Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка

Кафедра палеонтологии геологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Кафедра палеонтологии геологического факультета
Санкт-Петербургского университета

Палеонтологическое общество при РАН

Секция палеонтологии Московского общества
испытателей природы

Программа президиума РАН
«Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем»

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ МОРФОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА, ЭВОЛЮЦИЯ, ЭКОЛОГИЯ И БИОСТРАТИГРАФИЯ

Выпуск 2

Москва, 2009

УДК 564.5

ISBN 978-5-903825-02-8

ПОСВЯЩАЕТСЯ 110-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЫДАЮЩЕГОСЯ РОССИЙСКОГО ИССЛЕДОВАТЕЛЯ ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД В.Е. РУЖЕНЦЕВА

Москва 2009

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. (Москва, 2–4 апреля 2009 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. 2009. – 142 с. (37 илл., 16 фототаблиц)

CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION, ECOLOGY AND BIOSTRATYGRAPHY

В сборнике представлены статьи по вопросам эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, методики и истории исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков.

Издано при финансовой поддержке РФФИ грант 09-05-06015-г

ISBN 978-5-903825-02-8

© Коллектив авторов, 2009
© ПИН РАН, 2009
© обложка М.С. Бойко

ISBN 978-5-903825-02-8

ВАСИЛИЙ ЕРМОЛАЕВИЧ РУЖЕНЦЕВ – 110 ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
tleon@paleo.ru

Василий Ермолаевич Руженцев

4 апреля 2009 года исполняется 110 лет со дня рождения выдающегося российского палеонтолога В.Е. Руженцева, научные исследования которого входят в золотой фонд науки о цефалоподах геологического прошлого и до сих пор имеют непреходящее значение.

Василий Ермолаевич родился 4 апреля 1899 г. в с. Половитники Духовщинского уезда Смоленской области. Среднее образование он получил в Смоленском реальном училище. Мальчик рано лишился отца, поэтому уже во время учебы ему приходилось давать платные уроки, чтобы заработать на жизнь. После окончания училища, с 1918 г. он работал учителем, а затем инструктором уездного отдела народного образования и председателем комиссии по борьбе с беспризорностью.

В 1921 г. талантливого юношу направили учиться в Москву, в Горную академию, которую он закончил с отличием. В 1928–1934 гг. Руженцев работал геологом в различных учреждениях, где занимался проблемами геологии и нефтегазоносности Кавказа, Эмбы и Урала, изучал месторождения фосфоритов Западного Казахстана и Поволжья, калийных солей Средней Азии и т.д. Уже в те годы Василий Ермолаевич заинтересовался изучением стратиграфии верхнего палеозоя Южного Урала.

В 1933 г. была опубликована первая статья В.Е. Руженцева, посвященная изучению верхнепалеозойских аммоноидей. Начиная с этого времени, вплоть до своей кончины в 1978 году в своих исследованиях он остался верен этой группе ископаемых.

В Палеонтологический институт Василий Ермолаевич пришел работать в 1937 г., где вскоре возглавил отдел морских беспозвоночных. После разукрупнения отдела в 1939 г. он стал заведующим лабораторией высших моллюсков (впоследствии ее название менялось на лабораторию цефалопод) и руководил ею до 1975 года.

За несколько десятилетий неутомимых исследований южноуральских разрезов Руженцев собрал необычайно богатые коллекции каменноугольных и раннепермских аммоноидей, часто обладающих прекрасной сохранностью. Они и послужили материалом для его замечательных работ. Статьи и монографии сопровождались отличными фотографиями тщательно отпрепарированных раковин, очень точными зарисовками лопастных линий, везде, где это было возможно, изучался онтогенез лопастной линии и формы раковины. Такой подход к изучению и величайшая тщательность обработки материала позволили В.Е. делать обоснованные таксономические выводы и строить новые естественные классификации, обоснованные филогенией. Первой монографией Руженцева стала его докторская диссертация по систематике маратонитид и видриоцератид (Руженцев, 1940).

После перерыва, связанного с Великой Отечественной войной, когда В.Е. работал в нефтяной геологии, он вернулся к изучению аммоноидей. В 1949 г. вышла его монография по пронoритидам и медликоттиидам (Руженцев, 1949а). В 1950 г. за ней последовала монография по позднекаменноугольным аммоноидеям Южного Урала (Руженцев, 1950). В течение следующих двух лет были опубликованы монографии по стратиграфии и аммоноидеям сакмарского яруса на Южном Урале (в то время сакмарский ярус включал и ассельский в качестве подъяруса) (Руженцев, 1951, 1952). В

1956 г. вышла в свет монография по артинским аммоноидеям (Руженцев, 1956). Эта серия южноуральских монографий отличается столь глубокой проработкой ископаемого материала, сопровождаемой точными данными о стратиграфии и тафономии, что и сегодня остается наиболее востребованной для палеонтологов и стратиграфов, изучающих позднепалеозойские отложения не только Урала, но и всего мира.

С начала пятидесятых годов у Василия Ермолаевича появляются ученики, которые в скором времени составили костяк знаменитой Руженцевской школы. Крупнейшими специалистами в своей области стали Б.И. Богословский (девонские аммоноидеи), М.Ф. Богословская (каменноугольные и пермские аммоноидеи), А.А. Шевырев (триасовые цератиты), Л.Ф. Кузина (раннекаменноугольные аммоноидеи). В лаборатории трудились и специалисты по неаммоноидным цефалоподам – знаменитый В.Н. Шиманский и его ученики Ф.А. Журавлева (девонские наутилоидеи) и Г. К. Кабанов (белемноидеи). Таким образом, к концу пятидесятых – началу шестидесятых годов в Палеонтологическом институте под руководством В.Е. Руженцева сложился самый сильный в мире коллектив специалистов по палеозойским и триасовым цефалоподам.

В.Е. Руженцев и созданная им школа были последовательными приверженцами онто-филогенетического метода в изучении аммоноидей. Во всех работах Василия Ермолаевича, начиная с 1940 г., был плодотворно применен этот метод, послуживший основой общих филогенетических построений. Наиболее полно его представления об общих закономерностях эволюционного процесса были изложены в монографии «Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей» (1960). Эта книга была переведена на английский язык, она не потеряла своего значения и в наши дни и до сих пор является теоретическим и методическим руководством для палеонтологов разных специальностей во многих странах мира.

Василий Ермолаевич во всех своих исследованиях уделял самое пристальное внимание вопросам биостратиграфии. До работ Руженцева на территории СССР практически не были известны позднекаменноугольные аммоноидеи. Изучение богатой фауны, найденной на Южном Урале, позволило В.Е. выделить в верхнекаменноугольных отложениях два новых яруса: жигулевский и оренбургский. В начале 50-х годов Василий Ермолаевич обосновал проведение границы между каменноугольной и пермской системами в основании выделенного им ассельского яруса. Спустя 40 лет именно этот уровень границы был подтвержден работами международной группы стратиграфов и палеонтологов, а затем и ратифицирован Международной стратиграфической комиссией в девяностых годах прошлого века.

До исследований Руженцева все нижнепермские аммоноидеи Урала считались артинскими, им же было установлено три больших последовательно сменяющихся комплекса: ассельский, сакмарский и артинский. Это и послужило обоснованием выделения соответствующих ярусов.

Помимо решения чисто практических вопросов расчленения и корреляции отложений по аммоноидеям Руженцев внес свой вклад и в теоретические проблемы биостратиграфии. Он считал, что при выделении и обосновании стратиграфических подразделений общего значения (ярусов, отделов, систем) основную роль должно играть не указание какого-либо конкретного разреза (стратотипа), а выявление (установление) филогенетически обоснованного этапа в развитии группы или комплекса, который был назван им биохронотипом (Руженцев, 1976, 1977).

Эти традиции продолжили ученики Василия Ермолаевича. И сегодня вопросам стратиграфии в наших исследованиях уделяется немалое внимание.

Большое значение для истории отечественной палеонтологии имела научно-организационная деятельность Руженцева. По инициативе и под руководством В.Е. в Палеонтологическом институте были поставлены исследования по созданию крупных обобщающих работ и глобальных сводок не только по цефалоподам, но по другим крупным группам ископаемых. Яркими примерами таких работ являются монография «Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя», опубликованная под редакцией В.Е. Руженцева и Т.Г. Сарычевой, глобальные сводки по девонским (трехтомная монография Ф.А. Журавлевой), каменноугольным (В.Н. Шиманский) неаммоноидным цефалоподам, девонским (Б.И. Богословский), саурским (Л.Ф. Кузина) аммоноидеям. Фундаментальный двухтомник самого Руженцева (в соавторстве с М.Ф. Богословской) по намюрским аммоноидеям (1971, 1978) содержит не только полнейшие данные об аммоноидеях и стратиграфии намюра. В работе освещены проблемы глобальной геохронологии карбона и перми, предложена новая филогенетическая схема и классификация позднепалеозойских гониатитид. В первом томе этой работы есть замечательная глава по методике исследования аммоноидей, которая необходима каждому начинающему исследователю.

Нельзя не упомянуть об огромной работе по организации коллектива авторов (около 250 человек), которую провел Василий Ермолаевич при создании фундаментального 15-томного издания «Основы палеонтологии» в качестве первого заместителя главного редактора академика Ю.А. Орлова. Он составил план написания и оформления всех томов, контролировал процесс исполнения на всех стадиях работы. Во многом благодаря В.Е. этот гигантский труд был успешно завершен. Главному редактору издания и его заместителям: В.Е. Руженцеву, Б. П. Марковскому и Б.С. Соколову была присуждена Ленинская премия. Том «Основ» по палеозойским головоногим, в написании которого приняли активное участие все члены его школы при-

знан лучшим из томов серии. Этой книгой до сих пор активно пользуются специалисты во всем мире.

И еще одно детище В.Е. – Палеонтологический журнал. Со времени основания журнала в 1959 г. он был заместителем главного редактора, а с 1966 г. – главным редактором. На посту главного редактора, как и в любой другой работе, Руженцев проявлял высокую требовательность к содержанию, оформлению и стилю статей, достоверности изложенных в них фактов и точности выводов. Благодаря такому руководству издание заслужило международное признание.

Авторитет Василия Ермолаевича среди палеонтологов и геологов был чрезвычайно высок, на консультации и на учебу к нему приезжали и начинающие исследователи, и известные ученые не только из Советского Союза, но и из-за рубежа. Он охотно делился с ними своим огромным научным опытом.

Со дня смерти Василия Ермолаевича прошло более 30 лет, за это время выросло и сформировалось несколько поколений палеонтологов. Большая часть присутствующих на нашем совещании никогда не видела Василия Ермолаевича, а тех, кто работал и общался с ним, осталось немного. Тем не менее, с уверенностью можно сказать, что основные направления и методы исследований, определенные Руженцевым, продолжают плодотворно развиваться и сейчас. Нельзя в настоящее время представить себе ни одной серьезной работы по аммоноидеям, в которой не применялся бы онтофилогенетический метод, не учитывался бы «принцип основного звена» Руженцева, без строгой корреляции биостратиграфических построений с филогенетическими реконструкциями. Василий Ермолаевич любил повторять о том, что «с палеонтологическими образцами надо обращаться столь же аккуратно, как с ядами в аптеке», мы все твердо помним эти слова.

Мы всегда будем вспоминать нашего учителя с чувством глубокого уважения и благодарности.

Список работ В.Е. Руженцева

1928

Подразделение апшеронского яруса в связи с изучением апшеронских отложений хребта Малого Харами // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., 1928 т. 6 (3, 4), с. 241–266.

1929

Дислокационные брекчии и грязевые вулканы в Азербайджане // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 7 (1, 2), с. 97–161 (совместно с Шатским Н.С. и др.).

Четвертичные отложения верховьев р. Клязьмы // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 7 (4), с. 434–446.

1930

О признаках нефти в Актюбинском районе // Нефт. хоз., № 3.

Основы тектоники Урало-Эмбенского района // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 7(1, 2).

Очерк геологии и полезных ископаемых Мортукского района. Тр. Научн. ин-та по удобр., вып. 72, с. 74–130.

Геологическое исследование фосфоритов в Темирском районе Казахской АССР. Тр. Научн. ин-та по удобр., вып. 78, с. 1–61.

Рекогносцировочное обследование фосфоритных залежей в Актюбинском районе Казанской АССР. Тр. Научн. ин-та по удобр., вып. 78, с. 62–100.

К вопросу о Вольских фосфоритах // Удобрение и урожай, № 9, 10, с. 737–740.

1931

Некоторые результаты нефтяных исследований хребта Малого Харами в Азербайджане. Прилож. к журн. Азерб. нефт. хоз., с. 1–35.

Тектонический очерк соленосного бассейна смежных частей Узбекистана и Туркменистана // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 9 (3, 4), с. 265–281.

1932

Бенойско-Датахский нефтеносный район. Тр. Нефт. геологоразв. ин-та, сер. А, вып. 7, с. 1–76.

Проблема палеозойской нефти в Урало-Эмбенской области // Нефт. хоз., № 6.

Предварительный отчет о геологоразведочных работах на калий в Узбекистане и Туркменистане в 1930 г. Тр. Научн. ин-та по удобр., Агрон. руды СССР. Ежегодн. за 1930 г., т. 1, ч. 2, с. 222–232.

Калийные месторождения в Средней Азии // Минерал. сырье, № 7, 8, с., 25–31.

1933

Структура и генезис Малохараминской антиклинали. Тр. Нефт. геологоразв. ин-та, сер. А, вып. 35, с. 1–27.

О некоторых нижнепермских аммоноидеях Актюбинского района // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., № 11(2), с. 164–180.

1934

Некоторые результаты изучения артинских гониатитов из Актюбинского района. Информац. сб. Нефт. геологоразв. ин-та, с. 81–86.

Новые данные по стратиграфии артинского яруса западного склона Урала // Нефт. хоз., № 6, с. 28–32.

Стратиграфия и возраст красноцветных толщ Актюбинского района // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 12(1), с. 111–127.

1935

Описание Актюбинского района. В кн. «Геологическое строение Эмбенской области и ее нефтяные месторождения» под ред. акад. И.М. Губкина. Нефт. геологоразв. ин-т, Объедин. научн. техн. изд-во.

1936

К вопросу о стратиграфии верхнего палеозоя Актюбинской и Оренбургской областей // Пробл. Сов. Геол., № 1, С. 49–58.

Несколько слов о дизъюнктивных мульдах // Пробл. Сов. Геол., № 2, С. 166–171.

Новые данные по стратиграфии каменноугольных и нижнепермских отложений Оренбургской и Актюбинской областей // Пробл. Сов. Геол. № 6. С. 470–506.

Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонеях // Пробл. Сов. Геол. № 12. С. 1072–1088.

1937

Граница карбона и перми по материалам Оренбургской области и южной части Башкирской АССР // Междунар. XVII геол. конгр. Тезисы докл. С. 88, 89.

Краткий очерк стратиграфии верхнекаменноугольных и нижнепермских отложений Оренбургской области // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 15(3). С. 187–214.

Проблема карбона и перми // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы Отд. геол. Т. 15(5). С. 401–411.

1938

Аммонеи сакмарского яруса и их стратиграфическое значение // Пробл. палеонтол. Т. 4. С. 187–285.

1939

Новый род Parashumardites среди верхнекаменноугольных аммонитов Северной Америки // Докл. АН СССР. Т. 23. № 8. С. 850–852.

Развитие семейства Metalegoceratidae Plummer et Scott // Докл. АН СССР. Т. 24. № 3. С. 310–312.

Значение онтогенеза для естественной систематики аммонитов // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 1. С. 13–32.

Первый представитель рода Parashumardites из верхнекаменноугольных отложений Москвы. Докл. АН СССР. Т. 24. № 8. С. 834–836.

Два новых вида рода Propinacoceras Gemmellaro // Докл. АН СССР, т. 24, № 8, с. 837–840.

Новый род Synartinskia из семейства Medlicottiidae // Докл. АН СССР. Т. 25. № 5. С. 460–463.

1940

Опыт естественной систематики некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Тр. ПИН АН СССР. Т. 11. Вып. 3. С. 1–134.

О семействе Adrianitidae Schindewolf // Докл. АН СССР. Т. 26. № 8. С. 845–848.

Новый род Aristoceras из верхнекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. Т. 27. № 5. С. 524–528.

О распределении аммонитов в нижнепермских отложениях Урала и вытекающих отсюда стратиграфических выводах // Докл. АН СССР. Т. 28. № 2. С. 159–162 (совместно с Максимовой С.В.).

К вопросу о таксономическом положении некоторых верхнепалеозойских аммонитов // Докл. АН СССР. Т. 28. № 3. С. 284–288.

Новый представитель рода Artinskia из артинского яруса // Докл. АН СССР. Т. 28. № 5. С. 474–476.

Орогенические движения на западном склоне Уральского хребта. Материалы геол. пермской системы Европ. части СССР. М.: Гостоптехиздат. С. 25–30.

Либрович Л. С. Каменноугольные аммонеи с южного острова Новой Земли. “Тр. Арктич. ин-та. Т. 104. 1938. С. 47–107 (реферат) / Палеонтол. обозр., вып. 2, с. 45.

Максимова С. В. О некоторых представителях семейства Pronoritidae // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. Т. 9. Вып. 1. 1938, С. 1–44 (реферат) / Палеонтол. обозр. Вып. 2. С. 45, 46.

1941

Граница карбона и перми по материалам Чкаловской (б. Оренбургской) области и Южной Башкирии // Тр. XVII сессии Междунар. геол. конгр. Т. 3. С. 69.

Новый верхнекаменноугольный род Daixites из семейства Medlicottiidae Karpinsky // Докл. АН СССР. Т. 30. № 9. С. 874–877.

Первый представитель рода Emilites Ruzhencev в верхнем карбоне Урала //Докл. АН СССР. Т. 30. № 9. С. 878–880.

1945

О подразделении верхнего карбона // Докл. АН СССР. Т. 46. № 7. С. 314–317.

Структурно-фациальный анализ сакмарско-артинских отложений Башкирского Приуралья и его значение для поисков нефтяных месторождений / Рефераты работ учрежд. Отд. биол. наук АН СССР за 1941–1943 гг. М.: Изд-во АН СССР. С. 219–220.

Miller A. K. and Furnish W. M. Studies of Carboniferous ammonoids. J. Paleontol. Vol. 14, 1940 (реферат) / Палеонтол. обозр. Вып. 5. С. 34, 35.

Miller A. K. and Furnish W. M. Permian ammonoids of the Guadalupe mountain region and adjacent areas. Geol. Soc. Amer. Spec. Paper № 26, 1940 (реферат) / Палеонтол. обозр. Вып. 5. С. 33, 34.

1946

Основные фациальные зоны верхнего карбона на Южном Урале // Докл. АН СССР. Т. 53. № 8. С. 737–740.

Эволюция и функциональное значение перегородок аммонитов // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 6. С. 675–706.

1947

Представители семейства Dimorphoceratidae Hyatt в каменноугольных отложениях Урала // Докл. АН СССР. Т. 56. № 5. С. 521–524.

Систематика семейства Medlicottiidae Karpinsky // Докл. АН СССР. Т. 56. № 6. С. 639–642.

Новый род из семейства Cheiloceratidae в намюрских отложениях Урала // Докл. АН СССР. Т. 57. № 3. С. 281–284.

Эволюция семейства Medlicottiidae Karpinsky // Вестн. АН СССР. № 8. С.37–50.

К вопросу об объеме сакмарского яруса // Докл. АН СССР. Т. 57. № 9. С. 935–938.

1948

Разрез верхнего карбона в Чкаловской области и стратиграфическое распределение в нем аммонитов // Докл. АН СССР. Т. 61. № 2. С. 333–336.

Основные фациальные зоны сакмарско-артинского комплекса на Южном Урале // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 1. С. 101–120.

1949

Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky // Тр. ПИН АН СССР. Т. 19. С. 1–206.

Основные типы эволюционных изменений лопастной линии верхнепалеозойских аммонитов // Тр. ПИН АН СССР. Т. 20. С. 183–198.

Биостратиграфия верхнего карбона // Докл. АН СССР. Т. 67. № 3. С. 529–532.

Некоторые новые намюрские аммониты из Актюбинской области // Докл. АН СССР. Т. 67. № 4. С. 737–740.

1950

Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. ПИН АН СССР. Т. 29. С. 1–220.

Типовой разрез и биостратиграфия сакмарского яруса // Докл. АН СССР. Т. 71. № 6. С. 1101–1104.

1951

Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Тр. ПИН АН СССР. Т. 33. С. 1–188.

О нахождении рода Pseudoparalegoceras в Актюбинской обл. Казахской ССР // Докл. АН СССР. Т. 78. № 4. С. 769–772.

Несколько замечаний к статье А. А. Чернова «К систематике и эволюции пролеканитид» // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 26. Вып. 5. С. 64–71.

1952

Биостратиграфия сакмарского яруса в Актюбинской области Казахской ССР // Тр. ПИН АН СССР. Т. 42. С. 1–90.

Новый род Eoschistoceras из семейства Schistoceratidae // Докл. АН СССР. Т. 83. № 6. С. 913–916.

Первый представитель семейства Welleritidae из среднекаменноугольных отложений Урала // Докл. АН СССР. Т. 84. № 1. С. 131–134.

Новые местонахождения аммонитов в верхнекаменноугольных отложениях Южного Урала // Докл. АН СССР. Т. 84. № 2. С. 341–344.

1953

Основные вопросы палеозоологической систематики в свете мичуринской биологии // Материалы Палеонтол. совещ. по палеозою. М.: Изд-во АН СССР. С. 5–36.

1954

Ассельский ярус пермской системы // Докл. АН СССР. Т. 99. № 6. С. 1079–1082.

Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала // Тр. ПИН АН СССР. Т. 50. С. 1–152 (совместно с Шиманским В. Н.).

1955

О семействе Cyclolobidae Zittel // Докл. АН СССР. Т. 103. № 4. С. 701–703.

К вопросу о происхождении семейства Shumarditidae // Докл. АН СССР. Т. 103. № 6. С. 1107–1110.

Основные стратиграфические комплексы аммоноидей пермской системы // Изв. АН СССР. Сер. биол. № 4. С. 120–132.

Пермский период (система) // БСЭ. Т. 32. С. 513–516.

1956

Нижнепермские аммониты Южного Урала. II. Аммониты артинского яруса // Тр. ПИН АН СССР. Т. 60. С. 1–274.

О некоторых новых родах аммоноидей // Докл. АД СССР. Т. 107. № 1. С. 158–161.

Фаунистическая характеристика верхнего карбона хребта Кара-Чатыр в Южной Фергане // Докл. АН СССР. Т. 110. № 3. С. 427–429 (совместно с Миклухо-Маклаем А. Д.).

1957

Верхнекаменноугольные аммоноидей в Средней Азии // Докл. АН СССР. Т. 114. № 4. С. 889–892.

Процветание и кризисы в истории аммоноидей // Докл. АН СССР. Т. 115. № 4. С. 791–794.

Филогенетическая система палеозойских аммоноидей // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., Т. 32. Вып. 2. С. 49–64.

1958

Два новых рода гониатитов в нижнем намюре Южного Урала // Докл. АН СССР. Т. 122. № 2. С. 293–296.

О нахождении на Южном Урале рода Delepinoceras (отряд гониатитов) // Докл. АН СССР. Т. 122. № 3. С. 489–492.

Намюрский ярус в мировой стратиграфической шкале // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. Т. 33. Вып. 5. С. 23–35.

1959

Классификация надсемейства Otocerataceae // Палеонтол. журн. № 2. С. 56–67.

Ламарк и Дарвин – основоположники филогенетической систематики // Палеонтол. журн. № 4. С. 5–10.

1960

Некоторые вопросы классификации аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 16–28.

Новый род семейства Popanoceratidae // Палеонтол. журн. № 2. С. 110–113.

Интересные находки каменноугольных аммоноидей // Палеонтол. журн. № 4. С. 142, 143.

Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. ПИН АН СССР. Т. 83. С. 1–331.

Ammonoid classification problems // J. Paleontol. Vol. 34. № 4. P. 609–619.

1961

Первые аммоноидей из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. № 2 с. 50–53.

1962

Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР. С. 243–334.

Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Систематическая часть. Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. I. М.: Изд-во АН СССР. С. 334–438 (совместно с Богословским Б. И. и Либровичем Л. С.).

Надотряд Ammonoidea. В кн.: «Палеонтология беспозвоночных» под ред.; Ю. А. Орлова. М.: Изд-во Московск. ун-та. С. 229–251.

Классификация семейства Araxoceratidae // Палеонтол. журн. № 4. С. 88–103.

1963

Проблема перехода в палеонтологии // Палеонтол. журн. № 2. С. 3–16.

Новые данные о семействе Araxoceratidae // Палеонтол. журн. № 3. С. 58–64.

1964

О методике исследования и описания аммоноидей // Палеонтол. журн. № 1. С. 120–130.

Памяти А. К. Миллера // Палеонтол. журн. № 1. С. 149, 150.

Памяти Гастона Делепина // Палеонтол. журн. № 2. С. 174.

К вопросу о терминологии лопастной линии аммоноидей // Палеонтол. журн. № 3. С. 3–14.

1965

Основные комплексы аммоноидей каменноугольного периода // Палеонтол. журн. № 2. С. 317.

Состав и развитие органических групп. Аммоноидеи. В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. Ред. В.Е. Руженцев и Т. Г. Сарычева // Тр. ПИН АН СССР. Т. 108. С. 47–57 (совместно с Шевыревым А. А.).

Биостратиграфические выводы. В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. Ред. В.Е. Руженцев и Т. Г. Сарычева // Тр. ПИН АН СССР. Т. 108. С. 93–116 (совместно с Сарычевой Т. Г. и Шевыревым А. А.)

Изменение органического мира на рубеже палеозоя ж мезозоя. В кн.: Развитие и смена морских организмов на рубеже; палеозоя и мезозоя. Ред. В.Е. Руженцев и Т. Г. Сарычева // Тр. ПИН АН СССР. Т. 108. С. 117–134.

1966

Визейские аммоноидеи на Южном Урале // Палеонтол. журн. № 1. С. 47–59.

1967

Успехи палеонтологии в Советском Союзе за пятьдесят лет // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–16.

1968

Леонид Сигизмундович Либрович (1891–1967) // Палеонтол. журн. № 2. С. 153, 154 (совместно с Евсеевым К. П. и Жамойдой А. И.).

1969

Ревизия семейства Dimorphoceratidae // Палеонтол. журн. № 1. С. 51–66 (совместно с Богословской М. Ф.).

Башкирский или каяльский ярус? // Докл. АН СССР. Т. 189. № 6. С. 1332–1335.

1970

Ленинизм – знамя советской науки. // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–9.

Ревизия надсемейства Goniatitaceae // Палеонтол. журн. № 4. С. 52–65 (совместно с Богословской М. Ф.).

1971

Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи. Тр. ПИН АН СССР. Т. 133. С. 1–382 (совместно с Богословской М. Ф.).

Руководящие среднекаменноугольные аммоноидеи на Омолонском массиве // Палеонтол. журн. № 1. С. 49–61 (совместно с Ганелиным В. Г.).

О семействе Homoceratidae // Палеонтол. журн. № 4. С. 17–34 (совместно с Богословской М. Ф.).

1972

Палеонтология в Советском Союзе // Палеонтол. журн. № 4. С. 3–7.

Изучение палеозойских аммоноидей в Советском Союзе // Палеонтол. журн. № 4. С. 8–21 (совместно с Богословским Б. И.).

1973

Намюрский ярус реки Шартым на Урале // Докл. АН СССР. Т. 209. № 5. С. 1178–1181.

1974

О семействах Paragastrioceratidae и Spirolegoceratidae // Палеонтол. журн. № .1. С. 19–29.

О позднекаменноугольных аммоноидеях Русской платформы и Приуралья // Палеонтол. журн. № 3. С. 32–46.

1975

О семействе Reticuloceratidae и смежных таксонах // Палеонтол. журн. № 1. С.46– 61 (совместно с Богословской М.Ф.).

Аммоноидей и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. № 2. С. 28–45.

1976

За эффективность и качество палеонтологических исследований // Палеонтол. журн. № 2. С. 3–6.

Позднепермские аммоноидей на Дальнем Востоке // Палеонтол. журн. № 3. С. 36–50.

1977

Биохронотип или стратотип? // Палеонтол. журн. № 2. С. 23–34.

1978

Ассельские аммоноидеи на Памире // Палеонтол. журн. № 1. С. 36–52.

Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи. Тр. ПИН АН СССР. Т. 167. С. 1–339 (совместно с Богословской М.Ф.).

ЗАХАР ГРИГОРЬЕВИЧ БАЛАШОВ – СТО ЛЕТ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

Г.Н. Киселев

Санкт-Петербургский государственный университет
genkiselev@yandex.ru, cephalopoda@mail.ru

Захар Григорьевич Балашов

На нашем совещании мы не можем не вспомнить еще об одной юбилейной для цефалоподового сообщества дате. В конце 2008 года исполнилось 100 лет со дня рождения крупного российского палеонтолога, специалиста по раннепалеозойским неаммоноидным Захара Григорьевича Балашова.

Балашов на протяжении многих лет являлся единственным отечественным ученым, изучавшим раннепалеозойских головоногих моллюсков. Благодаря его работам существенно расширились наши знания о таксономическом разнообразии и стратиграфическом значении цефалопод Балтийского ордовикского бассейна. Им впервые были описаны многочисленные и разнообразные цефалоподы из ордовика Сибирской платформы. Балашовым были выявлены новые формы цефалопод, обладающие уникальными и до сих пор не понятными особенностями строения. Это – представители выделенного им нового отряда Intejocerida и несколько родов актиноцерид с ортоцераконовой раковиной и сложной лопастной линией. Обобщающая работа З.Г. Балашова, посвященная детальному изучению отряда Endocerida до сих пор не имеет аналогов в палеонтологической литературе.

Мы отдаем дань заслугам Захара Григорьевича Балашова, внесшего неоценимый вклад в познание первых этапов эволюции цефалопод.

Захар Григорьевич Балашов родился в крестьянской семье 14 декабря 1908 года в деревне Старо-Дриблин Могилевской области. Учился в сельской школе и затем в педагогическом техникуме в г. Могилеве. По окончании техникума преподавал географию в средней школе. В 1933 г. З.Г.Балашов был зачислен студентом геолого-почвенного факультета Ленинградского университета, который закончил в 1938 г., и где прошли все плодотворные годы его дальнейшей научной, преподавательской и общественной деятельности.

Годы учебы в университете были нелегкими. Он рассказывал о трудном студенческом быте юноши из Белоруссии в общежитии, как приходилось ему по ночам подрабатывать грузчиком, зарабатывать на покупку пиджака и обуви. При этом он успевал активно участвовать в общественной студенческой жизни и в концертах художественной самодеятельности, где впервые познакомился со своей будущей спутницей жизни – Евфросиньей Антоновной, также студенткой этого факультета. В эти годы сформировались его интересы в изучении геологии и палеонтологии.

На кафедре палеонтологии, возглавляемой в те годы профессором М.Э. Янишевским, Захар Балашов был интересующимся студентом, вначале он уделял больше внимания поисковой геологии. Возможно, поэтому он после окончания Университета непродолжительное время работал начальником Великолукского геологического отряда. Но уже с 1939 года и до последних дней своей трудовой деятельности, с вынужденным перерывом на грозные годы Великой Отечественной войны, Захар Григорьевич связал свою жизнь с Ленинградским университетом.

Два предвоенных года, будучи научным сотрудником Института Земной коры при ЛГУ, он проводил

геологические исследования на Камчатке, с 1940 г. занимался геологической съемкой в Западной Белоруссии.

Геологическая деятельность З. Г. была прервана Великой Отечественной войной. С первых дней войны он находился в действующей армии, воевал на Ленинградском и Белорусском фронтах, защищал наш город на Карельском перешейке, был на должностях от командира артвзвода до начальника штаба артполка. Второй ударной армии, был дважды ранен, с боями дошел до Вены. За боевые заслуги награжден тремя боевыми орденами и шестью медалями, был демобилизован из армии в 1946 г. в звании майора. С этого года продолжилась его научная, преподавательская и общественная деятельность в ЛГУ, на кафедре палеонтологии. Под руководством проф. М.Э. Янишевского он начал исследования ранее малоизученной группы ордовикских цефалопод. В 1949 г. публикуется его первая научная статья «О стратиграфическом значении ордовикско-силурийских наутилид Прибалтики», которая практически окончательно определила выбор основного объекта дальнейших исследований – палеозойских неаммоноидных цефалопод.

Необходимо отметить, что данная группа раннепалеозойских моллюсков и ранее привлекала внимание ряда исследователей работавших в университете и в других геологических организациях города. Можно отметить работы Э.И. Эйхвальда, С. Куторги, П.В. Венюкова, Ф.П. Шмидта, А.П. Карпинского, Ф.Н. Чернышева и М.Э. Янишевского. Именно он предложил Балашову заняться исследованием наутилид, считавшейся неперспективной для биостратиграфии палеозоя. З.Г. Балашов не был кабинетным ученым и начал свои работы с детальных полевых работ на разрезах ордовика Ленинградской области и Прибалтики. Благодаря такой постановке работ за пять лет Захаром Григорьевичем была осуществлена ревизия всего имеющегося материала по наутилоидным цефалоподам ордовика Прибалтики, как находившегося в коллекциях музеев, так и многочисленных собственных послойных сборов из карьеров и 70 скважин. Этот огромный фактический материал, насчитывающий около 5000 экз. послужил основой для написания кандидатской диссертации, защищенной в 1951 г. и получившей Университетскую премию за высокий уровень исследований. В дальнейшем З.Г. изучал представителей отряда эндоцератид и выделенного им нового отряда интейоцератид. Эти работы позволили обосновать большую значимость этих групп для биостратиграфии ордовика. Были заложены основы детального анализа внутрисифонных структур и придания им качественно новой роли в морфофункциональном исследовании. На основании тщательного изучения морфологии эндоцератоидей им разработана новая система подкласса, выделен новый отряд, десять семейств, двадцать родовых и более пятидесяти видовых таксонов.

С 1953 г. З.Г. Балашов расширяет географию изучаемых регионов с охватом Сибирской платформы, Казахстана, Средней Азии, Урала и регионов Российской Арктики. Обобщающие результаты по итогам этих работ были включены в один из томов «Основ палеонтологии. Головоногие моллюски. Т.1» (1962 г).

З.Г. Балашов был неутомимым полевым исследователем. Большая часть огромных коллекций, обработанных и послуживших основой для многочисленных статей, атласов и трех монографий была собрана им лично или при его участии и руководстве. Первоклассный каменный материал явился базой для монографического изучения наутилоидных цефалопод ордовика и силура Русской и Сибирской платформ, Урала и Средней Азии. Обобщение многолетних детальных исследований представителей подкласса эндоцератоидей Северной Евразии, изложенной З.Г. Балашовым в виде докторской диссертации в 1962 г. (монография «Эндоцератоидеи ордовика СССР»), вывело данное направление изучения неаммоноидных цефалопод на мировой уровень и позволило использовать при создании региональных стратиграфических шкал ордовика.

З.Г. Балашов, являясь заведующим палеонтологической лабораторией НИИЗК ЛГУ (1961–1976 гг.), с 1964 г. включается в большой коллектив ленинградских палеонтологов и стратиграфов, исследовавших под руководством академика Б.С. Соколова опорные разрезы силура и нижнего девона Подолии и Прибалтики, Средней Азии и Салаира в связи с подготовкой полевой геологической экскурсии Международной стратиграфической подкомиссии по стратиграфии силура. В этой работе, где он объединил усилия сотрудников лаборатории и кафедры палеонтологии, особенно полно раскрылись его организаторские способности.

Результаты детальных комплексных исследований нашли отражение в ряде статей и двух сборниках под редакцией Балашова: «Силурийско-девонская фауна Подолии» (1968) и «Фауна пограничных отложений ордовикско-силурийских отложений Подолии» (1975).

З.Г. Балашов был членом в Комиссии по цефалоподам при Проблемном Совете АН СССР «Пути и закономерности исторического развития растительных и животных организмов». В 1968 г. под его руководством в Ленинграде прошел Всесоюзный коллоквиум по цефалоподам. Он входил в состав комиссий по ордовику и силуру МСК СССР. Подготовил более 30 научных работ по стратиграфической тематике. Он участвовал в подготовке тома «Силурийская система. Стратиграфия СССР» (1965 г.). З.Г. был близок к насущным вопросам геологов-практиков. Со всех концов страны к нему поступали коллекции раннепалеозойских цефалопод для определения возраста вмещающих пород. Проводимая им возрастная индексация и корреляция разрезов способствовали более эффективному обоснованию геологосъемочных работ разных районов Сибири,Средней Азии и Урала.

Нельзя не остановиться на педагогической деятельности З.Г. Балашова в ЛГУ, сначала в качестве ассистента с 1951 г., доцента (1961) и профессора с 1966 г. Он читал лекции, проводил практические занятия, выезжал на полевые учебные геологические практики. Существенным вкладом в методику проведения практических занятий явился разработанный им в соавторстве с проф. МГУ В. Н. Шиманским первый в университетах страны «Краткий определитель ископаемых беспозвоночных» (1957 г.). Он руководил курсовыми и дипломными работами, подготовил 3-х кандидатов наук, был консультантом двух докторских диссертаций. Участвовал в сессиях ВПО АН СССР.

Научную и преподавательскую деятельность проф. Балашов неизменно сочетал с большой и разносторонней общественной и организаторской деятельностью. В течение 10 лет он являлся Ученым секретарем Ученого Совета геофака ЛГУ, выполнял множество других общественных функций. Всему этому во многом способствовали личные качества Захара Григорьевича – его трудолюбие, требовательность к себе, а также и к своим коллегам и сотрудникам, в то же время сочетавшаяся с неизменной добротой, доброжелательностью и отзывчивостью.

В честь проф. З.Г. Балашова названы более десяти новых таксонов в составе класса цефалопод. Его монографии до сих пор востребованы российскими и зарубежными специалистами, изучающими древних головоногих моллюсков.

Список работ З.Г. Балашова

1939–1950

Геологическая история Великолукского района Калининской области //Фонды Краеведческого музея города Великие Луки. 1939. 130 с. (рукопись,стеклография).

Геологическое строение острова Говен в СВ части Камчатки / Фонды Института Земной коры ЛГУ. 1940. 150 с.

Геологическое строение Ломжинского района Белостокской области (Польша) //Фонды Ленинградского отделения «Спецгео». 1941 250 с. (соавтор – И. П. Кожухов).

О нахождении климений в верхнем девоне Бер-Чогур // Научн. бюлл. ЛГУ, № 13,1946. С. 27–29.

О стратиграфическом значении силурийских наутилид Прибалтики // Там же. № 23, 1949. С. 49–52.

Стратиграфическое значение наутилоидей ордовика Прибалтики // Тез. докл. Научная сессия ЛГУ. Изд-во ЛГУ, 1950. С. 26–28.

1951–1955

Наутилоидеи ордовика Прибалтики и их стратиграфическое значение. Автореф. канд. дисс. Л.: Изд-во ЛГУ, 1951. 18 с.

Итоги ежегодной научной сессии ЛГУ за 1951 г. (Секция геол. наук) // Вестн. ЛГУ, № 1. 1952. С. 125–126.

Материалы к изучению фауны Таштыйской свиты Минусинской котловины // Труды ВСЕГЕИ. Палеонтология и стратиграфия. Сб. статей. Л.: 1952 С. 120–163, табл. 1–8 (соавторы: В. Н. Дубатолов и др.).

Краткий учебный определитель родов ископаемых беспозвоночных (к курсу палеонтологии на геологических факультетах). М.: Изд-во МГУ, 1952. 78 с. (соавтор: В. Н. Шиманский).

К вопросу о развитии начальных камер у наутилоидей // Вестн. ЛГУ, № 10, вып. 3. 1953. С. 173–178.

Стратиграфическое распространение наутилоидей в ордовике Прибалтики // Труды ВНИГРИ, нов. сер., вып.78. М.: Госгеолтехиздат, 1953. С. 197–216.

Свернутые и полусвернутые наутилоидеи ордовика Прибалтики // Там же. С. 217–269.

Новая находка верхнефаменской фауны в Казахстане // Докл. АН СССР. Том 92, № 2 С. 413–416 (соавтор: Е. А. Балашова).

Стратиграфия и фауна наутилоидей ордовика и силура Подолии. Отчет об экспедиционных работах за 1953 г. //Фонды Института Земной коры ЛГУ. 1954. 80 с.

Первые находки представителей рода Paractinoceras (наутилоидеи) в ордовике Сибирской платформы // Вестн. Ленингр. ун-та, № 7. 1954. С. 162–163.

Материалы к познанию верхнефаменской фауны Казахстана // Вестн. Ленингр. ун-та, № 1. 1954. С. 179–202 (соавтор: Е. А. Балашова).

Полевой атлас характерных комплексов фауны отложений ордовика и готландия южной части Литовской ССР. М.: Госгеолтехиздат, 1954. 140 с. (соавторы: Т. Н. Алихова, Е. А. Балашова)

Полевой атлас ордовикской и силурийской фауны Сибирской платформы (раздел «Наутилоидеи ордовика») // Тр. ВСЕГЕИ. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С.87–104.

Некоторые новые роды и виды наутилоидей ордовика Прибалтики // Вопр. палеонтол. Т. 11. Л.: Изд-во ЛГУ, 1955. С. 45–54.

Некоторые наутилоидеи среднего девона Кузнецкого бассейна // Уч. записки ЛГУ, № 189. Серия геол. наук, вып.6. 1955. С. 106–123.

1956–1960

О систематическом положении и стратиграфическом значении рода Orthocereras //Ежегодник ВПО. Том. XV. 1956. С. 223–248.

Семейство Cochlioceratidae nom.nov.// Вопр. палеонтол.. Т.11. Л.: Изд-во ЛГУ, 1955. С. 55–60.

Наутилоидеи ордовика Чу-Илийских гор и Бет-пак-далы // Тр. Геолог. ин-та АН СССР, вып.1. Ордовик Казахстана. Том 11. М.: 1956. С. 195–201.

Начальные камеры актиноцероидных наутилоидей //Вестн. Ленингр. Ун-та, №18. Сер. геол. и геогр. Вып. 3. 1958. С. 60–64.

Протоконх древнепалеозойского представителя Orthoceras //Докл. АН СССР. Том 11, № 5. 1957. С. 855–857

Некоторые новые виды наутилоидей ордовика, силура и девона СССР // Материалы к «Основам палеонтологии». Вып. 3 // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1959. С. 37–47.

К стратиграфии глауконитовых и ортоцератитовых слоев ордовика Северо-Запада Русской платформы // Уч. записки ЛГУ, № 268. Серия геол. наук. Вып. 10. 1959. С. 127–154 (соавтор – Е. А. Балашова).

К вопросу о природе ордовикской фауны в районе дер. Мишина Гора // Вестн. Ленингр. Ун-та, № 6. Серия геол. и геогр. 1960. С. 39–43.

Новые наутилоидеи ордовика СССР // Новые виды древнейших растений и беспозвоночных. Часть 11. // Труды ВСЕГЕИ. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 123–145.

1961–1965

К стратиграфии эхиносферитового известняка Ленинградской области // Вестн. Ленигр. ун-та, № 12. Серия геол. и геогр. 1961. С. 42–55 (соавтор – Е. А. Балашова).

Систематика и филогения эндоцератоидей //Палеонтол. журн., № 1. 1961. С. 23–37.

Наутилоидеи ордовика Сибирской платформы. Л.: Изд-во ЛГУ, 1962. 206 с., 52 табл.

Моллюски-головоногие. 1. Наутилоидеи, эндоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактритоидеи, аммоноидеи. Надотряд Nautiloidea. Отряд Volborthellida, Ellesmeroceratida, Tarphyceratida, Ascoceratida, Orthoceratida (соавтор – Ф. А. Журавлева); надотряд; надотряд Actinoceratidae (соавтор – Ф. А. Журавлева) //Основы палеонтологии /Отв. Ред. В. Е. Руженцев. М.: Изд-во АН СССР, 1962. С. 72–93, 173–207, 214–224.

Эндоцератоидеи и их значение для стратиграфии ордовикских отложений на территории СССР. Автореферат дисс. на соиск. ученой степени докт. геол.-мин. наук. Л.: 1962. 18 с.

К созданию единой стратиграфической схемы ордовика Русской платформы // Труды Геол. Музея им А.П. Карпинского АН СССР, вып. XIV-2. М.: Изд-во АН СССР, 1963 С. 20–26 (соавторы: Т. Н. Алихова, Е. А. Балашова, В. А. Селиванова).

О строении и окраске стенки раковины некоторых ордовикских эндоцератоидей Прибалтики // Вопр. палеонтол. Том IV. Л.: Изд-во ЛГУ, 1964. С. 106–110.

Некоторые наутилоидеи, эндоцератоидеи и актиноцератоидеи ордовика Северо-Востока СССР //Уч. записки НИИГА. Палеонтология и биостратиграфия. Вып. 6. 1964. С. 12–71.

Головоногие (наутилоидеи) силура /Краткий обзор фауны и флоры /Стратиграфия СССР. Силурийская система. М.: «Недра», 1965. С. 432–435.

1966–1970

О природе нижнекембрийского рода Volborthella Schmidt // Вопр. палеонтол. Том. V. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. С. 23–34.

Первые находки эллесмероцератоидных цефалопод из среднекембрийских отложений бассейна р. Оленек // Вопр. палеонтол. Том V. Л.: Изд-во ЛГУ, 1966. С. 35–37.

