

на правах рукописи

Коновалова Вера Александровна

**ВИЗЕЙСКИЕ АММОНОИДЕИ УРАЛА И НОВОЙ ЗЕМЛИ
(БИОСТРАТИГРАФИЯ, МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И
ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ).**

25.00.02 – Палеонтология и стратиграфия

конф -

АВТОРЕФЕРАТ

на соискание ученой степени

кандидата геолого-минералогических наук

Москва 2006

Диссертация выполнена в Палеонтологическом институте
Российской академии наук

Научный руководитель: доктор геолого-минералогических наук
Т. Б. Леонова

Официальные оппоненты: доктор геолого-минералогических наук,
профессор А.В. Попов
доктор геолого-минералогических наук
В.С. Вишневская

Ведущая организация: Геологический факультет Московского
государственного университета им. М.В. Ломоносова.
Кафедра палеонтологии.

Защита диссертации состоится 1 марта 2006 г.
в «15» часов на заседании Диссертационного совета Д 002.212.01 по защите
диссертаций при Палеонтологическом институте РАН по адресу: Москва,
Профсоюзная ул., 123.

Автореферат диссертации разослан 4 января 2006 года

С текстом диссертации можно ознакомиться в библиотеке Отделения
биологических наук РАН (Москва, Ленинский проспект, 33).

Отзывы в двух экземплярах, заверенные печатью учреждения, просим
направлять по адресу: 117997 Москва, Профсоюзная ул., 123, Ученому
секретарю.

Ученый секретарь
Диссертационного совета
Кандидат геол.-мин. наук

Ю.Е. Демиденко

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. В последние годы идет активный процесс разработки и принятия международных глобальных стандартов для всех стратиграфических подразделений фанерозоя. В этой связи вопросы ярусного и зонального членения карбона привлекают внимание исследователей во всем мире. Наиболее трудным и неясным интервалом для стратиграфов до сих пор остается начало этого периода. Вместе с этим, в истории развития подкласса аммоноидей раннекаменноугольный этап был определяющим для всего позднего палеозоя, в это время сформировались все основные филогенетические стволы. Этими обстоятельствами определяется актуальность работы, посвященной изучению визейских аммоноидей Урала и прилегающих территорий. Работа призвана заполнить те пробелы, которые имеются в настоящее время в классических исследованиях по этой группе ископаемых, а также применить новые подходы для всестороннего изучения группы. Использованный здесь морфологический анализ нужен для более объективного решения вопросов экологии, биостратиграфии и таксономии.

Целью работы является:

Выявление разнообразия визейских аммоноидей Урала и сопредельных территорий Пай-Хоя и Новой Земли и детальная корреляция вмещающих отложений на основе комплексного таксономического и морфоэкологического анализа группы.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- ◆ Детальное изучение всего доступного материала по этой группе и уточнение таксономического состава и стратиграфического распространения аммоноидей Палеоуральского бассейна.
- ◆ Выявление состава комплексов и их детальная корреляция с подразделениями российских и зарубежных стратиграфических шкал.
- ◆ Создание морфологической классификации визейских аммоноидей на основе выделенных морфотипов и экологический анализ основных морфологических групп.
- ◆ Выявление основных тенденций эволюционной морфологии группы.

Защищаемые положения.

1. Объем средней генозоны (*Beyrichoceras* – *Goniatites*) визейского яруса на изученной территории соответствует интервалу от английской генозоны *G. globostriatus* или B2b до основания бригантского яруса или верхнего визе В Германии. Комплексы аммоноидей верхней генозоны (*Hypergoniatites* – *Ferganoceras*) коррелируются с визе С Германии или верхней частью бригант-

ского яруса (P2b – P2c) Великобритании.

2. Для визейских амmonoидей Палеоуральского бассейна выделено 6 морфологических групп и 9 морфотипов, отражающих адаптивную специализацию амmonoидей и характеризующих бенто-пелагическую, нектонную и планктонную жизненные формы. Основной тенденцией развития фауны было увеличение таксономического разнообразия представителей бенто-пелагических и нектонных жизненных форм и усиление дифференциации планктонных форм в конце визейского времени.

3. Анализ морфологической эволюции амmonoидей показал отсутствие прямой корреляции между всплывками формообразования, сопровождавшимися коренными преобразованиями в структуре сообществ, и максимумами трансгрессивных циклов.

Научная новизна. Суммированы данные по распространению визейских комплексов амmonoидей Урала и сопредельных территорий и проведена их детальная корреляция с различными зональными подразделениями России и Западной Европы. Для данной территории уточнено стратиграфическое распространение ряда руководящих таксонов.

Впервые выявлены морфологические типы амmonoидей, распространенных на территории Урала и Новой Земли. На основании полученных результатов проведен экологический анализ морфотипов и рассмотрена морфологическая и экологическая эволюция сообществ амmonoидей в пределах территории Палеоуральского океанического бассейна.

Теоретическое и практическое значение. Полученные результаты могут быть использованы при решении задач биостратиграфии визейского яруса, прежде всего, при глобальной корреляции отложений. Показана возможность применения морфометрических методик для анализа морфологии и выявления экологических типов амmonoидей. На примере развития фауны в отдельном бассейне продемонстрирована возможность применения морфологического и экологического анализа для реконструкции эволюционных изменений в структуре сообществ на протяжении определенного временного интервала.

Материал и методы. Значительная часть изученного материала (около 600 экз.) была собрана автором во время полевых исследований. Экспедиции проводились в 2000 и 2005 г.г. на территории восточного склона Южного Урала и Казахстана (Актюбинская обл.) совместно с сотрудниками ПИН РАН С. В. Николаевой; Геологического ин-та УНЦ УрО РАН Е. И. Кулагиной, В. Н. Пазухиным, Г. Ф. Зайнакаевой; а также в 2003 – 2004 г.г. на территории Приполярного Урала совместно с сотрудниками Института геологии Коми НЦ УрО РАН С. В. Соболевым, Д. А. Груздевым, А. В. Ерофеевским. Кроме этого в работе был использован обширный материал (более 4000 экз.), хранящийся в лаборатории моллюсков ПИН РАН. Небольшие коллекции аммо-

ноидей из разрезов Южного и Приполярного Урала были переданы автору сотрудниками ГИ УНЦ УрО РАН Е. И. Кулагиной и ИГ Коми НЦ УрО РАН Д. Б. Соболевым и Д. А. Груздевым.

Для анализа таксонов, не представленных в каменном материале, была использована отечественная и иностранная литература.

В ходе работы применялась традиционная методика монографического изучения амmonoидей, а также методика морфометрического анализа Раупа.

Апробация. Результаты исследования были опубликованы в 7 статьях, и доложены на заседаниях Палеонтологической секции МОИП (конференции молодых ученых) в 2003; на конференциях по Программе 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» и проекту ФЦНТП «Козволюция экосистем в условиях глобальных изменений прошлого» в 2003 – 2004 г.г.; 13-й научной конференции молодых ученых «Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента» в 2004 г. (г.Сыктывкар), международном совещании «Геология Рифов», 2005 г. (г.Сыктывкар), на заседаниях лаборатории моллюсков и сектора беспозвоночных ПИН РАН в декабре 2005 г.

Структура и объем работы. Работа состоит из введения, трех общих глав, описательной части и списка использованной литературы, включающего 128 работ, в том числе 70 иностранных. Общий объем работы 118 стр. Работа проиллюстрирована 41 рисунком, 2 схемами и 4 фототаблицами.

