

*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.

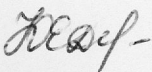
Защита диссертации состоится 1 марта 2006 г.  
в «15» часов на заседании Диссертационного совета Д 002.212.01 по защите  
диссертаций при Палеонтологическом институте РАН по адресу: Москва,  
Профсоюзная ул., 123.

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 геозоны (*Beyrichoceras* – *Goniatites*) визейского яруса на изученной территории соответствует интервалу от английской геозоны *G. globostriatus* или B2b до основания бригантского яруса или верхнего визе В Германии. Комплексы аммоноидей верхней геозоны (*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 вспышками 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 аммоноидей, 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 ФЦНТИ «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 148 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: *Nm1a1* [= *Pachylroceras cloudi*] и *Nm1a2* [= *Dombarigloria Miranda*] (Руженцев, Богословская, 1971).

В последние годы при участии автора визейские аммоноидеи были найдены на восточном склоне Южного Урала в разрезе Верхняя Кардаиловка, 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 геозоны.

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 геозон.

К настоящему времени на территории Палеоуральского бассейна наиболее изученными являются аммоноидеи геозон *Merocanites-Ammonellipsites* и *Hypergoniatites-Ferganoceras*. Аммоноидеи геозоны *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 геозон 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 геозон *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 геозоны: *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 аммоноидеям 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 (Nicolaus, 1963; Korn, 1988, 1990, 1996). Для верхнего визе было выделено 17 аммоноидных зон и предложена корреляция с другими зональными шкалами.

В Великобритании зональная шкала по аммоноидеям 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 визеского времени они выделили 4 зоны – *Fascypericyclus - Ammonellipsites*, *Beyrichoceras*, *Goniatites*, *Neoglyphioceras*. Позднее Н. Райли (Riley, 1990, 1993) была проведена ревизия двух нижних геозон 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 аммоноидей визейского яруса до последнего времени оставалась неясной. Во многом это объясняется неполнотой данных, а также спецификой развития фауны данной области.

## 2.2. Визейские комплексы аммоноидей Урала и Новой Земли.

**2.2.1. Визейские комплексы аммоноидей Новой Земли.** При анализе распространения и возраста визейских аммоноидей 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 аммоноидей, 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 аммоноидей геозоны *Hypergoniatites – Ferganoceras*) (табл. 1).

**2.2.2. Визейские комплексы аммоноидей Урала.** Самые древние визейские аммоноидей (геозона *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. 3а) 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 овр. Кзыл-Шин (Казахстан, Актюбинская обл.). Комплекс содержит виды *Goniatites crenifalcatus*, *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 *Arcanoceras*, 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* (Pеδ - Гоа) на территории Урала имеет более широкое стратиграфическое распространение. Аналогичный комплекс амmonoидей был описан Руженцевым (1966) и Богословской (1966) из местонахождения, располо-

Табл. 1. Схема корреляции визейских аммоноидных комплексов Урала и Новой Земли с аммоноидными зональными стратиграфическими шкалами России и Западной Европы.

Южный Урал, Средняя Азия (Руженцев, Богословская, 1971)	Великобритания (Bisai, 1928, 1930; Hudson, 1945; Calver, Ramsbottom, 1961; Riley, 1987 и др.)	Германия, Рейские сланцевые горы (Норн, 1960; Корн, 1996; Корн, Норн, 1997 и др.)	Новая Земля (составлено автором по данным Кузина, Яцков, 1987, 1988, 1999 и др.)	Приполярный Урал (схема автора)	Южный Урал (схема автора)
Южно-Уральские Уралонориты - Cravenoceras	C. leion	S. horni	Uralonoritites - Cravenoceras	аммоноиды не известны	Uralonoritites - Cravenoceras (Nm1b1)
		E. pseudocoronula			
Hypergoniatites - Ferganoceras	L. georgiensis	E. novalis	Hypergoniatites - Ferganoceras		Nm1a2
		C. chalicum			
Бейрихоцераты - Goniatites	Brigantian	L. liethensis	слои с Lustanoceras granosum	слои с Goniatites olysya	Nm1a1
		L. eisenbergensis			
		L. poststriatum			
		N. suerlandense			
		P. rotundum			
		N. spirale			
		A. gracilis			
		A. falcatus			
		G. spirifer			
		G. fimbriatus			
Визейские	Asbian	G. crenistria	слои с Arnsbergites varislowensis	слои с Goniatites sp.	Goniatites crenifalcatus
		G. globostriatus			
		G. hudsoni			
		E. nasutus			
		Bollandites - Bollandoceras			
Мероканиты - Ammonellipsites	Chadian	Ammonellipsites kochi - Muensteroceras Inconstans (Fey)	аммоноиды не известны	аммоноиды не известны	Merocanites - Ammonellipsites
		Fascypericyclus - Ammonellipsites			
Турнезийские	Turonian	нижнее визе	Bollandites - Bollandoceras	аммоноиды не известны	Bollandites - Bollandoceras
		верхнее визе	аммоноиды не известны		

