozoic Sediments in the South Verkhoyansk Region]. Novosibirsk, Nauka, 1974. 96 p. (In Russian)

8. Twitchett R.J., Wignall P.B. Trace fossils and the aftermath of the Permo-Triassic mass extinction: Evidence from northern Italy. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1996, vol. 124, nos. 1–2, pp. 137–151. doi: 10.1016/0031-0182(96)00008-9.
9. Twitchett R.J. Palaeoenvironments and faunal recovery after the end-Permian mass extinction. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 1999, vol. 154, nos. 1–2, pp. 27–37. doi: 10.1016/S0031-0182(99)00085-1.
10. Pruss S.B., Bottjer D.J. Early Triassic trace fossils of the western United States and their implications for prolonged environmental stress from the end-Permian mass extinction. *Palaios*, 2004, vol. 19, no. 6, pp. 551–564. doi: 10.1669/0883-1351(2004)019<0551:ETTFOT>2.0.CO;2.
11. Fraiser M.L., Bottjer D.J. Opportunistic behaviour of invertebrate marine tracemakers during the Early Triassic aftermath of the end-Permian mass extinction. *Aust. J. Earth Sci.*, 2009, vol. 56, no. 6, pp. 841–857. doi: 10.1080/08120090903002656.
12. Knaust D. The end-Permian mass extinction and its aftermath on an equatorial carbonate platform: Insights from ichnology. *Terra Nova*, 2010, vol. 22, no. 3, pp. 195–202. doi: 10.1111/j.1365-3121.2010.00934.x.
13. Chen Z.Q., Tong J., Fraiser M.L. Trace fossil evidence for restoration of marine ecosystems following the end-Permian mass extinction in the Lower Yangtze region, South China. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2011, vol. 299, nos. 3–4, pp. 449–474. doi: 10.1016/j.palaeo.2010.11.023.
14. Chen Z.Q., Benton M.J. The timing and pattern of biotic recovery following the end-Permian mass extinction. *Nat. Geosci.* 2012, vol. 5, no. 6, pp. 375–383. doi: 10.1038/ngeo1475.
15. Hofmann R., Goudemand N., Wasmer M., Bucher H., Hautmann M. New trace fossil evidence for an early recovery signal in the aftermath of the end-Permian mass extinction. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2011, vol. 310, nos. 3–4, pp. 216–226. doi: 10.1016/j.palaeo.2011.07.014.
16. Hofmann R., Buatois L.A., MacNaughton R.B., Mángano M.G. Loss of the sedimentary mixed layer as a result of the end-Permian extinction. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 2015, vol. 428, pp. 1–11. doi: 10.1016/j.palaeo.2015.03.036.
17. Budnikov I.V., Grinenko V.S., Klets A.G., Kutygin R.V., Sivchikov V.E. A model of the Upper Paleozoic formation in the east of the Siberian Platform and its folding (patterns of sedimentation, zonation, and correlation). *Otechestvennaya Geol.*, 2003, no. 6, pp. 86–92. (In Russian)
18. Budnikov I.V., Kutygin R.V., Shi G.R., Sivchikov V.E., Krivenko O.V. Permian stratigraphy and paleogeography of Central Siberia (Angaraland) – A review. *J. Asian Earth Sci.*, 2020, vol. 196, art. 104365, pp. 1–21. doi: 10.1016/j.jseaes.2020.104365.
19. Biakov A.S. Structural–facies zoning of the Northeast Asia in the Permian. *Vestn. SVNTs DVO RAN*, 2010, no. 2, pp. 2–7. (In Russian)
20. Abramov B.S., Grigor'eva A.D. *Biostratigrafiya i brachiopody permi Verkhoyan'ya* [Biostratigraphy and Brachiopods of the Permian in the Verkhoyansk Region]. Moscow, Nauka, 1988. 204 p. (In Russian)
21. Kutygin R.V. Main stratigraphic and paleogeographic features of the Lower Dulgalkhian regional substage of the Permian system of Yakutia. *Prir. Resur. Arkt. Subarkt.*, 2018, no. 3, pp. 5–21. doi: 10.31242/2618-9712-2018-25-3-5-21. (In Russian)
22. Kutygin R.V., Budnikov I.V., Biakov A.S., Davydov V.I., Kilyasov A.N., Silantiev V.V. First findings of *Otoceras* (Ceratitida) in the Kobyuma zone of the Southern Verkhoyansk region, Northeastern Russia. *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2019, vol. 161, no. 4, pp. 550–570. doi: 10.26907/2542-064X.2019.4.550-570. (In Russian)
23. Seilacher A. Biogenic sedimentary structures. In: Imbrie J., Newell N. (Eds.) *Approaches to Paleogeology*. New York, Wiley, 1964, pp. 296–316.
24. Seilacher A. Bathymetry of trace fossils. *Mar. Geol.*, 1967, vol. 5, nos. 5–6, pp. 413–428. doi: 10.1016/0025-3227(67)90051-5.
25. Droser M.D., Bottjer D.J. A semiquantitative field classification of ichnofabric. *J. Sediment. Petrol.*, 1986, vol. 56, no. 4, pp. 556–559. doi: 10.1306/212F89C2-2B24-11D7-8648000102C1865D.
26. Mikuláš R., Dronov A. *Paleoikhnologiya – vvedenie v izuchenie iskopaemykh sledov zhiznedeyatelnosti* [Palaeoichnology – Introduction to the Study of Trace Fossils]. Prague, Geol. Inst. Akad. Nauk Cheshskoi Resp., 2006. 122 p. (In Russian)