Автор пользуется случаем выразить свою благодарность и признательность научному руководителю д. г.-м. н. Т. Б. Леоновой и сотрудникам Палеонтологического ин-та РАН проф. И. С. Барскову, к. б. н. М. Ф. Богословской, к. б. н. Л. Ф. Кузиной, д. б. н. А. А. Шевыреву, к. г.-м. н. С. В. Николаевой за ценные консультации и замечания, фотографу В. Т. Антоновой, а также сотрудникам Института геологии Коми НЦ УрО РАН к. г.-м. н. Д. Б. Соболеву, Д. А. Груздеву, А. В. Ерофеевскому и сотрудникам Геологического института УНЦ УрО РАН Е. к. г. – м. н. Е.И. Кулагиной, к. г.-м. н. В. Н. Пазухину, Г. Ф. Зайнакаевой за помощь при подготовке работы и проведении совместных полевых исследований. Автор выражает благодарность президенту ОАО АктюбНИГРИ Б. К. Баймагамбетову и геологам к.г. - м. н. Л. З. Ахметшиной и к. г.-м. н. А. В. Кану за оказанную поддержку при организации полевых работ в Казахстане.

Работа выполнена в лаборатории моллюсков Палеонтологического института РАН в рамках темы ООБ РАН «Эволюционная морфология цефалопод» и Программы 25 Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы».

Глава 1. ИЗУЧЕННОСТЬ ВИЗЕЙСКИХ АММОНОИДЕЙ ПАЛЕОУРАЛЬСКОГО БАССЕЙНА.

Детальное изучение аммоноидей из визейских отложений Урала и сопредельных территорий Пай-Хоя и Новой Земли началось гораздо позднее многих других групп фауны. Первые сведения о них приведены в работе Л. С. Либровича (1938), в которой им описан вид *Lusitanoceras granosus* (Portlock, 1843) из нижнекаменноугольных отложений Новой Земли.

Аммоноидеи из отложений нижнего и среднего карбона Южного Урала начиная с конца 40-х годов прошлого века изучались В. Е. Руженцевым, а позднее М. Ф. Богословской, которые (1971) выделили в карбоне 17 родовых комплексов или генозон (семь из них в нижнем карбоне) и сопоставили их с подразделениями зарубежных стратиграфических схем. Эти генозоны были положены в основу зональной аммоноидной шкалы карбона России. В современном понимании визейский ярус включает верхнюю часть генозоны *Merocanites – Ammonellipsites* и генозоны *Beyrichoceras – Goniatites* и *Hypergoniatites – Ferganoceras* (Постановления..., 2003).

На Южном Урале аммоноидеи из нижней части генозоны *Merocanites – Ammonellipsites* были описаны А. В. Поповым (1975) и Л. Ф. Кузиной (2000). Аммоноидеи двух следующих генозон визе *Beyrichoceras-Goniatites* и *Hypergoniatites – Ferganoceras* из отложений Южного Урала много лет изучались Руженцевым и Богословской. Наиболее детально ими были изучены аммоноидеи последней генозоны. В пределах Южного Урала она была подразделена на две эйдозоны: *Nmla1 [=Pachyluroceras cloudi]* и *Nmla2 [=Dombarigloria Miranda]* (Руженцев, Богословская, 1971).

В последние годы при участии автора визейские аммоноидеи были найдены на восточном склоне Южного Урала в разрезе Верхняя Кардаилловка, где были установлены комплексы генозон *Beyrichoceras-Goniatites* и *Hypergoniatites – Ferganoceras*.

Изучение аммоноидей из пограничных турнейско-визейских отложений Приполярного Урала (местонахождения на р. Кожим, ручье Нижний Нортничаель и р. Черная) проводилось Кузиной, а в последние годы - автором работы. В ходе исследований из этих отложений описано 37 видов, относящихся к 16 родам. Первоначально, возраст комплекса аммоноидей р. Кожим рассматривался как визейский. В последнее время в связи с повышением границы турне и визе до уровня фораминиферовой зоны *Eoparastaffella simplex*, возраст слоев с аммоноидеями в разрезе р. Кожим был пересмотрен (Кузина, Коновалова, 2004) и нижняя часть разреза (уровни с аммоноидеями 1 – 2) была отнесена к турне.

Аммоноидеи генозоны *Beyrichoceras-Goniatites* на территории Приполярного Урала известны из биогермных отложений на р. Большая Надота. В последние годы их детальное изучение проводилось Д. Корном (2001) и автором данной работы.

Аммоноидеи генозоны *Merocanites – Ammonellipsites* из отложений

силовской свиты Пай-Хоя описаны в работах Кузиной (1980, 2000; Kuzina, 1999). По мнению этого автора, комплекс аммоноидей имеет древний облик и характеризует турнейскую часть генозоны.

Визейские аммоноидеи Новой Земли подробно изучались Кузиной и С. В. Яцковым (Кузина, 1989; Кузина, Яцков, 1987, 1999; Kuzina, 1999), где ими были установлены комплексы аммоноидей трех генозон.

К настоящему времени на территории Палеоуральского бассейна наиболее изученными являются аммоноидеи генозон *Merocanites-Ammonellipsites* и *Hypergoniatites-Ferganoceras*. Аммоноидеи генозоны *Beyrichoceras-Goniatites* изучены в меньшей степени. При изучении визейских аммоноидей Урала основное внимание уделялось стратиграфическим и таксономическим аспектам (Кузина, 1980, 1987, 1991; Богословская и др., 1999).

Корреляция поздневизейских аммоноидных комплексов Урала с детальными зональными подразделениями Западной Европы, а также корреляция генозон с горизонтами Русской Платформы до последнего времени была затруднена. В общих чертах она рассматривалась Кузиной, Яцковым, А. А. Школиным. В последние годы в результате исследований южноуральских разрезов Е. И. Кулагиной, В. Н. Пазухиным, С. В. Николаевой и автором данной работы появилась возможность уточнить сопоставление генозон *Beyrichoceras-Goniatites* и *Hypergoniatites-Ferganoceras* и горизонтов русской платформы и Урала (Кулагина, Пазухин и др., 2003; 2006 в печати).

К настоящему времени ряд вопросов биостратиграфии, экологии и морфологического разнообразия остается открытым. Нуждается в уточнении корреляция различных комплексов визейских аммоноидей с более детальными западноевропейскими и североамериканскими шкалами и с горизонтами Русской платформы. До настоящего времени не было предпринято попытки анализа морфологических и экологических особенностей фауны аммоноидей. Очевидно, что подобные исследования будут способствовать прогрессу в восстановлении визейского этапа эволюции данной группы.

Глава 2. ВИЗЕЙСКИЕ КОМПЛЕКСЫ АММОНОИДЕЙ УРАЛА И НОВОЙ ЗЕМЛИ.

2.1. Зональные подразделения визейского яруса по аммоноидеям и их корреляция. В настоящее время в состав визейского яруса включены три аммоноидные генозоны: *Merocanites – Ammonellipsites* (верхняя часть), *Beyrichoceras – Goniatites* и *Hypergoniatites – Ferganoceras* (Постановления межведомственного...2003). Сопоставление этих зональных подразделений с горизонтами Русской платформы проводится с большой долей сомнения, поскольку на Русской платформе аммоноидеи редки. Гораздо более детальная корреляция может быть проведена с Западной Европой.

В Западной Европе и в Великобритании были разработаны детальные зональные шкалы по различным группам фауны, в том числе и по аммоноидеям.

деям. Первая зональная схема по амmonoидеям была предложена Г. Шмидтом (Schmidt, 1925) и принята в качестве стандарта для карбона на I и II Геерленских конгрессах. Для нижнего карбона им были предложены четыре крупные зоны или Stufes: Protocanites – Stufe (=Gattendorfia – Stufe), II. Pericyclus-Stufe, Glyphioceras-Stufe (=Goniatites-Stufe) и IV. Eumorphoceras Stufe. Для каждого из этих подразделений были выделены более мелкие единицы, соответствующие зонам. Еще более детальная стратиграфия верхневизейских отложений или Goniatites-Stufe была разработана в последнее время немецкими палеонтологами (Nicolau, 1963; Korn, 1988, 1990, 1996). Для верхнего визе было выделено 17 амmonoидных зон и предложена корреляция с другими зональными шкалами.