Биостратиграфическое обоснование разреза ордовикских отложений по головоногим моллюскам // Вестн. Ленингр. ун-та., серия геол. и геогр. № 6. 1966. С. 5–16.

Полевой атлас ордовикской фауны Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданское книжное изд-во, 1968. 287 с. (в соавторстве).

Некоторые головоногие моллюски малиновецкого, скальского, борщовского и чортковского горизонтов Подолии // Силурийско-девонская фауна Подолии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. С. 7–29 (соавтор – Г. Н. Киселев).

Предисловие. Сравнительная таблица стратиграфических схем верхнего силура и нижнего девона Подолии и других регионов // Силурийско-девонская фауна Подолии. /Отв. ред. З. Г. Балашов. Л.: Изд-во ЛГУ. 1968.С. 3–6.

Эндоцератоидеи ордовика СССР. Л.: Изд-во ЛГУ, 1968. 278 с., 51 табл.

Ранние этапы эволюционного развития цефалопод / II Всесоюзн. коллоквиум по наутил. и родств. группам. Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, 1968. С. 13–15.

О возрасте китайгородского горизонта Подолии по данным изучения цефалопод и трилобитов // Реф. докл. к III Междунар. симпозиуму по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Л.: 1968. С. 23–25.

Памяти И. А. Коробкова // Вестн. Ленингр. ун-та, серия геол. и геогр. № 18. 1970. С. 159-160.

О систематическом положении и стратиграфическом значении рода Eushantungoceras (надотряд Actinoceratoidea) // Вопр. палеонтол. Том V1. Л.: Изд-во ЛГУ, 1971. С. 61–65.

1971–1992

О границе между кембрием и ордовиком в Северо-Западной части Русской платформы // Вестн. Ленингр. ун-та, № 24, серия геол. и геогр. 1971. С.7-13 (соавтор: Е. А. Балашова).

Главнейшие этапы развития головоногих моллюсков в ордовике СССР // III Всес. коллоквиум по наутилоидеям и родственным группам. Тез. докл. Л.: Ротапринт ЛГУ, 1971. С.5–7.

III Всесоюзный коллоквиум по наутилоидеям и родственным группам // Палеонтол. журн., № 3, 1972. С. 172–174.

III Всесоюзный коллоквиум по наутилоидеям и родственным группам // Вестн. Ленингр. ун-та, № 12, серия геол. и геогр., 1972. С. 161–162.

Стратиграфо-палеонтологические исследования палеозоя Подолии. Геологические исследования Прибалтийских республик // Вестн. Ленингр. ун-та, № 24, серия геол. и геогр. Вып. 4. 1972. С.14–16.

Научная сессия геологического факультета // Вестн. Ленингр. ун-та, № 18, серия геол. И геогр. Вып. 3. 1975. С. 147–149.

М. Э. Янишевский и палеонтологические работы в Ленинградском университете // Отечественная палеонтология за сто лет (1870–1970) // Тр. XVI сессии ВПО. Л.: «Наука», 1977. С. 124–132.

Геология и стратиграфия ордовика и нижнего силура Подолии // Вопр. палеонтол. T.V1. Фауна пограничных ордовикско-силурийских отложений Подолии / Отв. Ред. З.Г. Балашов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1975. С. 3–11.

Цефалоподы молодовского и китайгородского горизонтов Подолии // Вопр. палеонтол. Т. VII. Фауна пограничных ордовикско-силурийских отложений Подолии / Отв. Ред. З. Г. Балашов. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 1975. С. 63–101.

История развития бентосной фауны в силурийском бассейне Подолии // Бюлл.МОИП, сер геол. Вып 4. 1978. С.142–143 (в соавторстве).

К 60-летию кафедры палеонтологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 3–5 (соавтор – Д. Л. Степанов.)

Определитель палеозойских окаменелостей окрестностей Санкт-Петербурга и Новгородской области. Для учебной геологической практики. Каменноугольная система / З.Г. Балашов, А.Т. Буракова, В.И. Волгин и др. /Отв. ред. Г.Н. Киселев. СПб.: СПбГУ, 1992. 71 с.

ВАСИЛИЙ ЕРМОЛАЕВИЧ РУЖЕНЦЕВ – ОСНОВОПОЛОЖНИК ИССЛЕДОВАНИЙ ПОЗДНЕПАЛЕОЗОЙСКИХ АММОНОИДЕЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

Р.В. Кутыгин

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск
kutygin@diamond.ysn.ru

До середины прошлого века Северо-Восток Азии в отношении изученности аммоноидей представлял собой огромное «белое пятно». В 1960 году Ю.Н. Попов впервые описал очень интересную коллекцию каменноугольных аммоноидей Орулганского хребта, выделив ряд новых таксонов. Статья вызвала огромный интерес у В.Е. Руженцева, который тут же откликнулся на нее конструктивной рецензией (Руженцев, 1960). По опубликованным лаконичным описаниям и изображениям гониатитов Василий Ермолаевич внес существенные таксономические изменения. Крайне важным стало предложение отнести выделенные Ю.Н. Поповым Owenoceras trianguliumbilicatum и O. involutum к новым родам Orulganites и Yakutoglaphyrites. В дальнейшем произошла бурная дискуссия между В.Е. Руженцевым и Ю.Н. Поповым в отношении системы и номенклатуры очень обширной группы треугольно навивающихся средне-позднекаменноугольных эндемичных гониатитов, отнесенных В.Е. к семейству Orulganitidae, а Ю.Н. (по материалам Л.С. Либровича) – к Yakutoceratidae. В настоящее время принята точка зрения В.Е. Руженцева, а второе название семейства признано невалидным.

В конце 1960-го года В.Н. Андрианов передал В.Е. Руженцеву небольшую коллекцию пермских аммоноидей, собранную им в Западном Верхоянье. При очень сложной для обработки сохранности, коллекция в сжатые сроки была монографически описана (Руженцев, 1961). Без сомнения, эта работа стала крайне важным этапом в изучении пермских аммоноидей Северо-Востока. В ней были описаны новые роды Tumaroceras и Neouddunites, в дальнейшем ставшие родами-индексами кунгурского яруса. Впервые в регионе были установлены раннеартинские неошумардиты и кунгурские представители попаноцератид. Очень ценным для межрегиональной корреляции стало выделение вида «Spirolegoceras» harkeri (=Sverdrupites harkeri), который в настоящее время определяет нижнюю границу казанского яруса в Северном полушарии Земли. В 1974 году В.Е. Руженцев опубликовал статью, в которой разработал филогению и систематику семейства Spirolegoceratidae, быстро эволюционировавшего на рубеже ранней и средней перми и являющегося руководящим для стратиграфии пограничных нижне-среднепермских отложений.

В конце 60-х годов В.Е. Руженцеву была передана собранная В. Г. Ганелиным коллекция прекрасно сохранившихся аммоноидей из каменноугольных отложений Омолонского массива. Изучив эту коллекцию, В.Е. Руженцев впервые дал серьезные обоснования системы и объема, до того времени слабо изученного семейства Orulganitidae (Руженцев, Ганелин, 1971). Описанный представитель рода Diaboloceras позволял четко датировать вмещающие отложения каяльским веком, и этот стратиграфический уровень теперь выделяется не только в различных районах Северо-Востока Азии, но и на севере Сибири (Таймырский полуостров).

В ходе масштабных геолого-съемочных работ в регионе, проводившихся в 60-70-х годах, в каменноугольных отложениях были собраны новые коллекции аммоноидей, переданные на обработку В.Е. Руженцеву. Он опубликовал по ним крупную обобщающую палеонтологическую и биостратиграфическую сводку с описаниями новых и впервые установленных таксонов (Руженцев, 1975). Впервые в каменноугольных отложениях Северо-Востока Азии были выделены че-

тыре комплекса аммоноидей, отвечавших визейскому, намюрскому, каяльскому и жигулевскому ярусам. В целом, эта последовательность сохранилась и в современных биостратиграфических схемах с некоторой детализацией и уточнением возраста. Большой интерес вызвала экзотическая форма, отнесенная к новому роду Asidoceras, систематическое положение которого до сих пор остается дискуссионным. Крайне важным стало установление в нижнекаменноугольных разрезах Южного Верхоянья и Колымского массива визейских представителей рода Goniatites. На основе изучения раковин Aclistoceras из каяльского яруса Верхоянья и Колымского массива было выделено новое семейство Clistoceratidae с типовым родом Clistoceras, известным тогда лишь из пенсильвания Арктической Канады. Позднее, представители рода Clistoceras были установлены и на Северо-Востоке Азии, что стало подтверждением справедливости выводов В.Е. по систематике этой, в то время практически не известной, группы гониатитов.

В заключение, необходимо отметить, что именно на филогенетических и биостратиграфических построениях В.Е. Руженцева базировалось наиболее крупное исследование позднепалеозойских аммоноидей региона, выполненное В.Н. Андриановым (1985). Основы систематики и филогении, методика обработки и описания аммоноидей, разработанные В.Е. Руженцевым, являются основным фундаментом и для всех новых построений автора доклада. Выделенные Василием Ермолаевичем для Северо-Востока Азии таксоны и стратиграфические комплексы аммоноидей, в совокупности по сей день продолжают представлять собой основной каркас всех биостратиграфических схем региона, что является самым убедительным доказательством огромного значения исследований В.Е. Руженцева для стратиграфии и палеонтологии верхнего палеозоя Северо-Востока Азии.

Список литературы

Андрианов В. Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

Попов Ю. Н. Верхнекаменноугольные аммоноидеи Орулганского хребта // Палеонтология и биостратиграфия Советской Арктики. Л.: 1960. С.82–92. (Тр. НИИГА; Т.111).

Руженцев В.Е. Интересные находки каменноугольных аммоноидей // Палеонтол. журн. 1960. №4. С. 142–143.

Руженцев В.Е. Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. №2. С. 50–63.

Руженцев В.Е. О семействах Paragastrioceratidae и Spirolegoceratidae // Палеонтол. журн. 1974. №1. С. 19–29.

Руженцев В.Е. Аммоноидеи и хроностратиграфия карбона Восточной Сибири // Палеонтол. журн. 1975. №2. С. 28–45.

Руженцев В.Е., Ганелин В. Г. Руководящие среднекаменноугольные аммоноидеи на Омолонском массиве // Палеонтол. журн. 1971. №1. С. 49–61.

VASILY ERMOLAIEVICH RUZHENCEV – THE FOUNDER OF THE STUDY OF LATE PALEOZOIC AMMONOIDS OF NORTHEAST ASIA

R.V. Kutygin

Major results of studies of the Late Paleozoic ammonoids of northeastern Asia, conducted by V.E. Ruzhencev in the 1960s–1970s, are discussed. Ruzhencev's contribution to the systematics and phylogeny of this group of fossils is analyzed.

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ, ЭКОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД

ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ ЭВОЛЮЦИИ ГОЛОВОНОГИХ И ИХ СИСТЕМАТИКИ

А.В. Попов

Санкт-Петербургский университет

В настоящее время в явной или неявной форме признается, что ранг таксономической категории должен соответствовать величине эволюционных преобразований, т. е. систематика должна адекватно отражать особенности филогенеза. После вендско-кембрийского мегааароморфоза не зафиксировано ни одного крупного таксона уровня раздела или типа, а между тем, за это время эволюция живого прошла гигантский качественный путь. Если представители типов простейших, кишечнополостных, брахиопод или моллюсков, за исключением головоногих, развивались почти в одной плоскости, то представители позвоночных в это же время прошли путь до возникновения человека.

На первых этапах эволюции успех развития определялся преимущественно приобретением крупных морфологических приспособлений (билатеральная симметрия, формирование гастральной полости и т. п.). В дальнейшем с увеличением активности организмов преимущество в конкурентной борьбе стало все больше зависеть от развития приспособлений иного, более высокого порядка – информационных процессов в системе организма, которые связаны с совершенствованием телерецепторов нервной системы и главного общерегулирующего центра – мозга. Возникновение и развитие мозга необходимо организму-особи для активного перемещения и действия в пространстве в борьбе за существование с другими организмами, которая является главным фактором естественного отбора. Представители этого направления не укладываются в рамки и принципы принятой систематики. Именно развитие нервной системы и мозга определяет генеральное направление эволюционного процесса и через него весь механизм эволюции биосферы (Попов, 2006, 2008).

Среди основной массы моллюсков, отличающихся крайней примитивностью строения и развивающихся на протяжении всего фанерозоя по существу в одной плоскости, заметно выделяются **головоногие**, для которых характерны более прогрессивные направления развития и более высокий темп эволюции. Для головоногих типичны эволюционные преобразования, связанные с совершенствованием активного **движения в пространстве** и **развития нервной системы**, в том числе головного мозга, определяющие быстрое повышение уровня их организации. Совершенствование этих двух групп приспособлений – средств активного движения и мозга, тесно связанных друг с другом и усиливающих друг друга, определяет генеральное направление прогрессивной эволюции. Они составляют **основное звено** развития эволюционного прогресса. Однако наличие у цефалопод, как и у всех моллюсков, раковины существенно затрудняло их развитие.

Для **наутилоидей**, не имеющих такого совершенного наследственного аппарата, как у аммоноидей, характерно не столь жесткое закрепление очертаний перегородочной линии. Здесь эволюционное преобразование формы лопастной линии непосредственно связано с выполнением только функций механического укрепления структуры раковины. У наутилоидей перегородочная линия на ранних этапах эволюции представляет почти прямую линию, а на более поздних этапах, когда сечение оборота у инволютных раковин приобретает сложные очертания, изгибы перегородочной линии напрямую зависят от формы раковины (Шиманский, 1962). Максимальная активность организма, что было связано с увеличением прочности и плавучести его раковины, обеспечивалась в первую очередь развитием и изменением перегородочной линии и формы самой раковины. Обе эти особенности становятся, как правило, коррелятивно связанными между собой. У наутилоидей со сферической раковиной почти прямая перегородочная линия. Формы с дисковидной или округленно-сплющенной эволютной раковиной имеют чаще всего умеренно, но отчетливо расчлененную перегородочную линию. **Даже у разных видов одного рода перегородочные линии могут различаться глубиной лопастей** (Шиманский, 1962, с. 71).

Примечательной особенностью филогенеза головоногих является возникновение в девоне крупных филогенетических ветвей: Ammonoidea и Endocochlia. Они характеризуются **усовершенствованием наследственного аппарата**. Возникновение механизма более точной и надежной передачи признаков существенно расширяет возможности построения сложных эволюционных приспособлений, особенно в области нервной системы. Именно появление более совершенного наследственного аппарата подняло эти группы на более высокую ступень развития.

О наличии совершенного механизма передачи

наследственных признаков у **аммоноидей** свидетельствует исключительная устойчивость начертания сложной лопастной линии, которая в системе онтогенеза организма-особи является относительно второстепенным признаком, но приобретает важное значение в структуре эволюционных взаимоотношений компонентов организма (Попов, 1987). Усовершенствование наследственного аппарата дает возможность более точно подхватывать благоприятные эволюционные изменения, а также сохранять (консервировать) старые удачные приспособления. В то же время появление более точного механизма наследственных признаков несет определенные ограничения для эволюционного преобразования при наличии у организма внешнего скелета. Филогенетические группы, обладающие раковиной, отличаются примитивностью строения и медленным развитием (двустворки, гастроподы, брахиоподы и др.).

Аммоноидеи и внутрираковинные, для которых был характерен более точный наследственный аппарат, поразному пытались преодолеть отрицательное, сковывающее влияние раковины для эволюционного преобразования. Если аммоноидеи пошли по пути образования пластичных эволюционных зон на шовных линиях перегородок (лопастные линии), то внутрираковинные пошли по более радикальному пути – постепенного избавления от раковины. О роли **лопастной линии** в филогенезе аммоноидей имеется множество гипотез (Попов, 1987). Однако большинство специалистов безусловно признают, что влияние ее на эволюцию группы было весьма значительным. Отсутствие в филогенезе аммоноидей непосредственного влияния формы раковины на лопастную линию (или наоборот) привели некоторых исследователей (например, О. Шиндевольфа) к выводу о полной независимости развития лопастной линии в ее главных закономерностях от особенностей общего развития раковины (Попов, 1987).

За длительный путь развития аммоноидей, более чем в 300 млн лет, к основной функции перегородки, заключавшейся в необходимости механического укрепления раковины, присоединились и дополнительные функции. Каждая из этих новых ролей перегородки и ее лопастной линии имела свою специфику и поэтому естественно должна была вступать в противоречия с другими ее функциями. Указанное обстоятельство, по-видимому, явилось причиной возникновения неясностей, не позволявших объяснить значение лопастной линии только с какой-либо одной из точек зрения.

Однако главная причина затруднений в выяснении роли лопастной линии в филогенезе аммоноидей заключается в неправильном методическом подходе, который выражается в попытке раскрыть эволюционное значение лопастной линии непосредственно только через ее функции, которые она играла в онтогенезе. Именно поэтому лопастной линии нередко приписывается более важная и ответственная роль в системе организма, чем она была в действительности. **Эволюционное преобразование организма создает особую систему жестких корреляций, в которой степень эволюционной значимости того или иного компонента организма в филогенезе уже будет иной, чем его функциональная роль в онтогенезе** (Попов, 1987).

Раковина аммоноидей и **перегородки**, разделяющие ее на ряд последовательных камер, представляют собой координационную цепь. Причем раковина, являющаяся конструктивным образованием более общего порядка, в этой связи всегда играла роль ведущего звена. Перегородки по своей форме должны были строго приспосабливаться к преобразованию формы раковины вследствие тесной морфофункциональной связи этих образований. Особенно чутко на изменение формы раковины должна была реагировать краевая часть перегородки – лопастная линия. Однако исключительная эволюционная подвижность лопастной линии аммоноидей была весьма односторонней. Ее пластичность не была одинаковой на всем ее протяжении, а очертание могло изменяться только определенным, наследственно закрепленным способом. Аммоноидеи характеризовались исключительным постоянством раз принятого способа усложнения лопастной линии, типичного для филогенетических родственных групп (Руженцев, 1962).

Эволюционное усложнение лопастной линии не было связано только с необходимостью механического укрепления раковины, хотя и обязано ей своим происхождением и развивается в ее рамках (т. е. не должно было ей существенно противоречить). Роль лопастной линии в эволюции определяется ее положением в системе эволюционных корреляций звеньев организма как конечного члена морфогенетической цепи. Особенности развития лопастной линии накладывали определенное ограничение на эволюцию аммоноидей, являясь главным «узким местом» эволюционного потока. Однако широкое развитие у мезозойских цератитов и аммонитов мелкой зазубренности на лопастной линии, которая уже жестко не контролировалась наследственностью, не спасла аммоноидей от полного вымирания.

Итак, свойства и взаимосвязи звеньев организма должны отвечать не только требованиям онтогенеза, но и обеспечивать возможность длительного филогенеза. Противоречивость этих требований хорошо выявляется только на палеонтологическом материале, который лишь один несет на себе непосредственный отпечаток длительной истории развития организмов.

История развития внутрираковинных демонстрирует иной, более радикальный путь избавления от сковывающих влияний раковины. Внутрираковинные прошли длительный путь развития, прежде чем избавились от раковины, которая была тормозом на пути к прогрессивному развитию. Появление первых внутрираковинных, представленных белемноидеями (Belemnoidea), относится к карбону. Значительно позднее в триасе появились Teuthoidea, а затем уже в юре – Sepioidea. Эти филогенетические группы на первых этапах

развития существовали параллельно с аммоноидеями, мощно доминирующими среди головоногих. Длительная и медленная редукция раковины не давала на этом этапе внутрираковинным каких-либо существенных преимуществ в конкурентной борьбе с аммоноидеями вплоть до конца мезозоя. Белемниты, которые еще не вполне избавились от раковины, исчезли одновременно с аммоноидеями.

Конкурентные отношения между аммоноидеями, захватившими наиболее продуктивные прибрежные зоны моря, и белемнитами, обитавшими преимущественно в удаленных частях шельфа, были значительно ослаблены. Белемниты, являясь прекрасными пловцами и активными хищниками, имели более широкий ареал распространения. Немногочисленные сепииды также не могли быть для аммоноидей сильными конкурентами. Они испытали вспышку адаптивной радиации позднее в эоцене – миоцене (на рубеже палеогена и неогена). Сейчас сепииды переживают этап идиоадаптации, представленный многочисленными видами, для которых характерно существенное возрастание населенности. По-видимому, в палеогене сепииды испытали ароморфоз, связанный с освобождением их от раковины. Соответственно, это способствовало возрастанию их конкурентоспособности и усилению давления на аммоноидей. Однако действительно губительное воздействие на аммоноидей, решившее их судьбу, оказали, по-видимому, теутоидеи и, особенно, октоподы, которые непосредственно заняли их биотическую нишу. Первые единичные находки октопод зарегистрированы в верхнем мелу.

Отсутствие раковины делает весьма затруднительным исследование филогенеза октопод. Однако общие закономерности эволюции цефалопод дают возможность сделать вполне определенные выводы о замещении аммоноидей именно октоподами. Полностью избавившись от раковины, они достигли такого уровня развития нервной системы и мозга, что превзошли в этом отношении многих позвоночных (рыб). Такая высота организации поставила их в исключительное положение в отношении конкурентоспособности. Осьминоги обладают уже довольно большим мозгом, имеющим 14 долей. Мозг осьминога покрыт зачаточной корой из мельчайших серых клеток – диспетчерский пункт памяти. Мозг сверху защищен настоящим хрящевым черепом (Акимушкин, 1968). Осьминоги обладают способностью к выработке условных рефлексов, т. е. к запоминанию опыта. Они поддаются дрессировке. Подобно слонам и собакам, осьминоги различают геометрические фигуры: крест, квадрат, ромб, треугольник. Осьминоги строят себе убежища из камней, раковин и т. п. и закрывают вход большим камнем – плитой. Отступая, он прикрывает свой тыл этой плитой или держит ее перед собой как щит. Осьминоги обладают хорошо развитыми телерецепторами, особенно зрением. Ни у кого из морских обитателей нет таких зорких глаз (Акимушкин, 1968, с.156–159).

Описываемые прогрессивные приобретения имеют огромное значение не только для филумов внутрираковинных, но и оказывают мощное влияние на эволюцию всех групп внешнераковинных головоногих в целом, подавляя их развитие. Не выдержав конкуренции внутрираковинных, вымерли аммоноидеи. Октоподы отражают одно из наиболее прогрессивных направлений развития биосферы, участвуя в образовании верхнего этажа эволюционных преобразований, который подавляет прогрессивное развитие групп, слагающих более нижние слои биосферы. Однако эти группы могут успешно развиваться без существенного повышения уровня своей организации. Современные головоногие, избавившиеся от раковины, по развитию нервной системы и мозга превзошли многих **позвоночных и достигли уровня некоторых тетрапод**. Степень развития нервной системы и особенно мозга определяет уровень эволюционного прогресса группы, который должен быть отражен в соответствующем таксономическом ранге (Попов, 2008), а именно:

Тип Моллюски
- Подтип Низшие моллюски (все, исключая головоногих)
- Подтип. Протоголовоногие
- Подтип. Метаголовоногие. Ammonoidea

Тип Eucephalopoda
- Подтип Низшие внутрираковинные Protocoleoidea. Класс Belemnoidea
- Подтип Высшие внутрираковинные Eucoleoidea: Класс Decabrachiidea

Тип Безраковинные головоногие Octobrachiidea

Список литературы

Акимушкин И. И. Класс головоногие (Cephalopoda) // (Жизнь животных. В 6 томах. Том 2. Беспозвоночные. М., изд. «Просвещение». 1968. С. 156–197.

Крымгольц Г. Я. Внутрираковинные. Моллюски – Головоногие. II. // Основы палеонтологии. М., Госиздат. Геол. охр. недр. 1958. С. 145–190.

Попов А. В. Эволюционное значение лопастной линии аммоноидей // Ежегодник ВПО. Т. XXX. Л.: Наука, 1987. С. 162–176.

Попов А. В. Эволюция как саморазвивающаяся система: СПб., 2006. – 152 с.

Попов А. В. Об отражении закономерностей эволюции в систематике // Вестник СПбГУ. Сер. 7, 2008, вып. 2. С.42— 49.

Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть. Моллюски – Головоногие // Основы палеонтологии. М.: Изд. АН СССР. 1962. С. 243–409.

Шиманский В. Н. Надотряд Наутилоидеи. Общая часть, Класс Головоногие. Общая характеристика. Наружнораковинные // Основы палеонтологии. М.: Изд. АН СССР. 1962.

MAJOR FEATURES OF THE EVOLUTION OF CEPHALOPODS AND THEIR SYSTEMATICS

A.V. Popov

The evolutionary changes in cephalopods related to the advances in their locomotory organs, central nervous system and brain are discussed. Cephalopods that lost their external shell considerably developed their brain, and now represent an evolutionary successful group (squids and octopuses). The progressively developing groups suppressed the less evolutionary derived groups and contributed to their disappearance, or their existence at lower levels of the biosphere economy.

ГОМОЛОГИИ СТРУКТУРНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ РАКОВИН РЕЦЕНТНЫХ И ИСКОПАЕМЫХ COLEOIDEA

В.А. Бизиков

Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва
bizikov@vniro.ru

Морфология раковин современных представителей подкласса Coleoidea столь разнообразна, что гомологическое сопоставление их структурных элементов у основных групп – каракатиц, кальмаров и осьминогов – до сих пор сталкивалась с непреодолимыми трудностями (Donovan, Toll, 1988; Хромов, 1990). Эти трудности, однако, можно преодолеть, если рассматривать раковину не изолированно, а в окружении прикрепленной к ней мускулатуры и мягкого тела. Сравнительно-морфологический анализ современных головоногих моллюсков показывает, что морфология их мягкого тела, прежде всего мускульной системы, гораздо более консервативна, чем морфология их раковины. В самом деле, в отличие от раковины, мышечная система головоногих имеет общий для всех Coleoidea план строения, подробно описанный А. Нэфом (Naef, 1921/1923). Этот план строения существенно не меняется у форм с сильно редуцированной раковиной (Octopodidae, Sepiolidae) и даже при полном исчезновении раковины (Argonautoidea, Idiosepiidae). Образно говоря, эволюция раковины Coleoidea проходила в постоянной системе координат, задаваемых мышечной системой этих моллюсков. Поскольку все мышцы локомоторной системы прямо или косвенно контактируют с раковиной, гомологизацию структурных элементов последней можно проводить по расположению и зонам прикрепления соответствующих мышц: мантии, плавников, ретракторов головы и воронки. Из немышечных элементов для анализа гомологий большое значение имеет положение звездчатых ганглиев.

В большинстве эволюционных ветвей Coleoidea гидростатическая и защитная функции раковины снижалась, а опорная, наоборот, возрастала (Зуев, 1965). При редукции фрагмокона и превращении раковины в декальцинированный гладиус опорная функция становится основной и начинает определяеть план строения раковины. Происходит это следующим образом. Каждая группа мышц имеет собственное специфическое место (зону) прикрепления к раковине. По мере роста животного размеры мышц увеличиваются, и зоны их прикрепления постепенно расширяются и смещаются, вследствие чего на раковине образуются расширяющиеся сектора. Именно этим – смещением зон мышечного крепления в процессе роста – обусловлен радиальный план строения раковин всех колеоидей. Все структурные элементы раковины колеоидей – рахис, латеральные пластинки, крылья, флаги конуса – всегда имеют вид секторов, расходящихся от заднего апикального конца раковины. Таким образом, для анализа гомологий раковин в подклассе Coleoidea можно применить следующие морфологические критерии:

1. **Положение затылочного хряща.** В тех случаях, когда он имеется, этот хрящ всегда приурочен к переднему свободному отделу медиальной пластинки (рахиса) проостракума и соответствует ему по ширине, а часто и по длине.

2. **Положение зон прикрепления медиальных сегментов ретракторов головы.** В тех случаях, когда медиальные сегменты ретракторов головы не объединены с латеральными, зоны их прикрепления располагаются в области медиальной пластинки (рахиса) позади затылочного хряща.

3. **Положение зон прикрепления латеральных сегментов ретракторов головы.** В тех случаях, когда латеральные сегменты ретракторов головы не слиты с медиальными, зоны их прикрепления располагаются вдоль передних краев латеральных пластинок, по бокам от рахиса, на одном уровне или несколько позади прикрепления медиальных сегментов.

4. **Положение зон прикрепления ретракторов воронки.** Ретракторы воронки прикрепляются к передним краям латеральных пластинок проостракума, позади от мест прикрепления латеральных сегментов ретракторов головы. У некоторых групп ретракторы головы и латеральные сегменты ретракторов воронки срастаются в задней части; в этом случае зоны их прикрепления на раковине не разграничены. В группах, где ретракторы воронки не срастаются с ретракторами головы, зоны их прикрепления как правило морфологически дифференцированы в виде отдельной пары пластинок – крыльев – расположенных с внешней стороны от латеральных пластинок.

5. **Положение звездчатых ганглиев.** У подавляющего большинства Coleoidea они располагаются у кра-

ев раковины и приурочены к уровню появления латеральных пластинок проостракума.

6. **Крепление мантии.** Крепление мантии к проостракуму весьма разнообразно: мантия может крепиться по краям проостракума, либо к его дорсальной части. Для гомологического анализа важно крепление вентральной стенки мантии в задней части раковины: здесь мантия всегда прирастает вдоль переднего края вентральной стенки конуса и вдоль краев флагов конуса, с внутренней либо наружной стороны.

7. **Положение оснований плавников.** В тех случаях, когда плавники не срастаются основаниями, их положение, как уже отмечалось выше, приурочено к флагам конуса.

Анализ раковины Spirula выявил, с одной стороны, примитивное архаичное строение раковины, а с другой – далеко не примитивный характер прикрепления к раковине мышц. Все мышцы локомоторного аппарата спирулы прикрепляются не к внутренней поверхности жилой камеры, как у наутилуса, а либо к внешней поверхности раковины, либо к ее краям, либо вообще крепятся не к раковине, а к стенке мантии. Во всех случаях прикрепления мышц к раковине спирулы представляют собой вторичные контакты, т. е. осуществляется не прямым прирастанием к поверхности раковины, а опосредованно, через хрящевую стенку раковинного мешка. Зоны крепления мышц по мере роста спиральной раковины постоянно смещаются по ее поверхности: раковина как бы проворачивается внутри тела моллюска.

Гомологическое сравнение сепиона каракатиц и гладиусов кальмаров показало, что дорсальный щит раковины каракатиц гомологичен проостракуму, а по расположению зон мышечного прикрепления он более всего сходен с гладиусами кальмаров-лолигинид (рис. 1). Элементы проостракума каракатиц разделены асимптотическими линиями, образованными изгибами линий нарастания. Медиальная пластинка является зоной прикрепления медиальных сегментов ретракторов головы, которые у Sepia имеют вид двух мускулов, срастающихся в средней части, а также служит опорой мантийного компонента затылочного хряща (рис. 1А). И то, и другое указывает на гомологичность медиальной пластинки проостракума каракатиц медиальной пластинке (рахису) гладиуса кальмаров-лолигинид (рис. 1В). Латеральные пластинки в раковине каракатиц представляют собой зоны прикрепления латеральных сегментов ретракторов головы и ретракторов воронки. В этом отношении они гомологичны латеральным пластинкам гладиусов лолигинид.

Наиболее ярким примером эффективности новых критериев стало то, что с их помощью удалось

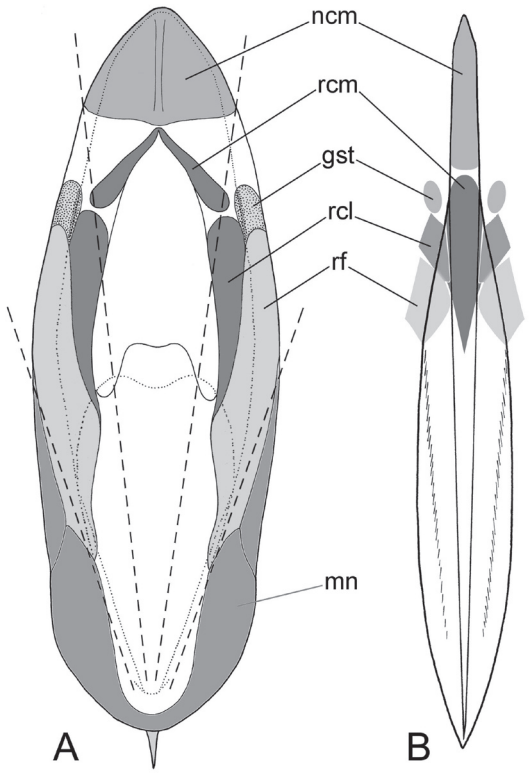


Рис. 1. Гомологии структурных элементов сепиона каракатиц рода Sepia (А) и гладиуса кальмаров-лолигинид (В). Оттенками серого обозначены зоны прикрепления: ncm – затылочный хрящ; rcm – медиальный сегмент ретракторов головы; rcl – латеральные сегменты ретрактов головы; rf – ретракторы воронки; gst – звёздчатые ганглии; mn – мантия. Пунктиром указано положение асимптот в сепионе.

определить гомологию раковин осьминогов, в которых из-за сильной редукции никакие узнаваемые структурные элементы уже не прослеживаются (рис. 2). Сделать это помогло сравнение зон прикрепления мантии, плавников и мускулов-ретракторов к гладиусу вампира и к раковинам осьминогов. Так, плавники у колеоидей приурочены к флагам конуса и внешним участкам латеральных пластинок проостракума (рис. 2А). У цирратных осьминогов (рис. 2В) плавники прикрепляются к внешней поверхности расширенных латеральных крыльев, что указывает на гомологию этих участков флагам конуса и прилегающими участками проостракума гладиусов вампиров и кальмаров. Тогда, учитывая общий план строения раковины колеоидей, медиальная часть гладиуса циррат (седло) представляет собой остаток медиальной пластинки (рахиса) проостракума. Далее, у вампиров латеральные сегменты ретракторов головы прикрепляются к латеральным пластинкам, а ретракторы воронки – к крыльям гладиуса. У примитивных цирратных осьминогов вороночные ретракторы прирастают к краям латеральных рогов гладиуса, а ретракторы головы – к периферии крыльев, вдоль их

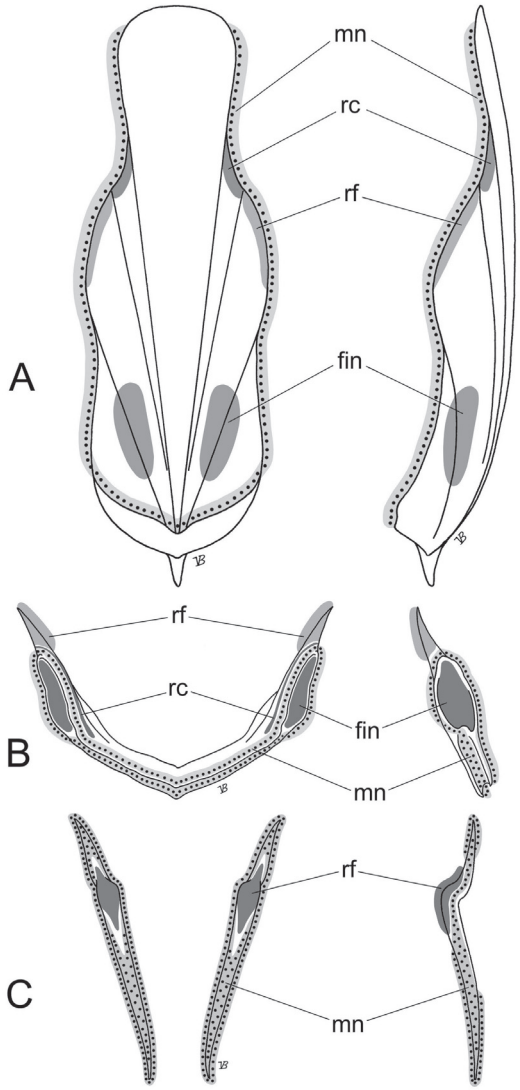


Рис. 2. Прикрепление мышц к раковине Vampyropoda. A. Vampyroteuthis. B. Opisthoteuthis. C. Octopus. Левая колонка: вид с вентральной стороны. Правая колонка: вид сбоку с левой стороны (дорсальная сторона справа). Условные обозначения: mn – мантия; rc – ретракторы головы; rf – ретракторы воронки; fin – плавники.

вентральной и дорсальной сторон. Это позволяет говорить о гомологии рогов и внутренней поверхности латеральных крыльев гладиуса циррат латеральным пластинкам и крыльям гладиуса вампиров.

К стилетам бесплавниковых (инцирратных) осьминогов прикрепляется только две группы мышц: мантия и ретракторы воронки (рис. 2C). Мантия обрастает стилеты по всему периметру, но не покрывает их снаружи. Ретракторы воронки прикрепляются к внутренней стороне ближе к переднему концу стилетов. В местах прикрепления стилеты образуют изгиб (угол) с шероховатой поверхностью, обращенный навстречу ретракторам. Прикрепление ретракторов воронки указывает на гомологичность области изгиба стилетов латеральным рогам гладиуса цирратных осьминогов и, соответственно, внешним частям латеральных пластинок проостракума гладиуса вампиров и кальмаров. Заднее плечо стилета, заякоренное в стенке мантии, по-видимому, является остатком латеральных крыльев гладиуса циррат и соответствует флагам конуса. С точки зрения гомологии раковинных слоев, гладиусы цирратных осьминогов и стилеты инциррат вероятно формируются внутренним раковинным слоем, поскольку толщина, консистенция и микроструктура раковины осьминогов весьма сходны с таковыми внутреннего раковинного слоя гладиусов некоторых групп кальмаров.

Список литературы

Зуев Г.В. Основные черты и адаптивное значение эволюции раковины головоногих моллюсков // Зоологический журнал. 1965. Т. XLIV. Вып. 2. С.284–286

Хромов Д.Н. Каракатицы в системе и филогении головоногих моллюсков // Зоологический журнал. 1990. Т. 69. Вып. 2. С. 12–20.

Donovan D.T, Toll, R.B. The gladius in coleoid (Cephalopoda) evolution // The Mollusca. Palaeontology and Neontology of Cephalopods. Vol. 12. Clarke, M.R. and E.R. Trueman (Eds.) New York: Academic Press, 1988. P. 89–101.

Naef A. Die Cephalopoden. Fauna und Flora des Golfes von Neapel, Monograph № 35. Bd.1, Berlin (Friedländer): 1921. P.1–863; Bd. 2, Berlin (Friedländer): 1923. P. 1–357.

HOMOLOGIES OF STRUCTURAL PARTS OF THE SHELL IN RECENT AND FOSSIL COLEOIDEA

V. A. Bizikov

New morphological criteria for identification of homologies of the structural parts of the shell in coleoid cephalopods are proposed. As all the muscles in locomotory system of coleoids contact the shell directly or indirectly, homologization of shell structural parts could be achieved by comparison of position and types of contact of corresponding muscles. The application of these criteria enabled the identification of shell homologies within all major groups of recent Coleoidea including Vampyroteuthida, Octopoda, Sepiida, Spirulida, Teuthida, etc.

Dedicated to blessed memory of Kir Nesis
Посвящается светлой памяти Кира Н. Несиса

FROM MASK TO REVELATION – ANOTHER LOOK AT THE METAPHORIC LARVA OF CEPHALOPODS

S. von Boletzky

CNRS, Observatoire Océanologique de Banyuls,
BP 44, F-66651 Banyuls-sur-Mer (France)
boletzky@tele2.fr

Which face behind the larva?

The original meaning of a long-established scientific term is always interesting, especially when questions of use or misuse are under discussion. For the term larva, dictionaries recall classical authors like Horace (65-8 BC) who therewith designated the mask that hides an actor's (true) face. Depending on what the mask represented, it appeared strange or even frightful to the beholder, which has led to the metaphoric larva of folklore meaning a ghost or specter.

Animal larvae in general

In zoology the term larva signifies an «immature stage of an animal that is markedly different in form from the adult» (Lawrence, 1989). Behind this technical definition, the original meaning remains recognizable: the overall aspect of the larva seems to hide the true face of the prospective adult stage, which is not yet *revealed*. In other words, our terminology is still faced with the old metaphor.

Cephalopod larvae

As far as cephalopods are concerned, not much of the adult stage is hidden in the case of a newly-hatched *Nautilus*, which is a rather faithful miniature replica of the adult (Uchiyama and Tanabe, 1999). On the other hand, many coleoid cephalopod hatchlings seem to hide at least their *specific* membership. That masking effect, however, will act in particular on *taxonomically untrained human observers*.

Even the smallest among the so-called larvae or paralarvae (Young and Harman, 1988) of coleoids are recognizable at least as members of the Class Cephalopoda. They show all the coleoid cephalopod features such as arms with suckers, paired lens eyes, a mantle and a funnel. In other words, the cephalopodan ground-plan is always evident in the hatchling (Boletzky, 1974). What may hide the true face of the species-specific adult form are the different body proportions, chromatophore patterns, and the absence of photophores in many squid species. Therefore taxonomic training aims at recognizing the *ontogenetic* changes for each species – from the hatchling to the adult stage (Sweeney et al., 1992).

Metamorphosis

How to name the ontogenetic change from larva to adult is largely a matter of taste. Traditionally in zoology this change is called a *metamorphosis* – another term originally meaning something different (namely *a change of form* as viewed in the conceptual framework of pre-evolutionary morphology). In general a direct link is supposed to exist between larva and metamorphosis: «Larvae undergo metamorphosis before they reach the adult form» (Encyclopedia..., 1992).

In a detailed discussion of the term and concept of "cephalopod larvae" (Boletzky, 1974, Fioroni, 1977), Nesis (1979) denied a necessary link between larva and metamorphosis. He viewed the hatchlings of both cephalopod and fish as larvae – notwithstanding the ostensible absence of an authentic metamorphosis in either case (loc. cit.: 27). Young and Harman (1988: 201) circumvented this obvious rejection of the term metamorphosis (cf. addition in parentheses): «Nesis (1979) ... places emphasis on the presence of "larval characters" and on sharp developmental changes in growth coefficients of various structures (i.e. a "metamorphosis")».

More recently, Nesis (1999: 707) provided the following clarification: «Newborn cephalopods are termed either "juveniles", if they resemble small adults, or "paralarvae" (in malacologists' jargon) or "larvae" (in ichthyologists' jargon), if they are different from the adults and have some larval features. The terms "paralarva" and "larva" are equivalent, malacologists using "paralarva" simply to distinguish cephalopods from those mollusks that undergo full metamorphosis (Nesis 1979, Young and Harman, 1988). I will use the term larva in the same sense as it is used in ichthyology». This pragmatic approach to terminology will satisfy the demands of most biologists seeking after a scientific term for baby cephalopods.

Growth, form and function

In the introduction to their critical review Young and Harman (1988: 201) remarked: «Although the term [larva] has been widely used, several authors have recently abandoned it altogether... The considerable division on this issue that exists among cephalopod workers was apparent during

vigorous discussions at the first Cephalopod International Advisory Council workshop in France, 1985, on the early life history stages of cephalopods, but the issue was not resolved».

The above-mentioned discussions were part of an informal round-table convened by Malcolm R. Clarke (Executive Secretary of C.I.A.C.) under the jocular title "On growth, form and fiction" – an evident allusion to d'Arcy Thompson's "On Growth and Form". By substituting *function* for fiction, one may focus attention on observable natural phenomena and their biological role rather than on terminology. The observable phenomena of growth and form are easily described if all the growth stages of a species are known. Their biological role – i.e. their *function* – raises much more complex questions, especially those of adaptive specializations in different ecological contexts (Boletzky, 2003). More work should therefore be aimed to analyze in depth the growth trajectories and the related form changes that have been emphasized by Nesis (1979) – hopefully to *reveal the patterns of growth processes*. These patterns are of interest to various fields, including evolutionary developmental morphology and phylogenetic systematics.

References

Encyclopedia of Marine Sciences. (Baretta-Becker J.G., Duursma E.K., Kuipers B.R. eds.). Berlin: Springer Verlag, 1992. P.

Boletzky S.v. The «larvae» of Cephalopoda: A review // Thalassia Jugoslavica, 1974. № 10. P. 45-76.

Boletzky S.v. Biology of early life stages in cephalopod molluscs // Advances in Marine Biology, 2003. V. 44. P. 143-204.

Fioroni P. Die Entwicklungstypen der Tintenfische [Developmental Types of Cephalopods] // Zoologische Jahrbücher Abteilung für Anatomie und Ontogenie der Tiere, 1977. № 98. P. 441-475.

Lawrence E. Henderson's Dictionary of Biological Terms, 10th Edition. Longman Harlow (Essex, U. K.): Scientific & Technical, 1989. P.

Nesis K. N. The larvae of cephalopods // Биология моря, 1979. №4. С. 26-37.

Nesis K. N. Cephalopoda // South Atlantic Zooplankton. (D. Bolkovskoy, ed.).. Leiden: Backhuys Publishers, 1999. Vol. 1. P. 707-795.

Sweeney M.J., Roper C.F.E., Mangold K.M., Clarke M.R., Boletzky S.v. eds. "Larval" and juvenile cephalopods: a manual for their identification // Smithsonian Contributions to Zoology. 1992. T. 513. P. 1-282.

Uchiyama K., Tanabe K. Hatching of Nautilus macromphalus in the Toba aquarium, Japan // Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods (F. Oloriz, F.J. Rodriguez-Tovar, eds.), New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 13-16.

Young R.E., Harman R.F. "Larva", "Paralarva" and "Subadult" in cephalopod terminology // Malacologia, 1988. Vol. 29. P. 201-207.