27. Knaust D. *Atlas of Trace Fossils in Well Core: Appearance, Taxonomy and Interpretation*. Cham, Switzerland, Springer, 2017. xv, 209 p. doi: 10.1007/978-3-319-49837-9.
28. Mckann T., Pickerill R.K. Flysch trace fossils from the Cretaceous Kodiak Formation of Alaska. *J. Paleontol.*, 1998, vol. 62, no. 3, pp. 330–347. doi: 10.1017/S0022336000059138.
29. Książkiewicz M. Trace fossils in the Flysch of the Polish Carpathians. In: *Palaeontologia Polonica*. Warszawa, Kraków, Państwowe Wydawn. Naukowe, 1977, no. 36, pp. 1–208.
30. Seilacher A. Pattern analysis of Paleodictyon and related trace fossils. In: Crimes T.P., Harper J.C. (Eds.) *Trace Fossils 2: Geological Journal Special Issue*, 1977, vol. 9, pp. 289–334.
31. Wetzel A, Bromley R.G. *Phycosiphon incertum* revisited: *Anconichnus horizontalis* is its junior subjective synonym. *J. Paleontol.*, 1994, vol. 68, no. 6, pp. 1396–1402. doi: 10.1017/S0022336000034363.
32. Seilacher A. Studien zur Palichnologie. I. Über die Methoden der Palichnologie. *Neues Jahrb. Geol. Palaeontol., Abh.*, 1953, vol. 96, pp. 421–452. (In Russian)
33. Seilacher A. *Trace Fossil Analysis*. Berlin, Heidelberg, Springer, 2007. XIII, 226 p. doi: 10.1007/978-3-540-47226-1.
34. Ekdale A.A., Mason T.R. Characteristic trace-fossil associations in oxygen-poor sedimentary environments. *Geology*, 1998, vol. 16, no. 8, pp. 720–723. doi: 10.1130/0091-7613(1988)016<0720:CTFAIO>2.3.CO;2.
35. Biakov A.S., Zakharov Yu.D., Horacek M., Richoz S., Kutugin R.V., Ivanov Yu.Yu., Kolesov E.V., Konstantinov A.G., Tuchkova M.I., Mikhailitsyna T.I. New data on the structure and age of the terminal Permian strata in the South Verkhoyansk Region (Northeastern Asia). *Russ. Geol. Geophys.*, 2016, vol. 57, no. 2, pp. 282–293. doi: 10.1016/j.rgg.2016.02.005.
36. Yan P.A., Vakulenko L.G. Change in the composition of ichnofossils in the Callovian-Oxfordian deposits of the West Siberian basin as a reflection of the cyclicity of sedimentogenesis. *Geol. Geofiz.*, 2011, vol. 52, no. 10, pp. 1517–1537. (In Russian)
37. Buatois L.A., Mángano M.G. *Ichnology. Organism-Substrate Interaction in Space and Time*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 2011. 366 p. doi: 10.1017/CBO9780511975622.

Для цитирования: Мифтахутдинова Д.Н., Кутыгин Р.В. Ихнофоссилии пермо-триасовых отложений Южного Верхоянья (разрез Тирях-Кобюме, Республика Саха (Якутия)) // Учен. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2021. – Т. 163, кн. 3. – С. 351–370. – doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.351-370.

For citation: Miftakhutdinova D.N., Kutugin R.V. Ichnofossils of the Permian-Triassic sediments in the Southern Verkhoyansk Region (Tiryakh-Kobyume section, Republic of Sakha (Yakutia), Russia). *Uchenye Zapiski Kazanskogo Universiteta. Seriya Estestvennyye Nauki*, 2021, vol. 163, no. 3, pp. 351–370. doi: 10.26907/2542-064X.2021.3.351-370. (In Russian)