В Великобритании зональная шкала по амmonoидеям для визейского интервала разрабатывалась рядом исследователей (Bisat, 1928, 1952; Hodson et Moore, 1959; Calver, Ramsbottom, 1961; Riley, 1990 a, b, 1996 и др.).

В. Рамсботтом и В.Б. Сондерс (Ramsbottom, Saunders, 1985) предложили дробное зональное деление. Для визейского времени они выделили 4 зоны – *Fascypericyclus - Ammonellipsites*, *Beyrichoceras*, *Goniatites*, *Neoglyphioceras*. Позднее Н. Райли (Riley, 1990, 1993) была проведена ревизия двух нижних генозон визе, объем их значительно сокращен и предложена новая зона *Bollandites - Bollandoceras* помещающаяся между зонами *Fascypericyclus-Ammonellipsites* и *Beyrichoceras*. Зону *Beyrichoceras* Райли подразделил на три зоны: *Entogonites nasutus* (B1), *Goniatites hudsoni* (B2a) и *Goniatites crenistria* (B2b).

Таким образом, на территории Западной Европы и Британских островов к настоящему времени разработаны очень подробные зональные шкалы, точная корреляция с которыми уральских комплексов амmonoидей визейского яруса до последнего времени оставалась неясной. Во многом это объясняется неполнотой данных, а также спецификой развития фауны данной области.

2.2. Визейские комплексы амmonoидей Урала и Новой Земли.

2.2.1. Визейские комплексы амmonoидей Новой Земли. При анализе распространения и возраста визейских амmonoидей были использованы данные, опубликованные рядом исследователей (Либрович, 1938; Кузина, Яцков, 1999 и др.). Эти сведения позволяют сделать вывод, что на Новой Земле присутствуют аналоги европейской зоны *Bollandites - Bollandoceras* (нижнее визе), а также более молодая фауна амmonoидей, возраст которой может рассматриваться в интервале от английской зоны *G. globostriatus* или B2b (слои с *Beyrichoceras constans*, *Nomismoceras vittiger*, *Lusitanoceras*) до верхней части бригантского яруса или подъяруса С Германии (слои с фауной амmonoидей генозоны *Hypergoniatites - Ferganoceras*) (табл. 1).

2.2.2. Визейские комплексы амmonoидей Урала. Самые древние визейские амmonoидеи (генозона *Merocanites - Ammonellipsites*) известны из отложений западного склона Приполярного Урала (р. Кожим, ручей Нижний Нортнича-

ель и р. Черная). Наиболее представительным является разрез терригенных отложений на р. Кожим, где амmonoидеи распространены на нескольких уровнях. В ходе исследований, проводившихся Кузиной, а в последние годы - автором данной работы была описана последовательность амmonoидей, включающая в общей сложности 37 видов, относящихся к 16 родам.

Последовательность амmonoидей характеризует генозону *Merocanites - Ammonellipsites*. Более детально ее можно сопоставить с зонами, выделенными Райли на Британских островах. Комплекс амmonoидей из IV и низов V пачки (обр. 1 – 3) можно отнести к генозоне *Fascypericyclus - Ammonellipsites* Райли. Появление в вышележащих слоях представителей двух видов *Bollandites boreus* (обр. 3a) и *Bollandoceras minusculum* (обр. 5) позволяет с уверенностью сопоставить комплекс амmonoидей из пачек V(верхняя часть) - X с генозоной *Bollandites-Bollandoceras*.

Фауна амmonoидей из обр. 1 и 2 представлена видами родов *Dzhaprakoceras*, *Muensteroceras* и *Aquilonites*. Представители этих родов широко известны из верхнетурнейских отложений Европы и Северной Африки. На этом основании автор склонен относить отложения, содержащие комплекс амmonoидей из обр. 1 и 2, к верхней части турнейского яруса. Вышележащие отложения, начиная с обр. 3, по-видимому, имеют визейский возраст.

Визейские амmonoидеи генозоны *Beyrichoceras-Goniatites* известны на территории Приполярного и Южного Урала.

2.2.21. Приполярный Урал. Здесь визейские амmonoидеи приурочены к биогермным отложениям, слагающим гору Олыся в нижнем течении р. Большая Надота. Комплекс амmonoидей включает виды: *Goniatites olysya*, *Girtyoceras kazakhstanum*, *Lusitanoceras kusinae*, *L. nadotense*, *Epicanites* sp. Он характеризует верхнюю часть генозоны *Beyrichoceras - Goniatites* амmonoидной шкалы карбона России и может быть сопоставлен с подъярусом А верхнего визе Германии или зоной P1 (граница асбия и бриганття) Великобритании.

2.2.22. Южный Урал. Западный склон. Наиболее разнообразный комплекс амmonoидей генозоны *Beyrichoceras-Goniatites* на территории Южного Урала происходит из местонахождения в овра. Кзыл-Шин (Казахстан, Актюбинская обл.). Комплекс содержит виды *Goniatites crenifalcatum*, *G. sphaeroides*, *Girtyoceras kazakhstanum*, *Kazakhoceras hawkinsi*, *Prolecanites kianensis*, *Beyrichoceras tardum* и др. На основании сходства видов рода *Goniatites* с зональными видами Западной Европы можно утверждать, что данный уровень примерно соответствует верхней части асбийского яруса – основанию бригантского яруса. Это заключение подтверждается присутствием родов *Kazakhoceras* и *Arganoceras*, которые в Западной Европе впервые появляются в низах бригантского яруса. Род *Beyrichoceras*, распространение которого в Западной Европе ограничено зоной В Великобритании или немецкими зонами *E. nasutus - G. crenistria* (Peð – God) на территории Урала имеет более широкое стратиграфическое распространение. Аналогичный комплекс амmonoидей был описан Руженцевым (1966) и Богословской (1966) из местонахождения, располо-

3. Аммоноидеи верхней визейской геозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* распространены на территории западного и восточного склона Южного Урала. Анализ этих комплексов позволяет сопоставлять геозону *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* с визе С Германии или верхней частью бригантского яруса (P2b – P2c) Великобритании.

4. На Новой Земле присутствуют аналоги европейской зоны *Bollandites* – *Bollandoceras* (нижнее визе) и более молодая фауна аммоноидей, возраст которой рассматривается в интервале от английской зоны G. *globostriatus* или B2b до верхней части бригантского яруса или подъяруса С Германии (слои с фауной аммоноидей геозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras*).

Таблица 2. Распространение видов визейских аммоноидей на территории Урала и Новой Земли.

виды	ярус геозона	турне	визе		
			Merocanites- Ammonellipsites	Beyrichoceras - Goniatites	Hypergoniatites- Ferganoceras Nmla1; Nmla2
<i>Aquilonites angustilobatus</i>		+			
<i>A. junctus</i>		+			
<i>Quasintoceras priscum</i>		+			
Gen. nov. B		+			
<i>Dzhaprakoceras chermnykhi</i>		+			
<i>Dzh. improcerum</i>		+			
<i>Dzh. sonkulicum</i>		+			
<i>Muensteroceras pachydiscus</i>		+			
<i>M. recticonstrictum</i>		+			
<i>M. frequens</i>			+		
<i>M. kozhimense</i>			+		
<i>Dzhaprakoceras gracile</i>			+		
<i>Dzh. grande</i>			+		
<i>Dzh. djaprakense</i>			+		
<i>Dzh. angustum</i>			+		
<i>Dzh. subtile</i>			+		
<i>Dzh. hispanicum</i>			+		
<i>Dzh. undulatum</i>			+		
<i>Dzh. flexiforme</i>			+		
<i>Dzh. glabrum</i>			+		
<i>Dzh. quantulum</i>			+		