ОТ МАСКИ К РАСКРЫТИЮ ФОРМЫ – ИНОЙ ВЗГЛЯД НА ЛИЧИНОК ГОЛОВОНОГИХ

З. фон Болецкий

Термин "личинка" не вполне корректен в отношении ранних стадий головоногих, поскольку в большинстве случаев эти стадии являются маленькими копиями взрослых форм. В некоторых случаях ранние стадии имеют специфические ("личиночные") черты, исчезающие у взрослых форм. В связи с этим с середины 1980-х гг. ведется спор относительно применимости к ранним стадиям головоногих терминов "личинка" и "псевдоличинка-параларва". Как писал Несис (1999), новорожденных головоногих можно называть ювенильной молодью, если она имеет то же строение, что и взрослые, либо псевдоличинками-параларвами (терминология малакологов), либо личинками, ларвами (ихтиологическая терминология). Этот прагматический подход удовлетворяет большинство исследователей колеоидей. Важным его достоинством является то, что он нацеливает исследователей на изучение путей онтогенетического развития различных видов, анализа траекторий роста, выявление онтогенетических закономерностей роста и их интерпретация с точки зрения экологии, филогении и эволюции.

ДВА НАПРАВЛЕНИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЭУНЕКТОНА В ЭВОЛЮЦИИ КАЛЬМАРОВ И ДРУГИХ ГРУПП ОКЕАНИЧЕСКИХ ЭУНЕКТЕРОВ

Ч.М. Нигматуллин
Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО), Калининград
squid@atlant.baltnet.ru

Нектон – вершина морфофизиологической экологической прогрессивной эволюции нескольких групп морских животных. Наиболее продвинутым в процессе нектогенеза и типичным представителем нектона является особый его класс – эунектон (Алеев, 1976). Он включает собственно нектонных крупных животных длиной более 20–30 см (величины чисел Рейнольдса $Re > 10^5$) – кальмаров, пресмыкающихся, акул, костистых рыб и млекопитающих. Самые крупные и высокоподвижные эунектонные формы ($Re > 2{,}0 \cdot 10^7$) и их наибольшее разнообразие приурочены к океанской пелагиали (Алеев, 1976). Их характерная особенность – способность к достаточно длительному движению, в том числе против течения. Благодаря крупным размерам, подвижности и значительным пищевым потребностям они играют важную и зачастую ключевую роль в сообществах Мирового океана и издавна привлекают внимание исследователей (обзоры: Алеев, 1976; Несис, 1978; Парин, 1988 и мн. др.). К настоящему времени изучены многие гидродинамические, морфо-физиологические, экологические и эволюционные аспекты биологии нектеров. Однако за пределами внимания исследователей осталось наличие почти во всех группах океанического эунектона двух альтернативных эколого-физиологических и поведенческих типов, демонстрирующих два направления нектогенеза. Цель данного сообщения – описание этого феномена в первом приближении на основе собственных и литературных данных.

Альтернативные типы эунектеров выявлены у кальмаров (Нигматуллин, 1987, 2007; Nigmatullin, Arkhipkin, 1998). Эунектонные океанические кальмары представлены двумя семействами Ommastrephidae и Thysanoteuthidae. Первое семейство включает 4 крупных массовых океанических вида родов Dosidicus, Ommastrephes, Sthenoteuthis, которые поделили почти всю акваторию Мирового океана на сферы влияния. Размеры их взрослых особей подвержены значительной групповой изменчивости и находятся в пределах 10–120 см. Двигательная и охотничья активность за счет реактивного движителя (энергозатратного, но эффективного для быстрых передвижений и мгновенного маневрирования) в течение ночи весьма велика. Днем они опускаются на глубины, где малоподвижны. Облигатно стайные и, как правило, активные хищники преследующего типа, питаются активными животными. Составляющая активного метаболизма в общем энергетическом обмене высока. Обширный ареал единственного относительно малочисленного вида Thysanoteuthidae – кальмара-ромба Thysanoteuthis rhombus совпадает с ареалами Ommastrephidae. Живут «семейными парами». Размеры взрослых особей 60–100 см. Двигательная активность в течение суток невысока. Ночью у поверхности воды плавают, в основном, за счет экономичной ундуляции длинных плавников и минимальной работы реактивного движителя. Питается в дневное время на больших глубинах в звукорассеивающем слое на глубинах 400–650 м малоподвижными мезопелагическими животными. Все его поведение направлено на минимизацию быстрого передвижения и соответственно активного метаболизма.

При моноциклии и одногодичном жизненном цикле для представителей обоих семейств характерны сходные выдающиеся конечные результаты – большие размеры тела взрослых кальмаров (длина мантии до 80–100 см и масса тела до 20–30 кг и более). Но достигаются они за счет принципиально разных эколого-поведенческих стратегий. Эти различия в первую очередь связаны с отличиями в двигательной активности: она высокая у оммастрефид и низкая у кальмара-ромба. Первые компенсируют большие затраты на активный обмен большими объемами поедаемой пищи, а у второго за счет относительно низких энергозатрат на передвижение большая часть потребленной с пищей энергии идет на рост. Следовательно, их можно условно обозначить соответственно как «активный энергозатратный» и «малоактивный энергосберегающий» типы жизненных стратегий.

Аналогичные эколого-поведенческие типы выделяются и у других групп эунектеров. Животные, относящиеся к «активному» типу, как правило, занимают экологические ниши высших хищников, замыкающих потоки вещества и энергии в самых различных океанических сообществах. Они обычно используют тактику хищника, преследующего вдогон конкретную жертву, питаются относительно крупными активными микронектонными и нектонными животными. Наряду с кальмарами Ommastrephidae типичными представите-

лями этого типа являются высокоактивные акулы (например: Carcharodon, Galeocerdo, Isurus, Alopias и др.), ксифоидные рыбы (Xiphias gladius, Makaira, Tetrapturus, Istiophorus) и зубатые киты (Odontoceti). Эунектеры «малоактивного» типа являются планктофагами – «собирателями» или «пасущимися» хищниками, питаются мезо- и макропланктоном и много реже микронектоном. При этом они также достигают крупных размеров и даже максимальных для океанических животных. Наряду с кальмаром-ромбом типичные представители этого типа – гигантская (Cetorhinus maximus) и китовая (Rhiniodon) акулы, летучие рыбы (Exocoetidae), алепизавры (Alepisaurus) и усатые киты (Mysticeti). Главные отличия между этими типами жизненных стратегий эунектеров – в тактике питания, уровнях двигательной активности и, по-видимому, доле активного метаболизма в общем энергетическом бюджете. Следует особо отметить, что формирование двух типов эунектона произошло как у пойкилотермных, так и гомойотермных групп животных, несмотря на принципиальные различия их энергетического метаболизма (Озернюк, 2006). Таким образом, почти во всех группах эунектеров сформировались два типа жизненных стратегий. Исключение составляют рецентные морские пресмыкающиеся: змеи и черепахи, имеющие специализированный ротовой аппарат. Они относятся к первому активному типу эунектона. Однако плотность их численности в океане невелика и, по всей видимости, в морской период их эволюции отсутствовал выраженный внутригрупповой конкурентный фактор, способствующей столь кардинальной эколого-поведенческой дифференцировке.

В то же время весь спектр эколого-поведенческих типов эунектеров не ограничивается двумя выделенными типами. Они устойчивые и массовые крайние варианты континуума, включащего и более редкие переходные формы со своеобразным смешением признаков крайних стратегий. В этом отношении весьма показательны тунцы, которые, с одной стороны, имеют очень высокую подвижность, а с другой стороны, это пасущиеся хищники, питающиеся макропланктоном и микронектоном. Впрочем, у большинства крупных видов тунцов в определенных благоприятных ситуациях высокой концентрации относительно крупных нектонных жертв реализуется и тактика нападающего хищника (Парин, 1988). Аналогичная, но обратная ситуация наблюдается у кальмаров Dosidicus gigas и Sthenoteuthis oualaniensis с длиной мантии 45–80 см: в зонах с очень высокими концентрациями слоевых миктофид, они переходят на тактику пасущегося хищника и питаются этими мелкими для них рыбами.

Представленные выше результаты о наличии двух типов эунектеров в разных филогенетически далеко отстоящих друг от друга группах океанических животных еще раз подтверждают заключение создателя нектонологии Ю.Г. Алеева (1976, с. 334) о том, что «формирование нектона как особого эколого-морфологического типа представляет собою в основном конвергентный процесс».

Список литературы

Алеев Ю.Г. Нектон. Киев: Наукова Думка, 1976. – 391 с.

Несис К.Н. Эволюционная история нектона // Журнал общей биологии. 1978. Т. 39. № 1. С. 53–65.

Нигматуллин Ч.М. Поведение эпипелагических нектонных кальмаров семейств Ommastrephidae и Thysanoteuthidae. Альтернативные варианты // Биология внутренних вод. Информационный бюллетень, № 73. Л.: Наука 1987. С. 51–54.

Нигматуллин Ч.М. Краткий обзор эволюционных и экологических аспектов биологии кальмаров семейства Ommastrephidae (Cephalopoda: Teuthida) // Ученые записки Казанского Гос. Университета. Сер. Естественные науки. 2007. Т. 149. Кн. 3. С. 182–193.

Озернюк Н.Д. Экологическая энергетика животных. М.: Т-во научных изданий КМК, 2006. 168 с.

Парин Н.В. Рыбы открытого океана. М.: Наука, 1988. 272 с.

Nigmatullin Ch.M., Arkhipkin A.I. A review of the biology of the diamond-back squid, Thysanoteuthis rhombus (Oegopsida: Thysanoteuthidae) // Contributed papers to International symposium on “Large pelagic squids” (Okutani T., ed.). Tokyo: Japan Marine Fishery Resources Research Center, 1998. P. 155–181.

TWO TRENDS LEADING TO THE ESTABLISHEMNT OF EUNEKTON IN THE EVOLUTION OF SQUIDS AND OTHER OCEANIC EUNEKTONIC ANIMALS

Ch.M. Nigmatullin

Two major trends leading to the establishment of eunektonic organization in cephalopods, sharks, teleost fish and cetaceans are suggested. One trend led to the appearance of active nektonic swimmers using the tactics of attacking and selectively hunting comparatively large and active prey and required active metabolism. From the point of view of energy consumption, this is a "cost-based" strategy. However, the high energy output of large prey contributed to progressive evolution of nektonization and body size increase. Typical animals exhibiting this strategy include ommastrephid squids, active sharks, xiphoid fishes, and toothed whales. The second trend is based on nonselective feeding on plankton and micronektonic animals leading to a low level of metabolism, and body size increase, which reached its maximum in oceanic animals. The representatives of this low level-energy foraging strategy are diamondback squid (Thysanoteuthis rhombus), great basking (Cetorhinus) and whale (Rhincodon) sharks, flying fishes, lancetfish (Alepisaurus), and whalebone whales. The main differences between these strategies are feeding tactics, level of active movement and cost of locomotory activity in the energy budget.

МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ СТРОЕНИЯ МЕЗОЗОЙСКИХ БЕЛЕМНИТОВ

А.П. Ипполитов[1], В.А. Бизиков[2], М.А. Рогов[3]

[1] Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
ippolitov.ap@gmail.com

[2] Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО), Москва
bizikov@vniro.ru

[3] Геологический институт РАН, Москва
rogov_m@rambler.ru

Ростры белемнитов являются одним из наиболее массовых, распространенных и общеизвестных видов ископаемых беспозвоночных. Они знакомы людям с эпохи неолита, представители разных культур использовали их в декоративных и ритуальных целях, наделяли мистическими свойствами, слагали о них мифы и легенды, о чем свидетельствуют сохранившиеся до наших дней народные названия ростров: «чертовы пальцы», «стрелы Зевса» и т.п. Белемниты являются своеобразной “визитной карточкой” мезозоя, а их реконструкции – неотъемлемый элемент учебников, научно-популярных книг и музейных экспозиций, посвященных мезозойской эре. Большинство этих реконструкций является плодом фантазии художников-анималистов и при ближайшем рассмотрении оказываются неточными. Парадоксально, но факт: проблема восстановления облика белемнитов на сегодняшний день находится вне области интересов специалистов, а наиболее удачные и обоснованные реконструкции, сделанные классиками XIX и начала XX века – д’Орбиньи, Квендштетом, Оуэном, Циттелем и Нэфом – в настоящее время требуют пересмотра и не охватывают всего разнообразия известных форм. Трудность реконструкции белемнитов заключается в том, что ростры представляют собой небольшую заднюю часть скелета этих животных. Находки отпечатков мягкого тела этих моллюсков чрезвычайно редки: они известны лишь для нескольких родов белемнитов (см. Reitner, Engeser, 1981; Reitner, Urlichs, 1983; Riegraf, Hauff, 1983; Donovan, Crane, 1992; Wilby et al., 2004; Fisher, 2003). Облик белемнитов часто реконструируется по прямой аналогии с современными кальмарами. Однако белемниты – тупиковая ветвь в эволюции Coleoidea, обладающая длительной эволюционной историей, и сравнение с современными представителями подкласса без функцинально-морфологического обоснования не вполне корректно. Следует отметить, что исследователи, за редким исключением, восстанавливали облик «белемнита вообще», не уделяя внимания многообразию строения ростров различных таксономических групп.

Научно обоснованные реконструкции облика белемнитов базируются на информации из трех источников: прямых палеонтологических свидетельствах о строении мягкого тела; данных эмбриологии и функциональной морфологии по современным колеоидеям. Поскольку, как отмечалось выше, находки отпечатков мягкого тела белемнитов чрезвычайно редки, реконструкция по аналогии с современными колеоидеями является наиболее перспективным подходом к исследованию данной проблемы. За последние годы функциональная морфология раковины и её взаимоотношение с мягким телом изучена у всех основных групп современных колеоидей (Bizikov, 2002; 2004; Бизиков, 2008). Эти исследования выявили ряд общих закономерностей во взаимоотношении раковины и мягкого тела головоногих моллюсков, позволяющих обратиться к проблеме реконструкции белемнитов на новом методическом уровне.

Ростры белемнитов весьма разнообразны по форме и строению. Среди мезозойских белемнитов (отр. Belemnitida и Belemnoteuthida) можно выделить пять групп с принципиально различным строением ростров:

1. Белемниты, крупные борозды на рострах которых находятся у заднего конца (п/отр. Belemnitina sensu Jeletzky, 1966, за вычетом семейств Hastitidae, Subhastitidae, а также рода Rhabdobelus).
2. Белемниты, ростры которых несут крупные борозды, начинающиеся от переднего края альвеолы (п/отр. Belemnopseina sensu Jeletzky, 1966, исключая род Pseudobelus и семейство Belemnitellidae), а также белемниты с выраженной веретеновидной формой ростра, не несущие мощных борозд (сем. Hastitidae, Subhastitidae, Oxyteuthidae).
3. Мелкие белемниты с удлиненными игловидными рострами, несущими парные боковые борозды по всей своей длине (Rhabdobelus и Pseudobelus).

4. Белемниты с редуцированным ростром, имеющим арагонитовый состав (отряд Belemnoteuthida)
5. Белемниты с вентральной альвеолярной щелью на ростре, малым апикальным углом фрагмокона и узким проостракумом с мощным килем (сем. Belemnitellidae).

Выделенные пять типов описывают основное разнообразие ростров мезозойских белемнитов, и реконструкции их наиболее характерных представителей дают адекватное представление о разнообразии облика белемнитов. Кроме того, представители перечисленных типов имеют различное стратиграфическое распространение, и функционально-экологическая интерпретация их признаков может быть полезна для понимания эволюционной истории группы.

При реконструкции облика белемнитов 5 описанных морфологических типов мы рассматривали следующие позиции:

1) **Положение мускулистой мантии.** Задний край мускулистой мантии у белемнитов на вентральной стороне проходил вдоль переднего края фрагмокона. Такое положение соответствует общему плану строения колеоидей и наблюдается у современных представителей подкласса. Распространение мускульной мантии на фрагмокон и ростр функционально не имело смысла, поскольку там она, облегая жесткий скелет, не могла бы работать на сокращение. Дорсолатеральные края мантии прикреплялись вдоль латеральных краев проостракума (по крайней мере, у форм с широким проостракумом), не обрастая его сверху. Обрастание мускульной мантией проостракума было бы нефункционально, поскольку в этом случае мантия при сокращении вызывала бы его деформацию, что невозможно, поскольку боковые элементы проостракума (гиперболярные пластинки) были утолщенными. Передний край мантии не срастался ни с головой, ни с воронкой (исходное состояние для колеоидей).
2) **Прикрепление мантии и плавников к раковине** осуществлялось с участием хряща, поскольку развитие хрящевой ткани является неотъемлемым элементом вторичных контактов мягкого тела со скелетными образованиями (Бизиков, 2008). Это позволяет интерпретировать крупные борозды на рострах как своеобразные “пазы” для сцепления хрящевого чехла, окружающего ростр и альвеолу, с основаниями плавников и мантией. Вентральная щель в альвеолярной части ростра белемнителлид, вероятно, служила для прикрепления мантийного хряща как у современных ростроморфных кальмаров (Moroteuthis).
3) **Положение плавников.** Исходное для всех колеоидей положение плавников – субтерминальное, на дорсо-латеральных сторонах тела, с раздельными основаниями, подвижно сочлененными с телом (Naef, 1922). По мере сужения проостракума и удлинения ростра основания плавников могли сближаться и срастаться своими основаниями. Протяженность и положение крупных борозд на ростре функционально связаны с формой и размерами плавников животного. Длинный палочковидный ростр Rhabdobelus и Pseudobelus (3 тип) с глубокими боковыми бороздами, протягивающимися по всей его длине, служил опорным стержнем крупного плавника, основание которого крепилось от заднего конца ростра до середины фрагмокона. Расположение крупных борозд и наличие коррелирующих с ними по положению дорсолатеральных или латеральных уплощений (площадок) позволяет предполагать, что белемниты с рострами 1 типа исходно имели плавники, располагавшиеся вблизи заднего конца ростра, а белемниты, обладавшие рострами 2 типа, вероятно, имели длинные плавники, смещенные в область шейки ростра и его альвеолярной части. У типичных Belemnitellidae (5 тип ростров; Belemnitella, Gonioteuthis) основаниям плавников соответствуют протяженные и расширяющиеся вперед дорсолатеральные уплощения. Плавники этой группы были очень длинные, немного смещенные вперед по отношению к заднему концу ростра, и, как следует из изучения морфологии современных кальмаров с аналогичной прогонистой формой тела (см. ниже), имели сердцевидную или ромбическую форму (Бизиков, 2008). Belemnoteuthida (4 тип ростров), вероятно, имели крупные плавники с раздельными основаниями, расположенные близ заднего конца ростра (Rogov, Bizikov, 2006).
4) **Ориентация и форма тела.** Прижизненное положение большинства белемнитов было субгоризонтальным, поскольку фрагмокон, имевший положительную плавучесть, уравновешивался с одной стороны ростром, а с другой – мягким телом (мантией, головой и руками), и подъемная сила фрагмокона была равна по величине суммарной отрицательной плавучести ростра и мягкого тела. Следовательно, между формой и размерами ростра и мягкого тела при отсутствии специальных органов/тканей для уменьшения удельного веса тела, существовала прямая зависимость: белемниты с коротким притупленным ростром имели укороченное тело, а с длинные ростром – удлиненное тело. Кроме того, форма тела была связана и с альвеолярным углом: у всех белемнитов, за исключением Belemnitellidae (тип 5), фрагмокон по направлению вперед расширя-

ется намного быстрее, чем ростр. Это означает, что задний отдел тела, образованный ростром, у большинства форм был оттянут в хвост, а угол расширения заднего отдела мантии задавался величиной апикального угла фрагмокона.

5) **Число и вооружение рук.** Число рук точно установлено лишь для одной группы белемнитов, Belemnoteuthida, у которых описаны четкие отпечатки из 10 рук примерно одинаковой длины, вооруженных двумя рядами мелких крючьев - онихитов. На этом основании обычно постулируется наличие 10 недифференцированных рук у всех белемнитов. При этом ни одна из находок отпечатков мягкого тела белемнитов, ассоциированных с массивным ростром, не обнаруживает присутствия более чем 8 рук. С другой стороны, для одной из находок описаны крупные гипертрофированные крючья (мегаонихиты), и пара тонких рук, лишенных обычных крючьев (Riegraf, Hauff, 1983). Это указывает на то, что одна из пар конечностей у белемнитов, возможно, была трансформирована в щупальца с мегаонихитом на конце. Присоски у белемнитов, по-видимому, отсутствовали. Известно лишь одно упоминание о кольцевых структурах, напоминающих присоски, в основании крючьев Acanthoteuthis (Donovan, Crane, 1992). Однако положение этих структур вызывает сомнение в корректности их интерпретации в качестве присосок. Скорее всего, это мускулистые основания крючьев, не имеющие с присосками ничего общего.

6) **Глаза** белемнитов не известны в ископаемом состоянии. Исходя из общего плана строения колеоидей, можно предполагать наличие у них глаз с открытой глазной камерой (глаза эгопсидного типа), без глазного синуса.

7) **Воронка** известна лишь у Acanthoteuthis. Судя по этим отпечаткам, белемниты имели довольно крупную коническую воронку, сросшуюся на вентральной стороне. С вентральной стенкой мантии воронка, по-видимому, сочленялась посредством хрящей сложного строения.

8) **Окраска** белемнитов в ископаемом состоянии не сохраняется. Исключением является описание прижизненной окраски ростров Megateuthis (тип 1) в виде неправильных поперечных полос на спинной стороне и точек – на брюшной (Jordan et al., 1975). Похожий рисунок был обнаружен нами у представителей семейства Cylindroteuthidae (тип 1) из келловейских отложений Центральной России. Присутствие прижизненной окраски ростра белемнитин указывает на то, что при жизни он был покрыт лишь полупрозрачным кожным интегументом. Для всех других групп белемнитов подобных рисунков не известно. Более того, наличие на рострах Belemnitellidae (тип 5) разветвленной сети сосудов указывает на то, что ростр был окружен толстым чехлом мягких тканей, и присутствие окраски ростров у этой группы исключено.

С высокой вероятностью можно предполагать наличие у белемнитов системы кожных хроматофоров и, следовательно, способности менять окраску, подобно современным кальмарам, каракатицам и осьминогам. Кожные хроматофоры присутсвуют у всех современных групп колеоидей, что указывает на то, что они появились на ранних этапах эволюции Coleoidea, а возможно, унаследованы от наружнораковинных предков. В этой связи представляется интересной следующая гипотеза: возможно, что способность кожного эпителия изменению окраски имелась уже у древних наружнораковинных цефалопод (бактритоидей). Эта способность стала ключевой преадаптацией для формирования первичной камуфляжной складки мантии, частично обволакивавшей раковину. Таким образом, уже на начальных этапах погружения раковины в мантию последняя выполняла маскировочную функцию. Эта гипотеза хорошо объясняет независимое происхождение частичного и полного погружения раковины в ряде филогенетических линий мезозойских цефалопод (Ammonoidea, Coleoidea).

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 09-05-00456 и Программы Президиума РАН № 15.

Список литературы

Бизиков В.А. Эволюция раковины головоногих моллюсков. М.: Изд-во ВНИРО, 2008. 448 с.

Bizikov V.A. Reanalysis of functional design of Nautilus locomotory and respiratory systems // American Malacological Bulletin. 2002. Vol. 17. No. ½. P. 17–30.

Bizikov V.A. The shell in Vampyropoda (Cephalopoda): morphology, functional role and evolution // Ruthenica. 2004. Suppl. 3. 88 p.

Donovan D.T., Crane M.D. The type material of the Jurassic cephalopod Belemnotheutis // Palaeontology. 1992. Vol. 35. Pt. 2. P. 273–296.

Fischer J.-C. Invertébrés remarquables du Callovien inférieur de la Voulte-sur-Rhône (Ardèche, France) // Annales de Paléontologie. 2003. Vol. 89. P. 223–252.

Jordan R., Scheuermann L., Spaeth C. Farbmuster auf jurassischen Belemniten-Rostren // Paläontologishce Zeitschrift. 1975 Bd. 49. Nr. 3. S. 332–342.

Naef A. Die fossilen Tintenfische. Jena: Gustav Fischer Verl., 1922. 322 s.

Reitner J., Engeser Th. Beiträge zur Systematik von phragmokontragenden Coleoiden aus dem Untertithonium (Malm zeta, “Solnhofener Plattenkalk” von Solnhofen und Eichstätt (Bayern) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Monashefte. 1981. Nr. 9. S. 527–545.

Reitner J., Urlichs M. Echte Weichteilbelemniten aus dem Unter-Toarcium (Posidonienschiefer) Südwestdeutschlands // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. 1983. Bd. 165. S. 450–465.

Riegraf W., Hauff R. Belemnitenfunde mit Weichkörper, Fangarmen und Gladius aus dem Untertoarcium (Posidonienschiefer) und Unteraalenium (Poalinuston) Südwestdeutschlands // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. Abhandlungen. 1983. Bd. 165. S. 466–483.

Rogov M., Bizikov V. New data on Middle Jurassic - Lower Cretaceous Belemnotheutidae from Russia. What can shell tell about the animal and its mode of life / In: Marek J., Košťák M. (Eds.) Proceedings of the 2nd International Symposium Coleoid Cephalopods through time, Prague 26–29 September 2005. 184 p. // Acta Universitatis Carolinae. Geologica. 2006. Vol.49. p.149–163.

A FUNCTIONAL MORPHOLOGICAL INTERPRETATION OF SOME MESOZOIC BELEMNITES

A.P. Ippolitov, V.A. Bizikov and M.A. Rogov

Features of the soft body of belemnites are discussed based on functional morphological relationships known to exist in recent groups of coleoids. The position and articulation of the mantle and fins, the number and armature of arms, body shape and orientation are discussed. The ability to change skin color is suggested for belemnites based on similarity analogy with recent coleoids. Apparently this ability was already present in ancient ectocochleate cephalopods (Bactritoidea) and was the key preadaptation for the parallel development of partly or completely internal shell in different Mesozoic cephalopod lineages (Ammonoidea, Coleoidea).

О РАЗВИТИИ ФРАНСКИХ РАДИОЛЯРИЙ И АММОНОИДЕЙ В ТИМАНО-ПЕЧОРСКОМ БАССЕЙНЕ

С.В. Николаева, В.А. Коновалова, М.С.Афанасьева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
44svnikol@mtu-net.ru, konovalovavera@mail.ru, mafan@paleo.ru

Франский век – это один из наиболее интересных интервалов развития палеозойской пелагической биоты. По материалам из Тимано-Печорского бассейна удалось установить характер воздействия эвстатических флуктуаций и местных тектонических событий на биоразнообразие и морфо-экологическую структуру сообществ аммоноидей и радиолярий. При проведении исследования были использованы коллекции этих ископаемых из отложений устьярегской, доманиковой и лыайольской свит франского яруса, собранные: 1) на юге Тимано-Печорского бассейна в ряде скважин и многочисленных местонахождениях, расположенных по рр. Ярега, Чуть, Доманик, в бассейне р. Седью по ее притокам Лыайоль и Вежа-Вож; 2) на севере Тимано-Печорского бассейна в скважине Западная Виссертынская-1 (рис.1). Таксономический состав и стратиграфическое положение аммоноидей изучены Б. И. Богословским (1969, 1971), С. В. Яцковым (Яцков, Кузьмин, 1992), Т. Беккером (Becker et al., 2000) и др. Радиолярии изучены М.С. Афанасьевой (1997, 2000).

Нижний фран, устьярегская свита

В течение раннего франа изученные отложения накапливались в период быстрого погружения Тимано-Печорской области, в условиях мелководного шельфа с карбонатной и терригенно-карбонатной седиментацией. Разнообразие радиолярий и аммоноидей в это время было невелико.

Комплекс радиолярий севера Тимано-Печорского бассейна представлен многочисленными, но однообразными дисковидными формами Palaeodiscaleksus punctus и Palaeotripus patella. Таксономическое однообразие радиолярий на фоне высокой численности особей, скорее всего, указывает на нормально-морские, но относительно мелководные условия. На юге Тимано-Печорского бассейна комплекс более разнообразен и представлен в отложениях устьярегской свиты 8 видами 5 родов сферических радиолярий: Astroentactinia biaciculata, A. paronae, Borisella bykovae, B. maksimovae, Entactinia patorovaria, E. bogdanovi, Meschedea crassicortex, Moskovistella deorsiacus, и одним иглистым видом Ceratoikiscum spinosiarcuatum.

Древнейшие франские аммоноидеи известны из отложений средней части устьярегской свиты, представленной серыми и зелено-серыми глинами с прослоями мергелей и мелкозернистых известняков. Это Hoeninghausia nalivkini Ljaschenko – вид с узкой, оксиконовой, инволютной раковиной. Из средней и верхней частей свиты (зона Timanites keyserlingi) (табл. 1) известны Tornoceras typum, Timanites keyserlingi, Manticoceras sp. (Яцков, Кузьмин, 1992; Яцков, 1994; Kuz'min, Yatskov, 1997; Becker et al., 2000).

Тимано-Печорский бассейн во франском веке находился в тропической зоне, в районе западной части океана Прототетис о связях с которым свидетельствует, в частности, присутствие аммоноидей рода Timanites. Этот род широко расселился во время глобальной трансгрессии («событие Тиманитес») (Becker et al., 1993; Becker, House, 1973, 1997; Becker, 1993, 2000) и был распространен во многих бассейнах экваториальной зоны от Австралии до Тимана, Новой Земли и Канады. При этом он отсутствует в удаленных от экватора районах Западной Европы, Северной Африки, востока Северной Америки и шельфа Сибирского кратона (Новосибирские острова). Разнообразие аммоноидей несколько возросло в конце устьярегского времени, что, вероятно, было связано с продолжающимся углублением бассейна. Из пласта известняка, по кровле которого проводится нижняя граница доманиковой свиты, известен достаточно богатый комплекс: Manticoceras sp., Komioceras stuckenbergi, Tornoceras typum, Domanikoceras timidum, Timanites sp. и Phoenixites keyserlingi (Богословский, 1969; Яцков, Кузьмин, 1992; Kuz'min, Yatskov, 1997; Becker, 2000). Комплекс характеризует зону *Komioceras stuckenbergi* (табл. 1). Komioceras и Domanikoceras – эндемичные роды, известные только на Тимане, а остальные распространены во всех известных франских бассейнах.

Сообщество аммоноидей в целом характеризовалось присутствием двух основных морфотипов: с узкой оксиконовой (Hoeninghausia, Timanites, Komioceras) и с пахиконовой, инволютной раковиной (Tornoceras, Domanikoceras, Phoenixites). Эти формы не только характеризовали две крупные таксономические группировки в ранге подотрядов или отрядов, но и, вероятно, различные адаптивные зоны (планктонную и нектобентосную). Совместно с аммоноидеями встречены другие представители пелагической фауны: наутилоидеи, бактриты, тентакулиты, конодонты, кониконхи и остатки рыб. Бентосная фауна представлена редкими двустворками и брахиоподами.

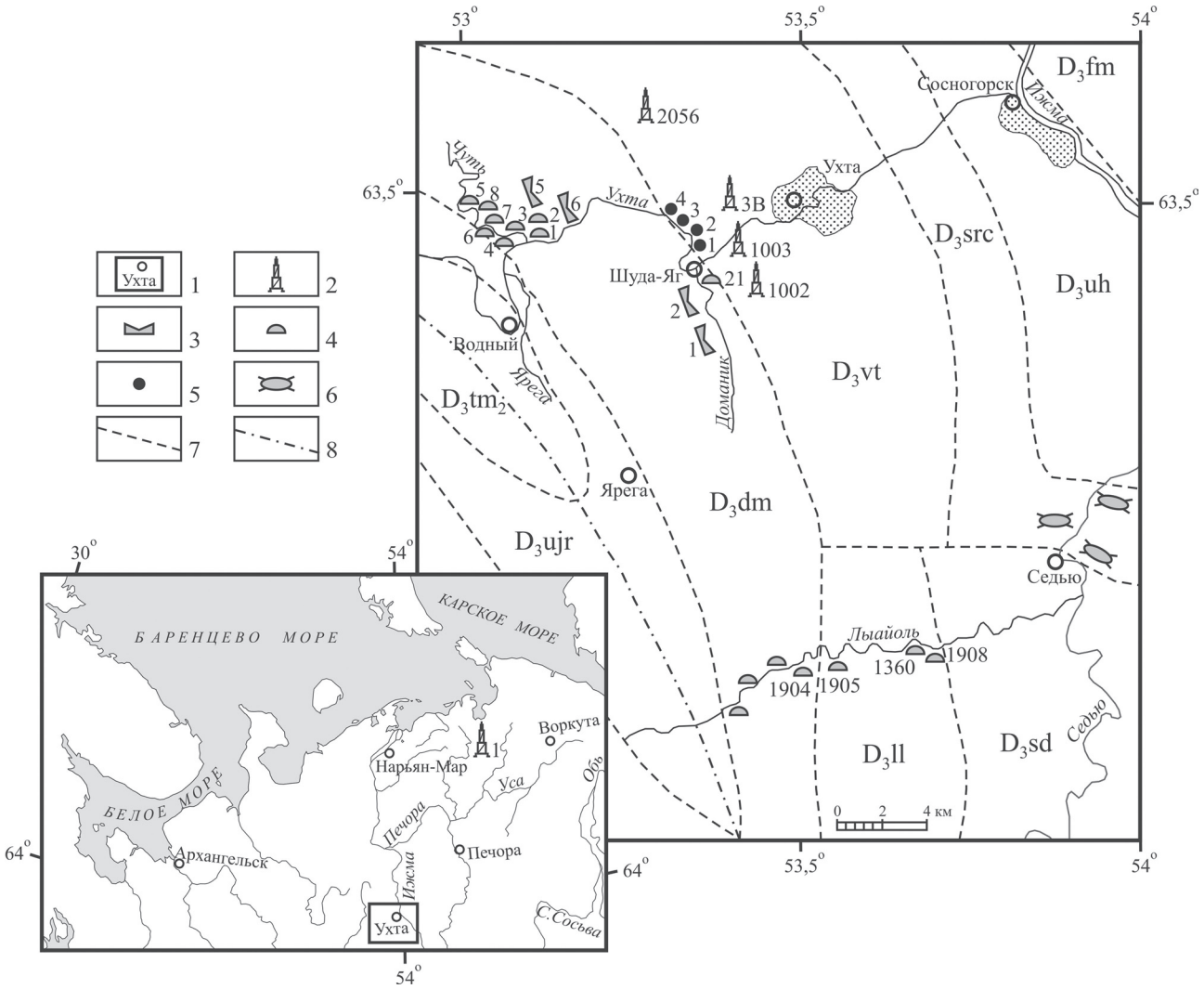


Рис. 1. Схематическая карта местонахождений аммоноидей и радиолярий
Условные обозначения: 1– район исследования. 2 – скважины: Ваповская-2056, Западно-Виссертынская-1, Ухтинская-3Б, Шуда-Яг-1002, Шуда-Яг-1003; 3 – карьеры; 4 – обнажения; 5 – точки; 6 – палеорифы; 7 – геологические границы; 8 – ось ухтинской антиклинали. Свиты: нижнефранский подъярус: D_3tm_2 – верхнетиманская, D_3ujr – устьярегская; среднефранский подъярус: D_3dm – доманиковая; верхнефранский подъярус: D_3vt – ветласянская, D_3src – сирачойская, D_3src-ev_1 – сирачойская-нижнеевлановкая, D_3ev_2 – верхнеевлановкая; D_3uk – ухтинская; D_3ll – лыайольская, D_3sd – седьюская; фаменский ярус: D_3izh – ижменская.

Средний фран, доманиковая свита

В конце раннего франа на изученной территории возникли обстановки сильно расчлененного шельфа с мелководными зонами карбонатонакопления и участками некомпенсированного глубоководного прогиба (Веймарн и др., 1996), что явилось результатом морской трансгрессии, которая в доманиковое время достигла максимального значения. Отложения доманиковой свиты представлены относительно глубоководными (100–400 м) депрессионными фациями. Для нее характерно тонкое чередование кремнистых известняков, кремней и битуминозных сланцев с крупными и гигантскими карбонатными конкрециями и редких прослоев глин. Высокое содержание $C_{орг}$ и отсутствие бентосной фауны указывают на периодическое возникновение аноксидных условий в придонных частях бассейна. Значительное содержание кремния в породах позволяет предположить, что в доманиковый бассейн периодически поступали большие количества кремнекислоты, что было связано с региональной фазой тектонической активности (Афанасьева, 2000).

Высокое содержание органики и кремнекислоты способствовало бурному развитию радиолярий. Из отложений доманика известно 129 видов 30 родов. Комплекс характеризует региональную зону *Moskovistella allbororum – Ceratoikiscum ukhtensis* (табл. 1), ти-

Таблица 1. Схема корреляции франских конодонтовой, аммоноидной и радиоляриевой зональных шкал Тимано-Печорского бассейна

ярус	подъярус	свита	подсвита/пачка	зона: конодонты (Ziegler and Sandberg, 1997)		аммоноидеи (Becker et al., 2000)	радиолярии (Афанасьева, 1997, 2000)	
франский	верхний	лыайольская	IV	rhenana	late	Manticoceras lyaiolense	Bientactinosphaera egindyensis - Polyentactinia circumretia	
			III					
			II			Virginoceras ljashenkovae		
			I		early			
	средний	доманиковая	верхняя	jamieae		Nordiceras timanicum =Manticoceras ammon (pars.)	Moskovistella allbororum-Ceratoikiscum ukhtensis	Rbm - 3
			средняя	hassi	late			Rbm - 2
					early			
			нижняя					Rbm - 1
				punctata		Ponticeras domaniscense		
	нижний (част.)	устьярегская		transitans		Komioceras stuckenbergi	слои Astroentactinia biaciculata	слои с Palaeodiscaleksus punctus
				falsiovalis	late	Timanites keyserlingi		
						Hoeninghausia nalivkini		

пичными видами являются: Moskovistella allbororum, Radiobisphaera menneri, Spongentactinella olafi, Ceratoikiscum ukhtensis. Своеобразие комплексу придают виды с хорошо развитыми апофизами и многочисленные иглистые формы. Среди радиолярий доманика выделены две морфологические группы: сферические Sphaerellaria, Spumellaria и иглистые Aculearia, отличающиеся избирательной приуроченностью к разным зонам моря: преобладание в осадке иглистых радиолярий над сферическими таксонами указывает на более холодные воды среды обитания радиолярий.

Доманиковая зона радиолярий расчленена на три подзоны: Rdm-1, Rdm-2 и Rdm-3.

Подзона Rdm-1 отвечает аммонитовой зоне Ponticeras domanicense и низам аммоноидной зоны Nordiceras timanicum. Комплекс радиолярий характеризуется относительно небольшой общей численностью и невысоким видовым разнообразием таксонов: сферические формы насчитывают 42 вида, а иглистые Aculearia представлены 23 видами.

Подзона Rdm-2 отвечает средней части аммоноидной зоны Nordiceras timanicum. Для нее характерно сокращение общего количества радиолярий в осадках до единичных экземпляров и низкое разнообразие как представителей сферических таксонов (13 видов), так и иглистых форм (10 видов). В сообществах численно доминируют иглистые формы Aculearia, что указывает на возможное поступление холодных вод (Афанасьева, 2000).

Подзона Rdm-3 отвечает верхней части аммоноидной зоны Nordiceras timanicum и отличается самым высоким разнообразием радиолярий. В комплексе преобладают сферические таксоны (до 93%), представленные 72 видами. Разнообразие иглистых Aculearia составляет 29 видов.

Глобальная трансгрессия и эвтрофикация бассейна в начале доманика привели к значительному увеличению таксономического разнообразия аммоноидей (в течение доманика возникло 17 видов и, по крайней мере, 5 родов).

Нижняя подсвита содержит комплекс аммоноидной зоны Ponticeras domanicense (табл. 1), включающий виды родов Ponticeras, Uchtites, Chutoceras, Manticoceras, Mixomanticoceras, Tornoceras, Linguatornoceras, большинство которых появились в это время.

Средняя и верхняя подсвита доманика содержат комплекс аммоноидей зоны Nordiceras timanicum (Becker et al., 2000) [= Manticoceras ammon (pars)] (табл. 1). В это время появился эндемичный род Nordiceras, новые виды Lobotornoceras и Phoenixites. Таксономический

состав, морфологический облик и экологическая структура сообществ аммоноидей по сравнению с низами доманика кардинально не изменились. В сообществах отсутствуют виды рода Probeloceras, которые известны из синхроничных отложений многих других районов мира. В комплексах доминируют разнообразные понтицератиды (Ponticeras и эндемичный род Uchtites). Эти формы с эволютной тонкодисковидной, многооборотной раковиной и сплющенной жилой камерой, были неспособны к активному плаванию, но, обладая значительным объемом фрагмокона, вероятно, могли совершать вертикальные миграции в толще воды, что позволяет рассматривать их как планктонную жизненную форму (Barskov et al., 2008). Понтицератиды быстро эволюционировали (возникло 9 видов), не выходя при этом за пределы планктонной адаптивной зоны. Их максимальное распространение приурочено к фазам наибольшего затопления, которые выделяются в разрезе, как «понтицерасовые слои». Торноцератиды в доманике представлены инволютными пахиконовыми формами (наименее специализированная форма по Barskov et al., 2008). Их эволюция была значительно медленней, а распространение не было четко связано с максимумами высокого стояния уровня моря.

Значительное видовое разнообразие, массовые захоронения раковин, часто достигающих очень крупных размеров, указывают на благоприятные условия для развития этих аммноидей, заселявших, вероятно, среднюю и верхнюю пелагиаль эвтрофного бассейна. Как только эвтрофные фации начинают меняться на лучше аэрированные фации (верхи доманика), разнообразие аммоноидей значительно уменьшается, главным образом, за счет вымирания высокоспециализированных понтицератид, которые, по-видимому, были хорошо адаптированы к соответствующим обстановкам.

Верхний фран, лыайольская свита

В начале позднего франа после значительной регрессии началось новое наступление моря с востока. Местонахождения позднефранских аммоноидей и радиолярий приурочены к наиболее глубоководным депрессионным и склоновым отложениям лыайольской свиты. Фауна лыайольской свиты значительно богаче и разнообразнее среднефранской. Свита расчленена на четыре пачки, отложения двух нижних интерпретируются как бассейновые, а двух верхних – как склоновые фации (Ovnatanova et al., 1999).

В лыайольской свите верхнего франа происходит изменение таксономического состава радиолярий, сокращается их морфологическое разнообразие и общее содержание в осадках. Комплекс характеризует зону Bientactinosphaera egindyensis – Polyentactinia circumretia и отвечает аммоноидным зонам Virginoceras ljaschenkovae и Manticoceras lyaiolense (табл. 1). При этом радиолярии первой, нижней пачки лыайольской свиты достаточно разнообразны 26 видов 13 родов. В комплексе доминируют таксоны со сферическим скелетом (21 вид), среди которых развиты формы с двумя разнонаправленными основными иглами: Bientactinosphaera egindyensis, B. obtusa, B. pittmani. Характерны очень своеобразные Russirad kazintsova с решетчатым скелетом и достаточно часты Borisella maksimovae, Bientactinosphaera variacanthina, Polyentactinia kossistekensis и P. rudihispida. Иглистые Aculearia представлены только 5 видами 3 родов.

Радиолярии во второй и третьей пачках лыайольской свиты отсутствуют.

В четвертой пачке встречен обедненный комплекс радиолярий, представленный редкими сферическими Bientactinosphaera variacanthina, Entactinia sp. и Astroentactinia sp. и иглистыми Palacantholothus sp. В самых верхних слоях четвертой пачки радиолярии представлены единичными сферическими Entactinia sp. и дисковидными Palaeodiscaleksus sp., что свидетельствует об обмелении палеобассейна.

На севере Тимано-Печорского бассейна радиолярии позднего франа найдены в разрезе по р. Унья (Назаров, 1988) (рис. 1). Комплекс включает Moskovistella allbororum, Entactinia cf. dissora, Bientactinosphaera cf. grandis, B. aff. cancellicula, Polyentactinia sp. и Astroentactinia sp.

В первой пачке лыайольской свиты, отвечающей регрессивной фазе, аммоноидеи отсутствуют. Наиболее разнообразные комплексы встречены во второй пачке, соответствующей максимуму трансгрессии (зона Virginoceras ljaschenkoae) (табл. 1). Большинство таксонов этой зоны – космополитные, вероятно, расселившиеся из перигондванских районов. По числу особей и видовому разнообразию в нем доминируют виды рода Manticoceras, некоторые – гигантских размеров. Присутствуют виргиноцератиды (виды Virginoceras и Carinoceras) с оксиконовой раковиной, которые, вероятно, активно заселяли вновь возникшие ниши дистального шельфа. Среди торноцератид Linguatornoceras и Aulatornoceras пришли на смену Tornoceras typum и Phoenixites. Морфологические изменения в этой группе лишь незначительно затронули форму раковины, но обороты стали заметно более узкими.

В комплексе аммоноидей из третьей и четвертой пачек (зона Manticoceras lyaiolense) преобладают виды Manticoceras. Среди них вымирают виды с оксиконовой раковиной, которые полностью исчезли к концу лыайольского времени (Becker et al., 2000). Сокращение морфологического разнообразия аммоноидей происходило на фоне постепенного падения уровня моря и заполнения глубоководной впадины, что привело к сокращению глубокого шельфа.

Конец позднефранского века на территории Тимано-Печорского бассейна ознаменовался общей регрессией моря, что привело к кризису сообществ радиолярий и аммоноидей. В мелководных отложени-

ях седьюсской свиты верхнего франа, перекрывающих лыайольскую, аммоноидеи и радиолярии неизвестны.