женного на р. Сакмара (дер. Новосамарская, Оренбургская обл.).

Поздневизейские амmonoидеи генозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* на Южном Урале детально изучались Руженцевым и Богословской (1971). Корреляция этой генозоны с зональными подразделениями Западной Европы и Северной Америки остается проблематичной, поскольку в этих регионах отсутствуют многие роды-индексы, характерные для данной генозоны. В настоящее время по косвенным данным, отложения генозоны *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* сопоставляются с визе С Германии или верхней частью бригантского яруса (P2b – P2c) Великобритании. (табл. 1)

**2.2.23. Южный Урал. Восточный склон.** Комплексы амmonoидей верхнего визе и нижнего серпухова детально изучены в разрезе Верхняя Кардаилловка. Изучение пограничных отложений визе-серпухова проводилось группой исследователей, в том числе и автором. В разрезе выделяются пять комплексов амmonoидей, характеризующие четыре амmonoидные генозоны шкалы карбона России. Два из них характеризуют визейский ярус (генозоны *Beyrichoceras* – *Goniatites*, *Hypergoniatites* – *Ferganoceras*) три – отложения серпуховского яруса.

Нижняя граница серпуховского яруса в разрезе Верхняя Кардаилловка проведена в основании конодонтовой зоны *L. ziegleri*. Этот уровень находится в разрезе в основании косогорского горизонта, в интервале между слоями с амmonoидеями *Prolecanites librovitchi*, *Neogoniatites milleri* и слоями с *Dombarites tectus*, а также вблизи основания фораминиферовой зоны *E. donbassicus*. Также проведена корреляция горизонтов верхнего визе Русской платформы и амmonoидных генозон *Beyrichoceras* – *Goniatites* и *Fascypericyclus* – *Ammonellipsites*. Разрез предложен в качестве кандидата глобального стратотипа нижней границы серпуховского яруса.

### 2.3. Выводы:

1. На Урале присутствуют амmonoидеи всех трех генозон визейского интервала амmonoидной шкалы России (табл. 2). Амmonoидеи генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites* известны, главным образом, из терригенных отложений р. Кожим. Комплекс амmonoидей, характеризующий нижнюю часть генозоны *Merocanites* – *Ammonellipsites*, может быть сопоставлен с европейской зоной *Fascypericyclus* – *Ammonellipsites*. Комплекс амmonoидей из вышележащих слоев коррелируется с визейской европейской зоной *Bollandites* – *Bollandoceras*.

2. Амmonoидеи генозоны *Beyrichoceras* – *Goniatites* известны из отложений Приполярного и Южного Урала. На Урале эта генозона представлена разновозрастными комплексами амmonoидей с *Goniatites olusya* (Приполярный Урал) и с *Goniatites crenifalcatus* (Южный Урал). Этот уровень соответствует верхней части асбийского яруса – основанию бригантского яруса Западной Европы. Амmonoидеи, характеризующие нижнюю часть генозоны *Beyrichoceras* – *Goniatites*, соответствующую зоне В Великобритании, на территории Урала не известны.

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>Dzhaparakoceras chernnykhi</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>Dzhaparakoceras gracile</i>			+		
<i>Dzh. grande</i>			+		
<i>Dzh. djaparakense</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>			+		

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

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

<i>N. gradatum</i>					+
<i>Lusitanites subcircularis</i>				+	+
<i>Ophilyroceras tersum</i>					+
<i>Ferganoceras elegans</i>				+	+
<i>F. gracile</i>				+	+
<i>Nummoceras limbatum</i>					+

### Глава 3. Морфологический и экологический анализ

**3.1. История вопроса.** В основу большинства исследований, посвященных изучению морфологии раковины аммоноидей 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 аммоноидей. 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 аммоноидей 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 показат-

тельными 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 адапционные 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: 1а -  $D < 0,1$ . Раковина инволютная, с очень узким или закрытым умбо, оксиконовая или пахиконовая. Устье более или менее изометричных очертаний ( $S = 1,1 - 1,7$ , среднее значение  $S = 1,35$ ). 1б -  $D = 0,8 - 1,4$ .