<i>Michiganites rhiphaeus</i>		+			
<i>Merocanites applanatus</i>		+			
<i>Hammatocyclus confinis</i>		+			
<i>H. incertus</i>		+			
<i>Helicocyclus involutus</i>		+			
<i>H. aberratus</i>		+			
<i>Riphaeocyclus mutabilis</i>		+			
<i>Neopericyclus polaris</i>		+			
<i>Beyrichoceratoides. sp</i>		+			
<i>B. komiorum</i>		+			
<i>Bollandites boreus</i>		+			
<i>Bollandoceras minusculum</i>		+			
<i>Intoceras uralense</i>		+			
<i>I. glabrum</i>		+			
<i>Quasintoceras bogoslovsky</i>		+			
<i>Oxintoceras thaumastum</i>		+			
<i>Kozhimites planus</i>		+			
<i>Winchelloceras ruzhencevi</i>		+			
<i>Torulites septentrionalis</i>		+			
<i>Eonomismoceras shevyrevi</i>		+			
<i>Prolecanites kianensis</i>				+	
<i>E. sp. nov</i>				+	
<i>Pronorites ultimus</i>				+	
<i>Beyrichoceras tardum</i>				+	
<i>B. constans</i>				+	
<i>B. tenue</i>				+	
<i>Girtyoceras kazakhorum</i>				+	
<i>G. boreale</i>				+	
<i>Goniatites crenifalcatus</i>				+	
<i>G. sphaeroides</i>				+	
<i>G. shymskyi</i>				+	
<i>G. olysya</i>				+	
<i>Arnsbergites warslovensis</i>				+	
<i>Lusitanoceras polare</i>				+	
<i>L. subtenue</i>				+	
<i>L. berkhense</i>				+	
<i>L. kusinae</i>				+	
<i>L. nadotense</i>				+	
<i>L. orientale</i>				+	
<i>Arcanoceras praecox</i>				+	

A. burmai			+	+
Nomismoceras vittigerum		+	+	
Kazakhoceras hawkinsi		+	+	+
Irinoceras arcuatum		+	+	+
P. librovitchi			+	+
Dombarocanites chancharensis			+	+
D. catillus				+
Epicanites aktubensis			+	+
Megapronorites sakmarensis			+	+
Sudeticeras grande				+
Girtyoceras latum			+	+
G. modestum modestum			+	+
Trizonoceras berkhense			+	+
T. medioximum			+	+
T. aff. kathleenae		+		
Sulcogirtyoceras sagittarium			+	
Edmooroceras. weetsense			+	+
E. artumbilicatum			+	+
Glyphiolobus latisellatus			+	
Paradimorphoceras orientale			+	+
Sygambrites tardus			+	
Hypergoniatites aberratus			+	
H. tenuiliratus			+	
H. exiguus			+	+
Neogoniatites ruginosus			+	
N. milleri			+	+
Platygoniatites omniliratus			+	+
Dombarites falcatoides			+	+
D. parafalcatoides			+	+
D. linteroides			+	+
Pachylyroceras cloudi			+	
P. consequens			+	
P. angustum			+	
P. constrictum				+
Dombarigloria indivisa			+	
D. miranda				+
Alaoceras bajtalense				+
Lyrogoniatites mediator			+	+
L. mutabilis				+
Neoglyphioceras. baccans			+	+
N. gorbovense			+	+

N. gradatum				+
Lusitanites subcircularis			+	+
Ophilyroceras tersum				+
Ferganoceras elegans			+	+
F. gracile			+	+
Nummoceras limbatum				+

Глава 3. Морфологический и экологический анализ

3.1. История вопроса. В основу большинства исследований, посвященных изучению морфологии раковины амmonoидей и ее интерпретации с точки зрения адаптационных приспособлений, положена методика Д. Раупа (Raup, 1967). Три параметра: W – скорость расширения оборотов, D – степень объемности (приблизительно соответствует понятию инволютности) и S – форма поперечного сечения позволяют достаточно информативно характеризовать геометрическую форму раковин и проводить их сравнение.

Различные вариации в комбинации параметров W, D, S и их адаптационное значение обсуждались рядом исследователей (Барсков, 1989; Raup, 1967; Nikolaeva, Barskov, 1994; Nikolaeva, 1999; Saunders, Swan, 1984; Saunders, Shapiro, 1986; Swan, Saunders, 1987; Saunders, Work, 1996; и др.).

Изучение формы раковины спирально свернутых наутилоидей позволило И. С. Барскову выявить четыре морфологических группы, которые были характерны для цефалопод в различные периоды их развития. Эти четыре области наиболее распространенной формы спиральной раковины характеризуют крайние морфологические варианты: А – эволютных медленно расширяющихся форм ($W \sim 2,0$; $D \sim 0,5$); Б – средне-инволютных умеренно расширяющихся форм ($W \sim 2,5$; $D \sim 0,35$); В – инволютных медленно расширяющихся форм ($W = 2,0 - 2,5$; $D = 0,1 - 0,2$); Г – инволютных быстро расширяющихся форм ($W > 2,5$, $D < 0,1$) и соответствуют различным адаптивным зонам (Барсков, 1989). Барсковым была дана экологическая интерпретация полученных данных и выделены жизненные формы. В последующих работах (Барсков, Николаева, 1989, Nikolaeva, Barskov, 1994) было продолжено изучение морфологического разнообразия девонских - каменноугольных амmonoидей. Был сделан ряд выводов о перестройке в структуре сообществ на кризисных рубежах развития фауны, выделено 5 морфогрупп и выявлены основные эволюционные тренды.

В основном исследования морфологии раннекаменноугольных амmonoидей были сосредоточены на рубеже раннего и среднего карбона, в гораздо меньшей степени рассматривался турнейско- визейский интервал. Поэтому в настоящей работе этому времени уделено особое внимание.

3.2. Методика и материал. При морфологическом анализе использовались параметры Раупа W, D и S. Параметры W и D являются наиболее показател-

тельным при интерпретации адаптивных признаков, они были положены автором в основу выделения достаточно крупных морфологических областей или морфогрупп. Форма поперечного сечения оборота (S) учитывалась при выделении морфотипов внутри морфогруппы. В ходе исследований было измерено и проанализировано около 470 экземпляров визейских аммоноидей из местонахождений на территории Урала и Новой Земли. Всего изучено 112 видов, относящихся к 54 родам, т.е. все известное видовое разнообразие визейских аммоноидей на указанной территории. Ювенильные раковины (D < 10 мм) и геронтические экземпляры не подвергались анализу, так как во многих случаях на данных стадиях роста наблюдаются существенные изменения в морфологии раковины.

3.3. Морфологическое разнообразие визейских аммоноидей Урала и Новой Земли.

3.3.1. Морфологические группировки.

При анализе морфологического разнообразия группы по параметрам W-D мы выделяем ряд более мелких, по сравнению с предыдущими исследователями, морфологических групп, отражающих адаптационные особенности входящих в них форм (рис. 1). Детальные исследования показали, что в ряде морфогрупп целесообразно выделить несколько более мелких единиц (морфотипов), основываясь на показателе S – форме поперечного сечения оборота. Появление нескольких морфотипов внутри одной морфологической группы, как будет показано ниже, может быть рассмотрено как усиление дифференциации аммоноидей.

Морфогруппа 1 включает быстро расширяющиеся ($W > 2,5$) раковины с показателями $D = 0,01 - 0,3$ (рис. 1). В ней выделяется два морфотипа: **1a** - $D < 0,1$. Раковина инволютная, с очень узким или закрытым умбо, оксиконовая или пахиконовая. Устье более или менее изометричных очертаний ($S = 1,1 - 1,7$, среднее значение $S = 1,35$). **1b** - $D = 0,8 - 1,4$.