Рассмотренные изменения свидетельствуют о связи эвстатических и местных тектонических событий с эволюцией и миграциями франских радиолярий и аммоноидей Тимано-Печорского бассейна. Доманиковое время характеризуется расцветом пелагической биоты. Общее повышение уровня моря и увеличение площади глубокого шельфа в условиях тропического климата вызвало расцвет микропланктона, в том числе радиолярий. Этому способствовало и периодическое поступление в бассейн высококремнистых вод. Для аммоноидей возникновение бескислородных обстановок с сероводородным заражением вблизи дна стало причиной изменений в структуре сообществ, в которых стали доминировать высокоспециализированные планктонные формы.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”, проект “Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий” и РФФИ (проект № 07-04-00649).

Список литературы

Афанасьева М.С. Биостратиграфическое значение раннефранских радиолярий // Доклады Академии Наук. 1997. Т. 355. № 2. С. 217–222.

Афанасьева М.С. Атлас радиолярий палеозоя Русской платформы. М.: Научный Мир, 2000. 480 с.

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. I. Агониатиты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1969. Т. 124. 341 с.

Богословский Б.И. Девонские аммоноидеи. II. Гониатиты // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 127. 228 с.

Веймарн А.Б., Кузьмин А.В., Кононова Л.И., Барышев В.Н., Воронцова Т.Н. Проявление глобальных геологических событий на границе франского и фаменского ярусов в Тимано-Печорской провинции, центральных районах Русской платформы, на Урале и в Казахстане // Московская школа геологов в Казахстане (К 45-летию ЦКЭ геол. ф-та МГУ). М.: Изд-во Моск. ун-та, 1996. С. 67–78.

Кузьмин А.В., Яцков С.В., Орлов А.Н., Иванов А.О. “Доманиковый кризис” в развитии фауны франского морского бассейна на Южном Тимане (северо-восток Русской платформы) // Палеонтол. журн. 1997. № 3. С. 3–9.

Назаров Б. Б. Радиолярии палеозоя. Практическое руководство по микрофауне СССР. Т. 2. Л.: Недра, 1988. 232 с.

Яцков С. В., Кузьмин А. В. О соотношении комплексов аммоноидей и конодонтов в нижнефранских отложениях Южного Тимана // Бюлл. МОИП. Отд. Геол. 1992. Т. 67. №.6. С. 85–90.

Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S.V. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. Suppl., 2008, no. 11. P. 1168–1284.

Becker R.T. Anoxia, eustatic changes, and Upper Devonian to lowermost Carboniferous global ammonoid diversity // Systematics Association, Special Volume. 1993. V. 4. P. 115–163.

Becker R.T. Palaeobiogeographic relationships and diversity of Upper Devonian ammonoids from Western Australia // Records of the Western Australian Museum Supplement. 2000. V. 58. P. 385–401.

Becker R.T., House M.R., Kirchgasser W.T. Devonian goniatite biostratigraphy and timing of facies movements in the Frasnian of the Canning Basin, Western Australia. // Hailwood E.A., Kidd R.B. (Eds.). High Resolution Stratigraphy. London : Geological Society, 1993. P. 293–321 (Geological Society Special Publications. V. 70).

Becker T.R., House M.R., Menner V.V., Ovnatanova N.S. Revision of ammonoid biostratigraphy in the Frasnian (Upper Devonian) of the Southern Timan (Norheast Russian Platform) // Acta Geologica Polonica, 2000. V. 50. № 1. P. 67–97.

Kuz’min A.V., Yatskov S.V. Transgressive-Regressive events and conodont and ammonoid assemblages in the Frasnian of the South Timan // Cour.- Forsch.-Inst. Senckenberg. 1997. B. 199. S. 25–36.

Ovanatova N.S., Kuzmin A.V., Menner V.V. The succession of Frasnian Conodont Assemblages in the type sections of the Southern Timan-Pechora Province (Russia) // Boll. Soc. Paleontol. Ital. 1999. V. 37(2–3). P. 349–360.

ON THE HISTORY OF FRASNIAN RADIOLARIANS AND AMMONOIDS IN THE TIMAN-PECHORA BASIN

S. V. Nikolaeva, M. S. Afanasieva and V. A. Konovalova

The development of the radiolarian and ammonoid assemblages of the Frasnian beds of the Timan-Pechora Basin is discussed in the context of the continuous changes in sedimentary settings in the marine basin affected by global eustatic fluctuations and local tectonic events. The diversity and composition of radiolarian and ammonoid assemblages show a clear connection with abiotic factors in the history of the basin. A high diversity of ammonoids and radiolarians in the anoxic facies is documented.

ЭВОЛЮЦИЯ ОРТОЦЕРИД, НАУТИЛИД И АУЛАКОЦЕРИД НА РУБЕЖЕ РАННЕГО И СРЕДНЕГО ТРИАСА В ТЕТИЧЕСКОЙ ОБЛАСТИ

Е.С. Соболев[1], Э. Градинару[2]

[1]Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск
SobolevES@ipgg.nsc.ru

[2]Бухарестский университет, Румыния
egradin@geo.edu.ro

Неаммоноидные головоногие моллюски из пограничного интервала нижнего и среднего триаса Тетической области до последнего времени оставались полностью неизученными. Исследования разреза Дешли Кайра в Северной Добрудже (Румыния), в котором наблюдалась наиболее полная в Тетической области последовательность неаммоноидных головоногих моллюсков на границе оленека и анизия, восполняют этот пробел в нашем знании. Было установлено, что в оленёкско-анизийском пограничном интервале неаммоноидные головоногие моллюски представлены тремя отрядами: Orthocerida, Nautilida и Aulacocerida. В основном это новые виды уже известных родов, а также представители нескольких новых родов. Ортоцериды, наиболее многочисленные среди неаммоноидных цефалопод, представлены родами Trematoceras, Romanorthoceras gen.nov. (Pseudorthoceratidae) и Paratrematoceras (Orthoceratidae). Наутилиды включают роды Syringoceras, Deslinautilus gen.nov., Ascutitonautilus gen. nov. (Syringonautilidae) и Phaedrysmocheilus (Tainoceratidae). Из аулакоцерид встречены редкие представители родов Atractites (Xiphoteuthidae), в виде остатков фрагмоконов и Dictyoconites (Dictyoconitide). В терминальном оленеке ортоцериды характеризуются довольно разнообразным комплексом из пяти новых видов Paratrematoceras, Trematoceras и Romanorthoceras. Последний род имеет раковину циртоконового типа, которая является уникальной среди триасовых ортоцерид. Такого типа раковины характерны для палеозойских псевдортоцератид (прекрасная иллюстрация гетерохронной гомеоморфии). Комплекс наутилид включает три новых вида родов Deslinautilus и Phaedrysmocheilus. Род Syringoceras представлен одним новым видом.

Раннеанизийский комплекс ортоцерид включает Paratrematoceras productum, известный в подстилающих отложениях оленека и два новых вида родов Trematoceras и Paratrematoceras. Комплекс наутилид охарактеризован новыми видами Syringoceras и представителями нового рода Ascutitonautilus, который является прямым потомком оленёкского рода Deslinautilus. Развитие в данной филетической линии проходило в направлении постепенной утраты резких вентролатеральных перегибов (в виде продольных ребер) на раковине на поздних стадиях онтогенеза. В развитии рода Syringoceras преобладала тенденция к приобретению анизийскими представителями более грубой сетчатой скульптуры. Виды Dictyoconites со слабо развитой и тонкой скульптурой обычны для самых верхов оленека, в то время как в основании анизия встречаются более грубо скульптированные формы (D. kongazensis Kittl).

Таким образом, в тетическом триасе Северной Добруджи на рубеже оленека и анизия происходят существенные изменения в систематическом составе ортоцерид и наутилид. Три рода: Romanorthoceras, Deslinautilus и Phaedrysmocheilus, известные в позднем оленеке, не проходят в анизий, где в более обеднённом комплексе наутилид появляется редкий новый род Ascutitonautilus. Среди аулакоцерид изменения произошли только на видовом уровне.

Установлено, что в оленёкско-анизийском пограничном интервале Северной Добруджи неаммоноидные головоногие моллюски представлены тремя отрядами: Orthocerida, Nautilida и Aulacocerida. В основном это новые виды уже известных родов. Показано, что в тетическом триасе на рубеже оленека и анизия происходят существенные изменения в систематическом составе ортоцерид и наутилид.

THE EVOLUTION OF ORTHOCERIDS, NAUTILIDS AND AULACOCERIDS AT THE BOUNDARY BETWEEN THE EARLY AND MIDDLE TRIASSIC IN THE TETHYAN REALM

E.S. Sobolev, E. Gradinaru

It is established that in the Olenek-Anisian boundary interval of Northern Dobrudzha nonammonoid cephalopods are represented by three orders – Orthocerida, Nautilida and Aulacocerida. These are mainly new species of previously known genera. It is shown that in the Tethyal Realm, the taxonomic composition of orthocerids and nautilids changed significantly at the Olenekian-Aisian boundary.

РОД PARASPITICERAS (AMMONOIDEA): ПРОБЛЕМЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ И ЭВОЛЮЦИИ

Е.Ю. Барабошкин, И.А. Михайлова
Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова
Barabosh@geol.msu.ru

Представители гетероморфного рода Paraspiticeras Kilian давно привлекают к себе внимание палеонтологов, поскольку рассматриваются как возможный предок одного из важнейших аммонитовых надсемейств апта-альба Douvilleiceratacea (Михайлова, Барабошкин, 2008). В большинстве известных местонахождений представители Paraspiticeras единичны, а сам род традиционно считается барремским (Wright et al., 1996). Авторами собрана значительная коллекция Paraspiticeras из конденсированного разреза (3 м) цефалоподовых известняков (верхний готерив – нижний баррем; аналог фации “ammonitico rosso”) междуречья рр. Кача и Бодрак в Юго-Западном Крыму (рис. 1; табл. 1), причем большинство находок приурочено к готеривской части разреза (Барабошкин, 1997). Это побудило нас заняться ревизией данного рода.

Род Paraspiticeras установлен В. Килианом (Kilian, 1910)[1]. Типовым видом выбран Aspidoceras Percevali Uhlig, 1883.

Специфическими чертами этого рода являются эволютная вздутая раковина; слаборельефные одиночные или ветвящиеся ребра (иногда отсутствующие), пересекающие вентральную сторону; от одного до трех рядов бугорков и, самое главное, наличие умбиликального зияния.

Видовой состав после ревизии включает ?P. beneckei (Haug, 1889), P. groeberi Aguirre-Urreta, 1993, P. guerinianum (d’Orbigny, 1850), P. laeve (Fallot & Termier, 1923), P. pachycyclus (Uhlig, 1883), P. percevali (Uhlig, 1883), P. precrassispina (Roch, 1930), P. voironense (Pictet & de Loriol, 1858) и один новый вид.

Распространение. Большинство Paraspiticeras распространены в разрезах юга Европы и севера Африки в верхах готерива – нижнем барреме (рис. 1). Один представитель – P. groeberi, известен из одноименной зоны Аргентины, помещаемой то в основание баррема (Aguirre-Urreta, Rawson, 1993), то в верхи готерива (Mourgues, 2007). Анализируя находки P. beneckei из “верхнего баррема” Болгарии (Breskovski, 1975), встречающиеся с заведомо нижнебарремскими Kotetishvilia compressissima и Holcodiscus caillaudianus можно убедится, что распространение Paraspiticeras в этой стране также ограничено нижним барремом.

Происхождение. В. Килиан (Kilian, 1910) предполагал происхождение Paraspiticeras от Spiticeras, но А. Джанелидзе (Djanelidze, 1922) полностью отвергал эту точку зрения. Й. Видман (Wiedmann, 1966), основываясь на строении лопастной линии и положении в разрезе, считал, что барремские Paraspiticeras происходят от готеривских Leptoceras Uhlig в результате сворачивания спирали. Сейчас известно, что Leptoceras s.s. распространен в берриасе-валанжине, а морфологически близкий к нему Leptoceratoides Thieuloy – в барреме. Поскольку первые Paraspiticeras появляются в позднем готериве, ясно, что эта точка зрения не подтверждена Основываясь на некоторых чертах сходства с Simbirskites (сем. Polyptychitidae Wedekind согласно Wright et al., 1996), и на том, что появление в Paraspiticeras совпадает с проникновением в бассейн Тетис этих бореальных аммонитов, Р. Буснардо (Busnardo et al., 2003) предположил бореальное происхождение данного рода и поместил его в Polyptychitidae. Ж. Вермулен (Vermeulen, 2004) не поддержал эту точку зрения и отнес род к новому сем. Emericiceratidae Vermeulen. Кроме того, он отнес Crioceratites tuberosum Busnardo к роду Paraspiticeras, посчитав его наиболее древним представителем, а марокканский вид P. precrassispina (Roch) – его потомком. Мы не разделяем точку зрения Вермулена о принадлежности Crioceratites tuberosum к Paraspiticeras, поскольку обороты его раковины не соприкасаются, но согласны, что P. precrassispina является наиболее древним представителем Paraspiticeras, возможно происходящим от Crioceratites (Михайлова, Барабошкин, 2008).

Еще сложнее обстоит дело с потомками Paraspiticeras. Традиционно считалось, что от него происходят раннеаптские Procheloniceras Spath, Cheloniceras Hyatt или Roloboceras Casey (Wiedmann, 1966, Wright et al., 1996). Проведенная ревизия позволяет уверенно говорить об отсутствии находок Paraspiticeras в верхнем барреме, поэтому разрыв в 3 млн лет между его исчезновением и появлением первых Douvilleiceratacea, не позволяет считать данный род их прямым предком. Эту точку зрения разделяют и другие исследователи (Busnardo et al., 2003; Vermeulen, 2004), а также (Gildner, 2003). Последний показал на основе математического анализа лопастных линий, что Paraspiticeras стоит особняком от Douvilleiceras и Cheloniceras, и имеет большее сходство с представителями Scaphites. Вместе

[1] Все ссылки, за немногим исключением, см. в Klein et al., 2007.

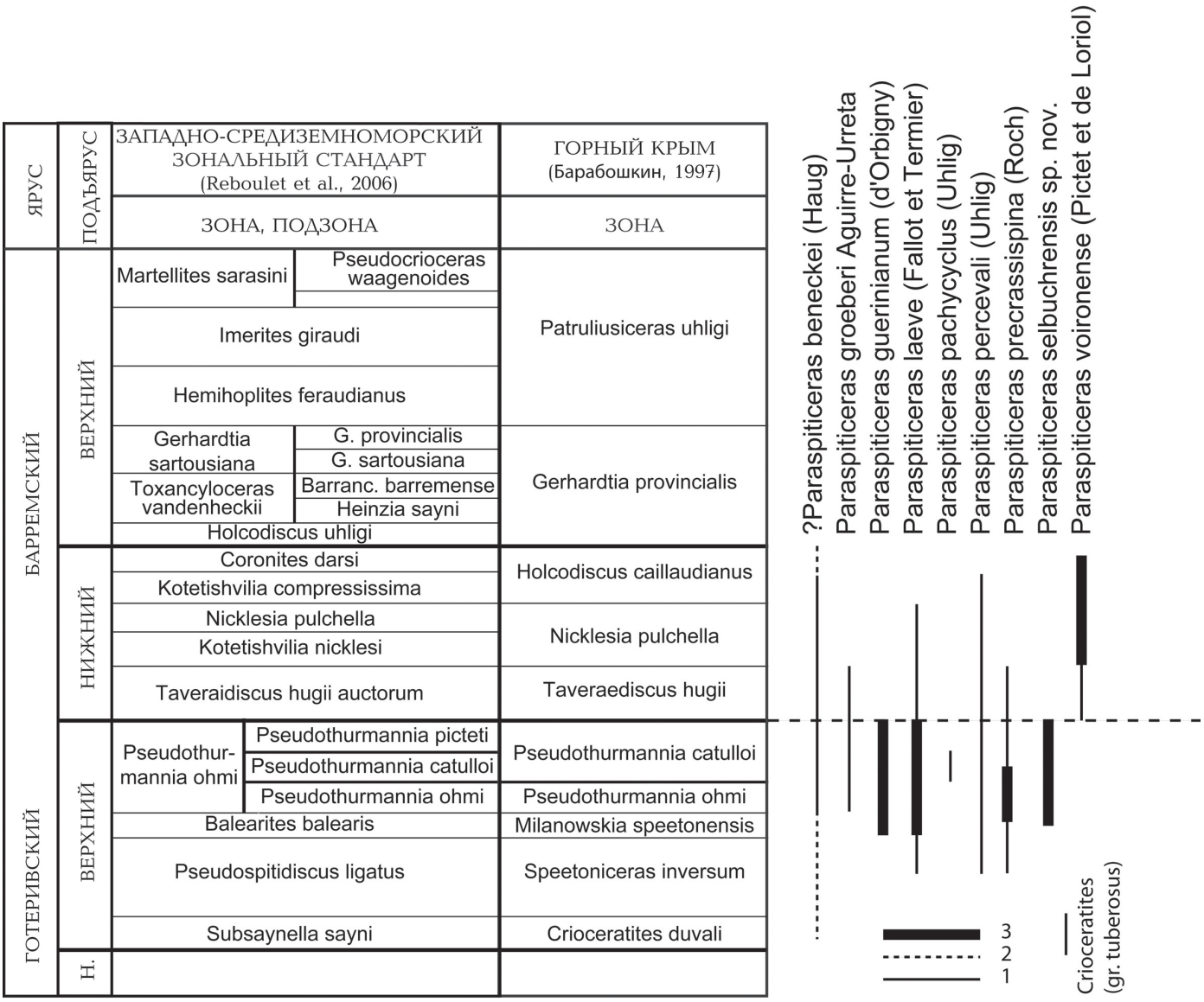


Рис. 1. Стратиграфическое распространение рода Paraspiticeras:
1 – достоверное, 2 – предполагаемое; 3 – в разрезах Юго-Западного Крыма.

с тем отмечается очевидное сходство уникального признака двураздельнсти умбиликальной лопасти у Paraspiticeras и хелоницератид, замеченное еще Й. Видманом (Wiedmann, 1966).

Список литературы

Барабошкин Е.Ю. Новые данные по стратиграфии готеривских отложений в междуречье Кача – Бодрак // Очерки геологии Крыма. М.: изд-во геол. ф-та МГУ, 1997. С. 27–53.

Михайлова И.А., Барабошкин Е.Ю. Переход от гетероморфности к мономорфности у раннемеловых ANCYLOCERATINA Wiedmann (AMMONOIDEA): филогенетические и палеогеографические аспекты // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Новосибирск: изд-во СО РАН, 2008. С.130–132.

Gildner R.F. A Fourier method to describe and compare suture patterns // Palaeont. Electron., 2003. Vol. 6. No.1. 12 p.

Klein J., Busnardo R., Company M., Delanoy G. et al. Fossilium Catalogus. I: Animalia. Lower Cretaceous Ammonites III. Bochianitoidea, Protancyloceratoidea, Ancyloceratoidea, Ptychoceratoidea // Leiden: Backhuys Publishers BV, 2007. 381 p.

Reboulet S., Hoedemaeker Ph.J., Aguirre-Urreta M.B. et al. Report on the 2nd international meeting of the IUGS lower Cretaceous ammonite working group, the “Kilian Group” (Neuchatel, Switzerland, 8 September 2005) // Cret. Res. 2006. Vol.27. P. 712–715.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Cretaceous Ammonoidea. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L, Mollusca 4 Revised // Kansas: Geol. Soc. Amer. & Univ. Kansas, 1996. xx + 362 p.

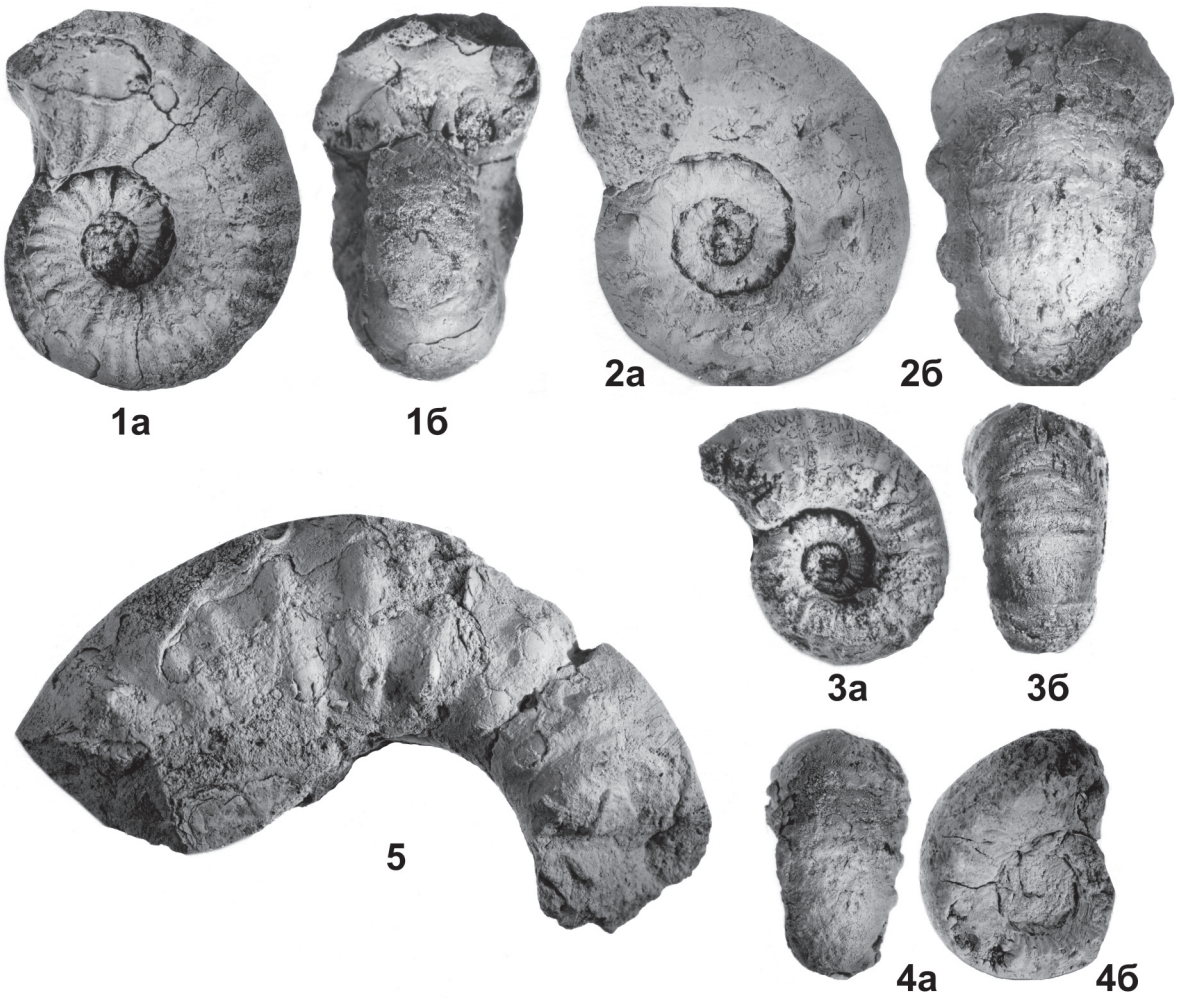


Таблица I.
Paraspiticeras из Юго-Западного Крыма; все изображения в натуральную величину, оригиналы хранятся в Музее землеведения МГУ. Фиг.1-3 происходят из подножья южного склона горы Сельбухра, сборы студентов МГУ; 4, 5 – из промоины на южном склоне г. Белая у с. Верхоречье, сборы Е.Ю.Барабошкина.
Фиг.1. P. guerinianum (d'Orbigny), экз. № 5/101: а – сбоку, б – с вентральной стороны; верхний готерив.
Фиг.2. P. laeve (Fallot et Termier), экз. № 9/101: а – сбоку, б – с вентральной стороны; верхний готерив.
Фиг.3. P. guerinianum (d'Orbigny), экз. № 14/101: а – сбоку, б – с вентральной стороны; верхний готерив.
Фиг.4. P. voironense (Pictet et de Loriol), экз. № 21/101: а - с вентральной стороны, б – сбоку; нижний баррем, зоны Nicklesia pulchella – Holcodiscus caillaudianus.
Фиг.5. P. precrassispina (Roch), экз. № 13/101, сбоку; верхний готерив, зоны Pseudothurmannia ohmi – P. catulloi (нижняя часть).

THE GENUS PARASPITICERAS (AMMONOIDEA): DISTRIBUTION AND EVOLUTION

E.Yu. Baraboshkin and I.A. Mikhailova

The heteromorph genus Paraspiticeras was revised based on an ammonoid collection from the Upper Hauterivian-Lower Barremian of the Southwest Crimea. The results indicate that this genus evolved from the Hauterivian heteromorph Crioceratites by the spiral coiling of the shell. The absence of descendants of Paraspiticeras in the Late Barremian contradicts the assumption that this genus was ancestral to the Aptian Douvilleicerataceae.

ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ АРКТИЧЕСКИХ И СРЕДНЕРУССКИХ PARACADOCERAS (CADOCERATINAE, AMMONOIDEA)

Д.Н. Киселев

Педагогический университет им. К.Д.Ушинского, Ярославль
dnkiselev@mail.ru

Аммониты подсемейства Cadoceratinae Hyatt, 1900 являются важнейшими стратиграфическими реперами верхнего бата и келловея в пределах Бореальной надобласти, в первую очередь для Арктического бассейна и Европейской России. Среди них особое место занимает группа видов, относящихся к Paracadoceras Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, рассматриваемых в качестве подрода Cadoceras Fischer, 1882 (Imlay, 1953; Callomon, 1985; 1993; Меледина, 1977; 1994; Гуляев, 2001; Киселев, 2001; 2005; Киселев, Рогов, 2007 и др.) или самостоятельного рода (Mitta, 2005; Гуляев, 2005; 2007). На протяжении последних десяти лет Paracadoceras изучается отечественными специалистами (Митта, 2000; Гуляев, 2001; 2007; Киселев, Рогов, 2007; Князев и др., 2007 и др.), что связано с детальным изучением пограничных отложений бата и келловея и разработкой инфразональной шкалы. Новый виток в изучении баткелловейского интервала позволил получить много новых данных о разнообразии Paracadoceras, временной последовательности их распространения в разных регионах и создать новые филогенетические построения. Новые знания породили и новые вопросы, касающиеся всех аспектов систематики таксона. В первую очередь к ним относятся проблема диагностики Paracadoceras, и разночтения в диагностике входящих в него видов. Последнее связано не только с номенклатурными проблемами, неоднократно обсуждавшимися в литературе, но и с наличием параллелизмов в развитии отдельных его филолиний. Отсутствие единого взгляда на решение этих вопросов напрямую отражается в стратиграфических построениях. В первую очередь это затрагивает надежность корреляции биостратиграфических шкал верхнего бата-нижнего келловея Европейской России и различных регионов Арктики, построенных на основе распространения Paracadoceras.

Ниже обсуждается идея независимого, параллельного развития (ПР) «паракадоцерасового» морфотипа от единого предка в Арктическом бассейне и Европейской России. Эта идея редко обсуждалась в литературе, и в неявном виде просматривалась в ряде работ, посвященных стратиграфической последовательности видов и систематике Paracadoceras (Callomon, 1985; Меледина, 1994; Митта, 2000; Гуляев, 2001). Неоднократно разными авторами предполагалось обратное: в раннем келловее территория Европейской России (Среднерусское море) и ряд регионов Арктического бассейна (в первую очередь Северная Сибирь) были единой областью видообразования Paracadoceras, в которой распространен общий набор видов. Следовательно, арктические и среднерусские виды Paracadoceras характеризуются совместным, непараллельным развитием (НР). Это просматривается в названиях и индексации базальной зоны келловея в северосибирских шкалах, где в качестве вида-индекса долгое время использовался среднерусский Cadoceras elatmae (Сакс и др., 1963; Меледина, 1977 и др.). Лишь впоследствии С.В. Меледина (1994) отказалась от этой индексации в пользу C. anabarense, показав, что зона Anabarense отличается от среднерусской зоны Elatmae специфическим и различным набором аммонитов.

Позднее Д.Б. Гуляев (2005) предположил, что C. anabarense является одним из подвидов C. elatmae. Это указывает на то, что автор придерживался НР-версии. Впоследствии данная версия была им отвергнута, и название anabarense уже не используется в новой статье (Гуляев, 2007).

В недавней работе сибирских авторов, посвященной стратиграфии пограничных горизонтов бата и келловея (Князев и др., 2007) вновь просматривается поддержка авторами НР-версии. В предлагаемой зональной шкале верхнего бата и нижнего келловея Северной Сибири выделяется зона C. elatmae–C. emelianzevi, в которой упоминается комплекс среднерусских видов, в частности C. elatmae (Nik.), C. frearsi (Orb.), C. ex gr. stupachenkoi Mitta. В статье не обсуждается природа появления в келловее среднерусских видов в акватории Северной Сибири (она может быть и миграционной), но в частной переписке один из авторов пояснил, что рассматривает C. elatmae как “морфологического колосса», в поле изменчивости которого попадает C. anabarense.

Существование различных точек зрения на систематику позднебатских и раннекелловейских кадоцератин и отсутствие общепринятой модели филогенеза можно объяснить отсутствием в литературе специального сравнительного исследования морфологии видов Paracadoceras по ведущим морфологическим признакам. Попытка такого исследования была предпринята

автором, результаты которой кратко изложены в одном из разделов работы (Киселев, Рогов, 2007). Ниже дается уточненная и дополненная картина полученных ранее результатов.

Методика проведенных исследований основана на изучении морфологических трендов – корреляций таксономически значимых признаков, сочетающихся с временной последовательностью. Выявление подобного сочетания служит доказательством того, что синдром таксономически значимых признаков является и филогенетическим значимым. Как было показано ранее (Киселев, Рогов, 2007), основные филогенетически значимые признаки (ФЗП), по которым осуществляется диагностика видов у Paracadoceras, находятся на конечном обороте (КО) и конечной жилой камере (КЖК). К ним относятся два признака: а) количество первичных ребер и (или) производных от них приумбиликальных, косо наклоненных, бугорков, или булл (bullae) – (пР); б) относительный диаметр умбилика (в процентах от диаметра раковины) – (У%). Таким образом, морфологические тренды у Paracadoceras связаны с характером корреляции пР и У%.

Изучение морфологических трендов проводилось на основе данных измерений ФЗП на стадии КО всех экземпляров большинства валидных видов Paracadoceras, изображенных в литературе, а также экземпляров, представленных в коллекциях. Непременным условием является измерение всех возможных номенклатурных типов и топотипов. Составленная база данных включает измерения для 9 видов Paracadoceras, из которых 7 видов представлены номенклатурными типами (голотип/неотип и паратипы), топотипами и экземплярами не из типовой местности, а остальные (C. (P.) frearsi и C.(P.) anabarense) – только топотипами. Наибольшее число измерений (34) приведено для C. (P.) elatmae (таблица 1).

Среднерусская филолиния. Стратиграфическая последовательность видов Paracadoceras наиболее полно и детально прослежена в разрезах нижнего келловея Европейской России, поэтому она может служить модельным эталоном морфологического тренда в развитии этого таксона в раннем келловее. Начиная с конца позднего бата эта последовательность включает пять видов: C. (P.) bodylevskyi (поздний бат) – C.(P.) breve – C.(P). frearsi – C. (P.) sp. (frearsi/elatmae) – C. (P.) elatmae (ранний келловей, зона Elatmae) (по Киселев, Рогов, 2007). Несмотря на то, что номенклатура видов данной цепочки не является общепринятой, их число и последовательность можно считать установленными по результатам ряда исследований (Митта, 2000; Гуляев, 2001; 2005; 2007; Киселев, Рогов, 2007 и др.). Эта последовательность легла в основу предложенных инфразональных шкал.

Развитие морфотипа КО Paracadoceras в фазе Elatmae раннего келловея начинается с крайне инволютной раковины с минимальным числом первичных ребер или булл (ur-морфотип по (Киселев, Рогов, 2007). Эта стадия начинается еще в конце позднего бата (гемера bodylevskyi). На протяжении фазы Elatmae происходит постепенное разворачивание спирали, что приводит к расширению умбилика и увеличению числа пР. Завершение этой морфологической тенденции происходит в гемере elatmae и появления UR-морфотипа (эволютные обороты с густой скульптурой) (рис. 1). Таким образом, наблюдается очень четкое сочетание временной последовательности видов и скоррелированных преобразований признаков КО (коэффициент корреляции между У% и пР составляет 0,68), которые можно считать филогенетическими. Соответственно, UR-морфотип можно считать филогенетически более «продвинутым» по сравнению с ur-морфотипом.

Рассмотренная картина несколько отличается от ранее предложенной (Киселев, Рогов, 2007, рис. 8). Во-первых, внесены новые измерения в базу данных C.(P.) elatmae, вследствие чего морфологическое признаковое поле вида существенно увеличилось и перекрылось с таковым C.(P.) frearsi. Вероятно, признаковые поля остальных видов должны быть больше, но, к сожалению, выяснить это на настоящий момент невозможно.

Во-вторых, из данной картины изъяты измерения C. apertum Callomon et Birkelund. Это связано с тем, что положение данного вида в роде Cadoceras не совсем ясно. Возможно, он относится к филолинии с Cadoceras calyx Spath (подроду Bryocadoceras Meledina, по Меледина, 1977 или Cadoceras s. str по Гуляев, 2005).

Рассмотренные морфологические преобразования у Paracadoceras сопровождались сокращением и смещением ареалов у более поздних видов. У ранних видов ареал охватывает значительную территорию, включающую отдельные регионы Арктики и Суббореальной провинции: C. (P.) bodylevskyi – Арктическая Канада, Европейская Россия; C.(P.) breve – Арктическая Канада (Юкон), В. Гренландия, Англия, Европейская Россия, С. Кавказ. Начиная с гемеры frearsi ареалы последующих видов расположены лишь в пределах Суббореальной провинции – Европейской России и З. Европе. Не исключено, что C.(P). frearsi еще присутствует в В. Гренландии, как об этом упоминает Калломон (Callomon, 1993), но это заявление до сих пор не подтверждено доказательствами. Также не доказано присутствие C. (P.) elatmae в С. Сибири, несмотря на то, что этот вид не раз упоминался в списках видов из базальных горизонтов келловея. По мнению автора данной статьи, все изображенные экземпляры из сибирских разрезов, обозначенные как C. elatmae (Павлов, 1913; Воронец, 1962; Меледина, 1977 и др.) относятся к группе сугубо арктических Paracadoceras.

Таким образом, есть основания считать, что в фазу Elatmae на территории Европейской России сформировался самостоятельный центр видообразования Paracadoceras, который дал эндемичную филолинию, включающую C.(P). frearsi, C. (P.) sp., C. (P.) elatmae,

Таблица 1.
Экземпляры C. (Paracadoceras) с конечной жилой камерой, по которым проведены измерения: пР – число первичных ребер на конечный оборот, У% – относительный диаметр умбилика. Возраст соответствует: bt3-2 –зоне Calyx (Callomon, 1993); k1/1-1 – нижней части подзоны Keppleri; k1/1-2 – средней части подзоны Keppleri; k1/1-3 – верхней части подзоны Keppleri стандартной европейской шкалы.

Вид Cadoceras	возраст	Регион	Номенклатура	У%	пР
C. (P.) bodylevskyi Frebold	bt3-2/3	А. Канада	Голотип: Frebold, 1964, т. 17, ф.1	25,619	15
C. (P.) bodylevskyi Frebold	bt3-2/3	А. Канада	Паратип: Frebold, 1964, т. 19, ф.1	24,787	15
C. (P.) bodylevskyi Frebold	bt3-2/3	А. Канада	Паратип: Frebold, 1964, т. 19, ф.2	20,284	i16
C.(P.) breve Blake (= C. bodylevskyi)	k1/1-1	А. Канада	Poulton 1987, т. 27, ф. 4	28,885	19
C.(P.) breve Blake (= C. bodylevskyi)	k1/1-1	А. Канада	Poulton 1987, т. 27, ф.2	30,718	19
C.(P.) breve Blake (=C. tchegemicum)	k1/1-1	С. Кавказ	Паратип: Ломинадзе, 2004, т. 2, ф.1	27,348	18
C.(P.) breve Blake (=C. variabile)	k1/1-1	Е.Рос. – Пижма	Меледина, 1994, т. 8, ф. 1	33,14	17
C. (P.) chisikense Imlay	~k1/1-2	Ю. Аляска	Голотип: Imlay, 1953, т. 43, ф.6	34,848	24
C. (P.) glabrum Imlay	~k1/1-3	Ю. Аляска	Голотип: Imlay, 1953, т. 34, ф. 12	37,383	40
C. (P.) multiforme Imlay	~k1/1-3	Ю. Аляска	Голотип: Imlay, 1953, т. 42, ф. 8	33,333	27
C. (P.) multiforme Imlay	~k1/1-3	Ю. Аляска	Паратип: Imlay, 1953, т. 42, ф. 10	35,398	25
C. (P.) multiforme Imlay	~k1/1-3	С. Сибирь	Меледина, 1977, т. 19, ф. 1	36,363	40
C. (P.) anabarense Bodylevsky	~k1/1-3	С. Сибирь	Топотип: Меледина, 1977, т. 21, ф. 1	37,5	45
C. (P.) anabarense Bodylevsky	~k1/1-3	С. Сибирь	Топотип: Князев и др., 2007, т. 2 ф. 1	36,55	29
C. (P.) anabarense Bodylevsky	~k1/1-3	С. Сибирь	Топотип: экз.177/42 (колл. Князева)	31,22	32
C. (P.) anabarense Bodylevsky	~k1/1-3	С. Сибирь	Топотип: ЯрГПУ Ан-1	31,31	29
C. (P.) pishmae Meledina (=?C. elatmae)	k1-3	Е.Рос. – Пижма	Топотип: Меледина, 1977, т. 19, ф,1	36,22	46
C. (P.) frearsi (Orbigny) (=C. elatmae)	~k1/1-3	С. Кавказ	Ломинадзе, 2004, т.1, ф.6	35,835	19
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Елатьма	Неотип: Митта, 2000б т. 16, ф. 1	43,269	21
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Железн.	Митта, 2000, т.17, ф. 2	41,666	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Просек	ЯрГУ: 8/1424	40,648	21
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос.– Просек	ЯрГУ: а76	36,587	20
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Просек	ЯрГУ: а86	34,839	20
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Просек	ЯрГУ: ВП-1896/7	37,75	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Просек	ЯрГУ: ВП-1896/8	36,23	20
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Просек	ЯрГУ: ВП-1896/9	39,71	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Ю. Германия	Schlegelmilch, 1985, т. 41, ф.12	40,653	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Елатьма	Топотип: ЯрГПУ: Е-22	39,72	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-24_3_2	43,85	23

Продолжение Таблицы 1.

Вид Cadoceras	возраст	Регион	Номенклатура	У%	пР
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-24_3_3	43,51	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-31_3_3a	37,72	21
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-31_3_3b	37,35	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-31_3_1	36,15	24
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-32_3_3	33,17	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-32_3_4	37,63	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-39_3_2	40,75	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-39_3_3a	40,4	24
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-39_3_3b	36,64	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-39_3_4	43,11	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-3_3_1	40,3	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-40_3_4a	41,44	24
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-40_3_4b	44,33	20
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-42_3_2a	38	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-42_3_2b	36,5	21
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-42_3_2c	36,82	23
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-43_3_2	38,06	26
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-4_3_4	38,11	22
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-8_3_4	33,44	20
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-9_3_5a	37,08	24
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-9_3_5b	39,94	21
C. (P.) elatmae Nikitin	k1/1-3	Е.Рос. – Саратов	am-9_3_2	33,87	21
C. (P.) frearsi (Orbigny)	k1/1-2	Е.Рос. – Елатьма	Топотип: Митта, 2000, т.10, ф. 1	37,815	20
C. (P.) frearsi (Orbigny)	k1/1-2	Е.Рос. – Елатьма	Топотип: ЯрГПУ: a1489	35,478	19
C. (P.) frearsi (Orbigny)	k1/1-2	Е.Рос. – Елатьма	Топотип: ЯрГПУ: ВП-1896/10	33,6	19

которые впоследствии в фазе Subpatruus дали столь же эндемичную филолинию Cadochamoussetia. Виды этих филолиний могли мигрировать в соседние акватории на территории З. Европы и С.Кавказа, но в Арктический бассейн, видимо, не проникали.

Арктическая филолиния. В Арктическом бассейне в фазу Elatmae происходит развитие самостоятельной группы Paracadoceras, включающую C. (P.) anabarense, C. (P.) multiforme, C. (P.) chisikense, C. (P.) glabrum распространенных, в основном, на территории С.Сибири и Ю.Аляски. Точная хронологическая последовательность этих видов до сих пор не выяснена, поэтому в данной работе они рассматриваются как единая группа. Также не выявлено в арктических разрезах стратиграфическое положение этих видов относительно C. (P.) bodylevskyi и C.(P.) breve. Выяснение хронологических отношений всех этих видов может состоять в изучении морфологических трендов по вышеописанной методике.

Поведение признаков КО у данной группы образует выраженный морфологический тренд, аналогичный таковому в среднерусской филолинии: развитие начинается с ur- морфотипа C. (P.) bodylevskyi, а заканчивается UR-морфотипом C. (P.) glabrum. Корреляция между признаками высока (r=0,81), и имеет тот же характер зависимости, что и у среднерусской линии (рис.

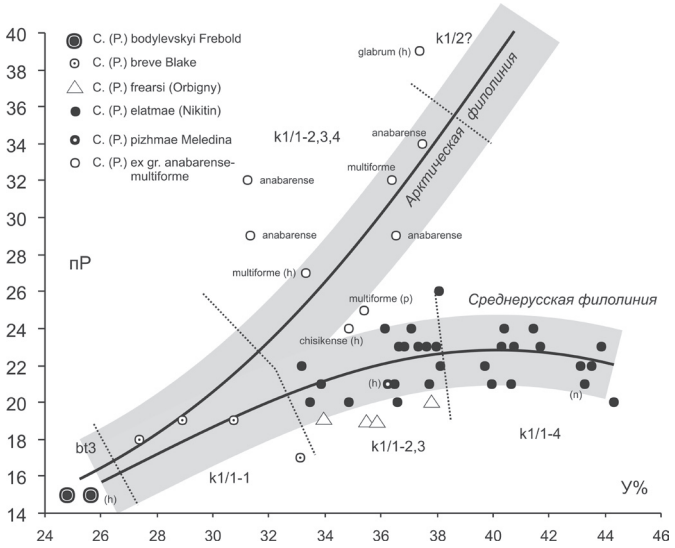


Рис. 1. Корреляционные тренды изменения признаков КО у среднерусских и арктических Paracadoceras. Черной линией показаны соответствующие кривые полиномиальной зависимости, пунктирной линией – границы между временными интервалами: bt3 – поздний бат; k1/1-1 – гемера breve; k1/1-2 – гемера frearsi; k1/1-3 – гемера elatmae subsp.; k1/1-4 – гемера elatmae раннего келловея. Сокращения: (h) – голотип, (n) – неотип, (p) – паратип.

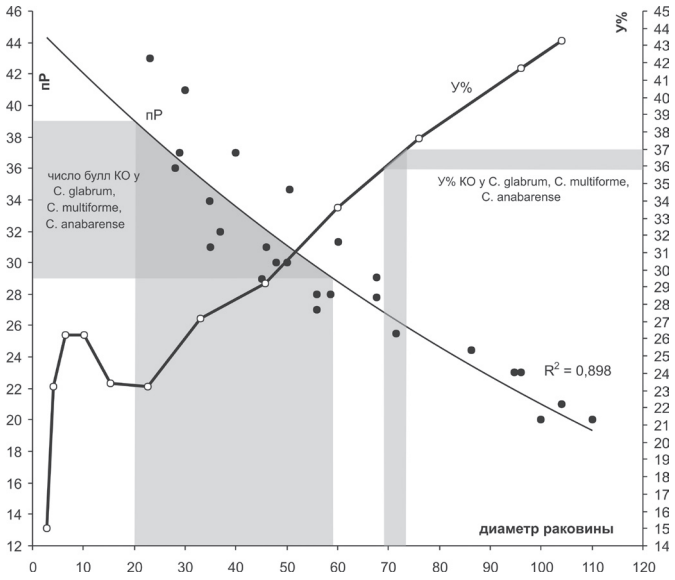


Рис. 2. Изменение в онтогенезе относительного диаметра пупка и числа первичных ребер у Cadoceras elatmae (Nik.). Кривая пР построена по нескольким экземплярам разных коллекций, в т.ч. и по данным Бодылевского (1925, с. 73). Кривая У% построена по измерениям одного образца (ЯрГПУ 4/23, Просек). Заливкой показана проекция признаков КО арктических Cadoceras на онтогенетические кривые.

1). Но в отличие от последней, у арктической группы линия морфологического тренда занимает самостоятельное поле в морфологическом пространстве Paracadoceras, что связано с большей плотностью скульптуры на КО, по сравнению со среднерусской линией.

Изложенное позволяет сделать следующие выводы:

А. Виды C. (P.) anabarense, C. (P.) multiforme, C. (P.) chisikense и C. (P.) glabrum имеют более «продвинутый» морфотип КО по сравнению с C. (P.) bodylevskyi и C.(P.) breve, и следовательно, являются более молодыми. Соответственно, C. (P.) bodylevskyi и C.(P.) breve можно рассматривать в качестве предков этой группы.