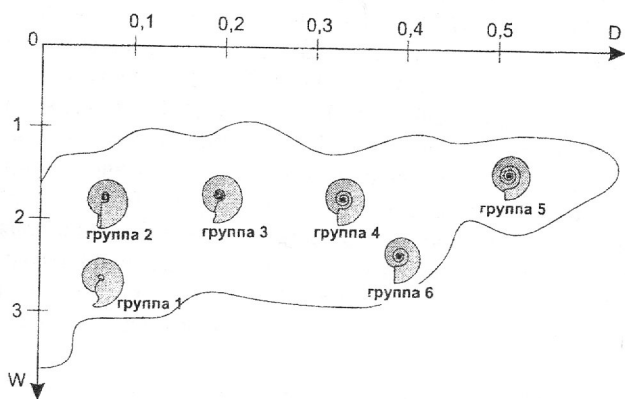


Рис. 1. Основные морфогруппы визейских аммоноидей Палеоуральского бассейна. Группа 1 ( $W > 2,5$ ;  $D < 0,3$ ); группа 2 ( $W < 2,5$ ;  $D < 0,1$ ); группа 3 ( $W < 2,5$ ;  $D = 0,1 - 0,25$ ); группа 4 ( $W = 1,5 - 2,25$ ;  $D = 0,25 - 0,4$ ); группа 5 ( $W < 2,5$ ;  $D > 0,4$ ); группа 6 ( $W = 3 - 2,25$ ;  $D = 0,35 - 0,45$ ). 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: **3а** – пахиконовые, сфероконовые и субсфероконовые раковины с уплощенной формой поперечного сечения ( $S=0,67 - 1,0$ , среднее значение  $S=0,83$ ). **3б** – 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: **5а** – офиоконовые раковины с изометричной формой устья ( $S= 1 - 1,2$ ). **5б** – 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 объемлемости 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 **1а** и **1б**. Достаточно логичным представляется предположение, что формы из области морфотипа **1а**, как и современный *Nautilus* ( $W=3,5$ ,  $D=0,01$ ), могли принадлежать к бенто-пелагической жизненной форме, а формы из морфотипа **1б**, 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 нектонной 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 5а) или уплощенного (морфотип 5б) 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 5а, 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 *Muenstero-ceras*. Гораздо меньшее количество раковин характеризует планктонные формы из морфогруппы 4 (виды родов *Nomismoceras*, *Muenstero-ceras*, *Bollandites*, *Hammatocyclus*) и 5. Последняя (морфотип 5а) представлена в сообществах аммоноидей немногочисленными видами родов *Eonomismoceras* и *Helicosocyclus*. Нектонные формы занимали незначительное место в сообществах по числу экземпляров и были представлены видами морфогруппы 6 (*Michiganites*, *Merocanites*, *Neopericyclus*) и морфотипа 1б (*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 внутрешельфовой 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 3а и 2. Кроме этого, в ходе развития сообщества, наблюдается появление новых морфогрупп и морфотипов: 6 (*Michiganites*), 5а (*Eonomismoceras*, *Helicocyclus 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

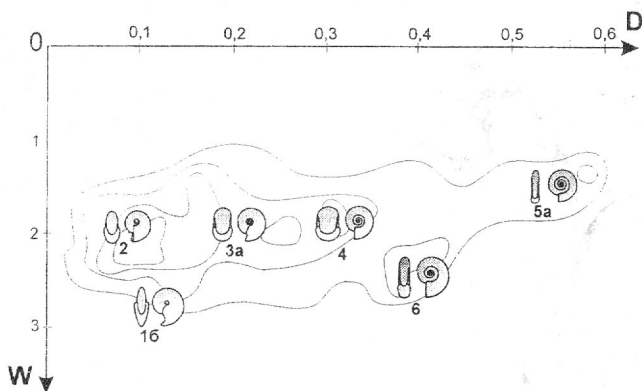


Рис. 2. Распределение формы раковин аммоноидей генозоны *Merocanites* - *Ammonellipsites* по морфотипам. Сплошные линии - изолинии равной плотности точек.