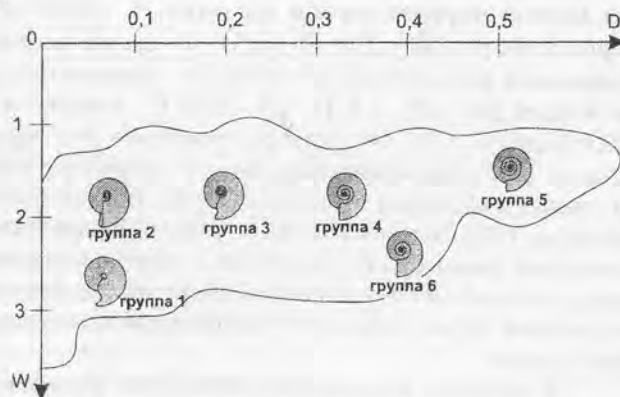


Рис. 1. Основные морфогруппы визейских аммоноидей Палеоуральского бассейна. Группа 1 ($W > 2,5$; $D < 0,3$); группа 2 ($W < 2,5$; $D < 0,1$); группа 3 ($W < 2,5$; $D = 0,1 - 0,25$); группа 4 ($W = 1,5 - 2,25$; $D = 0,25 - 0,4$); группа 5 ($W < 2,5$; $D > 0,4$); группа 6 ($W = 3 - 2,25$; $D = 0,35 - 0,45$). Сплошная линия – область значений визейских аммоноидей Палеоуральского бассейна.

Раковины от дискоконовых до пахиконовых, с узким умбо и вытянутой формой поперечного сечения ($S = 1,49 - 2,2$; среднее значение $S = 1,6$).

Морфогруппа 2 включает все формы с показателями $W < 2,5$, $D < 0,1$ (рис. 1). Она представлена инволютными раковинами от дискоконовых до пахиконовых, с показателями $S = 2 - 1,03$, среднее значение $S = 1,36$.

Морфогруппа 3 охватывает область значений $W < 2,5$ и $D = 0,1 - 0,25$ (рис. 1). В эту группу включены инволютные раковины с узким и умеренно узким умбо. Внутри группы выделяются два морфотипа: **3a** – пахиконовые, сфероконовые и субсфероконовые раковины с уплощенной формой поперечного сечения ($S = 0,67 - 1,0$, среднее значение $S = 0,83$). **3b** – субдискоконовые и дискоконовые формы с относительно узкой формой поперечного сечения: $S = 1,2 - 1,75$, среднее значение $S = 1,45$.

Морфогруппа 4. В нее входят полуинволютные раковины с показателями $W = 1,5 - 2,25$, $D = 0,25 - 0,4$ (рис. 1).

Морфогруппа 5 включает эволютные, медленно расширяющиеся раковины с показателями $D > 0,4$, $W < 2$ (рис. 1). В ней выделяется 2 морфотипа: **5a** – офикоконовые раковины с изометричной формой устья ($S = 1 - 1,2$). **5b** – пахиконовые раковины с уплощенной формой поперечного сечения $S = 0,34 - 0,57$.

Морфогруппа 6. К этой группе относятся умеренно расширяющиеся полуэволютные раковины с показателями $W = 3 - 2,25$, $D = 0,35 - 4,25$ (рис. 1).

3.3.2. Экологическая интерпретация. Изменения морфологического разнообразия аммоноидей принято связывать с приспособлением к активному плаванию.

Функциональное значение показателя W связано, прежде всего, с плавучестью раковины. При возрастании значений W плавучесть уменьшается, вместе с тем улучшаются гидродинамические показатели (устойчивость, способность к активному движению) системы поплавок – мягкое тело. При высоких показателях W форма жилой камеры позволяет размещать крупную мускулатуру, которая могла обеспечивать активное пропульсивное движение.

Способность достигать безразличного равновесия зависит от степени сближения центра тяжести и центра плавучести, что также связано со скоростью расширения спирали W (чем она больше, тем выше стабильность) и степенью объемности оборотов D (чем меньше значения, тем выше стабильность).

Таким образом, быстро расширяющиеся раковины ($W > 2,5$) могут рассматриваться как формы, приспособленные для более или менее активного плавания. Такие особенности строения отмечаются в морфотипе **1a** и **1b**. Достаточно логичным представляется предположение, что формы из области морфотипа **1a**, как и современный Nautilus ($W = 3,5$, $D = 0,01$), могли принадлежать к бенто-пелагической жизненной форме, а формы из морфотипа **1b**, вероятно, к нектонной. Основной тенденцией развития визейских аммоноидей является постепенное увеличение числа видов в этой морфогруппе.

Животные, обладавшие средними показателями скорости расширения оборотов и инволютности, а также изометричной или немного сжатой с боков жилой камерой из морфотипа 6 (среднеэволютные, дискоконовые формы) также отнесены к nektonной жизненной форме.

При инволютной раковине ($D < 0,25$) и низких показателях W ($< 2, 25$) тело приобретает V-образную или U-образную, уплощенную, до листовидной, форму. Очевидно, такое строение жилой камеры, предполагающее усложнение формы мантийной полости и сокращение ее объема, должно привести к ослаблению органа активного плавания – воронки. Кроме этого, такая форма тела не позволяет развивать сильную мускулатуру, обеспечивающую активное пропульсивное движение. Можно сделать вывод, что животные, раковины которых обладали такими параметрами, имели ограниченную подвижность и, по-видимому, могут быть отнесены к планктонной жизненной форме. Такая форма характерна для большинства раковин морфотипов 2, 3 и 4.

При малой скорости расширения оборотов и малой степени объемности (морфогруппа 5) раковина становится крайне неустойчивой, приобретая очень высокую плавучесть. Для достижения вертикального положения в воде таким раковинам необходимо было иметь длинную жилую камеру, не менее чем в полтора оборота. Мягкое тело при такой геометрии раковины приобретает длинную трубчатую форму изометричного (морфотип 5a) или уплощенного (морфотип 5b) сечения. Такая форма также не допускает предположения о сколько-нибудь сильном развитии мантийной полости, способной обеспечить достаточный импульс для активного движения. Можно предположить, что эволютные раковины из морфотипа 5a, подобно современной *Spirula* (раковина которой имеет сходную морфологию) могли быть адаптированы к вертикальным миграциям, тогда как инволютные формы (морфотип 2 и 3) существовали в достаточно узком диапазоне глубин.

3.3.3. Морфологическая эволюция уральских аммоноидей в визейское время. На рубеже каждой из трех геозон визейского яруса отмечаются значительные изменения как таксономического, так и морфологического разнообразия группы.

3.3.31. Генофаза *Merocanites* – *Ammonellipsites*. Большинство аммоноидей относилось к планктонной жизненной форме. Доминирующую роль в сообществах играли представители морфогрупп 2 и 3 (рис.2). Морфологическую область группы 2 занимают представители сем. *Intoceratidae* и родов *Dzhaprakoceras*, *Kozhimites*, *Aquilonites*, морфогруппы 3 – *Dzhaprakoceras* и *Muensteroceras*. Гораздо меньшее количество раковин характеризует планктонные формы из морфогруппы 4 (виды родов *Nomismoceras*, *Muensteroceras*, *Bollandites*, *Hammatocyclus*) и 5. Последняя (морфотип 5a) представлена в сообществах аммоноидей немногочисленными видами родов *Eonomismoceras* и *Helicoscyclus*. Nektonные формы занимали незначительное место в сообществах по числу экземпляров и были представлены видами морфогруппы 6 (*Michiganites*, *Merocanites*, *Neopericyclus*) и морфотипа 16 (*Winchelloceras*).