Б. Развитие паркадоцерасового морфотипа у арктической филолинии происходило по тому же принципу, что и у среднерусской филолинии, но совершенно независимо. Таким образом, развитие обеих филолиний является параллельным, но происходящее от единого предка. Точкой дивергенции может служить C.(P.) breve.

В. Виды C. (P.) anabarense, C. (P.) multiforme, C. (P.) chisikense нельзя рассматривать как синонимы C.(P). frearsi и C. (P.) elatmae. Они являются стратиграфическими аналогами последних в Арктическом бассейне. Более тонкие возрастные отношения этих видов предположить невозможно, поскольку морфологические ареалы C. (P.) anabarense и C. (P.) multiforme почти полностью перекрываются. Возможно, эти виды являются синонимами.

Г. Способ филогенетических преобразований КО у видов арктической и среднерусской филолиний был различным. Обращает внимание то, что морфотип КЖК у финальных видов арктической филолинии напоминает средние обороты C. (P.) elatmae – по У% и пР (рис. 2), а также степени выраженности булл (они больше напоминают первичные ребра, нежели бугорки). Это указывает на то, что арктическая филолиния развивалась за счет выпадения последних стадий онтогенеза, т.е. путем брадигенеза. Вследствие этого КО сохраняли признаки средних оборотов и сочетали плезиоморфные признаки с апоморфными. Среднерусская линия, предположительно, эволюционировала по пути геронтогенеза, или удлинения онтогенеза. На это указывает отсутствие признаков средних оборотов на КЖК у последних среднерусских Paracadoceras.

Список литературы

Бодылевский В.И. Развитие Cadoceras elatmae Nik. // Ежегод. русск. палеонтол. о-ва. 1925. Ч. 1. С. 61–94.

Воронец Н. С. Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. 236 с.

Гуляев Д.Б. Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата–нижнего келловея Центральной России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.

Гуляев Д.Б. Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 64–70.

Гуляев Д.Б. Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловея опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, бассейн р. Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2007. С. 49–58.

Киселев Д.Н. Значение однолинейной и «кустистой» моделей филогенеза аммонитов семейства Cardioceratidae для детальной корреляции келловея бореальной и суббореальной провинций // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». 2001. С. 66–68.

Киселев ДН., Рогов М.А. Инфразональная стратиграфия и аммониты пограничных средне-верхневолжских отложений Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Москва: ГИН РАН. 2005. С. 135–139.

Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. Зональная шкала верхнего бата и нижнего келловея Северной Сибири по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: Изд-во ЯГПУ, 2007. С.124–131.

Ломинадзе Т.А. Келловейские кадоцератины Кавказа // Труды ГИН АН Грузии. Нов. Сер. 2004. Вып. 119. С. 347–369.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1977. Вып. 365. 289 с.

Меледина С.В. Бореальная средняя юра России // Тр. ИгиГ СО РАН. 1994. Вып. 819. 184 с.

Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.

Павлов А.П. Юрские и нижнемеловые Cephalopoda северной Сибири // Зап. Имп. Акад. Наук. Сер. 8. 1913. Т.21. №4. 68 с.

Сакс В.Н., Ронкина З.З. и др. Стратиграфия юрской и меловой систем Севера СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 227 с.

Callomon J.H. The Evolution of the Jurassic Ammonite Family Cardioceratidae // Spec. Pap. Palaeontol. 1985. № 33. P. 49–90.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

Imlay R.W. Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet regions // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1953. № 249-B. P.41–108.

Frebold H. The Jurassic faunas of the Canadian Arctic. Cadoceratinae // Bull. Geol. Surv. Canada. 1964. № 119. 27 pp.

Mitta V.V. Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the Middle Reaches of the Volga River // Paleontol. Journ. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. 629–644.

Poulton T.P. Zonation and correlation of Middle Boreal Bathonian to Lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine river, Northern Yukon // Bull. Geol. Surv. Canada. 1987. № 358. P.1–155.

Schlegelmilch R. Die Ammoniten des süddeutschen Doggers. Ein Bestimmungsbuch für Fossiliensammler und Geologen. Stuttgart, New York: G.Fischer Verlag, 1985. 284 S.

PARALLEL EVOLUTION OF THE ARCTIC AND CENTRAL-RUSSIAN PARACADOCERAS (CADOCERATINAE, AMMONOIDEA)

D.N. Kiselev

At the beginning of the Early Callovian (Elatmae Phase) the territory of European Russia and the Arctic Basin were independent centers of the Cadoceras (Paracadoceras) speciation. Two Paracadoceras lineages evolved independently in these places, and developed the same shell morphotype. The final members of both lineages (C. (P.) elatmae and C. (P) anabarense) are considered as stratigraphic analogues.

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ КИМЕРИДЖСКИХ И БЕРРИАССКИХ АММОНИТОВ СО СЛЕДАМИ ОКРАСКИ

М.А. Рогов[1], В.А. Перминов[2]

[1]Геологический институт РАН, Москва
russianjurassic@gmail.com

[2]ЦЭНТУМ, Феодосия, Украина
formula162@mail.ru

Введение

Находки раковин моллюсков со следами сохранившейся прижизненной окраски известны из всех ярусов фанерозоя, но в большинстве местонахождений они исключительно редки. Особенно это утверждение справедливо для аммонитов: даже в тех местонахождениях, где известны находки раковин других моллюсков, в том числе головоногих, со следами прижизненной окраски, у аммонитов она может отсутствовать (Mapes, Davis, 1996).

Удивительно, но по сравнению с узором на раковинах других головоногих и тем более двустворчатых и брюхоногих моллюсков (не говоря уже о разнообразии окраски мантии современных колеоидей), окраска аммонитов, по-видимому, была исключительно проста. Все описанные в литературе типы окраски у аммонитов представлены продольными (в отличие от современного наутилуса, параллельными линиям нарастания) или поперечными полосами или, в редких случаях, их сочетаниями (Mapes, Davis, 1996; Baudouin, 2006). Очень близкую морфологию имеют также так называемые ложные следы окраски (“false colour patterns”, Klug et al., 2007), которые, как правило, отличаются меньшей упорядоченностью и появление которых связывается с задержками роста. Подобные образования обычно присутствуют только на терминальном обороте. Очень близки к следам прижизненной окраски раковин и изредка наблюдающиеся у аммонитов примеры схемохромии (schemochromy) – окраски, возникающей из-за интерференции в тонких слоях арагонита (Joly, Baudouin, 2006).

Большинство аммонитов, для которых известны находки следов окраски, характеризуются уплощёнными слабо скульптированными дисковидными раковинами, хотя известны единичные находки и у аммонитов с иной морфологией (см., напр., Arkell et al., 1957, рис. 138, B).

Несколько чаще и в более разнообразных условиях у аммонитов отмечаются остатки черной полосы на терминальном устье, аналогичной таковой у современного наутилуса (Klug et al., 2007).

Материал

До сих пор находки подавляющего числа юрских аммоноидей со следами окраски были известны из нижней юры, тогда как средне-верхнеюрские (келловей-оксфордские) формы были более редки. Из нижнего мела подобные находки не были известны. Из последних следы окраски (как прижизненной окраски раковин, так и схемохромии) фиксируются у филлоцератид (Joly, Baudouin, 2006), известны также единичные примеры возможных следов окраски у Quenstedtoceras (Nishiguchi, Mapes, 2008) и оксфордских оппелиид Trimarginites (?) (Arkell et al., 1957).

Нами были изучены раковины аммонитов из подотряда Haploceratina, принадлежащие Haploceras (Hypolissoceras) cf. carachteis (Zieschn.) и Haploceratinae indet. (?), а также Neochetoceras cf. subsidens (Font.), которые происходят, соответственно, из нижнего берриаса окрестностей Феодосии и верхнего кимериджа разреза Городищи.

Образец из Городищ (рис. 1a), представленный небольшой частью оборота с перламутровым слоем, характеризуется присутствием хорошо выраженных более темных и более светлых, совпадающих с линиями нарастания и серповидно изогнутых расширяющихся в направлении вентральной стороны полос. В отличие от прижизненной окраски раковин, которая проявляется лишь на её внешней поверхности, в данном случае мы имеем дело со схемохромией, которая, хотя и является весьма редко наблюдаемым явлением, по всей видимости, не имеет никакого отношения к узору на раковине аммонита.

Три экземпляра из титона Феодосии, относящиеся к Haploceras (Hypolissoceras) cf. carachteis (Zeuschn.) (рис. 1b,c) представлены ядрами, на которых частично сохранился внешний слой раковины. На двух из них в верхней части боковой стороны хорошо видна светлая, отливающая перламутром полоска. Аналогичная, хотя и более тонкая полоска прослеживается также в приумбиликальной части одной из раковин.

Ещё одна форма, отличающаяся от известных представителей гаплоцератин хорошо развитыми вентролатеральными бугорками (Haploceratinae indet., рис. 1d), так же как и представители Haploceras (Hypolissoceras), имеет светлую продольную полосу на раковине, расположенную чуть выше средней части боковой стороны.

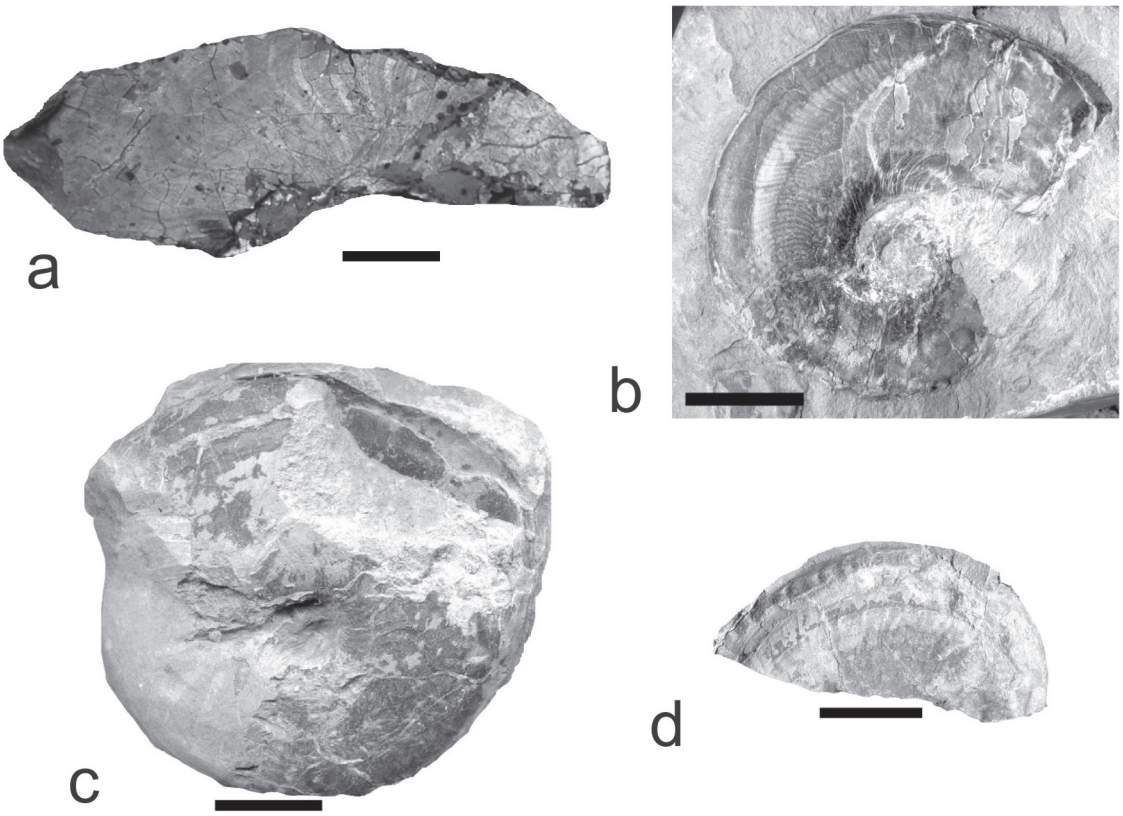


Рис.1. Кимериджские и берриасские аммониты со следами окраски (масштабная линейка 1 см): a – Neochetoceras cf. subsidens (Font.), экз. № МК2890, ГИН (сборы Рогова), Городищи (53°34'54" N; 48°25'18" E), слой 9/9, верхний кимеридж, зона Autissiodorensis, подзона Subborealis, фаунистический горизонт aff.rebholzi; чередование светлых и темных изогнутых полос связано с схемохромией; b-c – Haploceras (Hypolissoceras) cf. carachteis (Zeuschn.), мыс Ильи у г.Феодосия (45°00,827' N; 35°25,455' E), нижний берриас: b – экз. № 18/1, ЦЭНТУМ (сборы Перминова), со следами окраски в виде двух продольных полос; c – экз. № 18/2, ЦЭНТУМ (сборы Перминова), без видимых следов окраски; d – Haploceratinae inted., экз. № 18/2, ЦЭНТУМ (сборы Перминова), мыс Ильи у г. Феодосия (45°00,827' N; 35°25,455' E), нижний берриас; со светлой полосой в верхней части боковой стороны.

Обсуждение

Изученные образцы относятся к наиболее молодым из юрских и наиболее древним из меловых аммонитов, у которых установлены следы окраски. Схемохромия, наблюдаемая у Neochetoceras, практически не отличается от описанной у других потомков оппелиин – оксфордских Trimarginites. Столь же устойчивыми были для дискоконических оппелиин и их верхнеюрских потомков, принадлежащих к семействам Ochetoceratinae и Taramelliceratinae (имеются в виду те их представители, которые имеют типичную для оппелиин дисковидную раковину), характер развития лопастной линии и скульптура, которая обычно представлена тонкими, как правило, слабыми, серповидно изогнутыми ребрами.

Крымские аммониты из нижнего берриаса несут следы окраски, аналогичной наблюдаемой у ряда других форм, относящихся к самым разным группам мезозойских аммонитов (см., напр., Arkell et al., 1957, рис.138 A; Joly, Baudouin, 2006, табл.II, фиг.6-7; Nishiguschi, Mapes, 2008, рис.8.3). Интересно, что из трех имеющихся в наличии экземпляров Haploceras (Hypolissoceras) cf. carachteis (Zeuschn.) явные следы продольной полоски фиксируются на двух, тогда как третий аммонит (рис. 1c) следов такой окраски лишён. Ранее различия в окраске у аммонитов, вероятно, принадлежащих к одному виду, уже отмечались в нижней юре (Mapes, Davis, 1996), хотя возможные причины таких различий не оговаривались. Нам представляется, что в данном случае можно предположить два наиболее вероятных объяснения: 1) мы имеем дело с проявлениями изменчивости, диморфизма или полиморфизма (аналогичным наблюдаемым у многих современных моллюсков, например, гастропод) и 2) эти различия могут быть связаны с особенностями сохранности аммонитов.

Функциональное значение окраски раковин аммонитов не ясно. В отличие от современных наутилусов, у которых окраска отсутствует на конечной жилой камере, у аммоноидей такие случаи не известны.

Окраска раковин аммонитов также заметно отличается от окраски раковин наутилусов своей простотой и согласованностью с линиями нарастания. Скорее всего, в большинстве случаев полосы на раковинах аммонитов могли служить для укрепления раковины или являться побочным продуктом метаболизма.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (гранты 06-05-64284 и 06-05-64167) и Гранта Президента РФ МК.856.2008.5.

Список литературы

Arkell W.J., Kummel B., Wright J.K. Mesozoic ammonoidea // Treatise of invertebrate paleontology. Pt.V. Mollusca. 4. Cephalopoda. N.Y.: Univ. Kansas Press, 1957. P.80–490.

Joly B., Baudouin C. Découverte récente de deux Phylloceratidae colorés appartenant au genre Adabofoloceras Joly, 1977. Hypothèses sur le lien entre style de coloration de la coquille et mode de vie // Bull. Soc. Géol. France. 2006. V.177. № 1. P. 51–59.

Klug C., Brühwiler T., Korn D., Schweigert G., Brayard A., Tilsley J. Ammonoid shell structures of primary organic composition // Palaeontology. 2007. V. 50. Pt. 6. P. 1463–1478.

Nishiguchi M.K., Mapes R. Cephalopoda // Phylogeny and Evolution of the Mollusca. Berkeley: Univ. California Press, 2008. P. 163–199.

Mapes R.H., Davis R.A. Color patterns in ammonoids // Ammonoid paleobiology. Topics in Geobiology, 13. NY: Plenum press, 1996. P. 104–127.

THE FIRST RECORD OF KIMMERIDGIAN AND BERRIASIAN AMMONITES WITH TRACES OF COLOR PATTERNS

M.A. Rogov and V.A. Perminov

The first occurrence of Kimmeridgian and Berriassian Haploceratid ammonites with preserved color patters are studied. The Upper Kimmeridgian *Neochetoceras* from the Middle reaches of the Volga River shows a color pattern caused by schemochromy. Lower Berriasian ammonites from the Crimea (*Haploceras* (*Hypolissoceras*) cf. *carachteis* and Haploceratinae indet.) show traces of supposed color patterns, a longitudinal band on the upper flank, which probably reflects true shell coloration.

АНОМАЛЬНЫЕ ФРАГМОКОНЫ ПОЗДНЕКЕЛЛОВЕЙСКИХ КАРДИОЦЕРАТИД (AMMONOIDEA)

В.Б. Сельцер

Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
seltserVB@mail.ru

Среди позднекелловейских аммонитов из семейства кардиоцератид обнаружены аномальные раковины, конфигурация которых напоминает позднемеловых скафитов. Основной материал происходит из разреза «Дубки» расположенный северо-восточнее Саратова (Сельцер, 1996). Уникальность этого разреза заключается в исключительно хорошей сохранности палеонтологического материала. Аммониты представлены перламутровыми раковинами. Внутренняя поверхность камер инкрустирована сплошным покровом мелких кристаллов пирита. Среди многочисленных остатков аммонитов заслуживают особого внимания хорошо сохранившиеся патологические экземпляры. Проведенный анализ (Сельцер, 2001) позволил установить, что все они могут относиться к прижизненным. Некоторые раковины несут следы реставрации от очень сильных повреждений (Сельцер, 2007). Раковины аммонитов с патологическими искажениями составляют отдельную коллекцию. У всех экземпляров внутренние обороты нормально свернуты, а все изменения в характере навивания затрагивают последний оборот фрагмокона. Здесь хорошо выделяется спрямленная часть, перекрывающая половину предыдущего оборота, а затем наблюдается перегиб, придающий этой части крючкообразный облик. Аналогичная конфигурация раковин анализировалась среди представителей Craspedites и Kaschpurites из верхневолжских отложений Ярославского Поволжья (Митта, Михайлова, Сумин, 1999).

Одной из причин возникновения подобных аномалий является прирастание некрупных створок раковин двустворчатых моллюсков или трубочек полихет к латеральной, вентро-латеральной и вентральной поверхности раковины аммонита. Остатки поселенцев обнаруживаются при вскрытии аномальной раковины, или при внимательном осмотре боковой поверхности. На внутренней части оборота вдоль умбонального шва наблюдается участок локального отклонения, опоясывающего посторонний объект. Нередко скелетные фрагменты прикрепившихся организмов, вызывающих такое искажение, выступают наружу и хорошо просматриваются.

Степень выраженности асимметрии зависит от места прикрепления эпибионтного организма к раковине аммонита. Сильные искажения наблюдаются у фрагмоконов, где поселенцы приросли к вентролатеральной и особенно к вентральной поверхности. Еще более сильные искажения в конфигурации раковины проявляются в случае присутствия цепочки приросших поселенцев. В коллекции автора имеются аномальные формы, у которых на внутренней части оборотов хорошо видны две и даже три последовательно приросших раковины Ostrea cf. plastica Trautschold.

Следы прирастания эпибионтов в подавляющем большинстве случаев находятся на взрослых раковинах. Среди молодых форм такие аномалии не обнаружены. Видимо, это следует связывать с изменением образа жизни аммонита. Ювенильные и молодые особи являлись нектонными обитателями и только по достижении более взрослой стадии переходили к жизни вблизи дна, становясь некто-бентонными хищниками. Кроме того, у дна проходил нерест этих моллюсков.

В придонной области моря формируется своеобразная ассоциация, состоящая из плавающих личинок, среди которых имеются представители бентосной фауны, а также некоторые ювенильные формы нектонных организмов, образующих экотонную структуру (Сельцер, 1998). Эта область, богатая пищевыми ресурсами, привлекала взрослых особей аммонитов. С другой стороны, топкий ил и слабая аэрация дна келловейского моря, определяли стратегию выживания некоторых представителей бентоса. Их личинки продолжали свое развитие, прикрепившись к свободноплавающим организмам, и прирастание к поверхности раковины аммонита не являлось исключением. При пребывании аммонита значительную часть времени в придонной области вероятность такого прикрепления возрастает, особенно к той части оборота, которая обращена к поверхности дна.

При прикреплении к вентральной поверхности вблизи устья, организм-поселенец успевал развиться до достаточно крупных размеров, поскольку аммониту требовалось время для наращивания целого оборота. При достижении препятствия рост раковины продолжался, и посторонний объект частично или полностью перекрывался внутренней поверхностью оборота, что вызывало достаточно сильные искажения в конфигурации спирали. Анализ выборки аномальных раковин из разреза «Дубки» позволил установить, что наибольшее распространение форм с нарушенной симметрией встречается среди представителей рода Quenstedtoceras Hyatt.

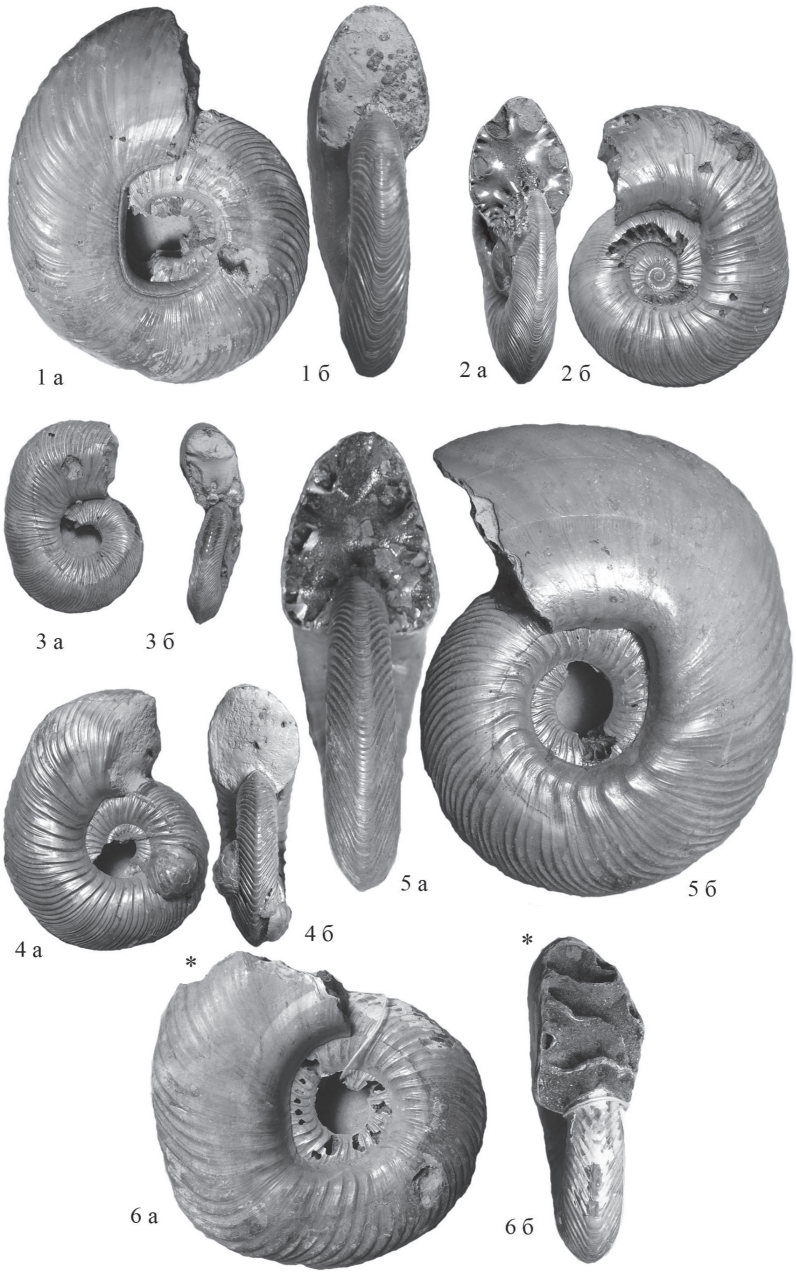


Таблица I.
Все экземпляры изображены в натуральную величину и происходят из местонахождения Дубки, Саратовская обл.; верхний келловей, зона lamberti. Сборы В.Б. Сельцера.
Фиг. 1 а, б. Quenstedtoceras leachi (J. Sowerby), экз. № SVB 39-A 54.
Фиг. 2-3. Quenstedtoceras brasili R. Douvillé: 2 – экз. № SVB 39-A 63, на левой стороне просматривается приросшая створка раковины Ostrea cf. plastica Trautschold; 3 – экз. № SVB 39-A 68, прирастание раковины Ostrea sp. вызвало сильное искажение сечения в фронтальной плоскости.
Фиг. 4-5. Quenstedtoceras lamberti (J. Sowerby): 4 – экз. № SVB 39-A 47; 5 – экз. № SVB 39-A 48; на боковой поверхности приросшие створки раковин Ostrea cf. plastica Trautschold.
Фиг. 6. Quenstedtoceras ex gr. leachi (J. Sowerby), экз. № SVB 195/507.

Список литературы

Митта В.В., Михайлова И.А., Сумин Д.Л. Необычные скафитоидные аммониты из волжского яруса Центральной России // Палеонтол. журн. 1999. № 6. С. 13–17.

Сельцер В.Б. О возможности выделения наддонных экотонов при анализе ориктокомплексов // Вопросы биоценологии. Саратов: изд-во СГУ, 1998. С. 58–64.

Сельцер В.Б. Новое местонахождение келловей-нижнеоксфордской аммонитовой фауны на территории Саратовского Поволжья // Проблемы геоэкологии Саратова и области. Саратов: изд-во ГосУНЦ Колледж, 1999. С. 102–108.

Сельцер В.Б. Об аномальных раковинах келловейских аммонитов // Тр. НИИГеол. СГУ. Нов сер. 2001. Т. VIII. С. 29–45.

Сельцер В.Б. Наиболее сильные повреждения раковин аммонитов из юрских и раннемеловых отложений Нижнего Поволжья // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль, 2007. С. 209–211.

ANOMALOUS PHRAGMOCONES OF THE LATE CALLOVIAN CARDIOCERATIDAE (AMMONOIDEA)

V.B. Seltzer

Some anomalous phragmocones of the species of Quenstedtoceras Hyatt show distorted symmetry around the coiling axis. These distortions are caused by the encrustation by shell epibionts (bivalves, polychaetes). All cases of distorted symmetry are recorded in adults. In early whorls such anomalies are probably not found because of a change in habitat. As the mollusc grew its life-style approached nektobenthic, and the probability of the encrustation by larval epibionts increased.

НОВОЕ В СИСТЕМАТИКЕ ЦЕФАЛОПОД

СТРОЕНИЕ СИФОННО-СОСУДИСТОЙ СИСТЕМЫ И КЛАССИФИКАЦИЯ ОТРЯДА ACTINOCERIDA

Г.Н. Киселев

Санкт-Петербургский государственный университет
genkiselev@yandex.ru, cephalopoda@mail.ru

Морфоструктурный анализ раковины и ее внутреннего строения у древних головоногих моллюсков позволяет выявлять многообразные особенности функцирования систем мягкого тела моллюска, отражающихся как в строении наружного скелета (стенки раковины, соотношениях с перегородками и др.), так и во внутренних структурах, формирующихся за счет деятельности сифонного отдела висцерального мешка. В этом отношении весьма важными представляются выяснение строения и функциональная интерпретация сифонального комплекса у представителей подкласса актиноцератоидей.

По представлениям Я.И. Старобогатова (1983), у актиноцерид и близких к ним некоторых других групп со сложным строением сифонального комплекса собственно сифонального тяжа еще не было, а существовал большой отросток заднего отдела внутренностного мешка (вероятно, димерный) проходивший через перегородочные отверстия всех камер, который вмещал ряд органов, в том числе, печень. Существует предположение (Барсков, 2006) о том, что эта часть заднего отдела внутренностного мешка у цефалопод есть результат незавершенного процесса деколяции у предков цефалопод. В таком случае, основное отличие цефалопод от других моллюсков с наружной конической раковиной заключалось в формировании сифона, гипономической воронки и ручного аппарата.

Попытки провести сопоставление соотношения элементов строения скелета и мягкого тела у древних цефалопод предпринимались разными вторами. Наиболее успешно, на наш взгляд, это сделал Старобогатов (1983), предложивший оригинальный вариант эволюции мягкого тела и скелета у цефалопод. Основываясь на отличиях в строении сифонального комплекса, являющегося задним отростком внутренностного мешка, он выделил пять подклассов цефалопод: наутилея, актиноцератея, эндоцератея, аммоноидея и белемноидея. В качестве одной из основных особенностей всего класса он отмечает отсутствие единого звена развития в процессе эволюции. Вместе с тем И.С. Барсков (2006) таким основным звеном считает совершенствование аппарата плавучести и связанную с этим способность к активному передвижению в пелагиали. Можно предположить, что адаптация к активному образу жизни (хищничество, некрофагия) происходило разными путями. Приспособительные функции несли и различные вариации в строении сифонного отдела. Благодатным материалом для таких исследований служит изучение сифонального комплекса актиноцератоидей. Внутрисифонные образования у них отражают структуры сифоннососудистой системы (далее – ССС). Морфологические преобразования сифонального комплекса и строение наружного скелета могут быть отнесены ко второму морфологическому событию в эволюции неаммоноидных цефалопод (Барсков, 1989; Киселев, 2000). К морфологическим событиям более низкого ранга относится возникновение каналов различной конфигурации в сифональной полости, и разных вариантов их сочетаний. Присутствие простых щелевидных полостей и лакун между внутрисифонными отложениями у наиболее древних представителей данной группы цефалопод свидетельствует о наиболее простом строении ССС.

Анализ длительной и до сих пор неутихающей дискуссии о природе указанных структур приведен в работе Ф.А. Журавлевой (1986). Детали строения ССС у актиноцератид из ордовика Северной Америки и Манчжурии были детально изучены и описаны К. Тейхертом 1935 году и в более поздних работах (Treatise..., 1964). Автор обсуждал вопросы значения элементов строения сифонального комплекса для систематики подкласса при личной встрече с этим выдающимся исследователем в Вашингтоне в 1995 году. В число основных элементов строения сифона актиноцератоидей входят продольные, радиальные каналы и периспатиумы. Разнообразие строения этих элементов позволило Тейхерту сделать реконструкции для разных родов и семеств. Однако впервые значение отмеченных элементов строения для системы подкласса Actinoceratoidea впервые было подчеркнуто Р. Флауэром (Treatise..., 1964; Flower, 1968). Развивая идеи К. Тейхерта о присутствии у актиноцератоидей различных типов каналов, Флауэр описывает шесть типов возможных комбинаций радиальных и продольных каналов и характеризует этими признаками шестнадцать родов, в том числе несколько новых. В отдельных публикациях этой системе не уделяется должного внимания (Dzik, 1984), и актиноцератоидеи признаются на основе на-

личия «уплощенных соединительных колец и хорошо развитых отложений, разделенных на радиальные блоки» в ранге подотряда в отряде Orthocerida.

Вместе с тем, ССС актиноцератоидей является основным признаком, определяющим выделение их в качестве самостоятельного отряда и подкласса. Можно предположить, что главным звеном в эволюции актиноцератоидей было развитие и совершенствование данной системы как важнейшей части выроста заднего края мягкого тела моллюска. Этот мешкообразный вырост в совокупности с различными дополнительными внутренними образованиями представлял собой связующий комплекс между всем мягким телом и раковинным наружным чехлом (соединительными кольцами).

В работе М. Вейд (Wade, 1977) приведены новые данные, подтверждающие возможное соответствие системы каналов и лакун в полости сифона упрощенному варианту кровеносной системы с элементами замкнутости. Этот автор предполагает наличие нескольких подсистем кровеносной системы, которым в артериальной ветви могли соответствовать продольные и радиальные каналы, а в венозной ветви она была представлена аксиальными синусами, сегментальными синусами, лакунами аксиальной полости и периспатиумом. Специфическое строение таких подсистем у некоторых ордовикских представителей актиноцератоидей позволило Вейд выделить новое семейство Georginidae.

Т. Кобаяси в 1978 году (Kobayashi, 1978) также на основе признаков строения ССС описывает новое семейство Discoactinoceratidae. При этом основное внимание уделяется строению продольных, а не радиальных каналов, хотя строение последних также учитывается. Приведенные примеры свидетельствуют о наметившейся в последние годы тенденции ССС. Основными признаками при этом являются: строение аксиальной полости, продольных каналов (их положение, количество, соотношения с поперечными каналами), радиальных каналов, сегментальных синусов, дистрибутариев (каналы распределители), периспатиума, интераннулюса. Выделяют не менее шести вариантов строения и пространственного расположения радиальных каналов: Среди них нами вслед за К. Тейхертом и Р. Флауэром выделяются следующие:

1. **Дендроидный тип** характеризуется многочисленными тонкими радиальными трубочками, которые сложно разветвляются по направлению к стенке сифона. Места ответвлений от продольных каналов значительно смещены вдоль оси раковины в направлении устья. Дендроидный тип каналов характеризует семейство Polydesmiidae.
2. **Сетчатый тип** представлен арковидными каналами, которые разветвляются и пересекаются, образуя сеть тонких трубок вблизи продольного центрального канала. Данный тип каналов характерен для большинства представителей семейства Armenoceratidae.
3. **Арковидный тип** – радиальные каналы образуют полукруглые арки, соединяющиеся с продольным центральным каналом (или каналами) в области перегородочного отверстия. Они прослеживаются в двух соседних сегментах, в передней и задней их частях, соответственно. Эта группа может быть выделена в самостоятельное семейство подотряда арменоцератин. Разновидностью арковидного типа является **ректилинеарный вариант** строения сифоннососудистой системы. В этом варианте арковидные трубки начинаются в средней части сегмента и протягиваются в направлении к периспатиуму. Наиболее характерным представителем данной группы является род Elrodoceras.
4. **Изогнутые радиальные каналы.** Радиальные каналы отходят от продольного на уровне перегородочного отверстия, изгибаются в направлении вершины фрагмокона на протяжении одного сегмента, затем поворачиваются в направлении устья и подходят к средней части соединительного кольца в виде одной ветви или слабо ветвятся (наиболее часто у арменоцератид).
5. **Крестообразнный тип.** Прямые неразветвляющиеся радиальные каналы отходят почти под прямым углом от продольного канала в средней части сегмента и протягиваются к срединной области соединительного кольца. Наиболее характерным представителем является род Deiroceras.
6. **Каналолакунный тип.** Присутствует несколько продольных каналов, от которых на разных уровнях сегмента отходят радиальные каналы неясных контуров. Наиболее характерными представителями являются дискоактиноцератиды.

Обобщая вышесказанное, можно заключить, что при построении системы актиноцератоидей наряду с особенностями компонентов наружного чехла сифона и строения всего фрагмокона необходимо в первую очередь учитывать особенности строения ССС. Перечень таксономических признаков следующий:

1. Строение сифонального комплекса.
   - 1.1. Аксиальная полость: форма и ее положение в сифоне.
   - 1.2. Продольные каналы: положение в аксиальной полости, их число, положение и соотношение с начальной камерой.
   - 1.3. Положение и форма сифона в раковине: вентральное, субвентральное.
   - 1.4. Строение и форма начальной камеры.
   - 1.5. Радиальные каналы: характер ветвления и взаимоотношения с продольными каналами и каналами дистрибутариями (изогнутые,

прямые, сетчатые, дендровидные, арковидные и т. д.).

1.6. Сегменты сифона: веретеновидные, шаровидные, лепешковидные или с дополнительными внутренними образованиями; соотношение диаметра сегмента с диаметром перегородочного отверстия.

1.7. Генетический тип и форма внутрисифонных отложений: аннулюсы, полиптихоконы, энграфты, табеллы, гребни, желобки.

1.8. Соединительные кольца: форма, зоны прилегания к перегородкам, толщина.

1.9. Периспатиумы.

2. Перегородочные трубки: форма, длина, особенности контакта с соединительными кольцами.

3. Камерные отложения: тип, массивность, характер отличий на различных участках фрагмокона.

4. Общая характеристика фрагмокона: форма, углы расширения или сужения, форма поперечного сечения, соотношение с размерами жилой камеры, относительная длина гидростатических камер.

Перечисленные выше основные типы ССС, рассматриваемые в неразрывной связи с элементами наружного чехла сифона и компонентами фрагмокона, являются более надежным инструментом для построения системы подкласса и выявления филогенетических связей, чем принимавшийся ранее простой набор таких признаков, как форма и длина перегородочных трубок, форма сегментов (нередко изменяющаяся в онтогенезе), длина гидростатических камер, диаметр сифона. В этой связи мы не можем поддержать мнение Р. Флауэра (Treatise..., 1964), который считал возможным появление конвергентно подобных вариантов строения ССС в различных семействах актиноцератоидей. Тем более что и указанный автор отмечал наличие определенных закономерностей в развитии ССС у разных таксонов и в различное геологическое время. Так, раннеордовикские полидесмииды со сложной системой каналов ССС имеют предков среди позднекембрийских протактиноцератид, хотя не все исследователи включают этот отряд в состав подкласса актиноцератоидей, как это принято нами. Некоторое упрощение сложной сетчатой системы каналов происходит у ордовикских циртонибиоцерасов. Значительно упрощается ССС у среднеордовикских и позднеордовикских нибиоцерасов, арменоцератид и актиноцератид, где радиальные каналы чаще изогнутые и реже арковидные. Увеличение среди актиноцератоидей числа представителей с арковидной формой каналов и появление таксонов с прямыми радиальными каналами наблюдается в раннем силуре. В позднем силуре получают распространение формы с упрощенной арковидной системой каналов (род Elrodoceras). В девоне и карбоне происходит уменьшение разнообразия в строении ССС, преобладают слабо изогнутые и прямые радиальные каналы. Большинство исследователей признают важное значение отдельных элементов ССС, но целостный подход к рассмотрению всех ее элементов как единой системы все еще не стал ведущей парадигмой.

Предложенный многокомпонентный подход дает возможность выделять в составе отряда Actinocerida четыре подотряда: Actinocerina, Armenocerina, Discoactinocerina, Polydesmiina.

Характеристика выделенных таксонов дается ниже.

Отряд Actinocerida.

Сифональный комплекс представлен шестью типами сифоннососудистой системы (ССС). Данная система состоит из аксиальной полости, вмещающей один или несколько продольных каналов с отходящими от них радиальными каналами разнообразной формы, с наличием разветвлений или без них, и периспатиум. Имеются аннулосифонатные отложения, которые могут комбинироваться с полиптихоконами или с различными дополнительными структурами в виде энграфтов, табелл, гребней. Начальная камера в форме конического колпачка (Киселев, 1997; Догужаева, 2006) иногда со слабым пережимом на уровне второй камеры. Первый сегмент сифона расширен. Перегородочные трубки чаще циртохоанитовые, у многих таксонов с прижатым бримом. Перегородочная линия чаще прямая, реже с вентральной лопастью и очень редко с несколькими пологими лопастями. В состав отряда входят четыре подотряда: Actinocerina Sweet, 1958 (emend. Kisselev, 1990), Armenocerina Troedsson, 1926, Discoactinocerina Kisselev, 1990, Polydesmiina Kisselev, 1990.

Подотряд Polydesmiina Kisselev, 1990.

Сифон смещен от центра раковины, широкий. Перегородочные трубки длинные, циртохоанитовые. Соединительные кольца сильно выпуклые в адоральной части и слегка вогнутые или цилиндрические адапикально. Сегменты очень короткие и широкие. Аксиальная полость обычно неясных контуров, широкая. Продольные каналы не изучены. Радиальные каналы дендроидного типа, многочисленные, отходят от центральной части аксиальной полости под острым углом. Их длина превышает длину сегмента сифона.

Два семейства:

Polydesmiidae Kobayashi, 1979;

Meitanoceratidae Kobayashi, 1979.

Подотряд Actinocerina Sweet, 1958 (emend.Kisselev, 1990)

Сифоннососудистая система представлена аксиальной полостью, как правило, имеет четкие контуры в продольном сечении, округлая или ячеисто-округлая в поперечном сечении. В адапикальной части сегментов

наблюдается один или несколько продольных каналов и отходящие от них радиальные каналы изогнутого, сетчатого или арковидного типов с разветвлениями на концах и дополнительными образованиями в виде синусов и дистрибутариев. Присутствуют аннулосифонатные отложения.

Два надсемейства:

Actinocerataceae Saemann,1853,

Armenocerataceae Troedsson, 1926.

Надсемейство Actinocerataceae Saemann, 1853.

Сегменты сифона имеют заднюю зону прилегания, разнообразной формы.

Перегородочные трубки циртохоанитовые, сравнительно длинные, не прижатые. Перегородочная линия обычно с широкой вентральной неглубокой лопастью, иногда слабо волнистая. Радиальные каналы изогнутые, арковидные и прямые. Пять семейств.

Надсемейство Armenocerataceae Troedsson, 1926, emend. Kisselev, 1990.

Сегменты сифона с передней и задней зонами прилегания или различными их комбинациями на разных сторонах сифона. Перегородочная линия чаще прямая, поперечная, реже с широкой и неглубокой вентральной лопастью. Радиальные каналы сетчатые, прямые изогнутые и арковидные. Три семейства. Родовой состав семейств нуждается в ревизии с привлечением более полных данных о строении ССС.

Подотряд Discoactinoceratina Kisselev, 1990.

Сифон большой краевой. Перегородочные трубки прижатые. Соединительные кольца выпуклые и имеют широкую заднюю зону прилегания с перегородкой. Аксиальная полость не имеет ясно выраженных контуров в продольном сечении, в центре сифона имеются нерегулярные расширения или лакуны, направленные к радиальным каналам. Стенки каналов не сохраняются.

Внутрисифонные аннулосифонатные отложения заполняют основной объем сифона и представлены полиптихоконами трубчатоконической формы. Радиальные каналы слабо изогнутые, в продольном сечении их контуры видны неотчетливо. Перегородочные трубки короткие, прижатые.

Два семейства:

Discoactinoceratidae Kobayashi, 1978,

Georginidae Wade, 1978.

Список литературы

Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: 1989. 160 с.

Барсков И.С. Основные тенденции в эволюции цефалопод // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2006. С.45– 47.

Догужаева Л.А. Эмбриональные раковины головоногих в свете исследований В. Н. Шиманского (ПИН) Б. И. Богословского (ПИН), В. В. Друщица (МГУ) и современное состояние проблемы // там же. С. 12–14.

Журавлева Ф.А. О строении сифона актиноцератоидей (цефалоподы) // Палеонтол. журн. 1986. № 4. С. 27–33.

Киселев Г.Н. Новые раннепалеозойские актиноцератоидеи //Палеонтол. журн. №1. 1990. С. 129–134.

Киселев Г.Н. Строение и систематическое значение сифонно-сосудистой системы у раннепалеозойских актиноцератоидей (цефалоподы) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 7: геология, география. 1990, вып.1 (№ 7). С. 98–102.

Киселев Г.Н. Новые подходы к систематике актиноцератоидей (цефалоподы) // Проблемы систематики и эволюции органического мира. Тез. докл. XLIII сессии Палеонтол. об-ва, 27–31 января 1997 г. СПб.: 1997. С. 32–33.

Киселев Г.Н. Динамика разнообразия и закономерности распространения силурийских цефалопод Северной Евразии // Вестн. Ленигр. ун-та. Сер. 7: геология, география, 2000, вып. 4. №31. С.8–17.

Старобогатов Я.И. Система головоногих моллюсков // Система и экология головоногих моллюсков: Сб. науч. трудов. Л.: ЗИН, 1983. С. 4–7.

Flower C.H. The first great expansion of the Actinoceratida // Mem. Inst. Mine and Technol.. New Mex.: 1968. Vol. 19. 120 p.

Dzik J. Phylogeny of the Nautiloidea // Palaeontologia Polonica. 1984. № 45. 219 p.

Kobayashi T. Discoactinoceras and Discoactinoceratidae fam. nov. // Trans. Proc. Palaeont. Soc. Japan. N. S. 1978. № 109. P. 229–242.

Teichert C. Structure and phylogeny of actinoceroid cephalopods //Amer. J. Sci. 1935. Vol. 29. № 169. P 1–23.

Treatise on invertebrate paleontology. Pt. K. Mollusca 3. Lawrence: Geol. Soc. Amer.: Univ. Kansas press, 1964. 519 p.

Wade M. The siphuncle in Georginidae and other Ordovician actinoceratoid cephalopods // Lethaia. 1977. № 10. P. 303–315.

MORPHOGENESIS OF THE SUBCLASS ACTINOCERATOIDEA

G.N. Kiselev

Based on the structure of the siphuncular-vascular system, six types of structure and position within the siphuncular cavity of the radial and longitudinal canals are accepted. The subordinal characters of Actinoceratida are summarized and, based on those, four suborders are recognized.