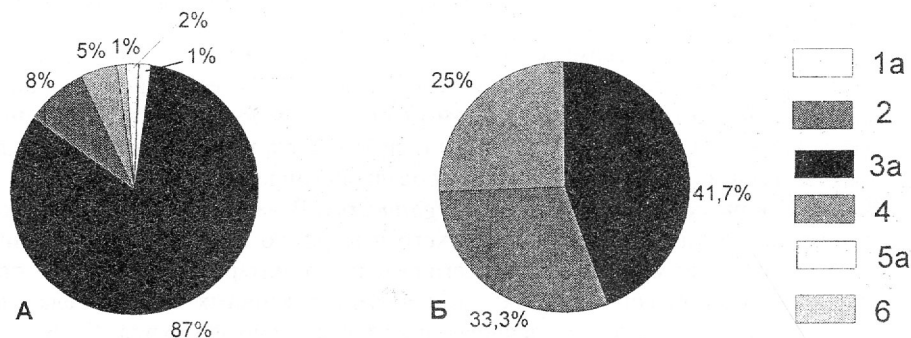


Рис. 3. Распределение морфотипов (по числу особей) в сообществах аммоноидей генозоны *Merocanites* - *Ammonellipsites* из разнофациальных отложений: А - терригенных (Приполярный Урал, р. Кожим); Б - карбонатных (Новая Земля, руч. Олений).

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

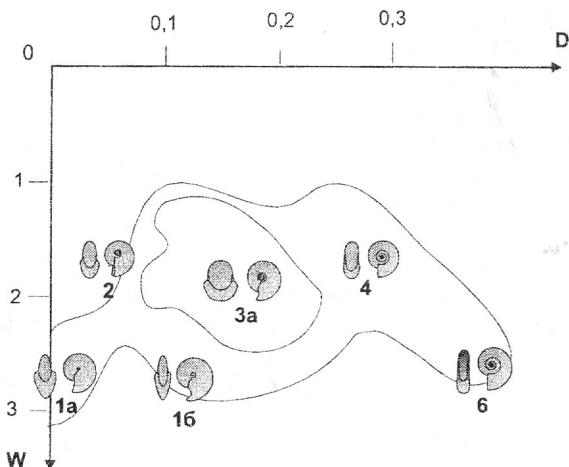


Рис. 4. Распределение формы раковин аммоноидей генозоны *Beyrichoceras* – *Goniatites* по морфотипам. Сплошные линии – изолинии равной плотности точек.

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 инволютных, быстро расширяющихся форм (морфогруппа 1). В этой группе четко обособляется два морфотипа: 1a, (*Kazakhoceras*, *Trozonoceras*, *Irinoceras*, *Glyphyolobus*) и 1b, представленный гиртиоцератидами.

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

число представителей морфогруппы 2 (*Hypergoniatites*, *Platygongiatites*, *Neogongiatites*, *Sudeticegas* и др.). Разнообразие амmonoидей 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 вновью появившемуся морфотипу 3б (субдискоконовые и дискоконовые, инволютные формы).

Этот морфотип представлен родами *Ferganoceras*, *Nummoceras*, *Lusitanites*. Существенно повышается разнообразие амmonoидей с полуэволютной и эволютной раковиной, составляющих морфогруппы 4 и 5. В последней выделяются 2 морфотипа: 5а — узкие эволютные формы, и вновь возникший 5б, включающий пахиконовые и субкадиконовые раковины, характерные для видов родов *Pachylirocera*, *Dombarigloria*, *Alaoceras*.

Амmonoидеи геозоны *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 амmonoидей.

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

Рассматривая динамику таксономического и морфологического разнообразия амmonoидей 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 геозоне *Hypergoniatites* — *Ferganoceras*. Как падение, так и вспышки формообразования сопровождались коренными пере-

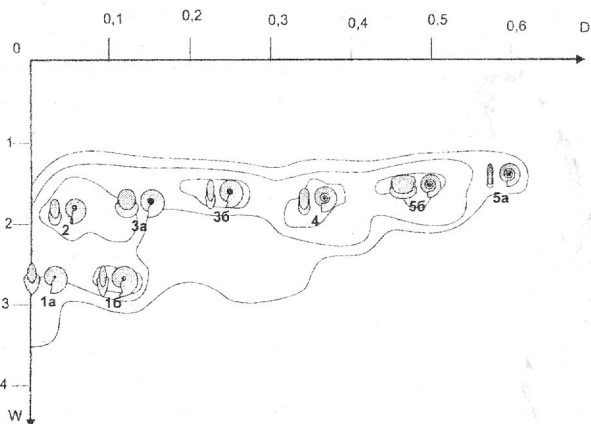


Рис. 5. Распределение формы раковин амmonoидей геозоны *Hypergoniatites* — *Ferganoceras* по морфотипам. Сплошные линии — изолинии равной плотности точек.