Аммоноидеи этой генофазы известны в основном из местонахождений на Приполярном Урале (бассейн р. Кожим). Сообщество аммоноидей развивалось здесь в обстановке относительно глубоководной (преимущественно ниже базиса штормовых волн) нижней части борта внутришельфовой впадины. В этих условиях в конце турне - начале визе формировался разнообразный как в видовом, так

и в морфологическом отношении комплекс аммоноидей, в котором сохраняется преобладание морфотипов 3a и 2. Кроме этого, в ходе развития сообщества, наблюдается появление новых морфогрупп и морфотипов: 6 (*Michiganites*), 5a (*Eonomismoceras*, *Helicoscyclus aberratus*) и 4 (*Hammatocyclus*), увеличивается видовое разнообразие.

Развитие аммоноидей генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites* на Приполярном Урале в визейское время шло на фоне регрессии и постепенного обмеления бассейна. В ходе этого процесса происходило значительное сокращение морфологического и видового разнообразия. Сначала наблюдается

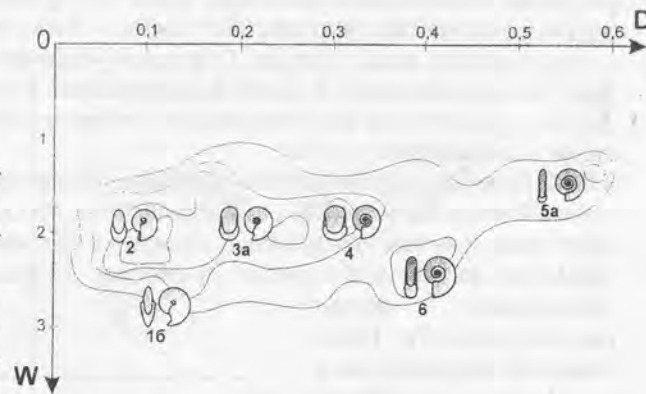


Рис. 2. Распределение формы раковин аммоноидей генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites* по морфотипам. Сплошные линии – изолинии равной плотности точек.

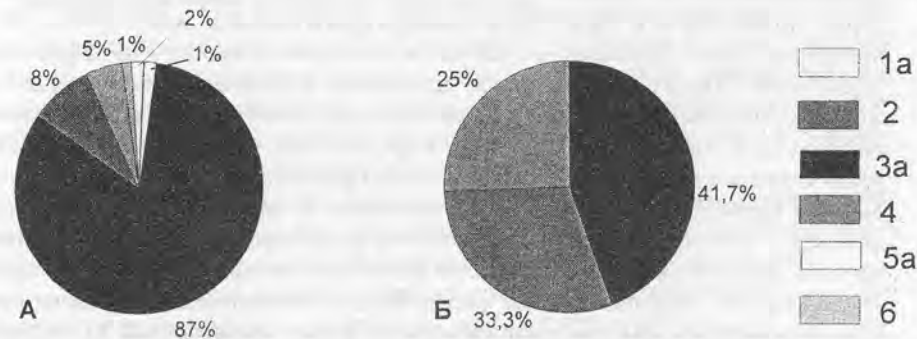


Рис. 3. Распределение морфотипов (по числу особей) в сообществах аммоноидей генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites* из разнофациальных отложений: А - терригенных (Приполярный Урал, р. Кожим); Б - карбонатных (Новая Земля, руч. Олений).

редукция узкоспециализированных форм (морфотип 5a), а позднее и ряда других. Аммоноидеи генозоны *Merocanites – Ammonellipsites* на Новой Земле существовали в иных условиях. Отложения милинской свиты, в которых найдена фауна аммоноидей, в целом формировались в условиях открытого шельфа, что отражается на характере распределения представителей разных морфотипов в сообществах (рис. 3).

3.3.32. Генофаза *Beyrichoceras – Goniatites*. Характерно обедненное морфологическое и таксономическое разнообразие (рис. 4). Основу комплексов составляют представители планктонной жизненной формы, в которой преобладает морфотип 3a. В этой генофазе полностью исчезают специализированные планктонные формы

(морфогруппа 5). Представители морфогруппы 2 и 4, также характеризующие планктонную жизненную форму и нектонные формы морфогруппы 6 представлены единичными раковинами немногочисленных видов. Одновременно с этими изменениями появляется новый морфологический и экологический тип (морфотип 1a – бентопелагические формы). В течение генофазы развитие аммоноидей шло на территории Новой Земли и Приполярного Урала (биогермные массивы и отложения открытого шельфа) и на территории Южного Урала. Анализ изменений в количественном составе и морфологическом облике раковин аммоноидей, проведенный в конкретных разрезах (р. Б. Надота, овр. Кзыл-Шин и др.) показал, что эти изменения были тесно связаны с характером обстановок осадконакопления.

3.3.33. Геноноза *Hypergoniatites – Ferganoceras*. В начале генозоны происходит резкое увеличение таксономического и морфологического разнообразия, которое достигает максимума для всего визейского интервала (рис. 5). На этом этапе возросло таксономическое разнообразие нектонных и бентопелагических инволутных, быстро расширяющихся форм (морфогруппа 1). В этой группе четко обособляется два морфотипа: 1a, (*Kazakhoceras*, *Trozonoceras*, *Irinoceras*, *Glyphyolobus*) и 1б, представленный гиртиоцератидами.

Среди представителей планктонной жизненной формы появилось два новых морфотипа. По сравнению с предыдущей генозой сильно возросло

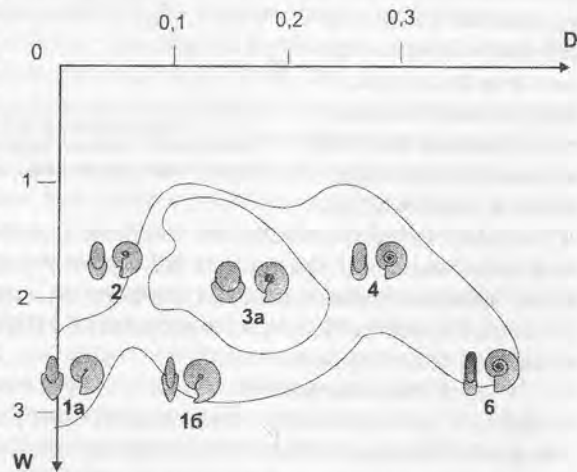


Рис. 4. Распределение формы раковин аммоноидей генозоны *Beyrichoceras – Goniatites* по морфотипам. Сплошные линии – изолинии равной плотности точек.

число представителей морфогруппы 2 (*Hypergoniatites*, *Platygoniatites*, *Neogoniatites*, *Sudeticegas* и др.). Разнообразие аммоноидей в морфогруппе 3 значительно сокращается, хотя по числу особей в комплексах представители этой морфогруппы все еще составляют существенную часть. Большинство видов из этой морфогруппы относятся ко вновь появившемуся морфотипу 3б (субдисконковые и дисконковые, инволутные формы). Этот морфотип представлен родами *Ferganoceras*, *Nummoceras*, *Lusitanites*. Существенно повышается разнообразие аммоноидей с полуэволютной и эволютной раковиной, составляющих морфогруппы 4 и 5. В последней выделяются 2 морфотипа: 5a – узкие эволютные формы, и вновь возникший 5б, включающий пахиноновые и субкадиноновые раковины, характерные для видов родов *Pachylirocera*, *Dombarigloria*, *Alaoceras*.

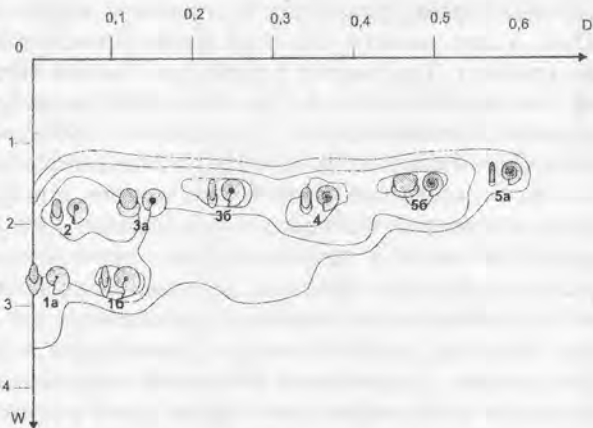


Рис. 5. Распределение формы раковин аммоноидей генозоны *Hypergoniatites – Ferganoceras* по морфотипам. Сплошные линии – изолинии равной плотности точек.