О НАХОДКЕ АММОНОИДЕЙ РОДА CABRIEROCERAS НА САЛАИРЕ

С.В. Николаева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
44svnikol@mtu-net.ru

Находки позднеэйфельских аммоноидей рода Cabrieroceras до недавнего времени не были известны с территории России, хотя Богословский (1968) предполагал, что зона Cabrieroceras crispiforme может присутствовать в Кузбассе. Среднедевонские отложения в этом районе расчленяются на три горизонта, из которых нижний – мамонтовский – соответствует эйфельскому ярусу, а два другие – керлегешский и сафоновский - нижнему подъярусу живетского яруса (Елкин, 2006). В нашем распоряжении оказались материалы из разреза предположительно нижней части сафоновского горизонта (Н.К. Бахарев – устное сообщение), в которых удалось определить новый вид рода Cabrieroceras. Этот разрез расположен в предгорьях Салаирского кряжа, на западной окраине г. Прокопьевска (Кемеровская обл., в 269 км к юго-востоку от Кемерово), южнее дер. Сафоново. Здесь имеется 100-метровая зачистка склона (E834), где на протяжении 80 м обнажаются аргиллиты, на которых залегает 20-метровая пачка известняков с подчиненными туфопесчаниками и аргиллитами, в которой и были собраны аммоноидеи. Находки рода Cabrieroceras в разрезе E834 показывают, что в последовательности аргиллитов и известняков имеются аналоги пограничных отложений эйфельского и живетского ярусов (аммоноидные зоны Cabrieroceras crispiforme и Holzapfeloceras circumflexum международной шкалы среднего девона). Ранее зона Cabrieroceras crispiforme относилась к живетскому ярусу, но позднее была отнесена к эйфелю, поскольку граница эйфельского и живетского ярусов была утверждена по появлению вида конодонтов Polygnathus hemiansatus (Walliser et al., 1995). Этот уровень находится вблизи основания аммоноидной генозоны Maenioceras, то есть выше зоны Cabrieroceras crispiforme, и поэтому слои с Cabrieroceras в разрезе E834 следует относить к эйфелю. Если подтвердится, что изученные находки Cabrieroceras действительно происходят из сафоновского горизонта, то границу эйфеля и живета в региональной схеме придется проводить внутри этого подразделения.

Находки Cabrieroceras на Салаире представлены раковинами и ядрами хорошей сохранности, которые позволяют уточнить представления о таксономии и морфологии этого рода. Таксономия рода Cabrieroceras сложная и в последнее время претерпела серьезные изменения (Klug, 2001). В разное время в составе рода выделялось до 10 разных видов: Cabrieroceras crispiforme (Kayser, 1879); C. plebeiforme (Hall, 1879); C. rouvillei (Koenen, 1886), C. karpinskyi (Holzapfel, 1895); ?C. devians Clupach et Turek, 1983; ?C. maniense Montesinos, 1987; C. ougartense Montesinos, 1987; C. alonsoi Montesinos, 1988; C. mardonense Montesinos, 1988; C. housei Klug, 2002. В настоящее время многие из перечисленных видов или отнесены к другим родам в семействе Werneroceratidae Erben, 1964 или сведены в синонимику. До недавнего времени к роду Cabrieroceras относили все виды из зоны Cabrieroceras crispiforme, которые имели на юных и средних стадиях бочонковидные (кадиконовые) обороты и характерную воронковидную вентральную лопасть с плоскими сторонами и оттянутым тубулярным отростком. Виды выделялись в основном по параметрам раковины. Возможно, четыре вида Cabrieroceras crispiforme (Kayser, 1879); C. plebeiforme (Hall, 1879); C. rouvillei (Koenen, 1886) и C. karpinskyi (Holzapfel, 1895) являются синонимами, хотя существуют разные мнения (Wedekind, 1918; House, 1978; Schindewolf, 1933; Clupach & Turek, 1983; House, Pedder, 1963; Богословский, 1969). Клюг (Klug, 2001, 2002) провел ревизию всех видов рода и показал, что голотипы некоторых видов Cabrieroceras морфологически практически неразличимы. В результате Клюг оставил в роде Cabrieroceras четыре вида: Cabrieroceras crispiforme (Kayser, 1879), C. alonsoi Montesinos, 1988; C. mardonense Montesinos, 1988 и C. housei Klug, 2002. Клюг посчитал Cabrieroceras plebeiforme (Hall, 1879), C. rouvillei (Koenen, 1886) и C. karpinskyi (Holzapfel, 1895) младшими синонимами C. crispiforme (Kayser, 1879), а часть видов отнес к новым родам Wendtia Klug, 2002 и Diallagites Klug, 2002, которые выделил с учетом скорости расширения оборотов представителей этих родов. Раковины Cabrieroceras часто деформированы, и, кроме того, исключительно легко распадаются на камеры вдоль септальных перегородок, поэтому тонкие различия в значениях параметров раковины часто оказываются малопригодными для распознавания видов, что справедливо отмечено Клюгом. Однако и новый вид Клюга – C. housei – тоже выделен по традиционным параметрам раковины, в частности, по относительной ширине умбилика. Новый вид с Салаира, напротив, обладает узким умбиликом и высокими оборотами, и по этим признакам легко отличим от известных видов рода.

Следует отметить, что виды, сведенные Клюгом в синонимику, описаны с разных континентов, из раз-

нофациальных отложений. Так, например, типовой вид рода Cabrieroceras rouvillei (Koenen, 1886) происходит из Монтань-Нуар (Франция), Cabrieroceras crispiformis (Kayser, 1879) из Эйфельских гор (Германия), Cabrieroceras plebeiformis (Hall, 1879) из штата Нью-Йорк (США), а Cabrieroceras karpinskyi (Holzapfel, 1895) из Рейнских Сланцевых гор (Германия). Кроме того, представители этих «видов» в разное время указывались из Северной Африки (Марокко и Алжира), Богемии и штата Виргиния (США). Если принимать таксономию Клюга, то все эти находки представляют один вид – C. crispiforme (Kayser, 1879), который обладает значительной внутривидовой изменчивостью, поскольку, несмотря на то, что голотипы этих видов действительно очень похожи, внутри вида в новой интерпретации существует очень значительный разброс морфологических форм.

Хорошая сохранность салаирских аммоноидей позволяет сделать предположение о размере жилой камеры нового вида Cabrieroceras. Клюг (Klug, 2001) изучил динамику изменения скорости расширения спирали оборотов (W), и на основе этих изменений рассчитал длину жилой камеры и прижизненную ориентацию устья. Исходя из этого, он сделал предположение о возможных стадиях морфогенеза и экогенеза видов рода Cabrieroceras. Клюг отмечал, что жилая раковина у аммоноидей этого рода сохраняется крайне редко. По рассчетам Клюга, который применял методику Сондерса и Шапиро (Saunders, Shapiro, 1995) и Окамото (Okamoto, 1996) при значениях W у взрослых экземпляров 1.7–1.9 длина жилой камеры у рода Cabrieroceras могла достигать 500° (примерно 1.5 оборота). При измерении параметров раковины салаирских представителей, у которых жилая камера сохранилась, значения W при соответствующих размерах подтвердились (1.88 у взрослых форм), но жилая камера оказалась значительно короче рассчетных значений (1 оборот). Следует признать, что на нашем материале отсутствует терминальное устье и, возможно, жилая камера была немного длиннее одного оборота, но на ней видны признаки терминальной стадии – изменение направления, интенсивности и плотности струек роста, увеличение высоты оборота. Маловероятно, чтобы реальная длина жилой камеры у изученных аммоноидей достигала полутора оборотов. Тем не менее, можно отчасти согласиться с предположением Клюга (2001), что виды рода Cabrieroceras, по крайней мере, до наступления зрелости вели планктонный образ жизни.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий».

Список литературы

Богословский Б. И. Зональное расчленение нижнего и среднего девона СССР по аммоноидеям // Рефераты докладов к III Международному симпозиуму по границе силура и девона и стратиграфии нижнего и среднего девона. Ленинград 18–20 июля 1968 г., Ленинград: ВСЕГЕИ, 1968. С. 33–37.

Богословский Б. И. Девонские аммоноидеи. 1. Агониатиты // Тр. ПИН РАН. 1969. Т. 124. 341 с.

Елкин Е. А. От закономерностей в эволюции биоты к закономерному упорядочению подразделений глобальной и региональных стратиграфических шкал // Эволюция биосферы и биоразнообразия. Москва: ПИН РАН, 2006. С. 477–491.

Chlupac I., Turek V. Devonian goniatites from the Barrandian area, Czechoslovakia // Rozpravy Ustredniho ustavu geologického. 1983. V. 46. P. 1–159.

House M. R. Devonian amonoids from the Appalachians and their bearing on international zonation and correlation // Special Papers in Paleontology. 1978. V. 21. P. 1–70.

House M. R., Pedder A. E. H. Devonian goniatites and stratigraphical correlations in Western Canada // Palaeontology. 1963. V. 6. P. 491–539.

Klug Ch. Life cycles of some Devonian ammonoids // Lethaia. 2001. V. 34. P. 215–233.

Klug Ch. Quantitative stratigraphy and taxonomy of late Emsian and Eifelian ammonoids of the eastern Anti-Atlas (Morocco) // Courier Forschungsinstitut Senckenberg. 2002. B. 238. S. 1–109.

Okamoto T. Theoretical modeling of ammonoid morphology // Landman N., Tanabe K., Davies R.A (Eds.). Ammonoid Paleobiology. Topics in geobiology. 13. New York: Plenum Press, 1996. P. 225–251.

Saunders W. B., Shapiro E. A. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // Paleobiology. 1986. V. 12. P. 64–79.

Schindewolf O. H. Vergleichende Morphologie und Phylogenie der Anfangskammern tetrabranchiater Cephalopoden. Eine Studie über Herkunft, Stammesentwicklung und System der niederen Ammoneen // Abhandlungen der Preußischen Geologischen Landesanstalt, Neue Folge. 1933. B. 148. P. 1–115.

Walliser O. H., Bultynck P., Weddige K., Becker R. T., House M. R. Definition of the Eifelian–Givetian stage boundary // Episodes. 1995. V. 18(3). P. 107–115.

Wedekind R. Die Genera der Palaeoammonoidea (Goniatiten). (Mit Ausschluß der Mimoceratidae, Glyphioceratidae und Prolecanitidae) // Palaeontographica. 1918. B. 62. S. 85–184.

ON THE DISCOVERY OF THE AMMONOID GENUS CABRIEROCERAS IN SALAIR

S.V. Nikolaeva

The Late Eifelian genus *Cabrieroceras* is reliably recorded for the first time from Salair, allowing the identification of the equivalents of the *Cabrieroceras crispiforme* Zone in a section near the town of Prokopievsk (Kemerovo Region); this will probably lead to the refinement of the regional stratigraphic scheme of the Devonian. The new species of *Cabrieroceras* from Salair is represented by well preserved shells and molds, extending knowledge of the taxonomy and shell morphology of this genus.

ОСОБЕННОСТИ ВНУТРЕННЕГО СТРОЕНИЯ РАКОВИН РАННЕТОАРСКИХ АММОНИТОВ РОДОВ TILTONICERAS И ELEGANTICERAS

Ю.С. Репин

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт, Санкт-Петербург
ins@vnigri.spb.su

Раннетоарские Tiltoniceras Buckman и Eleganticeras Buckman в разрезах Северо-Восточной Азии характеризуют последовательные аммонитовые зоны и являются членами единой филогенетической цепочки (Дагис, 1974). Они морфологически близки, отличия заключаются в характере умбонального края. У Tiltoniceras на взрослых оборотах умбональный край плавно закруглен, постепенно переходит в низкие и пологие стенки пупка, у Eleganticeras он более крутой (E. alajaense) и отвесный (E. elegantulum) (табл.I). Кроме того, представители Eleganticeras имеют в целом более сильно развитую ребристость.

Характер внутренних элементов раковин изучен в медиальных пришлифовках (рис.1, табл. II). Протоконх, амонителла и фиксатор практически одинаковы у обоих родов. У Tiltoniceras сифон становится вентральным на 1,5 оборота, а у Eleganticeras на 2,0 оборота. Сходным образом происходит смена септальных трубок: у Tiltoniceras на 1,5 оборота трубки становятся прохоанитовыми, а у Eleganticeras только на 2,5 оборота (ретардация?). Лопастная линия Tiltoniceras (табл. 2, фиг. 1) имеет пятилопастную примасутуру. Зарисовки других исследователей (Дагис,1974; Князев, Мельник, 2005), где приводится четырехлопастная примасутура Tiltoniceras, ошибочны.

Список литературы

Дагис А.А. Тоарские аммониты(Hildoceratidae) Севера Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. 107 с.

Князев В.Г., Мельник О.А. Основные тренды эволюции лопастной линии сибирских представителей семейства Harpoceratinae // Отеч. геол. 2005. .№ 5. С. 105–106.

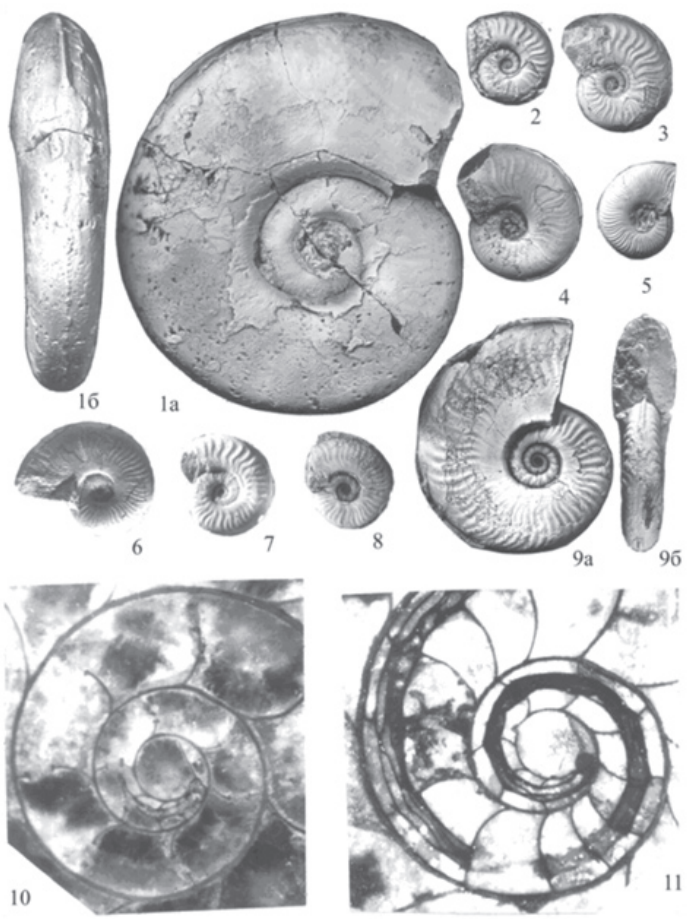


Таблица I.
Фиг.1, 4. Tiltoniceras propinquum (Whit.). 1 – экз. № 12566/60 (x1), фрагмокон с началом жилой камеры (~ 0,3 оборота): 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; 4 – экз.400/97 (x1); оба – р. Левый Кедон; тоар, зона propinquum.
Фиг. 2, 3. Tiltoniceras costatum Buckman. 2 – экз. № 400/101 (x1), сбоку; 3 – экз. № 400/98 (x1), сбоку; р. Левый Кедон; тоар, зона propinquum.
Фиг. 5, 6. Eleganticeras alajaense (Repin). 5 – экз. № 400/112 (x1), сбоку; 6 – экз. № 12566/65 (x1), голотип, сбоку; р. Левый Кедон; тоар, зона elegantulum.
Фиг. 7, 8. Eleganticeras planum (Repin). 7 – экз. № 400/11 (x1), паратип, сбоку; 8 – экз. № 400/103 (x1), сбоку; р.Левый Кедон; тоар, зона elegantulum.
Фиг. 9. Eleganticeras elegantulum (Y.et B), экз. № 400/105 (x1), 9а – сбоку, 9б – с устья; р. Левый Кедон;тоар, зона elegantulum.
Фиг. 10. Eleganticeras elegantulum (Y.et B); экз. № Е-1 (x1), протоконх и первый оборот.
Фиг. 11. Tilotoniceras costatum Buckman;экз. Т-1(x50), протоконх и первый оборот.

	№ приплифовки	Размеры протоконха, мм		аммонителла		длина сифона	Положение сифона на разных оборотах								Тип септальных перегородок на разных оборотах								размеры пекума, мм	
		$Д_1$	$Д_2$	Д	α		0*	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	0,5	1,0	1,5	2,0	2,5	3,0	3,5	4,0	$Ц^1$	$Ц^2$
T. propinquum	T-3	0,560	0,420	1,02	250		Ц	Ц→В	ПВ	В	В	В	В	В	Р	Р	П	→				П		
T. costatum	T-1	0,555	0,420	1,05	250	0,3	Ц	Ц→В	ПВ	В	В	~ВК	В	В	Р	Р	П	→				П	0,15	0,15
T. costatum	T-2	0,555	0,435	1,03	270		Ц	Ц→В	ПВ	В	В	~В	ВК	ВК	Р	Р	П	→				П		
T. sp. juv.	T-4	0,555	0,465	1,08	270	0,38	Ц	Ц→В	ПВ	В	В	~В	ВК	ВК	Р	Р	П	→				П	0,13	0,15
E. elegantulum	E-1	0,570	0,435	0,96	250	0,3	Ц→Д	Ц→Д	Ц	Ц→В	В	→		В	Р	Р	Р	Р|П	П	→		П	0,097	0,097
E. alajense	E-2	0,525	0,390	0,86	260		Ц→Д	Ц→Д	Ц	Ц→В	В	→		В	Р	Р	Р	Р|П	П	→		П		
E. planus	E-3	0,525	0,450	0,99	250		Ц→Д	Ц→Д	Ц	Ц→В	В	→		В	Р	Р	Р	Р|П	П	→		П		
E. planus	E-4	0,555	0,435	0,93	250		Ц→Д	Ц→Д	Ц	Ц→В	В	→		В	Р	Р	Р	Р|П	П	→		П		

*у септы №3

Сифон:
Ц→Д - центрально-дорзальный
Ц - центральный
Ц→В - центрально-вентральный
ПВ - привентральный
ВК - вентрально-краевой
В - вентральный

Септальные трубки:
Р - ретрохоанитовые
П - прохоанитовые
РП - переходные

Рис. 1. Таблица характеристики внутренних параметров

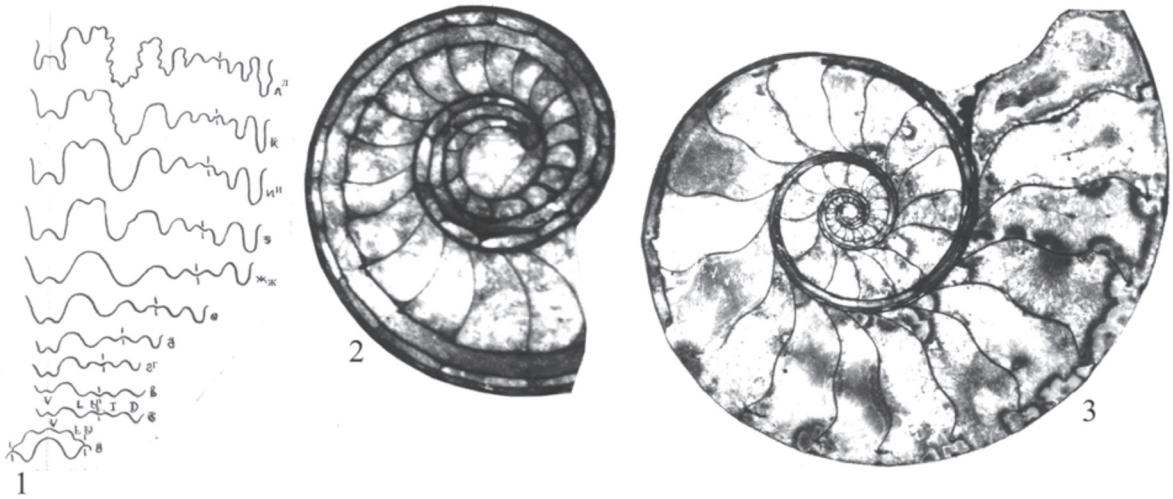


Таблица II.
Фиг. 1. Онтогенез лопастной линии Tiltoniceras costatum Buckman.
Фиг. 2, 3. Tiltoniceras sp. juv.; 2 – протоконх и первый оборот (×50); 3 – первые обороты (×10).

INTERNAL STRUCTURE OF THE SHELLS OF THE EARLY TOARCIAN AMMONITES OF THE GENERA TILTONICERAS AND ELEGANTICERAS

Yu.S. Repin

The shell interior of *Tiltoniceras* and *Eleganticeras* (Lower Toarcian) is discussed, and the five-lobed primary suture of *Tiltoniceras* is demonstrated.

НОВЫЕ НАХОДКИ ФРАГМОКОНОВ AULACOCERATIDA (COLEOIDEA) В НИЖНЕЮРСКИХ ОТЛОЖЕНИЯХ ГОРНОГО КРЫМА

А.П. Ипполитов[1], И.А. Зибров[1], А.И. Тищенко[2]

[1]МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва
ippolitov.ap@gmail.com, zibrovilya@gmail.com

[2]Крымское отделение УкрГГРИ, Симферополь, Украина
tischenkoalex@rambler.ru

Введение. Аулакоцератиды – архаичная группа колеоидей, близкая по строению скелета к белемнитам, которые большинством исследователей считаются прямыми потомками аулакоцерид. Несмотря на длительную геологическую историю (остатки аулакоцератид встречаются с верхнего девона до верхней юры; обзор см. Doyle, 1990), представители Aulacoceratida многочисленны и разнообразны только в отложениях среднего триаса – нижней юры, из которых описано примерно 170 из 180 известных видов (по данным Riegraf, 1995; Riegraf et al., 1998). На территории бывшего СССР остатки, классифицированные как принадлежащие аулакоцератидам, немногочисленны: описано семь видов из триаса (из них три - в открытой номенклатуре; обзор см. Шиманский, Кабанов, 1986) и 8 экземпляров (5 видов, 3 в открытой номенклатуре) из верхнего плинсбаха Дзирульского массива, Грузия (Нуцубидзе, 1966).

С территории Крыма до настоящего времени описано три находки (Меннер, Эрлангер, 1954) – две (Atractites ex.gr. acutus von Bülow) происходят из темных глинистых песчаников окрестностей с. Лозовое, содержащих фауну позднего триаса; еще один экземпляр (Nannobelus? pavlowiensis Menner et Erlanger) найден во флишевых отложениях верхнетаврической свиты у с. Верхоречье и может быть датирован не точнее, чем ранней юрой.

Материал и его возраст. В течение 2007-2008 года в результате полевых работ на территории АР Крым (Украина) было найдено еще 7 ядер фрагмоконов аулакоцератид: четыре – в отвалах щебеночного карьера «Лозовое», расположенного на правобережье р. Салгир в верховьях Симферопольского водохранилища (сб. А.П. Ипполитова и А.И. Тищенко), и три – в развале на северной стенке действующего Петропавловского карьера (сб. А.И. Тищенко). Описанный материал хранится в фондах Палеонтологического института РАН (колл. № 5321) и Геологическом музее КО УкрГГРИ.

Все ядра, за исключением одного, выполнены характерными вишневыми и вишнево-коричневыми пелитоморфными известняками. Образцы происходят из крупных глыбовых тел, приуроченных к так называемому «глыбовому горизонту», на геологическую природу которого в литературе существуют различные взгляды. Матрикс, вмещающий глыбы, представлен темно-серыми песчаниками и аргиллитами, из которых указываются находки как многочисленных триасовых (в том числе Atractites sp. ex.gr. acutus Bülow – см. выше), так и более редких юрских ископаемых. По нашему мнению, этот горизонт был корректно сопоставлен В.С. Милеевым (Милеев и др., 1989) с «мендерской толщей», развитой в долине р. Бодрак, представляющей собой меланжированную первичную олистостому, приуроченную к приконтактовой зоне Горнокрымской и Лозовской структурно-фациальных зон.

Ранее на основании анализа представительного комплекса аммонитов и белемнитов (Ипполитов и др., 2008) возраст глыбы вишневых известняков в карьере «Лозовое» был определен как верхнетоарский. В комплексе было установлено присутствие элементов четырех последовательных аммонитовых зон верхнего тоара (начиная с Grammoceras thouarsense). В количественном отношении доминируют формы, характерные для терминальной части тоара - зоны Pleydellia aalensis. Аналогичные комплексы головоногих в отложениях Петропавловского карьера неизвестны, однако литологическая идентичность пород и неоднократно упоминавшиеся находки в них тоарской макро- и микрофауны (Дехтярева и др., 1978; Фурдуй, Загороднюк, 1987; Брагин, Кузнецова, 2004) не оставляют сомнений в том, что вишневые известняки (а следовательно, и изученные образцы) имеют верхнетоарский возраст.

Одно из ядер фрагмоконов из Петропавловского карьера (обр. № 244), выполнено отличающимися по цвету породами – серовато-желтоватыми перекристаллизованными органогенными (брахиоподы, криноидеи и др.) известняками, которые датируются верхним синемюром-плинсбахом, возможно, нижним тоаром (см. Шалимов, 1969).

Во всех случаях образцы представлены эродированными ядрами плохой сохранности, без каких-либо остатков стенки раковины и септ. Лишь у одного эк-

земпляра обнаружена частично сохранившаяся стенка септальной трубки. Сифон отсутствует у 3 из 6 изученных экземпляров, его положение устанавливается по косвенным данным. Фрагмоконы четырех из семи образцов представлены единственной камерой, еще двух – двумя камерами и одного – четырьмя неполными камерами.

Обоснование отнесения к аулакоцератидам. Ключевыми признаками, отличающими Aulacoceratida от белемнитов, являются: арагонитовый ростр со своеобразной микроструктурой и отсутствие проостракума (наличие жилой камеры). Ядра фрагмоконов аулакоцератид – характерная форма сохранности для известняковых фаций, в которых растворяются арагонитовые ростры, стенки фрагмокона и септы; большая часть номинальных видов описана именно по таким находкам.

Несмотря на сохранность, принадлежность рассматриваемых фрагмоконов к Aulacoceratida достаточно легко устанавливается на основании биометрических характеристик (см. табл. 1). Большинство видов обладают высокими камерами (высота не менее 0,3 диаметра против 0,2 и менее у белемнитов) и малым апикальным углом (не более 12–13° против 22–35° у нижнеюрских белемнитов), а также узким по сравнению с белемнитами сифоном (Jeletzky, 1966, p. 99). Формально фрагмоконы с подобными характеристиками могут принадлежать бактритоидеям, но остатки этой группы в отложениях триаса представлены единственной находкой из карнийских отложений Калифорнии, а в нижней юре бактритоидеи неизвестны, тогда как остатки аулакоцератид многочисленны и разнообразны. Потому все фрагмоконы, даже в отсутствие доказательств «внутреннераковинности» (ростра) классифицируются как принадлежащие аулакоцератидам. Аналогичная цепь рассуждений применяется для обоснования принадлежности наших фрагмоконов именно к семейству Xiphoteuthidae, а не Aulacoceratidae или Dyctyoconitidae, последние представители которых достоверно известны из верхнего триаса.

Из нижней юры известно около 35 номинальных видов Xiphoteuthidae, основанных на находках фрагмоконов и описанных под родовыми названиями Atractites, Aulacoceras, Orthoceratites, Chitinoteuthis; большая часть этих таксонов может являться синонимами. В результате проведенного пересмотра родовой классификации ксифотеутид (Mariotti, Pignatti, 1992, 1993 и др.), было показано, что за основу родовой и видовой классификации должна быть принята, как и у белемнитов, форма ростра и характер борозд на них. Остатки фрагмоконов, являющиеся консервативной и медленно эволюционирующей частью скелета белемнофор, в этой системе принципиально неопределимы. Для них было предложено использовать название Ausseites Flower, 1944 (Mariotti, Pignatti, 1992 и др.) – как сборный таксон без типового вида, включающий в себя остатки минимум трех триасово-юрских семейств Aulacoceratida и рассматривавшийся ранее как младший синоним Atractites; такое переопределение объема согласуется со ст. 67.14 МКЗН.

экз. №	вид	Lп	№ кам.	DV	LL	H	DV/LL	H/DV	α, °	r	r/DV	D_s	D_s/DV
5321/134	Ausseites sp. A	51,6	1			7,2			8				
			2	23,7	22,1	11,3	1,07	0,48					
			3	25,2	23,7	13,8	1,06	0,55					
			4	26,3	24,7	16,6	1,06	0,63					
245	Ausseites sp. A	26,8		31,8	30,2	18,5	1,05	0,58	9	9,5	0,30		
246	Ausseites sp. A	15,4		17,9	19,7	11,4	0,91	0,64	7	6,2	0,35	1,2	0,18
214	Ausseites sp. A	38,2	1	28	28	15,5	1,00	0,55	6-7	6,8	0,24		
			2	30,7	31,3	17,50	0,98	0,57					
244	Ausseites sp. B	98,6	1			32,7			12-13				
			2	65,0	62,0	40	1,05	0,62		14,5	0,22		
5321/71	Ausseites sp. B	28,3		36,8	36,7	21,5	1,00	0,58	13-14	8,1	0,22	⩽3,3	0,09

Табл. 1. Биометрические характеристики изученных фрагмоконов
Обозначения: Lп – полная длина фрагмента; № кам. – номер камеры, начиная от первой сохранившейся; DV – дорзовентральный диаметр, взятый на середине высоты камеры; LL – латеральный диаметр, взятый на середине высоты камеры; H – высота камеры; α – апикальный угол фрагмокона; r – радиус кривизны септы, взятый по задней стороне камеры; D_s – диаметр сифона. Все измерения приведены в мм, за исключением отмеченных особо.

Проблемы классификации. С помощью сравнительных биометрических характеристик можно пытаться судить о количестве видов в комплексе, однако возможности ограничены: очень сходные фрагмоконы присутствуют и в отложениях триаса. Различия в строении фрагмоконов предполагают, что в дальнейшем возможно построение «искусственной» классификации путем разделения Ausseites на формальные роды

Биометрические характеристики изученного материала приведены в табл.1. Нами принята собственная система измерений, более детальная, чем та, что используется в литературе: в условиях дефицита признаков не стоит пренебрегать данными, которые могут впоследствии дать материал для сравнения. Объяснения всех параметров приведены в табл. 1.

Для всех фрагмоконов (за исключением экз. № 246) в целом характерно слабое латеральное сжатие (DV/LL: 1–1,05), значительная относительная высота камер (H/D от 0,55 до 0,65); по двум образцам устанавливается величина относительного диаметра сифона (0,07–0,09). Кроме того, все фрагмоконы характеризуются прямой перегородочной линией. У одного из образцов (№ 5321/134) наблюдаются сильные вариации величины H/D, замеренные по разным камерам (0,49-0,65), что обычно для аулакоцератид.

На возможность применения тех или иных признаков для разделения на морфотипы накладывает ограничения сохранность образцов, так как имеются свидетельства слабой тектонической переработки пород Лозовской глыбы, то есть образцы могут быть слабо деформированными, а потому к использованию соотношения DV/LL необходимо относиться с осторожностью. Разделение на морфотипы может быть проведено по величине апикального угла и относительной высоте камер. По второму из указанных признаков серьезных различий не наблюдается, а по величине апикального угла можно выделить два морфотипа, которые предположительно представляют два самостоятельных вида. Их точная характеристика невозможна, так как малое количество материала не позволяет оценить возможную изменчивость изученных фрагмоконов как наших фрагмоконов; также недостаточно данных и для оценки самостоятельности описанных в литературе номинальных видов.

Для первого морфотипа (Ausseites sp. A., 4 экз., табл. I, фиг. 1-4) характерен небольшой апикальный угол (7–9°). Наибольшее сходство описываемый морфотип имеет с нижнеплинсбахским Atractites beticus Meléndez Meléndez, 1946 (?= Belemnites macroconus Kurr, 1845 из верхнего плинсбаха), от которых отличается чуть большим апикальным углом (против 5–6° у A. beticus); по другим параметрам морфотип не отличим от указанного вида. Близкое сходство наблюдается с изображенными Дойлем верхнеплинсбахским Atractites sp. (Doyle, 1990, fig.1j) и нижнеплинсбахскими Atractites sp. A (Doyle, Mariotti, 1991); а также ряда верхнеплинсбахских фрагмоконов, определенных как Chitinoteuthis sp. indet. (Müller-Stoll, 1936) От тоарского Belemnites orthoceropsis Savi et Meneghini, 1851 рассматриваемые формы отличаются несколько меньшей высотой камер, но часть форм, фигурирующих в литературе под этим названием (Canavari, 1882, taf. I, fig. 16, 17, 18), определенно может быть отнесена к рассматриваемому морфотипу; с другими тоарскими видами сходство слабое. По очертаниям фрагмокона, апикальному углу и относительной высоте камер эти формы сходны с фрагмоконами Atractites geyeri Nutsubidze из плинсбахских известняков периферии Дзирульского массива, однако из-за плохой сохранности материала Нуцубибидзе (1966) сравнение по относительной высоте камер во многом является условным.

При визуальном осмотре у одного из образцов (№ 214) была обнаружена структура, напоминающая центральный сифон (табл. I, фиг. 3в), однако распил образца и его пришлифовка не подтвердили данного предположения. Более того, на одной из сторон хорошо заметна длинная борозда, оставшаяся после растворения сифона.

Второй морфотип (Ausseites sp. B, 2 экз., табл. I, фиг. 5-6) отличается от первого бóльшим апикальным углом (12-14°), а также меньшей величиной относительного радиуса кривизны септ r/DV (0,22). По апикальному углу и относительной высоте камер эти фрагмоконы ближе всего к верхнеплинсбахским Atractites giganteus Nutsubidze, 1966 (non Gemmelaro, 1904) и тоарским Aulacoceras stoppanii Meneghini, 1881. Плохая сохранность и незначительное количество материала не позволяют провести детального сравнения.

Обсуждение и выводы. Описанные нами аулакоцератиды из тоарских отложений Крыма – одни из последних представителей группы, практически исчезнувшей из геологической летописи к началу средней юры (Doyle, 1990). Они являются самыми восточными находками аулакоцератид достоверно тоарского возраста в пределах Евразии и самыми молодыми на территории бывшего СССР. Установленное морфологическое разнообразие фрагмоконов предполагает, что эти формы не были реликтовыми, и, как и в Европе (Doyle, 1990), до начала средней юры успешно сосуществовали с белемнитами.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-05-00456 и Программой Президиума РАН № 15.

Список литературы

Брагин Н.Ю., Кузнецова К.И. Новые данные по стратиграфии тоарских и ааленских отложений Лозовской зоны Горного Крыма // Проблеми стратиграфії фанерозою України (Відп. ред. П.Ф. Гожик), 2004. С. 82–84.

Дехтярева Л.В., Нероденко В.М., Комарова О.В., Михайлова И.А. О природе горизонта глыбовых известняков в окрестностях г. Симферополя // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1978. № 3. С. 64–67.

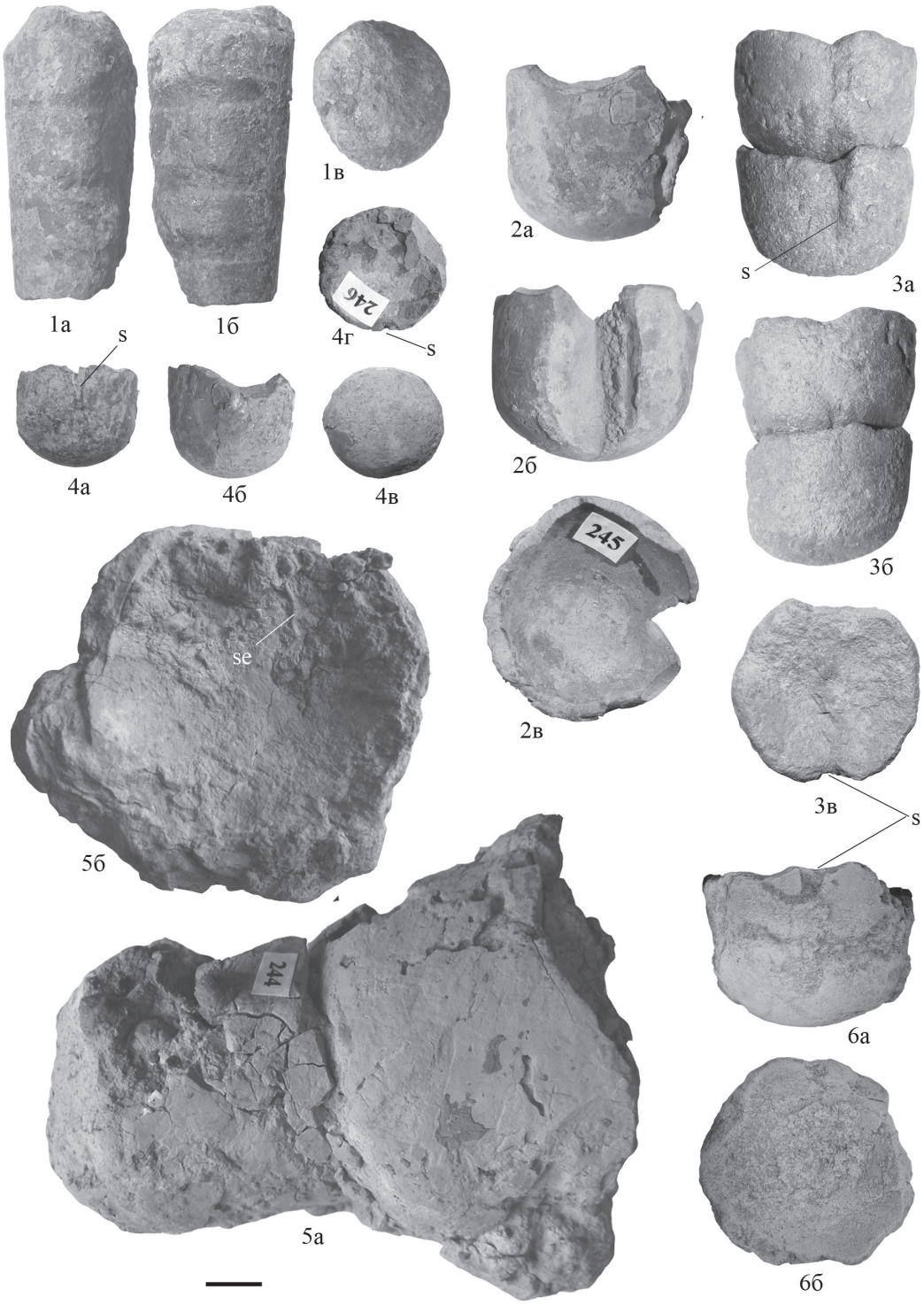


Таблица I.

Фрагмоконы аулакоцератид из нижнеюрских отложений Крыма. Все образцы, за исключением отмеченных особо, происходят из вишневых известняков верхнего тоара и приведены в натуральную величину. Обозначения: s – сифон, se – неопределимые до рода остатки Serpulidae (Annelida).

Фиг. 1-4. Ausseites sp. A.; 1 – экз. № ПИН 5321/134, карьер «Лозовое»: а – ?с левой стороны, б – со спинной (?) стороны; в – с передней стороны; 2 - экз. № 245, Петропавловский карьер: а – со спинной стороны, б – с левой стороны, в – с передней стороны; 3 – экз. № 214, карьер «Лозовое»: а – с брюшной стороны, б – с правой стороны; в – спереди; 4 – экз. № 246, Петропавловский карьер: а – с брюшной стороны, б – с правой стороны, в – сзади, г – спереди.

Фиг. 5-6. Ausseites sp. B.; 5 – экз. № 244, Петропавловский карьер, нижний-средний лейас: а – с правой стороны (?), б – спереди; 6 – экз. № ПИН 5321/71, карьер «Лозовое»: а – с брюшной стороны, б – спереди.

Ипполитов А.П., Тищенко А.И., Рогов М.А., Алексеев А.С., Беко М. О находке глыбы верхнетоарских известняков в окрестностях г. Симферополя и ее значении для интерпретации геологического строения Горного Крыма // Новое в региональной геологии России и ближнего зарубежья. Материалы совещания. М.: РГГРУ, 2008. С.43–46.

Меннер В.В., Эрлангер А.М. Новая находка триасовых белемнитов в СССР // Тр. МГРИ. Т. XXVI. 1954. С. 229–233.

Милеев В.С., Вишневский Л.Е., Фролов Д.К. Триасовая и юрская системы. С. 5-79. / Геологическое строение Качинского поднятия Горного Крыма. Стратиграфия мезозоя (ред. Мазарович О.А., Милеев В.С.) М.: изд-во МГУ, 1989. 168 с.

Нуцубидзе К.Ш. Нижнеюрская фауна Кавказа // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Нов. сер. 1966. Т. 8. С. 5–212.

Фурдуй Р.С., Загороднюк П.А.. О природе “глыбового горизонта” лейаса Горного Крыма // Тектоника и стратиграфия. 1987. Вып. 28. С. 59–63.

Шалимов А.И. Юрская система. Нижний отдел. С. 89–99. // Геология СССР. Том VIII. Крым. Часть 1. Геологическое описание (отв. ред. М.В. Муратов). М.: “Недра”, 1969. 576 с.

Шиманский В.Н., Кабанов Г.К. Белемноидеи. С. 86-90. / Парастратиграфические группы флоры и фауны триаса (ред. А.Н. Олейников, А.Н. Жамойда) // Тр. Всес. научн.-иссл. геол. ин-та. Нов. сер. 1986. Т. 334. 243 с.

Canavari M. Beiträge zur Fauna des Unteren Lias von Spezia // Palaeontographica. N.F. 1882. Bd. IX (XXXIX) Lief. 3. S. 123–132.

Doyle P. The biogeography of Aulacocerida (Coleoidea) / In (Eds. Pallini G., Cecca F., Cresta S. and Sanantonio M.): Atti del Secondo Convegno Internazionale. Fossili, Evoluzione, Ambiente. Pergola 25-30 ottobre 1987. Pergola, 1990. P. 263–271.

Doyle P., Mariotti N. Jurassic and Lower Cretaceous belemnites from Northwestern Anatolia (Turkey) // Geologica Romana. 1991. N.S. Vol. XXVII. P. 347-379.

Jeletzky J. A. Comparative morphology, phylogeny, and classification of fossil Coleoidea // The University of Kansas Paleontological Contributions. 1966. No. 42. Mollusca. Article 7. P. 1-162.

Mariotti N., Pignatti J.S. Systematic remarks on Atractites-like coleoid cephalopods: Crassiatractites gen. nov., Breviatractites gen. nov.// Paleopelagos. 1992. Vol. 2. P. 109–141.

Mariotti N., Pignatti J.S. Remarks on the genus Atractites Gümbel, 1861 // Geologica Romana. 1993. Vol. XXIX. P. 355–379.

Meléndez Meléndez B. Revisión de los Aulacocerátidos Españoles // Estudios Geologicos. 1947. Núm. 6. P. 79–93.

Meneghini J. Monographie des Fossiles du Calcaire Rouge Ammonotique (Lias Supérier) de Lombardie et de l’Apennin Central / In (Stoppani A, ed.): Paléontologie lombarde. Ser. 4. Milan: Rebeschini & Co, 1867–1881. 240 p.

Riegraf W. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). In: Fossilium catalogus. I: Animalia. Pars 133. Amsterdam/New York: Kugler, 1995. 411 s.

Riegraf W., Janssen N., Schmitt-Riegraf C. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea). II. Supplementum ad mandibula fossiles ammonitorum et nautilorum (Rhyncholithi et Rhynchoteuthes, excl. aptychi et anaptychi) // Fossilium catalogus. I: Animalia. Pars 135. Leiden, The Netherlands: Backhuys Publishers, 1998. 519 p.

NEW FINDS OF AULACOCERATID PHRAGMOCONES (COLEOIDEA) I N THE LOWER JURASSIC OF THE CRIMEA

A.P. Ippolitov, I.A. Zibrov and A.I. Tishchenko

New finds of aulacoceratid pharagmocones, from the Upper Toarcian (6 samples) and Lower-Middle Liassic (1 sample) of the two localities, Petropavlovsky and Lozovoje quarries, are described and illustrated. Provisional study has shown them to represent at least two separate species. These are the youngest occurrences of aulacoceratids from the territory of the former USSR. Some issues of the modern systematics of aulacoceratids are discussed.

ПЕРВЫЕ НАХОДКИ АПТИХОВ В ВЕРХНЕМ БАТЕ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

В.В. Митта
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
mitta@paleo.ru

Первые находки аптихов в средней юре Русской платформы относятся к концу XIX в. и описаны из среднего келловея Рязанской (Лагузен, 1883) и нижнего келловея Костромской (Nikitin, 1884; Никитин, 1885) губерний. Аптих, описанный С.Н. Никитиным из Костромской губ. (д. Высоково на р. Унжа в 15 км севернее пос. Мантурово) как «Aptychus des Cosmoceras cf. Galilaeii Opp.», впоследствии послужил для установления «Praestriaptychus kostromensis Trauth, 1939». Эта находка ассоциирована с последними представителями аммонитов рода Kepplerites (семейство Kosmoceratidae), и предположительно принадлежит K. galilaeii (Oppel). Еще один аптих в тех же слоях с Kepplerites galilaeii, и в том же районе (Мантурово на Унже) нашел М.И. Соколов в 1925 г., однако этот экземпляр был опубликован только недавно (Mitta, Keupp, 2004). Известны также изолированные аптихи позднекелловейских космоцератид (рода Kosmoceras) из Южной Германии (Quenstedt, 1856, 1887) и Польши (Lehmann, 1972; Dzik, 1986). Находка аптиха Granulaptychus в жилой камере Kosmoceras (Schweigert, 2000) отмела остававшиеся сомнения в принадлежности этого паратаксона к космоцератидам.