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 амmonoидей 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 амmonoидей. 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 амmonoидей 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 амmonoидей и росту таксономического и морфологического разнообразия группы. Эти выводы подтверждаются результатами исследований развития амmonoидей на рубеже турне-визе, проведенных автором (рис. 6). Анализ динамики таксономического и морфологического разнообразия амmonoидей 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 амmonoидей 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 амmonoидей. 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 амmonoидей 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 амmonoидей могли происходить как в процессе обмеления бассейна, так и в

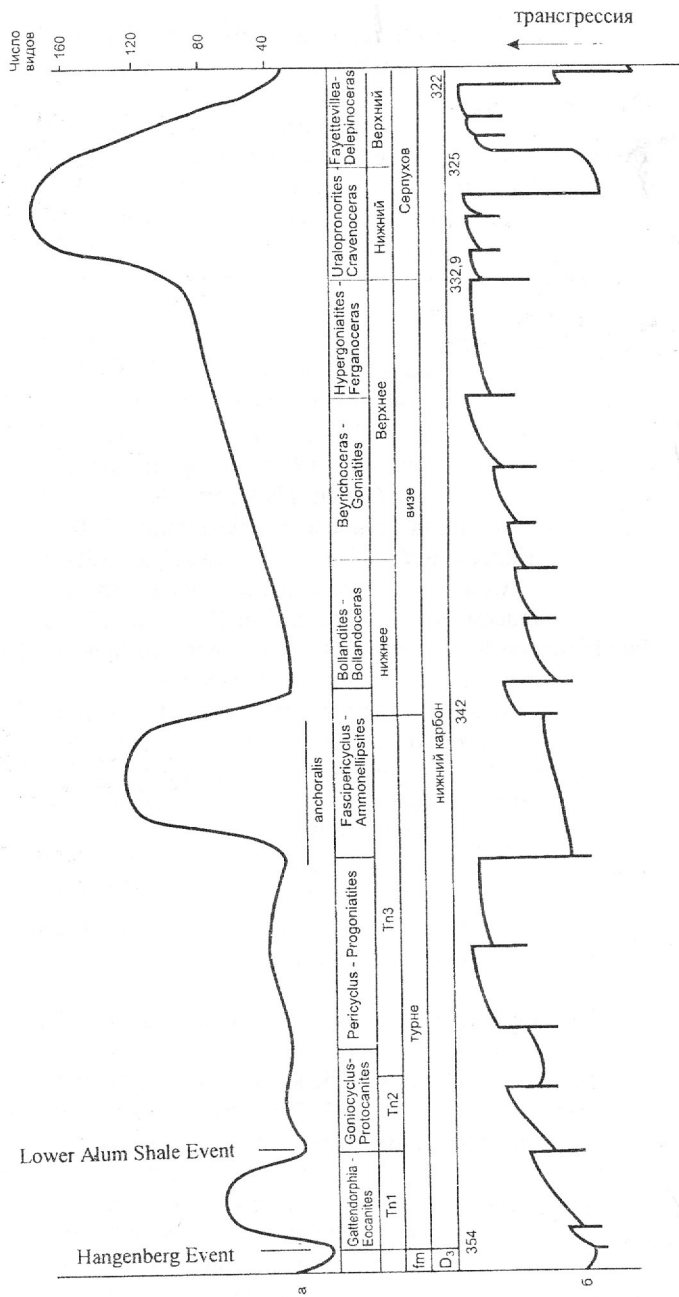


Рис. 6. Динамика видового разнообразия раннекарменноугольных аммонитов: а - кривая разнообразия, б - кривая эвстатических колебаний (по Ross and Ross, 1988).

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 Goniatitida 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 Maxigoniatiidae 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. kazakhorum* 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 Ruzhenev 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 *Beurichoceras* – *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, nektonную и планктонную жизненные формы.

3. Основной тенденцией развития фауны в визе было увеличение таксономического разнообразия представителей бенто-пелагических и nektonных 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.I., 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 Мерианитов – Аммонеллипситов (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 Tournasian – 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.