Аммоноидеи генозоны *Hypergoniatites – Ferganoceras* распространены, в основном, на территории Южного Урала. Они развивались здесь в условиях относительно мелководного открытого морского бассейна с незначительным движением водных масс. Особые условия, возникшие в связи с началом общего обмеления, начавшегося на территории южной части западноуральского бассейна в конце визейского времени, способствовали формированию специфического и очень разнообразного как в морфологическом, так и в таксономическом отношении сообщества аммоноидей.

На территории Новой Земли в это время сохранились условия осадконакопления, характерные для предыдущей генозоны, что нашло отражение в структуре комплексов, которая не претерпела существенных изменений.

Рассматривая динамику таксономического и морфологического разнообразия аммоноидей на протяжении визе, следует отметить, что этот процесс на изученной территории носил нелинейный характер. В общем, можно выделить две резкие вспышки формообразования, отмечающиеся на рубеже турне и визе и в конце визе, в генозоне *Hypergoniatites – Ferganoceras*. Как падение, так и вспышки формообразования сопровождалась коренными пере-

стройками в сообществах, изменением соотношений различных экотипов, что особенно хорошо выявляется при анализе морфологической структуры. На разных этапах развития эти перестройки происходили в существенно различных условиях. Так, в конце турнейского - начале визейского времени увеличение таксономического и морфологического разнообразия аммоноидей Палеоуральского бассейна шло в относительно глубоководных обстановках внутришельфовой впадины (р. Кожим). Последующее обмеление бассейна привело сначала к сокращению разнообразия, а потом и полному исчезновению сообществ аммоноидей. В генофазе *Hypergoniatites* - *Ferganoceras* резкая вспышка морфологического и таксономического разнообразия на территории Южноуральского бассейна проходила на фоне постепенного понижения уровня моря. Как показывают исследования, проведенные для аммоноидей Палеоуральского бассейна, морфологическое разнообразие в гораздо большей степени было связано с характером обстановок осадконакопления. Изменение этих обстановок могло происходить как во время усиления трансгрессий, так и во время регрессивных циклов. В последнем случае в ходе регрессии на внешнем краю шельфа происходила дифференциация обстановок, что приводило к формированию различных сообществ аммоноидей и росту таксономического и морфологического разнообразия группы. Эти выводы подтверждаются результатами исследований развития аммоноидей на рубеже турне-визе, проведенных автором (рис. 6). Анализ динамики таксономического и морфологического разнообразия аммоноидей на этом интервале показал, что усиление формообразования происходило на фоне регрессии за счет формирования разных типов сообществ в условиях накопления терригенно-карбонатных стратифицированных толщ и биогермных карбонатных отложений (вольсортских фаций).

3.4. Выводы:

1. Морфологический анализ визейских аммоноидей Палеоуральского бассейна позволяет выделить 6 морфогрупп, отражающих адаптационные особенности входящих в них форм. На протяжении визейского интервала планктонные жизненные формы (морфогруппы 2, 3, 4, 5) сохраняют доминирующее положение в сообществах аммоноидей. В генофазе *Hypergoniatites* - *Ferganoceras* разнообразие планктонных форм значительно увеличивается за счет появления новых морфотипов. Эти изменения, вероятно, характеризуют усиление дифференциации планктонных форм, которая возникла в сообществах аммоноидей мелководно-морского открытого бассейна на Южном Урале. Одновременно с этим в течение визейского интервала наблюдается тенденция увеличения видового разнообразия нектонных и бенто-пелагических форм морфогруппы 1. При этом число особей в комплексах оставалось небольшим. Таксономическое разнообразие нектонных форм, входящих в морфогруппу 6 сокращается на протяжении визе.

2. Усиление формообразования и перестройка структуры сообществ аммоноидей могли происходить как в процессе обмеления бассейна, так и в

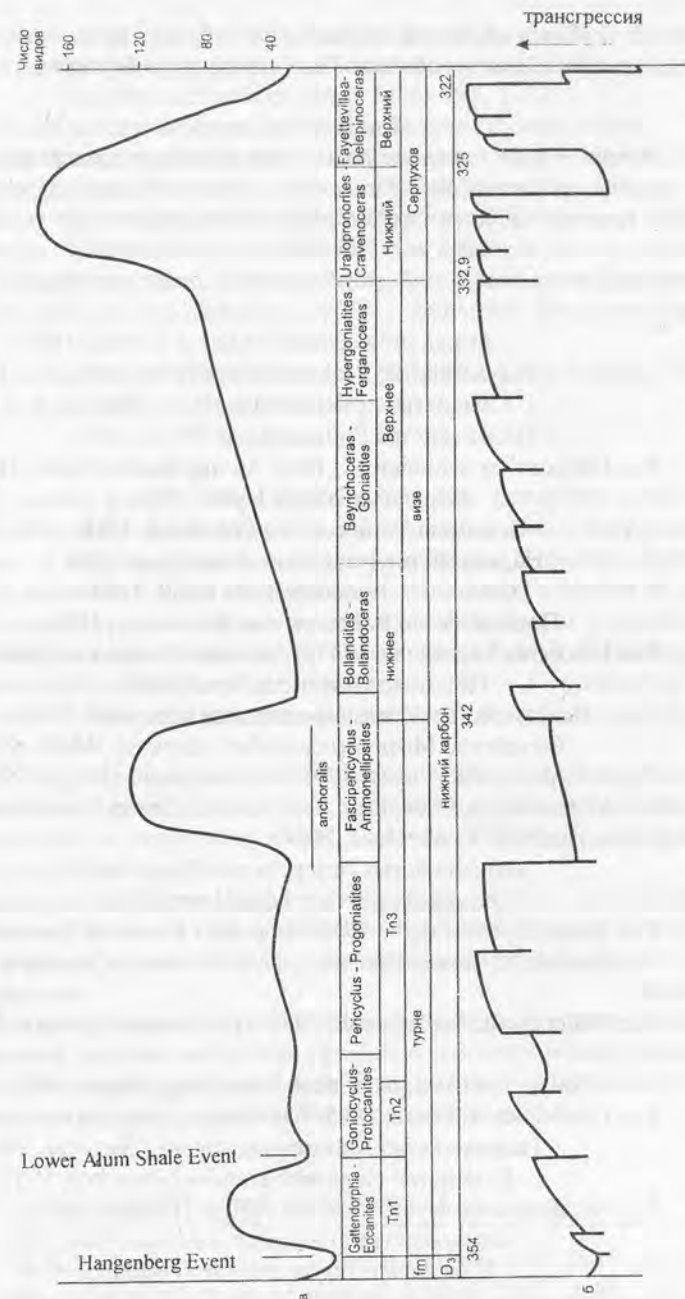


Рис. 6. Динамика видового разнообразия раннекамменноугольных аммоноидей: а - кривая разнообразия, б - кривая эвстатических колебаний (по Ross and Ross, 1988).

достаточно глубоководных обстановках, что хорошо прослеживается на примере развития визейских сообществ Палеоуральского бассейна.

Систематическая часть.

В работе дано описание новых или впервые определенных визейских видов аммоноидей генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites*. Поскольку до настоящего времени не было опубликовано монографической сводки по аммоноидеям генозоны *Beyrichoceras* – *Goniatites* Урала, в работе приведено также описание видов из отложений этого возраста, представленных в коллекциях автора.