При обработке коллекций, собранных во время полевых работ 2008 г., нами найдено несколько аптихов, относящихся к Granulaptychus (табл. I, фиг. 1-3). Аптихи происходят из стяжений плотного песчаника разреза Алатырь II (республика Мордовия, Ичалковский р-н, правый берег р. Ладка у с. Большая Пестровка), залегающих в нижней части кварцевых песков зоны Paracadoceras keuppi верхнего бата (Mitta, 2005). В этом интервале разреза встречены многочисленные макроконхи и реже микроконхи Kepplerites, и, гораздо реже, аммониты рода Paracadoceras (семейство Cardioceratidae). Аптихи извлечены из стяжений песчаника, в которых найдены исключительно Kepplerites ex gr. inflatus Callomon (in litt.) (табл. I, фиг. 4). Поэтому с известной долей условности можно говорить о принадлежности аптихов кепплеритам именно этой группы. Створки верхнебатских аптихов среднего размера, округленно треугольные. Соединительный край прямой, соединительный и внутренний край образуют острый апикальный угол. Скульптура образована рельефными субконцетрическими морщинами нарастания.

Размеры, в мм, и углы, в градусах:

Экз. №	Д	Ш	В	А	Т
5029/084	23	15	3	73	70
5029/085	20	14	3	60	55
5029/083	18	13	3	70	65

Сокращения: Д – длина створки, Ш – ширина, В – высота, А – апикальный и Т – терминальный углы.

Сравнение верхнебатских аптихов с аптихом Kepplerites galilaeii (Oppel), (Mitta, Keupp, 2004, рис. 4; см. также здесь табл. II, фиг. 1а-в), показывает их большое сходство. Однако верхнебатские аптихи хорошо отличаются от нижнекелловейского меньшими размерами менее вытянутых створок с более острым апикальным углом. Еще большее сходство наблюдается с мелкоразмерным аптихом из жилой камеры Kosmoceras (Schweigert, 2000, рис. 1) из зоны Quenstedtoceras lamberti верхнего келловея. Очевидно, подобная форма аптихов (относящихся к паратаксону Granulaptychus) присуща всем представителям семейства Kosmoceratidae.

Автор благодарен А.В. Ступаченко, который отпрепарировал и передал автору найденный при совместных полевых работах аптих, и В.Т. Антоновой, изготовившей фотографии. Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий». Полевые работы проведены при финансовой поддержке фонда Ханса Раусинга. Статья является также вкладом в проект International Geoscience Program IGCP 506 «Marine and Non-marine Jurassic».

Список литературы

Лагузен И. Фауна юрских образований Рязанской губернии // Тр. Геол. ком-та. 1883. Т. 1. Вып. 1. 94 с.

Никитин С. Общая геологическая карта России. Лист 71 // Тр. Геол. ком-та.1885. Т. 2. № 1. 218 с.

Dzik J. Uncalcified cephalopod jaws from the Middle Jurassic of Poland // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 1986. S. 405–417.

Lehmann U. Aptychen als Kieferelemente der Ammoniten // Paläont. Z. 1972. № 46. S. 34–48.

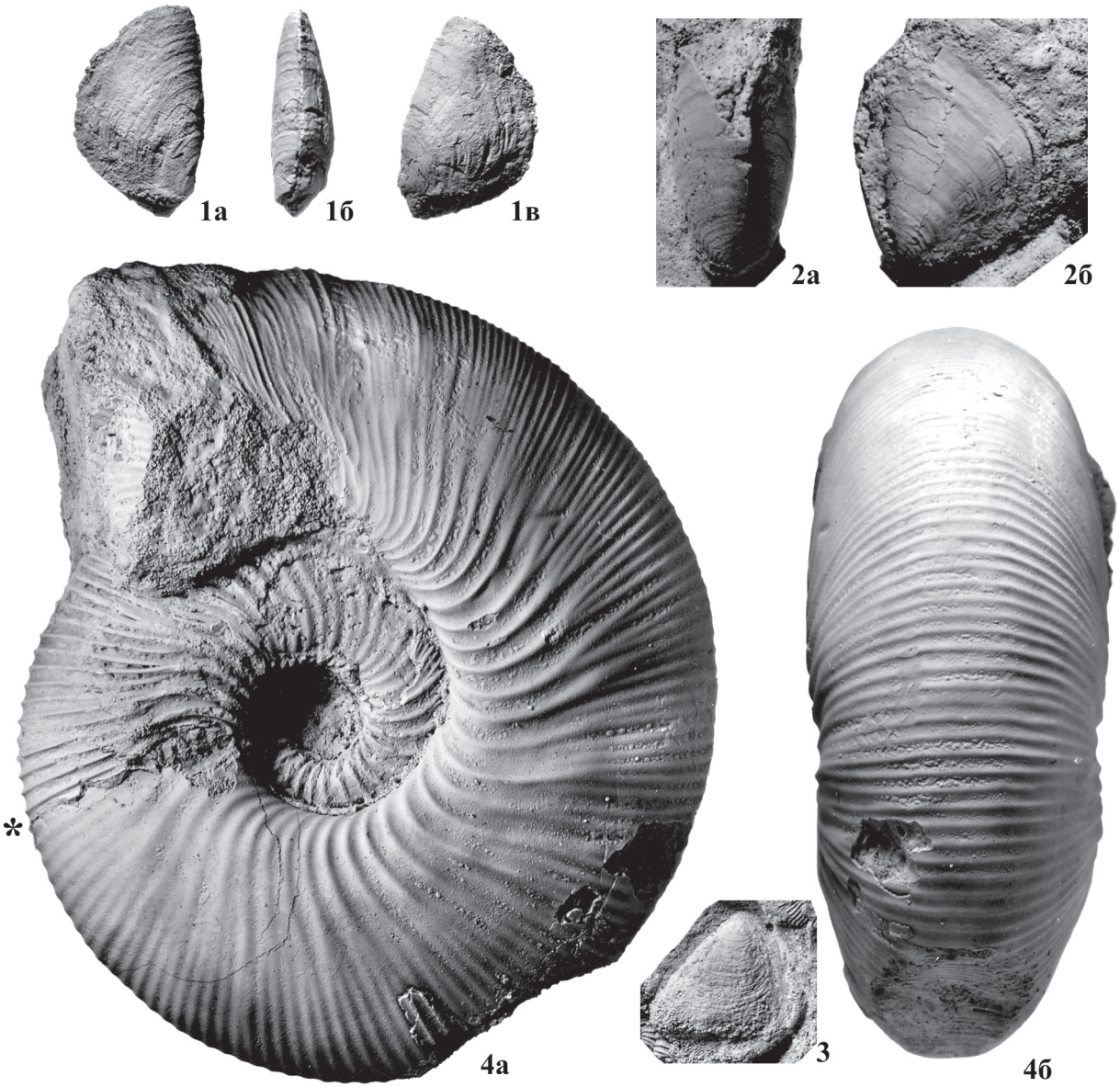


Таблица I

Фиг. 1-3. Granulaptychus, ПИН им. А.А. Борисяка РАН: 1 – экз. № 5029/083, х 3/2; 2 – экз. № 5029/084, х 3/2, 3 – № 5029/085, х 1.

Фиг. 4. Kepplerites ex gr. inflatus (Callomon, in litt), ПИН им. А.А. Борисяка РАН, экз. № 5029/086, взрослая раковина с полной жилой камерой и сохранившимся устьем, а – сбоку, б – с вентральной стороны; звездочкой отмечено начало жилой камеры. Все – республика Мордовия, Ичалковский р-н, правый берег р. Ладка у с. Большая Пестровка (разрез Алатырь II); верхний бат, зона Paracadoceras keuppi, фаунистический горизонт Paracadoceras nageli. Сборы В.В. Митта и А.В. Ступаченко, 2008 г.

Mitta, V.V. Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the Middle Reaches of the Volga River // Paleontol. Journ. 2005. Vol. 39. Suppl. 5. P. S629–S644.

Mitta V.V., Keupp H. Ammoniten-Kiefer aus dem Callovium Russlands // Mitt. Geol.-Paläont. Inst. Univ. Hamburg, H. 88, 2004. S. 125–134.

Nikitin S. Die Cephalopodenfauna der Jurabildungen des Gouvernements Kostroma // Verh. keiserl. russ. mineral. Ges. Ser. 2. 1884. № 20. S. 1–76.

Quenstedt F.A. Der Jura. Tubingen, 1856–1857. 842 c.

Quenstedt F.A. Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Bd. 2. Der Braune Jura. Stuttgart, 1886-1887. S. 441–815.

Schweigert G.Űber den Aptychus der mitteljurassischen Ammonitengattung Kosmoceras // N. Jb. Geol. Paläont. Mh. 2000. № 11. S. 698–704.

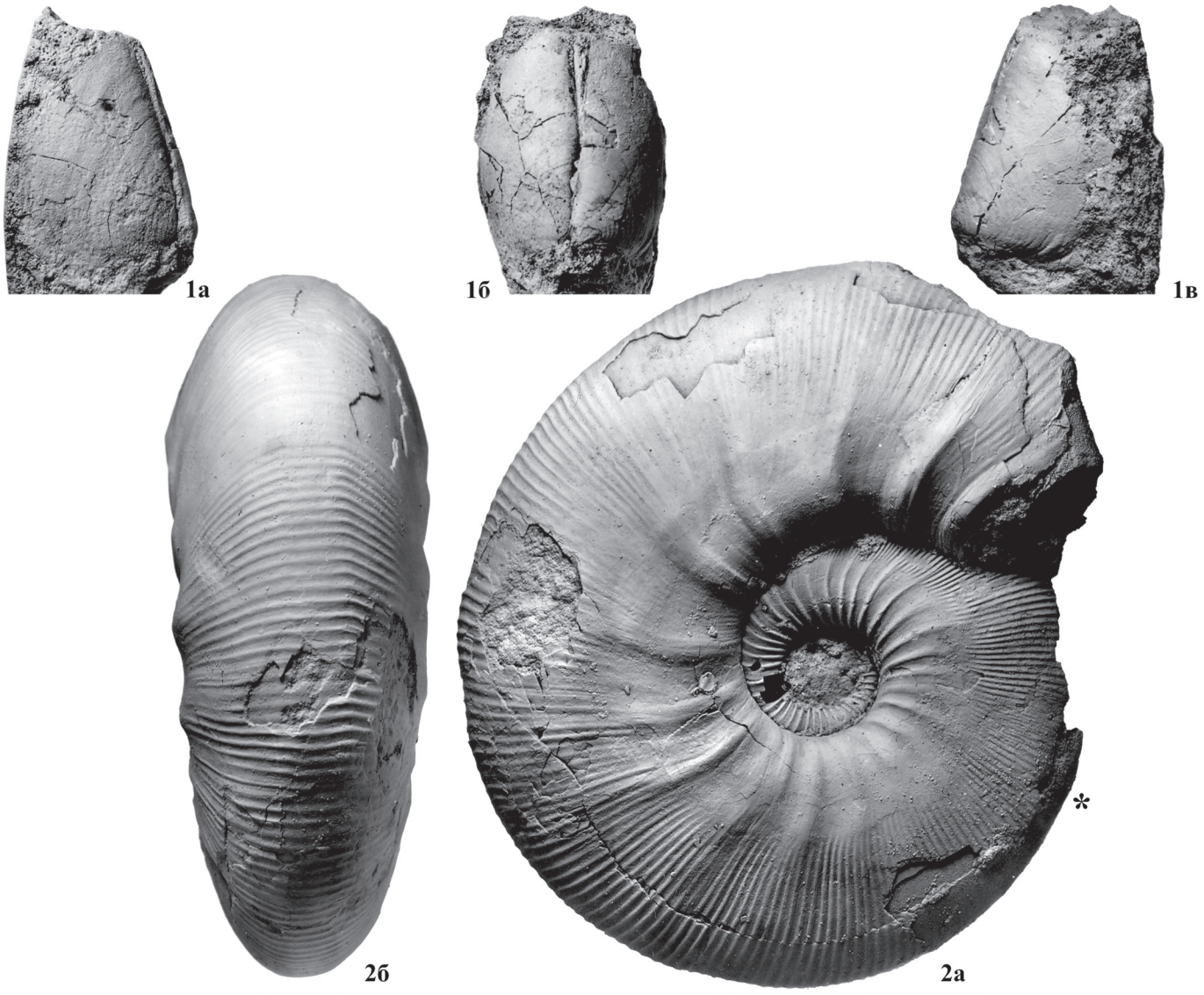


Таблица II

Фиг. 1а-в: Granulaptychus, ГГМ им. В.И. Вернадского РАН, экз. № БП-09547, х 3/2. Костромская обл., Мантуровский р-н, берег р. Унжа у пос. Мантурово; нижний келловей, зона Kepplerites gowerianus, ? фаунистический горизонт Kepplerites galilaeii. Сборы М.И. Соколова, 1925 г.

Фиг. 2. Kepplerites galilaeii (Oppel), ПИН им. А.А. Борисяка РАН, экз. № 5029/087, взрослый экз. с полной жилой камерой и частично сохранившимся устьем, х 1; а – сбоку, б – с вентральной стороны; звездочкой отмечено начало жилой камеры. Костромская обл., Мантуровский р-н, овраг между дд. Березняки и Знаменка (10 км к СВ от Мантурово); нижний келловей, зона Kepplerites gowerianus, фаунистический горизонт Kepplerites galilaeii. Сборы В.В. Митта, 2008 г.

ON THE DISCOVERY OF APTYCHI IN THE UPPER BATHONIAN OF THE RUSSIAN PLATFORM

V.V. Mitta

Aptychi are recorded for the first time in the Upper Bathonian Paracadoceras keuppi Zone in the Middle Volga Reaches (Mordovia, Alatyr II Section) in association with Kepplerites ex gr. inflatus Callomon. Their comparison with an aptychus of the Early Callovian Kepplerites galilaeii (Oppel) and published records from the Upper Callovian show that the Late Bathonian aptychi belong to the same parataxon (Granulaptychus), which is apparently typical of the family Kosmoceratidae.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О DELPHINITES (AMMONOIDEA) В НИЖНЕМ ВАЛАНЖИНЕ РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

В.В. Митта[1], Ю.И. Богомолов[2]

[1]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
mitta@paleo.ru

[2]Палеонтологическое общество, Москва
iljich@dubki.ru

Аммониты рода Delphinites Sayn, 1901 (подсем. Platylenticeratinae Casey, 1973, сем. Neocomitidae Salfeld, 1921) на Русской платформе характерны для зоны Undulatoplicatilis нижнего валанжина. Ранее эти аммониты относились к родам Pseudogarnieria Spath, 1923 и Proleopoldia Spath, 1923; типовые виды которых описаны из бассейна р. Волга. Авторами проведено изучение нового материала из типового района (р. Меня у д. Пехорка и с. Мишуково, Чувашия), а также коллекций В.А. Щировского, А.П. Павлова, И.Г. Сазоновой. Все достоверно известные до недавнего времени среднерусские Delphinites описаны из этого местонахождения, откуда происходят типы 7 видов: Oxynoticeras tuberculiferum Stshirowsky, 1893; O. undulatoplicatile Stshirowsky, 1893; Hoplites menensis Stshirowsky, 1893; H. kurmyschensis Stshirowsky, 1893; Platylenticeras (Pseudogarnieria) alatyrense Kemper, 1961; Pseudogarnieria securis Sasonova, 1971, Proleopoldia stchirowskyi Sasonova, 1971. Аммониты происходят из маломощного (до 0.8 м) слоя песчаника, переполненного раковинами бухий и других двустворчатых моллюсков, аммонитов и реже рострами белемнитов, и имеющего явные признаки конденсации.

Раковины Delphinites из этого местонахождения (Митта, Стародубцева, 2000) можно расположить в один ряд изменчивости Этот ряд начинают оксиконовые раковины с очень узкой вентральной стороной («Pseudogarnieria»), на боковых сторонах которых наблюдаются лишь слабые морщины и струйчатая скульптура (D. undulatoplicatilis). У другой группы видов развиты первичные ребра, утолщенные в умбональной части (D. tuberculiferus, D. securis, D. alatyrense). У следующей морфы хорошо развитые на молодых оборотах изогнутые первичные ребра модифицируются с возрастом в умбональные бугорки; наблюдаются короткие зубчатые ребра около вентролатерального перегиба; вентральная сторона остается очень узкой (Bogomolov, Mitta, 2007, рис. 1). Эта морфа представляет собой переход к «Proleopoldia». Последние имеют трапециевидное сечение оборотов с уплощенной вентральной стороной; первичные ребра, утолщенные в умбональной части, и более или менее выраженные бугорки на вентролатеральном перегибе (D. kurmyschensis, D. menensis, D. stchirowskyi). Завершает этот ряд форма, у которой на середине боковых сторон наблюдаются шиповидные бугорки, с возрастом исчезающие (Bogomolov, Mitta, 2007, рис. 2). Эта форма напоминает Delphinites (Pseudogarnieria) donovani, описанный из Восточной Гренландии (Alsen, Rawson, 2005; Alsen, 2006).

По нашему мнению, в зоне Undulatoplicatilis типового района сконденсированы аммониты из трех-четырех фаунистических горизонтов, каждый из которых характеризуется одним видом Delphinites. Видовые названия, предложенные Э. Кемпером (Kemper, 1961) и И.Г. Сазоновой (1971), являются, вероятнее всего, младшими субъективными синонимами видов, установленных В.А. Щировским (Stchirowsky, 1893).

Дельфиниты (определявшиеся как Pseudogarnieria и Proleopoldia) указывались «в списках» из валанжина других районов Русской платформы, в частности из бассейна Оки в Рязанской области, и бассейна Унжи в Костромской области. Однако эти сведения вплоть до настоящего времени не были подтверждены изображениями или коллекциями. Лишь один фрагмент Platylenticeratinae gen. et sp. indet., скорее всего, происходящий из валанжина Рязанской обл., известен из старых коллекций (Митта, 2007, рис. 2).

Летом 2008 г. геолог А.В. Ступаченко нашел в овраге по правому берегу р. Унжа в пос. Унжа (Макарьевский р-н Костромской обл.) стяжение песчаника, с многочисленными бухиями и более редкими аммонитами, среди которых им были определены фрагменты дельфинитов, и передал нам свои материалы для изучения. Стяжение известковистого песчаника, с поверхности ожелезненного, переполненное остатками ископаемых, было найдено им в серых слюдистых мелкозернистых глинистых песках, залегающих на зеленовато-сером глауконитовом фосфатизированном песчанике с редкими Craspedites sp. верхнего подъяруса волжского яруса.

Бухии из этой конкреции хорошей сохранности, представлены разрозненными створками, и «относятся к Buchia keyserlingi (Trautschold, 1868), той ее разновидности, которая известна из последующих публикаций, как var. sibirica (Sokolow, 1908)» (В.А. Захаров, личн. сообщ.). Остатки раковин аммонитов представлены обычно в той или иной степени дефор-

мированными ядрами, некоторые из них сохранили перламутровый слой. В куске песчаника из средней части конкреции сохранились три фрагмента аммонита, отнесенных нами к Delphinites, с перламутровым слем. На самом маленьком фрагменте (табл. I, фиг. 3) видна часть вентральной стороны аммонита, с хорошо выраженными мелкими шиповидными выростами на вентролатеральном перегибе. Следующий фрагмент (там же, фиг. 4) сохранился лучше, здесь представлена боковая сторона полностью раздавленной раковины. Видно, что от вентролатеральных шипиков (или зубчиков) отходят простые слабо изогнутые ребра, хорошо заметные на боковой поверхности и заканчивающиеся в умбиликальной части небольшими гребневидными вздутиями. На фрагменте самого крупного оборота представлена верхняя половина боковой стороны с прилегающей частью вентральной поверхности (фиг. 5). Хорошо видно, что вентролатеральный ряд шипиков представляет собой окончания развитых на боковой стороне широких и рельефных одиночных ребер. Подобная скульптура развита у Platylenticeratinae; по-видимому, описанные фрагменты принадлежат новому виду рода Delphinites.

Кроме представителей Delphinites и Buchia в рассматриваемых образцах присутствуют и раковины полиптихитид. Крупная немного деформированная раковина с олигоптихитовыми пучками ребер относится к Euryptychites ex gr. astieriptychus (Voronetz) (табл. 1, фиг. 2). Скульптура других раковин аммонитов из этого местонахождения характеризуется наличием бимонотомных и дихотомных пучков ребер. Это позволяет отнести их к Siberites cf. ramulicosta (Pavlow) (табл. 1, фиг. 1, 5).

Определенные нами аммониты широко распространены на севере Сибири (Богомолов, 1989) и характеризуют среднюю (зона Astieriptychus) и низы верхней части (подзона Ramulicosta зоны Ramulicosta) нижнего валанжина, что согласуется и с определением бухий – бухиазона Keyserlingi отвечает средне-верхней части нижнего валанжина (Захаров, 1981). Этот стратиграфический интервал соответствует верхней части зоны Hoplitoides – нижней части зоны Michalskii Русской платформы.

Валанжин бассейна Унжи последние десятилетия практически не изучался. Но М.И. Соколов в 1925 г. в среднем течении Унжи обнаружил толщу серых и желтовато-серых тонкозернистых слюдистых глинистых песков, мощностью 12-14 м. В овраге выше д. Ивкино этот исследователь нашел в указанной толще «конкреции желто-бурого рыхлого железистого песчаника, с богатой фауной полиптихитов группы Polyptychus и ауцелл» (Соколов, 1929, с. 24). Соколов пишет, что большинство аммонитов относится к новым, еще не описанным видам группы Polyptychites polyptychus; они сохранились, главным образом, в виде деформированных ядер. Кроме того, им были определены Polyptychites aff. multiplicatus (Roemer) sensu Koenen, и «Hoplites sp., оригинальный гоплит, приближающийся по одним признакам к Hoplites kurmyschensis Stschirowskii, по другим к H. leopoldianus d'Orb.» (id., ibid.). Судя по этим указаниям, находка Соколова происходит из тех же слоев, что и описываемые нами, а «Hoplites sp.» в современной номенклатуре относится к Delphinites. В дополнение Соколов приводит в списке двустворок из упомянутых конкреций и «Aucella» keyserlingi var. sibirica D. Sokolov.

Ранее распространение представителей рода Delphinites считалось ограниченным нижней зоной валанжина – Undulatoplicatilis. Исходя из изложенного, можно считать доказанным распространение Delphinites на Русской платформе вплоть до верхней зоны нижнего валанжина.

Авторы благодарны А.В. Ступаченко за предоставленный материал и геологическую информацию, В.А. Захарову, определившему бухии, и В.Т. Антоновой, изготовившей фотографии. Работа выполнена при поддержке программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий».

Список литературы

Богомолов Ю.И. Полиптихиты (аммониты) и биостратиграфия бореального валанжина // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 696. Новосибирск: Наука, 1989. 200 с.

Захаров В.А. Бухииды и биостратиграфия бореальной верхней юры и неокома \\ Тр.ИГиГ СО АН СССР. Вып. 458. М.: Наука, 1981. 271 с.

Митта В.В. Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 2. С. 80–92.

Митта В.В., Стародубцева И.А. В.А. Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края // Vernadsky Museum Novit. 2000. № 5. 20 с

Сазонова И.Г. Берриасские и нижневаланжинские аммониты Русской платформы // Берриас Русской платформы. Тр. ВНИГНИ. Вып. 110. 1971. С. 3–110.

Соколов М.И. Геологические исследования по р. Унже в 1925 г. // Изв. Ассоц. НИИ при 1 МГУ. 1929. Т. 2. Вып. 1. С. 5–31.

Alsen P. The Early Cretaceous (Late Ryazanian – Early Hauterivian ammonite fauna of North-East Greenland: taxonomy, biostratigraphy, and biogeography // Fossils strata. № 53. 2006. 229 p.

Alsen P., Rawson P.F. The Early Valanginian (Early Cretaceous) ammonite Delphinites (Pseudogarnieria) from North-East Greenland // Bull. Geol. Soc. Denmark, 2005. № 52: 201–212.

Bogomolov Yu., Mitta V. Genus Delphinites (Ammonoidea) in the Valanginian of Russia // 7-th Intern. Symp. «Cephalopods – Present & Past». Abstracts vol. Sapporo, 2007. P. 96–97.

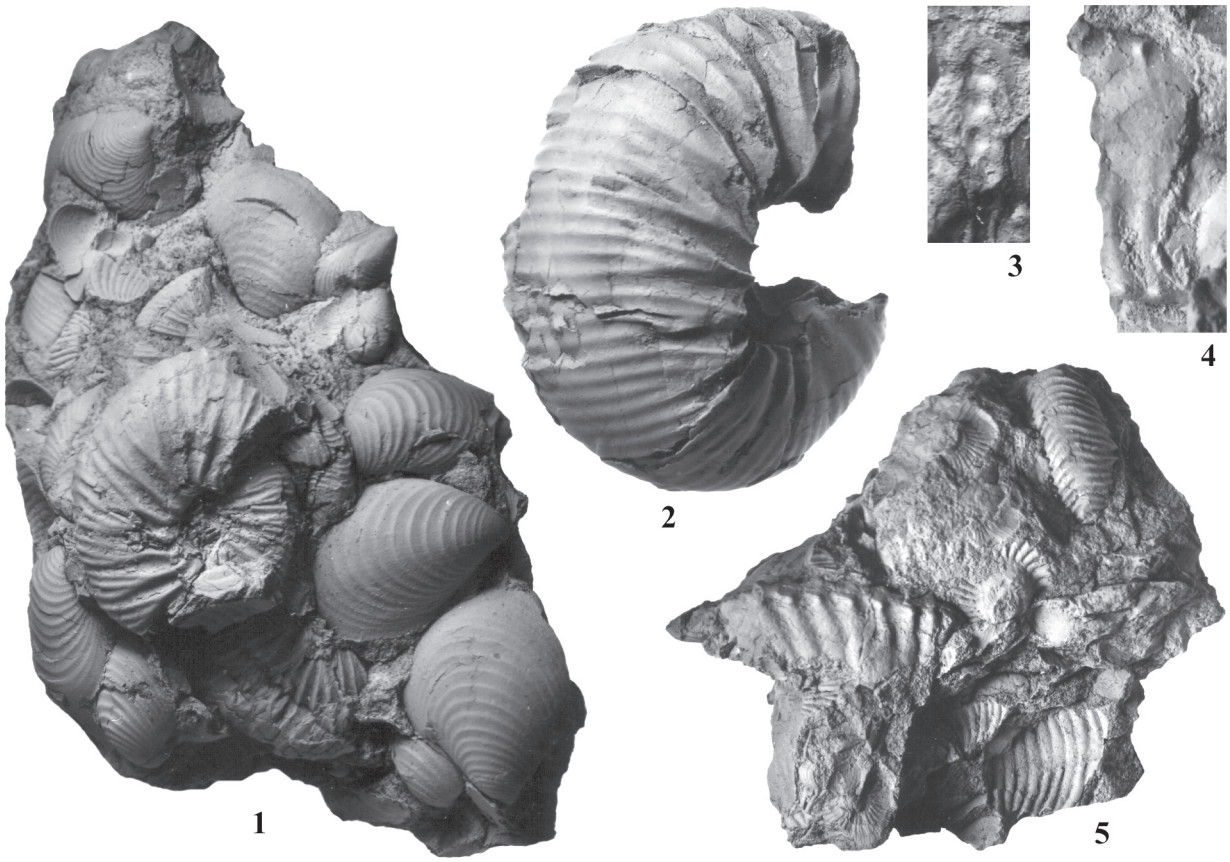


ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. Фрагмент конкреции с Siberites cf. ramulicosta (Pavlow) и многочисленными Buchia keyserlingi (Trautschold) var. sibirica (Sokolow), ПИН им. А.А. Борисяка РАН, экз. № 5322/1, x 1.

Фиг. 2. Euryptychites ex gr. astieriptychus (Voronetz). ПИН им. А.А. Борисяка РАН, экз. № 5322/2, x 1.

Фиг. 3-5. Delphinites sp. (sp. nov.), фрагменты аммонитов из одного куска породы, ПИН им. А.А. Борисяка РАН, экз. № 5322/3: 3 – фрагмент ювенильного оборота с вентральной стороны, x3/2; 4 – фрагмент сбоку, x 3/2; 5 – другой фрагмент боковой стороны, x 1.

Все – Костромская обл., Макарьевский р-н, овраг в пос. Унжа; нижний валанжин, предположительно зона Michalskii. Сборы А.В. Ступаченко, 2008 г.

Kemper E. Die Ammonitengattung Platylenticeras (= Garnieria). Beih. Geol. Jb. 1961. Heft 47. 195 S.

Sokolow D.N. Ueber Aucellen aus dem Norden und Osten von Sibirien // Mem. l'Acad. imper. sci. de St.-Petersbourg. Ser. 8, classe phys.-mathem. 1908. V. 21. No.3. 18 S.

Stchirowsky W. Ueber Ammoniten der Genera Oxynoticeras und Hoplites aus dem nord-simbirsk'schen Neocom // Bull. Soc. Natur. Moscou, 1893. № 4. S. 369–380.

NEW DATA ON DELPHINITES (AMMONOIDEA) FROM THE LOWER VALANGINIAN OF THE RUSSIAN PLATFORM

V.V. Mitta and Yu.I. Bogomolov

The distribution of the Central Russian representatives of the genus *Delphinites* is discussed. Apart from the Lower Valanginian *Delphinites undulatoplicatilis* Zone in the type region (Menya River, Chuvashia, Middle reaches of the Volga River), they are found in the Kostroma Region, in the basin of the Unzha River, together with *Euryptychites* ex gr. *astieriptychus*, *Siberites* cf. *ramulicosta* and *Buchia keyserlingi* var. *sibirica*. This assemblage indicates the Lower Valanginian, most likely the upper part of the *Hoplitoides* Zone to the lower part of the *Michalskii* Zone.

МАКРОЦЕФАЛИДЫ (SPHAEROCERATIDAE, AMMONOIDEA) В РАННЕМ КЕЛЛОВЕЕ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКОГО СУББОРЕАЛЬНОГО МОРСКОГО БАССЕЙНА

Д.Б. Гуляев[1], М.А. Рогов[2]

[1]Научно-производственный центр «Недра», г. Ярославль
dgulyaev@rambler.ru

[2]Геологический институт РАН, г. Москва
russianjurassic@gmail.com

Подсемейство Macrocephalitinae Salfeld обособилось от других сфероцератид приблизительно в конце среднего бата в районе тропических бассейнов западной Пацифики и юго-восточной Тетис (Сула – Новая Гвинея) (Westermann, Callomon, 1988). К концу бата макроцефалитины широко распространились в морях, расположенных вдоль южной (Мадагаскар, Кач) и северной (Западная Европа, ?Крым, Туркмения, Иран) окраин западной Тетис. Для пограничных отложений бата-келловея северной окраины бассейна Тетис (Европа) характерен M. jacquoti (Douv.) [=M. compressus (Quenst.)] (Callomon et al., 1989 и др.).

В начале раннего келловея, после установления устойчивой связи между Восточно-Европейским морским бассейном и морями западной окраины Тетис, макроцефалитины на протяжении раннекелловейской фазы Elatmae были единственными не бореальными аммонитами-иммигрантами в Восточно-Европейском (Среднерусском) море, ознаменовав своим появлением начало его вступления в суббореальный (s.l.) этап развития (Гуляев, 1999, 2001, 2005а, б). В начале фазы Elatmae макроцефалитины в Среднерусском море были достоверно представлены только видом M. jacquoti, геохронологически мгновенно распространившимся на север вплоть до Печорского бассейна (пролива). При этом в комплексах аммонитов Среднего и Нижнего Поволжья макроцефалитины стали играть субдоминантную роль, а в некоторых случаях даже количественно доминировать (рис. 1) (Гуляев, 2001, 2005б, 2007; Киселев, Рогов, 2007).

Такое быстрое распространение на север и приобретение макроцефалитинами существенной роли в аммонитовых комплексах, несмотря на иные по сравнению с тетическими температурно-климатические условия в Восточно-Европейском море, связаны, по-видимому, с отсутствием конкуренции (отсутствие аналогичных биоморф) в аммонитовом таксоценозе и богатой кормовой базы, в целом характерной для морей умеренного климатического пояса.

В начале раннего келловея восточно-европейские макроцефалитины сформировали своеобразную

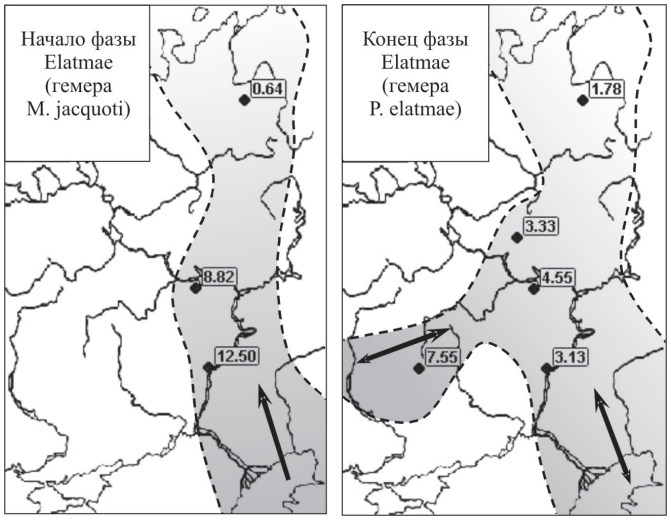


Рис. 1. Распределение значений относительного обилия (%) Macrocephalitinae в комплексах аммонитов в Восточно-Европейском морском бассейне в начале раннего келловея. Стрелками обозначены основные направления миграции макроцефалитин, размеры концов стрелок приблизительно отражают объемы миграции.

эудемичную филетическую линию, объединяющую последовательно сменяющих друг друга видов (рис. 2): M. jacquoti (Douville) – M. cf./aff. jacquoti (переходная форма) – M. prosekensis Gulyaev – M. pavlowi Smorodina (Гуляев, 1999, 2001, 2005а, Киселев, Рогов, 2007). Кроме перечисленных, к этой линии, несомненно, относятся малоизвестные номинальные виды M. multicostatus (Paryschew) и M. menzeli (Moennig), которые, по-видимому, являются синонимами одного или двух последних звеньев приведенной эволюционной цепочки. В ходе морфологической эволюции в этой филетической линии происходит постепенная редукция боковых ребер, исчезающих в онтогенезе раковины все раньше (рис. 3), и сужение вентральной стороны, особенно выраженное на молодых оборотах. Оно может быть выражено до такой степени, что у M. pavlowi при диаметре 1,5–2

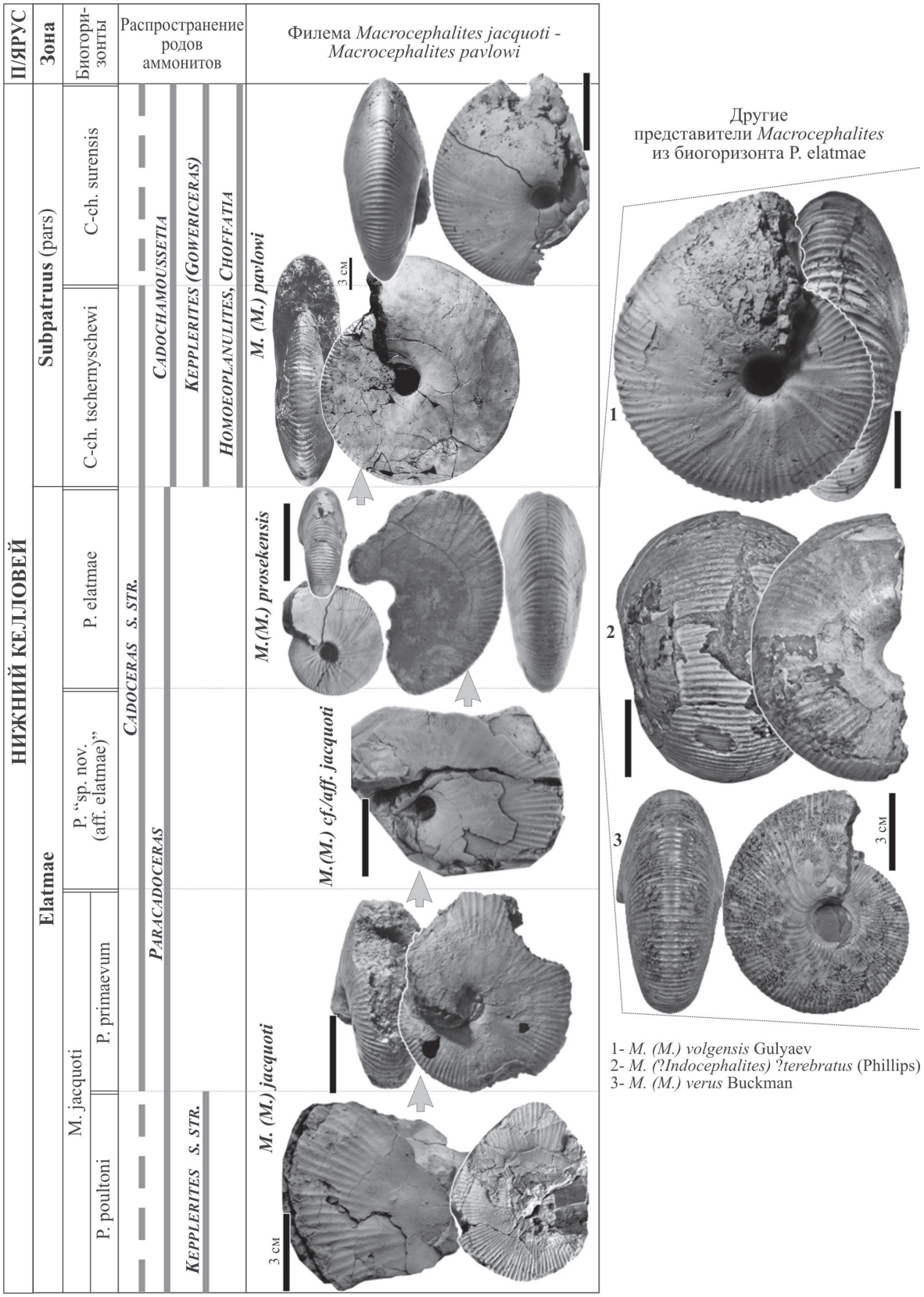


Рис. 2. Стратиграфическое распространение и филогенетические связи представителей подсемейства Macrocephalitinae в нижнем келловее Европейской России (вертикальные черные отрезки (3 см) отражают масштаб фотографий). Номенклатура шкалы биогоризонтов дана по Д.Б.Гуляеву (этот сброник).

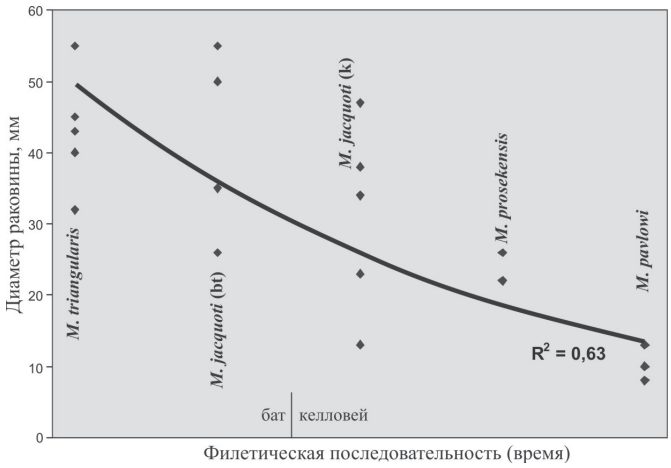


Рис. 3. Постепенное сокращение стадии со скульптированной приумбиликальной частью раковины у Macrocephalites (линия тренда – экспоненциальная, основана на результатах измерения 42 экземпляров Macrocephalites).

см иногда присутствует не характерное для макроцефалитин приострение вентральной стороны. Еще одним характерным признаком данной филолинии является очень раннее появление в морфогенезе многоветвистых пучков ребер. Этот признак, присутствуя у M. jacquoti – M. cf./aff. jacquoti в качестве одного из вариантов изменчивости, становится характерным для эудемичных видов M. prosekensis – M. pavlowi. Наиболее выражен этот признак у M. volgensis Gulyaev, встречающегося совместно с M. prosekensis (см. рис. 2).

Вымирание рассматриваемой филемы макроцефалитин происходит в первой половине фазы Subpatruus. К тому времени (гемера C. surensis) у представителей кадоцератин – рода Cadochamoussetia Mitta – сформировалась морфологически сходная с макроцефалитинами дискоконическая раковина с редуцированной на боковых сторонах скульптурой. Представители Cadochamoussetia, вероятно, имели адаптивное преимущество в бореальных и суббореальных температурно-климатических условиях и оккупировали экологическое пространство, ранее занимаемое макроцефалитинами.

Наибольшее видовое разнообразие макроцефалитин в нижнем келловее Центральной России наблюдается в биогоризонте P. elatmae (рис. 2). В это время здесь присутствуют как эудемичные формы (M. prosekensis, M. volgensis), так и иммигранты из Западно-Европейской палеобиогеографической провинции (M. verus, M. terebratus).

Список литературы

Гуляев Д.Б. Макроцефалитины и говерицератины (Ammonoidea) зоны Elatmae и стратиграфия нижнего келловея центральных районов Русской платформы // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. СПб.: ВНИГРИ, 1999. С. 63–85.

Гуляев Д.Б. Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата – нижнего келловея Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.

Гуляев Д.Б. Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005а. С. 64–70.

Гуляев Д.Б. Этапы развития аммонитовых фаун на ранних стадиях формирования юрского Восточно-Европейского морского бассейна (поздний бат – ранний келловей) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005б. С. 71–74.

Гуляев Д.Б. Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловея опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, Бассейн Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: изд-во ЯГПУ, 2007. С. 49–58.

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Ст. 1. Аммониты и инфразональная биостратиграфия // Стратигр. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 5. С. 42–73.

Callomon J.H., Dietl G., Niederhofer H.-J. Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwabischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. 1989. № 148. 13 S.

Westermann G.E.G., Callomon J.H. The Macrocephalitinae and associated Bathonian and Early Callovian (Jurassic) ammonites of the Sula Islands and New Guinea // Paleontographica. Ser. A. 1988. Bd. 203. P. 1–90.

MACROCEPHALITIDS (SPHAEROCERATIDAE, AMMONOIDEA) IN THE EARLY CALLOVIAN OF THE EAST-EUROPEAN SUBBOREAL SEA

D.B.Gulyaev and M.A.Rogov

Macrocephalitid ammonites which inhabited the Early Callovian Central Russian Sea are studied. These ammonites mostly belong to an eudemic lineage of descendants of *Macrocephalites jacquoti*. Their evolutionary trend was directed towards further reduction of ribbing and compression of whorls leading to the appearance of oxycones. Ammonites of this lineage became extinct during the early part of the Subpatruus Chron, when morphologically similar shells with reduced ornamentation appeared within the Boreal Cadoceratinae.

О БЕЛЕМНИТАХ ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮРЫ И МЕЛА РЫБИНСКОГО РАЙОНА ЯРОСЛАВСКОЙ ОБЛАСТИ

Л.И. Каменцев

Всероссийский научно-исследовательский институт геологии
и минеральных ресурсов Мирового океана, Санкт-Петербург
levkamentcev@mail.ru

В ходе проведенных в 1994–2004 годах полевых исследований нами были изучены разрезы отложений волжского яруса юрской и неокомского подотдела меловой системы в Рыбинском районе Ярославской области и собран большой коллекционный материал ростров белемнитов. В обнажении на р. Черемуха нами (Каменцев, Кузьмин, 2000) задокументирован разрез, в котором в отложениях зоны Virgatites virgatus (средняя волга) имеется т. н. белемнитовый горизонт, переполненный рострами. Согласно Д.Н. Киселеву (2003), вышележащие отложения верхней волги являются переотложенными. По нашим наблюдениям, белемниты Acroteuthis russiensis встречаются в зоне Virgatites virgatus вместе с Cylindroteuthis volgensis, тогда как ранее (Митта, 1995) считалось, что A. russiensis появляется только в отложениях вышележащей зоны Epivirgatites nikitini. В сводке П.А. Герасимова (1986) присутствие этого вида в отложениях зоны Virgatites virgatus Московской и Ярославской областей остается под вопросом.

В разрезе на р. Черемуха и в обнажении у дер. Глебово встречаются крупные фрагмоконы без ростров. Эти ископаемые до настоящего времени мало исследованы и необходимо подробное тафономическое, палеоэкологическое и таксономическое изучение, создание их первичной морфологической классификации, оценка возможности их использования в стратиграфических целях. На берегу р. Волги у разреза Тихвинское часты находки ростров A. russiensis и C. volgensis, переотложенные из моренных четвертичных отложений, что может свидетельствовать о присутствии в этом районе в доледниковое время отложений зоны virgatus, а возможно и зоны nikitini. Таким образом, открывается возможность использования ростров белемнитов при изучении геоморфологии и четвертичной истории Ярославского Поволжья.