- Отряд Prolecanitida Miller et Furnish, 1954
- Надсемейство Prolecanitaceae Hyatt, 1884
- Семейство Prolecanitidae Hyatt, 1884
- Подсемейство Protocanitinae Weyer, 1972
- Род *Merocanites* Schindewolf, 1922: *M. applanatus* (Frech, 1899)
- Отряд Goniatitida Hyatt, 1884
- Подотряд Tornoceratina Wedekind, 1918
- Надсемейство Prionocerataceae Hyatt, 1884
- Семейство Prionoceratidae Hyatt, 1884
- Подсемейство Imitoceratinae Ruzhencev, 1950
- Род *Irinoceras* Ruzhencev, 1947: *I. arcuatum* Ruzhencev, 1947
- Подотряд Goniatitina Hyatt, 1884
- Надсемейство Muensterocerataceae Librovitch, 1957
- Семейство Muensteroceratidae Librovitch, 1957
- Род *Dzhaprakoceras* Popov, 1965: *Dzh. undulatum* Riley, 1996, *Dzh. glabrum* Kusina et Konovalova, 2004, *Dzh. flexiforme* Kusina et Konovalova, 2004, *Dzh. angustum* Kusina et Konovalova, 2004.
- Надсемейство Pericyclaceae Hyatt, 1900
- Семейство Pericyclidae Hyatt, 1900
- Род *Neopericyclus* Popov, 1965: *N. polaris* Kusina et Konovalova, 2004
- Род *Hammatocyclus* Schindewolf, 1951: *H. incertus* Kusina et Konovalova, 2004
- Род *Helicocyclus* Schindewolf, 1951: *H. aberratus* Kusina et Konovalova, 2004
- Семейство Maxigoniatitidae Korn, Klug, Mapes, 1999
- Род *Beyrichoceras* Foord, 1903: *Beyrichoceras tardum* Ruzhencev, 1966
- Надсемейство Nomismocerataceae Librovitch, 1957
- Семейство Nomismoceratidae Librovitch, 1957
- Род *Nomismoceras* Hyatt, 1884: *N. vittiger* (Phillips, 1836)
- Надсемейство Dimorphocerataceae Hyatt, 1884
- Семейство Girtyoceratidae Wedekind, 1918
- Род *Girtyoceras* Wedekind, 1918: *G. kazakhstanum* Ruzhencev, 1966
- Семейство Dimorphoceratidae Hyatt, 1884

- Подсемейство Dimorphoceratinae Hyatt, 1884
- Род *Trizonoceras* Girty, 1909: *T. aff. kathleenae* Moore, 1936
- Семейство Berkhoceratidae Librovitch, 1957
- Род *Kazakhoceras* Ruzhencev, 1947: *K. hawkinsi* (Moore, 1930)
- Семейство Eogonioloboceratidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1969
- Род *Arcanoceras* Ruzhencev, 1965: *A. praecox* Ruzhencev, 1966
- Надсемейство Goniatitaceae de Haan, 1825
- Семейство Goniatitidae de Haan, 1825
- Род *Goniatites* de Haan, 1825: *G. olysia* Korn, 2001, *G. crenifalcatus* Bogoslovskaya, 1966, *G. Bogoslovskaya*, 1966, *G. shimanskyi* Bogoslovskaya, 1966
- Род *Lusitanoceras* Pereira de Sousa, 1923: *Lusitanoceras nadotense* Konovalova, 2005, *L. kusinae* Korn, 2001

Заключение.

1. В работе рассмотрен состав комплексов визейских аммоноидей Урала и Новой Земли и проведена их детальная корреляция с подразделениями российских и зарубежных стратиграфических шкал. Уточнен объем средней генозоны визейского яруса *Beyrichoceras* – *Goniatites*, который на данной территории соответствует интервалу от английской генозоны *G. globostriatus* (B2b) до основания бригантского яруса или верхнего визе В Германии. Комплексы аммоноидей верхней генозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* коррелируются с визе С Германии или верхней частью бригантского яруса (P2b – P2c) Великобритании.

2. Для визейских аммоноидей Палеоуральского бассейна выделено 6 морфологических групп и 9 морфотипов, отражающих адаптивную специализацию аммоноидей и характеризующих бенто-пелагическую, нектонную и планктонную жизненные формы.

3. Основной тенденцией развития фауны в визе было увеличение таксономического разнообразия представителей бенто-пелагических и нектонных жизненных форм и усиление дифференциации планктонных форм в конце визейского времени.

4. Анализ динамики таксономического и морфологического разнообразия аммоноидей показал отсутствие прямой корреляции между всплесками формообразования, сопровождавшимися коренными преобразованиями в структуре сообществ, и максимумами трансгрессивных циклов.

Список публикаций по теме диссертации.

1. *Nikolaeva S. V., Konovalova V. A.* Genus *Lusitanoceras* and Its Role in the Evolution of Goniatitaceans // *Paleontol. Journal*, 2005. V. 39. Suppl. 5. S. 558 – 572.

2 *Nikolaeva S.V., Kulagina E.I., Pazukhin V.I., Kucheva N.A., Stepanova T.L., Kochetova N.N., Gibshman N.B., Amon E.O., Konovalova V.A., Zainakaeva G.F.* Advances in the understanding of the Viséan-Serpukhovian boundary in the South Urals and its correlation, in Newsletter. Carb. Stratigr. 2005. V. 23. С. 21 – 27.

3 *Коновалова В. А.* Особенности развития аммоноидей генозоны *Megacranites – Ammonellipsites* (турне – визе) на севере Урала // тез. докл. 13-я научная конференция молодых ученых «Структура, вещество, история литосферы Тимано-Североуральского сегмента» Сыктывкар: ИГ Коми УНЦ РАН, 2004. С. 56 – 59.

4 *Коновалова В. А.* Особенности распространения визейских аммоноидей на Приполярном Урале // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2004. Вып.6. С. 119 – 124.

5 *Konovalova V. A.* Ammonoid Evolution at the Tourmasian – Viséan boundary // Paleontol. Journal, 2005. V. 39. Suppl. 5. P.538 – 557.

6 *Коновалова В. А., Соболев Д. Б.* Визейские аммоноидеи из отложений Большенадотинского биогермного массива (Приполярный Урал) // Материалы международного совещания «Геология Рифов». Сыктывкар: Ин-т Геологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. С. 81 – 84.

7 *Кузина Л. Ф., Коновалова В. А.* Новые аммоноидеи из пограничных турнейско-визейских отложений на реке Кожим (Приполярный Урал) // Палеонтол. журн. 2004. №1. С. 10 – 18.

8 *Пазухин В.Н., Кулагина Е.И., Николаева С.В., Кочетова Н.Н., Коновалова В.А.* Зональное расчленение верхневизейских и серпуховских отложений в разрезе Верхняя Кардаилловка (Восточный склон Южного Урала) // Стратиграфия и палеогеография карбона Евразии. Сборник научных статей. Екатеринбург: Институт геологии и геохимии УрО РАН, 2002. С. 220-229.

9 *Пазухин В.Н., Кулагина Е.И., Николаева С.В., Кочетова Н.Н., Коновалова В. А.* Серпуховский ярус в разрезе “Верхняя кардаилловка”, Южный Урал // Стратигр. и геол. корр. - в печати

10 *Соболев Д. Б., Груздев Д. А., Коновалова В. А., Журавлев А. В., Вевель Я. А., Карманов Р. С., Камзалакова С. Ю.* Тектоническое положение живецко-визейских биогермных комплексов на р. Б. Надота (Приполярный Урал) // Материалы международного совещания «Геология Рифов». Сыктывкар: Ин-т Геологии Коми НЦ УрО РАН, 2005. С. 158 – 161.

Тираж 100 экз

Отпечатано в Палеонтологическом ин-те РАН
117997 Москва, Профсоюзная ул., 123