В последние годы Д.Н. Киселевым (2003) в районе, который был ранее указан Л.И. Каменцевым и А.В. Кузьминым (2001) в качестве возможной области развития отложений, пограничных между юрой и мелом, ранее неизвестных на Русской платформе был описан разрез Сельцо-Воскресенское, представленный слоями с Volgidiscus lamplughi нижнего берриаса. В данном обнажении представлены терминальные горизонты верхневолжского подъяруса. Согласно наблюдениям Киселева, здесь обнаружены впервые описанные аммониты Anivanovia mola и Volgidiscus singularis. (Киселев и др., 2003, с. 60–62). Слои с Volgidiscus в разрезе являются первой находкой в Европейской России отложений, которые, вероятно, соответствует зоне Volgidiscus lamplughi Англии и Нидерландов. Крайне примечательно, что данные слои содержат, по описанию Киселева (2003, с. 59), пустоты от растворившихся ростров белемнитов. По нашему мнению, необходимо, по возможности четкое определение таксономической принадлежности ростров белемнитов, находившихся в данных или других, до нынешнего момента нехарактерных для центральных областей Русский платформы, слоях. Известно, что упоминания о наличие таких же слоев с выщелоченными рострами белемнитов, близких по своему стратиграфическому положению, в обнажениях около деревень Васильковское, Чудиново, Пенье, в верхнем течении р. Черемуха имеются в работе А.Н. Иванова (1950). Вполне возможно, что в каких-то из этих обнажениях ростры белемнитов не подверглись растворению в ходе постседиментационных преобразований.

В перспективе (Каменцев, Кузьмин, 2001) необходимы тщательные исследования обнажений в бассейнах рек Сутка, Сить, Ильдь в западной части Ярославской области, где также отмечался контакт юрских и меловых отложений (Козлова, 1939; Аристов, Иванов, 1979). Это может быть важным для обнаружения новых, ранее неизвестных на территории Русской платформы слоев, в которых имеются представители тетической и бореальной фауны. Также необходимы тщательные полевые исследования берегов р. Волги, где выше пос. Глебово, по-видимому, присутствуют выходы коренных пород верхов юры - низов мела. Данный вывод косвенно подтверждается описаниями (Зонов, 1929, 1932 по Козловой, 1939), согласно которым “Отложения зоны nikitini покрываются песчаниками и песками с Patella sp., Belemnites sp., Olcostephanus sp. и другими, содержащими рыхлые, темные фосфоритовые стяжения, отличные от фосфоритов зоны «nikitini». Эти отложения, по мнению Зонова, занимают промежуточное положение между нижне- и верхневолжскими отложениями. Мощность их составляет около 3 м. Обращает на себя внимание нахождение в этих отложениях ростров белемнитов, что может существенно облегчить определе-

ние стратиграфической принадлежности данных слоев.

Список литературы

Аристов В.Н., Иванов А.Н. О пограничных с юрой слоях мела в Ярославском Поволжье // Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск. Ред. Сакса. Наука. 1979. С. 28–34.

Герасимов П.А. Моллюски волжского яруса Московской и Ярославской областей и их зональное распределение // Юрские отложения Русской платформы. Тр. ВНИГРИ Л. 1986. С. 71–80.

Иванов А.Н. Геологические экскурсии по Ярославской области. Ярославль: Ярославлское обл. гос. изд-во. 1950, 96 с.

Каменцев Л.И. Кузьмин А.В. Отложения верхней волги Рыбинского района Ярославской области // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя. Мат-лы научной сессии Пятые Саксовские чтения, 23–25 апреля 2001 г. Новосибирск. 2001. С. 62–63.

Киселев Д.Н. и др. Атлас геологических памятников природы Ярославской области. Ярославль. Изд-во ЯПГУ. 2003. 120 с.

Козлова В.Н. Геологическое строение Восточной части калининской области и Западной части Ярославской области // Труды Мос. Геол. Управ. 1939. Вып. 31. 56 с.

Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средневолжских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.

ON BELEMNITES FROM THE JURASSIC-CRETACEOUS BOUNDARY DEPOSITS OF THE RYBINSK DISTRICT OF THE YAROSLAVL REGION

L.I. Kamentsev

Belemnites from the Upper Jurassic in various localities of the Rybinsk District of the Yaroslavl Region are described and discussed.

АММОНИТЫ РОДОВ EUTHYMICERAS И NEOCOSMOCERAS (NEOCOMITIDAE) ИЗ БЕРРИАСА ГОРНОГО КРЫМА

В.В. Аркадьев

Санкт-Петербургский государственный университет
arkad@GG2686.spb.edu

Аммониты родов Neocosmoceras и Euthymiceras имеют большое значение для зонального и инфразонального расчленения берриасских отложений. Многочисленные виды этих родов описаны, прежде всего, из берриаса Западной Европы (Mazenot, 1939; Le Hégarat, 1973; Nikolov, 1982 и др.), а несколько позже из берриасских отложений Мангышлака (Луппов и др., 1988) и Северного Кавказа (Калачева, Сей, 2000). Некоторые виды аммонитов, в частности Hoplites transfigurabilis, первоначально описанные из рязанского горизонта бассейна р. Оки Н.А. Богословским, впоследствии рядом исследователей были отнесены к роду Euthymiceras (Григорьева, 1938; Калачева, Сей, 2000). Последнее обстоятельство особенно важно, так как, помимо корреляции в пределах области Тетис, позволяет проводить сопоставление берриаса Горного Крыма, Северного Кавказа и Восточно-Европейской платформы.

В Крыму представители родов Neocosmoceras и Euthymiceras изучены плохо. Тем не менее оба рода всегда использовались в качестве индексов при разработке зональных схем берриасских отложений Горного Крыма.

Коллекции, насчитывающие 80 экз., собранные В.В. Друщицем, Б.Т. Яниным, В.М. Нероденко, Т.Н. Богдановой, С.В. Лобачевой, В.А. Прозоровским в 50–70-х гг. прошлого столетия, дополнены В.В. Аркадьевым, Ю.Н. Савельевой, А.А. Федоровой, К.Ю. Четвериковой и М.М. Шекер в 2004–2007 гг.; хранятся в ЦНИГРМузее С.-Петербурга (№ 12943, 13175) и музее С.-Петербургского горного института (технического университета) (№ 330).

Род Neocosmoceras был выделен Бланше на материале из разрезов берриаса Юго-Восточной Франции. Несколько позже О.К. Григорьева (1938) описала в составе рода Protacanthodiscus два подрода – Euthymiceras и Renngarteniceras. Диагнозы, данные Григорьевой для новых подродов, очень близки между собой и к диагнозу установленного ранее рода Neocosmoceras. Подрод Renngarteniceras позднее стал рассматриваться в качестве синонима Neocosmoceras, а подрод Euthymiceras был возведен в ранг рода. Однако далеко не все исследователи сочли последний самостоятельным родом. Ле Эгара в ранних работах рассматривал его в качестве подрода рода Neocosmoceras, позже (Le Hégarat, 1973) согласился с его самостоятельностью. В первое издание американских основ палеонтологии, посвященного аммоноидеям, род Euthymiceras не был включен. Во втором издании тех же основ по меловым аммонитам (Wright et al., 1996) род Euthymiceras считается младшим синонимом рода Neocosmoceras.

Неопределенность таксономического ранга рода Euthymiceras отразилась на его типовом виде euthymi, который включался то в состав этого рода (Григорьева, 1938; Le Hégarat, 1973; Nikolov, 1982; Калачева, Сей, 2000; Митта, 2002 и др.), то в состав рода Neocosmoceras (Wright et al., 1996 и др.). Е.Д. Калачева и И.И. Сей (2000), изучившие представительный материал из разрезов Северного Кавказа и отметившие несомненную близость родов Euthymiceras и Neocosmoceras, считают их самостоятельными таксонами. На основании изучения обширного материала, собранного в Горном Крыму, коллекций других авторов и литературных данных, автор данной статьи пришел к выводу, что морфологические признаки раковин видов обоих родов часто повторяются, и, видимо, поэтому между представителями родов Neocosmoceras и Euthymiceras существуют многочисленные переходные формы. Строение лопастной линии видов обоих родов также одинаковое. Это позволяет рассматривать род Euthymiceras в качестве младшего синонима рода Neocosmoceras. На табл. I приведены некоторые представители этого рода.

Семейство Neocomitidae Salfeld, 1921
Подсемейство Berriasellinae Spath, 1922
Род Neocosmoceras Blanchet, 1922

[=Octagoniceras Spath, 1924; Euthymiceras Grigorieva, 1938; Renngarteniceras Grigorieva, 1938]

Диагноз. Раковина эволютная, преимущественно среднего размера. Поперечное сечение начальных оборотов широкое, округленно-квадратное; с возрастом становится трапецоидальным вытянутым в высоту, либо остается широким. Внешняя сторона узкая либо умеренно широкая, плоская или выпуклая. Пупок широкий, мелкий. Скульптура представлена длинными одиночными (главными), двойными и короткими одиночными (вставными) ребрами и тремя рядами бугорков – припупковых, боковых и внешних. Наиболее сильно развиты боковые и внешние бугорки, последние иногда имеют вид шипов, загнутых назад. Ребра на внешней стороне прерываются, образуя гладкую полосу, но на жилой камере перерыв иногда может отсутствовать. Лопастная линия (внешний отрезок)

ТАБЛИЦА I

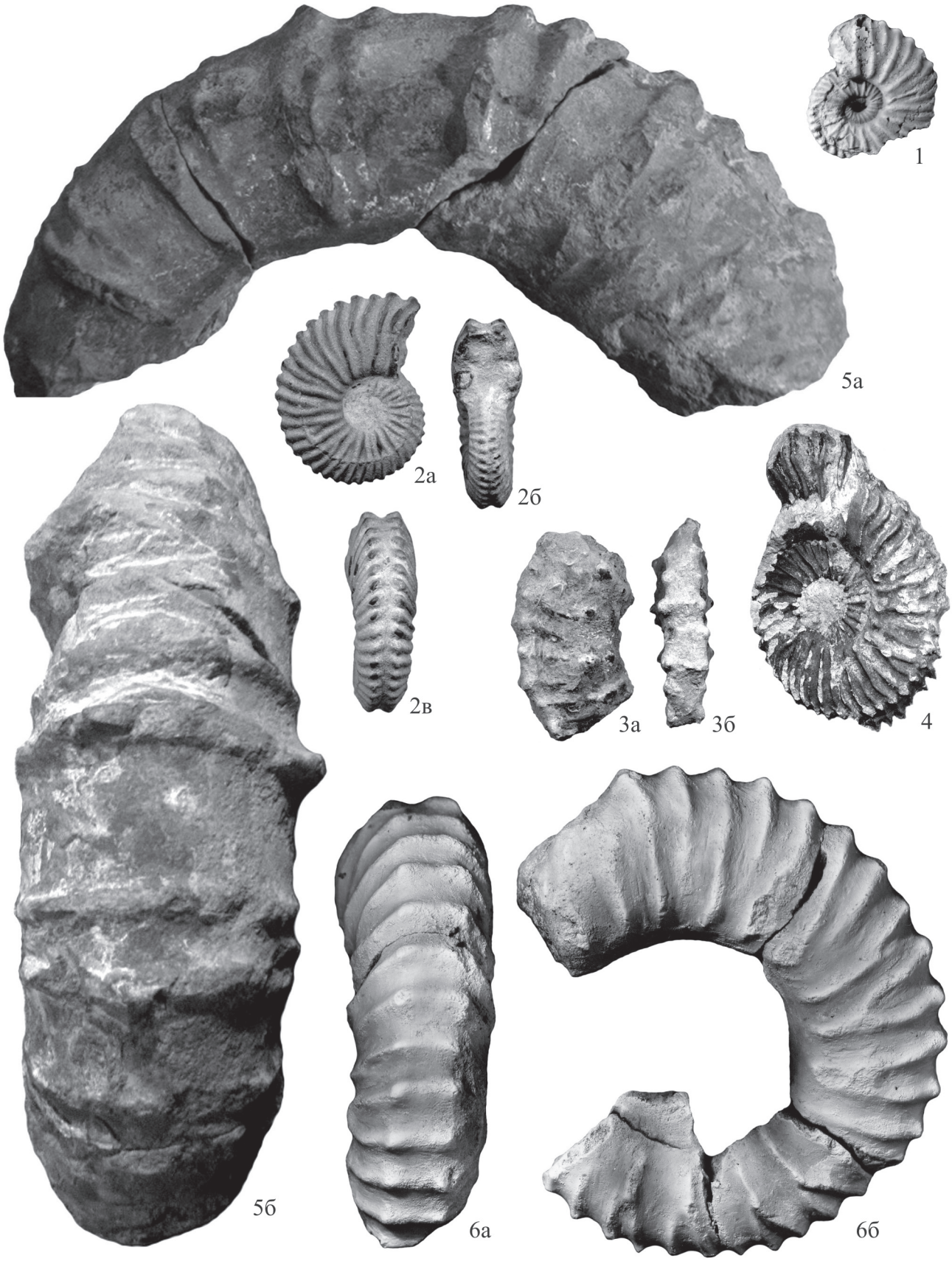


Таблица I

Фиг. 1-4. Neocosmoceras euthymi (Pictet): 1 – экз. № 2/12943 сбоку (x1), Центральный Крым, с. Балки, зона boissieri, подзона euthymi; сборы Т.Н. Богдановой; 2 – экз. № 1/13175, (x2), 2а – сбоку, 2б – с устья, 2в – с внешней стороны; местонахождение и возраст те же; сборы В.В. Аркадьева; 3 – экз. № 13/13175, (x1), 3а – сбоку, 3б – с внешней стороны; местонахождение и возраст те же; сборы В.В. Аркадьева; 4 – экз. № 80/13175 сбоку (x1), Восточный Крым, Феодосия, Заводская балка, зона boissieri, подзона euthymi; сборы В.В. Аркадьева.

Фиг. 5. Neocosmoceras cf. transfigurabilis (Bogoslowski), экз. № 57/13175, x 0,75, а – сбоку, б – с внешней стороны; Юго-Западный Крым, р. Бельбек, лог Кабаний, зона boissieri, подзона euthymi; сборы В.В. Аркадьева.

Фиг. 6. Neocosmoceras transfigurabilis (Bogoslowski), экз. № 64/623, голотип, x1, а – с внешней стороны, б – сбоку; Восточно-Европейская платформа, Рязанская обл., дер. Шатрищи, рязанский горизонт.

включает одинаковые по глубине внешнюю и боковую лопасти и несколько убывающих в размерах ко шву пупковых лопастей.

Сравнение. От близкого рода Transcaspiites отличается более высокими оборотами с уплощенными боковыми сторонами и слабее выраженными бугорками на ранних стадиях развития.

Список литературы

Григорьева О.К. Фауна аммонитов нижнего валанжина из бассейна р. Белой на северном склоне Кавказа // Азово-Черноморский геол. трест. Матер. по геол. и полезн. ископ. 1938. Сб. 1. С. 83–122.

Калачева Е.Д., Сей И.И. Аммониты // Берриас Северного Кавказа (Урухский разрез). СПб: ВНИГРИ, 2000. С. 69–101.

Луппов Н.П., Богданова Т.Н., Лобачева С.В. и др. Берриас Мангышлака. Л.: Наука, 1988. 204 с.

Митта В.В. Новые данные о Neocomitidae (Ammonoidea) из берриаса Московской области // Палеонтол. журнал. 2002. № 4. С. 30–33.

Le Hégarat G. Le Berriasien du Sud-East de la France // Doc. Lab. Géol. Fac. Sci. Lyon. 1973. Vol. 43/1. 309 p.

Mazenot G. Les Palaeohoplitidae Tithoniques et Berriasiens du Sud-Est de la France // Mém. Soc. Géol. France. N. sér. 1939. T. 18. Fasc. 1–4. 303 p.

Nikolov T.G. Les ammonites de la famille Berriasellidae Spath, 1922. Tithonique supérieur – Berriasien. Sofia, 1982. 251 p.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt L. Mollusca 4. Revised. Vol. 4: Cretaceous Ammonoidea / Geol. Soc. of America, Inc. and Univ. of Kansas. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas. 1996. 362 p.

AMMONITES OF THE GENERA EUTHYMICERAS AND NEOCOSMOCERAS (NEOCOMITIDAE) FROM THE BERRIASIAN OF THE MOUNTAINOUS CRIMEA

V.V. Arkadiev

The diagnosis of the genus *Neocosmoceras* is discussed. The similarity in the shell morphology and sutural development allows the genus *Euthymiceras* to be considered as a junior synonym of the genus *Neocosmoceras*.

НЕКОТОРЫЕ ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ БЕРРИАССКИХ CRASPEDITIDAE SPATH (AMMONOIDEA)

А.Е. Игольников

Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск
IgolnikovAE@ipgg.nsc.ru

Систематикой семейства Craspeditidae Spath, 1924, занималось в разное время большое количество исследователей, отечественных и зарубежных. Определяющий вклад в систему этого семейства, в обоснование отдельных подсемейств, родов и подродов был внесен Н.И. Шульгиной (1985). До сих пор не было предложено альтернативной системы, которая базировалась бы на столь же обширном материале и, что особенно важно, на обязательном использовании онтогенетического подхода при монографическом описании и систематизации таксонов. Однако подобная работа для таксонов видового уровня не была опубликована. Поэтому наше внимание было сосредоточено на диагностике отдельных важных для стратиграфии видов краспедитид родов Surites, Subcraspedites, Hectoroceras, Bojarkia. Исследования проводились на основе коллекции аммонитов, насчитывающей около 200 экз., преимущественно хорошей сохранности, собранной на рр. Боярка (басс. р. Хета), Попигай (басс. р. Хатанга), п-ов Пакса и на Приполярном Урале за многие полевые сезоны сотрудниками лаборатории палеонтологии и стратиграфии мезозоя и кайнозоя ИГНГ СО РАН, в том числе и автором.

Среди всех берриасских краспедитид род Hectoroceras Spath наиболее морфологически своеобразный и четко диагностируется благодаря сильно уплощенной раковине со стрельчатым сечением оборотов и оригинальной скульптуре. Помимо того, присутствие в разрезе Hectoroceras определенно указывает на зону Hectoroceras kochi – узкого стратиграфического интервала, прослеживающегося практически циркумполярно. Однако, в последнее время некоторые специалисты рассматривают род Hectoroceras Spath, 1947 в более широком объеме, включая в его состав и род Schulginites Casey, 1973. Таким образом, расширяется и диапазон стратиграфического распространения рода – от верхов зоны Chetaites chetae верхневолжского подъяруса и до зоны Hectoroceras kochi бореального берриаса включительно. Морфологическая близость Hectoroceras и Schulginites очевидна. Принципиальным отличием, послужившим основой для обособления Schulginites, являлась слабая скульптура представителей типового вида S. tolijense (Nik.) на ювенильных и частично средних оборотах, с ее последующим практически полным сглаживанием (Casey, 1973; Шульгина, 1985). Позднее М.С. Месежниковым был описан вид S. pseudokochi из пограничных волжско-берриасских слоев Приполярного Урала, обладающий развитой скульптурой, напоминающей таковую у Hectoroceras kochi (Месежников и др., 1983). Находка подобной переходной формы сделала межродовую дифференциацию менее четкой. Однако Месежниковым было показано, что само развитие скульптуры у Hectoroceras и Schulginites происходит по различному плану. А именно, уже при диаметре 3-5 мм, на раковинах Hectoroceras первичные ребра имеют вид резких удлиненных бугорков, от которых отходят по два, хотя и менее рельефных, но хорошо различимых, вторичных ребра. У Schulginites при сходном диаметре первичные ребра слабые, от них отходят очень тонкие ветви-струйки. Морфологическими критериями разграничения Schulginites и Hectoroceras могут служить более сильная уплощенность раковины и резкий пупковый перегиб у последнего. Различия в развитии скульптуры, проявляющиеся уже на столь ранних стадиях онтогенеза, в совокупности с морфологическими особенностями взрослых раковин, являются убедительными аргументами в пользу самостоятельности обсуждаемых родовых таксонов. На необоснованность слияния Schulginites и Hectoroceras также указывают И.И. Сей и Е.Д. Калачева (2008).

Для рода Surites Sasonov, 1951, обладающего большим видовым разнообразием и более широким диапазоном стратиграфического распространения, главной проблемой диагностики является слабая дифференциация видовых признаков. При этом в бореальном стандарте выделено 4 биостратона на основе видов этого рода – подзона Surites (Caseyiceras) praeanalogus в зоне Hectoroceras kochi и вышележащая зона Surites (C.) analogus с двумя подзонами - Surites (C.) subquadratus и собственно Surites (C.) analogus. Вид Surites (Caseyiceras) analogus (Bogosl.), как упоминалось выше – зональный индекс, был описан в работе Н.А. Богословского (1895). У автора этого вида не было возможности оценить степень внутривидовой изменчивости и проследить изменчивость признаков в онтогенезе. Начиная с 1960-х гг. в работах по биостратиграфии берриаса Сибири в фаунистических списках упоминались Surites (C.) analogus и уверенно выделялась и прослеживалась по всему региону одноименная зона. Однако ни описаний вида на современном уровне, ни его изображений сделано не было. Некоторую информацию о сибирских Surites (C.) analogus можно встретить у Шульгиной: «В

коллекции есть обломки аммонитов (не изображенные в таблицах), которые определяются из-за толстой раковины и резкой ребристости как Surites (Surites) analogus (Bogosl.)» (Граница.., 1972). При посещении в 2008 г. ЦНИГР музея данные экземпляры в монографических коллекциях Шульгиной не обнаружены. Экземпляры Surites (C.) analogus, о которых упоминает С.Н. Алексеев, изучить не удалось, т.к. его коллекция полностью утеряна. Нет S. (C.) analogus и в обширной коллекции И.Г. Сазоновой. Таким образом, на сегодняшний день мы не имеем каких-либо четких представлений о виде S. (C.) analogus и доказанных фактов его нахождения в сибирских разрезах. Возникает совершенно справедливый вопрос о замене вида-индекса для данного интервала. Таковым мог бы являться S. (C.) subanalogus Schulg., 1972 – прекрасно изученный вид, представленный большим количеством экземпляров, как в коллекции Шульгиной, так и автора. Однако исследования показали, что в синонимику этого вида следует включить S. (C.) subquadratus Alekseev, 1984. Это привело к расширению стратиграфического диапазона вида S. (C.) subanalogus и автоматическому упразднению подзонального деления зоны S. (C.) analogus (Игольников, 2006). Таким образом, вид S. (C.) subanalogus Schulg. перестает быть характерным только для рассматриваемого интервала. Представители остальных родов (Pseudocraspedites, Ronkinites, Boreophylloceras и др.) в этой зоне крайне редки и являются проходящими. Учитывая эти факты, наиболее разумным решением представляется сохранение старого названия зоны, как укоренившегося, и рассматривать данный интервал, как эпиболь Surites spp., нижняя граница которого проводится по исчезновению Hectoroceras, а верхняя по появлению Bojarkia и исчезновению собственно Surites. Такое понимание объема зоны S. (C.) analogus фактически соответствует уже сложившимся представлениям.

Требует разъяснения и вопрос присутствия в сибирских разрезах рода Peregrinoceras Sasonova, 1971, который часто упоминается в фаунистических списках. Типичные Peregrinoceras известны из верхов берриаса Русской платформы и Англии, тогда как в Северной Сибири найдены только в зоне kochi. Автор пришел к выводу, что на ранних стадиях развития Pseudocraspedites anglicus (Schulg.), 1972, широко распространенные в Северной Сибири, и европейские Peregrinoceras (виды P. pressulum (Bogosl.) и P. subpressulum (Bogosl.)) чрезвычайно похожи. Сходство выражается в форме сечения, имеющего вид вытянутого овала с уплощенными боками и высоком коэффициенте ветвления. Однако, при анализе выборки вида Pseudocraspedites anglicus выявилась широкая внутривидовая изменчивость коэффициента ветвления ребер – при Д 40–60 мм – k 3,5–5; при Д 60–80 мм – k 4,5–6,4; при Д 80–100 мм – k 4,8–7,3. Для Peregrinoceras, при таких же значениях диаметра, характерны 5–8 вторичных ребер на одно первичное. К тому же, для рода Pseudocraspedites Casey, Mesezhn., Schulg., 1977 свойственны пережимы, для Peregrinoceras таковые неизвестны. Помимо этого, Pseudocraspedites в среднем имеют более крупные размеры (до 200 мм в диаметре), тогда как экземпляры Peregrinoceras более 80 мм неизвестны. Pseudocraspedites bogomolovi Mitta, 2004 из басс. р. Ока, при общей морфологической схожести с сибирским P. anglicus, имеет существенное различие – более раннее появление многоветвистых пучков вторичных ребер, что еще больше сближает этот вид с Peregrinoceras. Однако, наличие пережимов и крупные размеры раковин, а также стратиграфический уровень находок этого вида, позволяют все же относить их к роду Pseudocraspedites. Можно предположить, что в фазу Hectoroceras kochi имело место проникновение сибирских Pseudocraspedites в бассейны европейской части России, где сформировался P. bogomolovi, от которого в свою очередь могли произойти настоящие Peregrinoceras. Таким образом, Peregrinoceras является характерным представителем Бореально-атлантической области в позднем берриасе, не проникавшим в Арктику, где вплоть до фазы Bojarkia mesezhnikowi были распространены только Pseudocraspedites anglicus.

В коллекции автора, собранной в 2007 г. на Приполярном Урале, есть аммониты, сопоставимые с таймырским Praetollia (Pachypraetollia) crassa Alekseev, 1984. Позднее, при сравнении описаний и изображений сибирских и уральских P. (P.) crassa с восточноевропейскими Praesurites nikitini Gerasimov et Mitta, 2004, стало очевидно их значительное сходство, что наводит на мысль о возможном их тождестве. Вероятно, что подрод Pachypraetollia Alekseev, 1984 является младшим субъективным синонимом Praesurites Mesezhn. et Alekseev, 1983. Важно, что рассматриваемые таксоны известны из одновозрастных слоев, и их объединение будет способствовать уточнению межрегиональных корреляций.

Работа выполнена при поддержке Программ РАН №№ 15 и 17.

Список литературы

Граница юры и мела и берриасский ярус в бореальном поясе. Новосибирск: Наука, 1972. 370 с.

Игольников А.Е. Ревизия вида Surites (Caseyiceras) subanalogus Schulgina 1972 и стратиграфические выводы // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2006. Вып. 9. С. 97–103.

Месежников М.С., Алексеев С.Н., Климова И.Г., Шульгина Н.И., Гюльхаджан Л.В. О развитии некоторых Craspeditidae на рубеже юры и мела // Мезозой Советской Арктики. Новосибирск: Наука, 1983. С. 103–125.

Митта В.В. О последовательности комплексов аммонитов в пограничных отложениях юры и мела Московской синеклизы // Палеонт. журн. 2004. № 5. С. 17–24.

Шульгина Н.И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела. Л.: Недра, 1985. 163с.

Casey R. The ammonite succession at the Jurassic – Cretaceous boundary in eastern England // The Boreal Lower Cretaceous. Liverpool, 1973. P. 193–266.

Сей И.И., Калачева Е.Д. О рязанском горизонте (региоярусе) и юрско-меловой границе // Геобиосферные события и история органического мира: Материалы LIV сессии Палеонтологического общества при РАН (7–11 апреля 2008 г., С.-Петербург). СПб., 2008. С. 160–162.

PROBLEMS IN THE SYSTEMATICS OF THE BERRIASIAN CRASPEDITIDAE SPATH (AMMONOIDEA)

A.E. Igolnikov

Problems in the systematics of the Berriasian Craspeditidae Spath (Ammonoidea), an important group in the biostratigraphy of the Berriasian of Siberia, are discussed. The genera Hectoroceras Spath and Schulginites Casey are substantiated. Uncertainty in the interpretation of the species Surites analogus Bogosl. leads to difficulties in using it as an index zonal species. It is concluded that Peregrinoceras Sason. is a typical representative of the Boreal-Atlantic Region, which did not enter the Arctic. Marked similarity between the genera Pachypraetollia Alekseev and Praesurites Mesezhn. et Alekseev is noted, and their synonymy is suggested.

ОСНОВНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ НИЖНЕМЕЛОВЫХ АПТИХОВ БОЛЬШОГО КАВКАЗА (АЗЕРБАЙДЖАН)

А.А. Касумзаде, С.А. Ахмедова

Институт геологии НАН Азербайджана, Баку
azerkasumzadeh@rambler.ru

Введение. Одной из важных групп остатков фауны для расчленения и корреляции нижнего мела Азербайджана являются аптихи, имеющие широкое распространение в этом регионе (рис. 1). Особенно велико стратиграфическое значение аптихов в тех районах и стратиграфических интервалах, где находки аммоноидей редки или отсутствуют. Следует отметить, что расчленение ряда разрезов нижнего мела Большого Кавказа произведено исключительно благодаря находкам аптихов. Однако до наших исследований монографическому изучению этой группы фауны были посвящены немногие работы (Алиев, 1958; Халилов, 1978, 1988; Кванталиани, 1999), где приведено описание лишь 20 форм. Авторы недавно начали изучать эту интересную группу ископаемых остатков. Предварительные данные были опубликованы в двух сообщениях (Захаров и др., 2006; Касумзаде и др., 2008). Дальнейшие исследования позволили внести дополнения и изменения в существующие представления о систематическом составе раннемеловых аптихов Большого Кавказа. Ниже в краткой форме изложены окончательные результаты наших исследований.

Рис. 1. Схематическая карта распространения титонских аптихов в Азербайджане: ЮС – южный склон, ЮВ – юго-восточное окончание Большого Кавказа.

Материал и методы. Материалом для настоящей работы послужили как собственные сборы авторов, так и коллекции, хранящиеся в Институте Геологии НАН Азербайджана (преимущественно сборы А.Г. Халилова, Р.А. Алиева, и частично Х.Ш. Алиева, Т.А. Горшенина, Н.Т. Ахвердиева). В общей сложности нами изучено около 300 экз. различной сохранности, также ревизованы литературные данные.

В нижнемеловых отложениях изученного региона таксоны видовой группы относятся к четырём родам: *Lamellaptychus* Trauth, 1927; *Punctaptychus* Trauth, 1927; *Praestriaptychus* Trauth, 1927; *Laevaptychus* Trauth, 1927. Род *Lamellaptychus* Туркулетом (Turculeţ, 1994) был разделён на четыре подрода: *Lamellosuslamellaptychus* [=Lamellaptychus s.s. (*L.*)]; *Beyrichilamellaptychus* (*B.*); *Thorolamellaptychus* (*Th.*); *Didayilamellaptychus* (*D.*), что принимается в настоящей работе.

Результаты и их обсуждение. Изучение коллекционного материала, а также результаты анализа опубликованных данных позволили установить на Большом Кавказе 56 таксонов видовой группы нижнемеловых аптихов, включая три аптиха, определённые до рода – *Punctaptychus sp.* (две формы) и *Laevaptychus sp.* (одна форма), представители которых ранее не указывались из верхнего валанжина-готерива, а также нового представителя рода *Praestriaptychus*.

Стратиграфическое и географическое распространение нижнемеловых аптихов изученной территории неравномерное. Несмотря на наличие на южном склоне и на юго-востоке Большого Кавказа палеонтологически охарактеризованных титонских отложений, аптихи в них не найдены. В берриасских отложениях, напротив, найдены многочисленные формы аптихов. Однако современное состояние изученности этих отложений не позволяет произвести их зональное и подъярусное расчленение.

Нижний валанжин на Большом Кавказе выделяется условно, и тут аптихи не обнаружены. В тоже время в верхнем подъярусе валанжина региона встречены многочисленные формы аптихов. Современное состояние изученности позволяет расчленить готеривский ярус юго-востока Большого Кавказа на подъярусы, которые хорошо охарактеризованы остатками головоногих, в том числе и аптихами (Захаров и др., 2006; Касумзаде и др., 2008). В барремском ярусе аптихи найдены лишь на юго-востоке Большого Кавказа.

На юго-востоке Большого Кавказа выделяются следующие раннемеловые комплексы аптихов.

Берриасский комплекс: *L. (L.) inflexicostatus, L. (B.) undocostatus, L. (L.) lamellosus radiatus* sp. nov., *L. (?L.) dichotomocostatus* sp. nov., *L. (B.) beyrichi beyrichi, L. (B.) rectecostatus, L. (B.) beyrichi longus, L. (B.) cinctus, L. (B.) beyrichi fractocostatus, L. (B.) moravicus, L. (B.) praeseranonis, L. (B.) studeri, L. (B.) murocostatus, L. (B.) gulechensis* sp. nov., *L. (B.) inflexicostatus* sp. nov., *L. (Th.) theodosia, L. (Th.) atatschaicus, L. (Th.) undulates, L. (Th.) meschriphensis* sp. nov., *Punctaptychus punctatus punctatus, P. punctatus longus, P. malbosi, P. monsalvensis, P. punctatus fractocostatus, P. punctatus divergens, P. punctatus angustus, P. rectecostatus, P. undocostatus, P. rousseaui, Laevaptychus latus*. Подавляющее большинство новых, пока еще не описанных видов, встречается и в других регионах мира. Многие виды из этого комплекса встречаются в титонских отложениях различных регионов мира и переходят в берриас.

Верхневаланжинский комплекс: *L. (L.) sp., L. (?B.). mendrisiensis, L. (Th.) planus, L (Th.) excavatus, L (Th.) carinatus, L. (?Th.) elegans, L. (?Th.) stellariformis, L. (?Th.) bahamensis, L. (?Th.) transitorius, L. (D.) didayi, L. (D.) angulodidayi, L. (D.) beyrichodidayi, L. (D.) seranonis seranonis, L. (D.) seranonis fractocostatus, L. (D.) subseranonis, L. (D.) bicurvatus, Punctaptychus* sp.

Нижнеготеривский комплекс: *L. (D.) didayi, L. (D.) angulodidayi, L. (D.) seranonis seranonis, L. (D.) cf. symphysocostatus, L. (D.) seranonis* sp.1 sensu Vasicek, 1996, *L. (D.) angulocostatus angulocostatus, L. (D.) angulocostatus angulicostatus, L. (D.) atlanticus, L. (D.) filicostatus filicostatus, L. (D.) atlanticusradiatus, Punctaptychus* sp., *Praestriaptychus* sp. nov., а также *Laevaptychus* sp.

Верхнеготеривский комплекс: *L. (D.) angulocostatus angulicostatus, L. (D.) bifractus, L. (D.) atlanticus, L. (D.) filicostatus filicostatus.*

Барремский комплекс представлен единственным видом – *L. (D.) atlanticus.*

На южном склоне Большого Кавказа в пределах Азербайджана установлены следующие комплексы:

Берриасский комплекс: *L. (B.) cinctus, Punctaptychus divergens, Laevaptychus latus.*

Готеривский комплекс: *L. (D.) atlanticus (Hennig), L. (D.) atlanticusradiatus, L. (D.) symphysocostatus.*

Выводы. Монографическое изучение нижнемеловых аптихов Азербайджанской части Большого Кавказа позволило выявить в их составе 56 таксонов видовой группы, относящихся к 6 таксонам родовой группы. До наших исследований с рассматриваемой территории было установлено всего 20 таксонов видовой группы. Большинство установленных новых видов не является эндемичными и встречается за пределами Азербайджана.

Последовательность смены комплексов нижнемеловых аптихов Азербайджана совпадает с таковой в Крыму, Карпатах, Балканах, Альпах, странах Карибского бассейна. Ранее считалось, что представители *Punctaptychus* исчезают в раннем валанжине. Однако нами они найдены в верхнем валанжине и нижнем готериве юго-востока Большого Кавказа.

Авторы выражают свою благодарность М.А. Рогову за ценные советы в ходе выполнения настоящей работы.

Список литературы

Алиев Р.А. Моллюсковая фауна меловых отложений междуречья Тагирджалчай-Гильгильчай (Юго-Восточный Кавказ) // Тр. ин-та геол. АН Азербайджана. 1958. С. 96–142.

Захаров В.А., Рогов М.А., Касумзаде А.А., Барабошкин Е.Ю., Алиев Г.А. Новые данные о строении нижнемелового разреза района горы Келевудаг (Азербайджан, Большой Кавказ). // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Саратов, 2006. С. 58–61.

Касумзаде А.А., Ахмедова С.А., Рогов М.А. Нижнемеловые аптихи Юго-Восточного Кавказа (Азербайджан) и их стратиграфическое значение // Геол. и нефтегазоносность Юга России. Тр. ин-та геол. ДНЦ РАН. 2008. Вып. 52. Махачкала: С. 74–77.

Кванталиани И.В. Берриасские головоногие моллюски Крыма и Кавказа // Тр. геол. ин-та. Нов. сер. 1999. Вып. 112. Тбилиси: 280 с.

Халилов А.Г. Нижнемеловые аптихи Большого Кавказа (Азербайджанская часть) // Изв. АН Азерб. ССР. Сер. наук о земле, 1978. № 5. С. 49–59.

Халилов А.Г. Аптихи. Aptychus // Меловая фауна Азербайджана. Баку: Элм, 1988. С. 364–376.

Turculeţ I. Asupra oportunităţii separării de parasubgenui în cadrue Paragenului Lamellaptychus (Cephalopoda, Ammonoidea) // Stud. şi cerc. Geol. 1994. T. 39. P. 119–126.

PATTERNS OF THE SPATIAL-TEMPORAL DISTRIBUTION OF THE LOWER CRETACEOUS APTYCHI IN THE GREATER CAUCASUS (AZERBAIJAN)

A.A. Kasumzade and S.A. Akhmedova

The study of aptychi from the Lower Cretaceous of the Azerbaijani regions of the Greater Caucasus revealed 56 parataxa of the species group assigned to six genera. Specific assemblages of aptychi for the Berriasian, Upper Valanginian, Lower and Upper Hauterivian are established. The majority of the species identified are not endemic and are found beyond Azerbaijan in the Northern and Western Tethys.

О БОРЕАЛЬНЫХ PHYLLOCERATIDA

Ю.С. Репин

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт, Санкт-Петербург
ins@vnigri.spb.su

Среди мезозойских аммоноидей филлоцератиды считаются наиболее консервативной слабо эволюционировавшей группой. Все установленные на Северо-Востоке Азии филлоцератиды относятся к пандемичным таксонам. Эндемизм проявляется только на видовом уровне – Phyllopachyceras praeinfundibulum Vor., Ph. lenaense Vor.

В.В. Друщиц и М.В. Кнорина (1980), изучив особенности представителей Phyllopachyceras из среднего апта Кавказа и берриаса р. Анабар, установили их отличия по особенностям внутреннего строения, что привело к обозначению кавказских Phyllopachyceras как южные, а анабарские – как бореальные ветви этого рода.

Особенности внутреннего строения бореальных «Phyllopachyceras», установленные Друщицем, были полностью подтверждены более поздними исследованиями (Репин и др., 1998). Кроме того, было установлено, что лопастная линия «Phyllopachyceras» praeinfundibulum (Vor.) в онтогенезе характеризуется двулопастной просутурой и пятилопастной примасутурой. Третья линия состоит из восьми лопастей и имеет уже изрезанные лопасти и седла филлоидных очертаний. Акселерационный скачок подтверждается и выпадением стадий ретрохоанитовых септальных трубок: уже третья перегородка и все последующие имеют прохоанитовые септальные трубки. Эти признаки, наряду с очень крупным протоконхом, стали обоснованием самостоятельного надсемейства – Boreophylloceratacea Alexeev et Repin. Последнее, кроме номинального, включает семейство Yukagiritidae, состоящее из родов, диагностическим признаком которых кроме морфологических особенностей является сифон, занимающий вентральное положение до конца первого оборота, и параллельная этому смена ретрохоанитовых трубок на прохоанитовые.

В состав Yukagiritidae переведен род Platyphylloceras Repin, т.к. особенности внутреннего строения вновь выделенного P. taimyrense соответствуют таковым Yukagiritidae.

Список литературы

Друщиц В.В., Кнорина М.В. Морфогенез бореальных представителей рода Phyllopachyceras и общая характеристика филлоцератид (Ammonoidea) // Вестник МГУ. Сер. 4. Геол. 1980. .№6. С. 37–45.

Репин Ю.С., Меледина С.В., Алексеев С.Н. Представители Phylloceratida (Ammonoidea) из нижней юры северо-восточной Азии // Палеонтол. журн., 1998. №5. С. 26–37.

ON BOREAL PHYLLOCERATIDA

Yu.S. Repin

The superfamily Boreophylloceratacea, including the two families, Boreophylloceratidae and Yukagiritidae, is substantiated based on the study of the shell interior of these ammonites.

БИОСТРАТИГРАФИЯ, БИОГЕОГРАФИЯ, ТАФОНОМИЯ

О ПРОСТРАНСТВЕННОМ РАСПРЕДЕЛЕНИИ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД В ПАЛЕОЗОЕ

И.С. Барсков

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
barskov@hotmail.com

Введение

Неаммоноидные цефалоподы (представители отрядов **Ellesmerocerida**, **Endocerida**. **Actinocerida**, **Oncocerida**, Orthocerida, Pseudorthocerida, **Discorida**, **Ascocerida**, Bactritida, Nautilida) на протяжении раннего палеозоя были основными обитателями пелагиали, освоившими все адаптивные зоны моря. В позднем палеозое существенную конкуренцию им составили другие пелагические группы – рыбообразные и аммоноидеи, появившиеся и распространившиеся со второй половины девона. Начиная с карбона, таксономическое и экологическое разнообразие неаммоноидных цефалопод существенно сократилось (к этому времени на разных этапах вымерли представители отрядов, выделенные шрифтом в вышеприведенном списке) и ряд мелких групп. В сообществе цефалопод стали доминировать аммоноидеи, потеснившие оставшихся неаммонидов во всех адаптивных зонах (Barskov et al., 2008).

Особенности пространственного распределения палеозойских неаммоноидов как на отдельных интервалах и отдельных территориях, так и в целом рассматривались некоторыми авторами (Kobayshi, 1971, 1986a, 1986b, 1987a,1987b; Crick, 1981; Барсков, 1972 и др.). Одним из парадоксальных выводов, которые можно сделать из обзора этих исследований, является то, что по особенностям распространения родов и видов неаммоноидов практически невозможно нарисовать картину иерархии традиционных биохорий. Для ордовика Т. Кобаяси в серии работ (см. выше) на основании присутствия одного или нескольких родов различных отрядов соотносил их области распространения с биохориями, выделенными по трилобитам. В силуре основная масса находок неаммоноидов принадлежит к так называемой «фауне богемского типа» (Gnoli, 2003), приуроченной к перигондванским бассейнам. Другие районы распространения силурийских неаммоноидов настолько сильно различаются по таксономическому составу, что могут рассматриваться по классическим критериям биогеографии как самостоятельные биохории высокого ранга. Еще более показательны в этом отношении фауны девона. Ф.А. Журавлева отмечает, что число общих родов в известных фаунах девонских наутилоидей «чрезвычайно мало и совершенно не достаточно для выявления закономерностей в расселении ... и для определения связей между ними» (Журавлева, 1974, стр. 23). Отмечается так же, что большее таксономическое сходство могут иметь фауны отдаленных бассейнов, чем близко расположенные фауны в пределах одного бассейна (Barskov, 2005).

Здесь уместно отметить, что такая же ситуация наблюдается и в распространении другой группы пелагической биоты палеозоя – конодонтов. Хорошо известно, что таксономическое и морфологическое сходство конодонтовых сообществ разных бассейнов в большей степени обусловлено их обитанием в одних и тех же адаптивных зонах, а не такими традиционными биогеографическими факторами, как географические или физические барьеры, климат или филогенетические традиции. Возможно, что это является одной из важных характеристик пространственного распределения небентосной биоты.

В этом случае для понимания особенностей пространственного распределения сообществ более приемлемым представляется использование соотношения адаптивных типов, или жизненных форм, методика которого остается пока не разработанной. Такой подход к изучению применяется в геоботанике. Сходные по набору жизненных форм сообщества получили здесь названия изобиоценозы или параллельные сообщества (Мейен, 1988). Представляется, что такой подход к реконструированию ископаемых сообществ применим и в зоологии. Ниже возможности таких исследований будут показаны на примере распространения фаменских сообществ неаммоноидов.

Целью данной работы является ревизия таксономической и экологической структуры сообщества неаммоноидных цефалопод, существовавших в различных бассейнах на некоторых отрезках палеозоя, откуда известны сопоставимые по разнообразию биоты.

Материал и методы

При анализе соотношения числа родов различных отрядов в сообщества цефалопод (таксономическая структура) в различных бассейнах использовались материалы глобальных сводок (Cephalopoda, 1964; Головоногие I, 1962), крупнейшие сводные монографии

по отдельным регионам и возрастам (Балашов, 1962, 1968; Барсков, 1972; Журавлева, 1972, 1974, 1978 и др.; Шиманский, 1967, 1968 и др.), а также базы данных в интернете http://paleodb.org/, http://data.gbif.org/, http://zipcodezoo.com/Animals/. Выделение жизненных форм и анализ экологической структуры проводилось согласно работам (Barskov et al. 2008). Палеогеографические карты с сайта www.earthscienceworld.org .

Результаты и обсуждение

Первые цефалоподы появились в конце кембрия. В составе 3-4 родов отряда Ellesmerocerida они описаны из Северного Китая, Северной Америки и юга Сибири. Все эти районы в то время представляли собой достаточно удаленные друг от друга эпиконтинетальные бассейны в тропическом поясе,

В раннем ордовике существенно возрастает разнообразие за счет таксономической и экологической дифференциации эллесмероцерид и появления новых отрядов. Это свидетельствует об освоении цефалоподами новых адаптивных зон: как придонных (преимущественно бентосные Endocerida с прямой раковиной), так планктонных (Tarphycerida – первые цефалоподы с планоспиральной раковиной). По соотношению числа родов этих трех основных отрядов наиболее отчетливо выделяются три группы фаун: Северо-Американская, Балтийская и Среднесибирская. В Североамериканской фауне присутствуют представители всех существовавших в то время отрядов. Особенностью Балтийского сообщества является присутствие значительного количества представителей отряда тарфицерид со свернутой раковиной, тогда как в сибирской фауне раннего ордовика тарфицериды не известны, но зато присутствуют представители эндемичного отряда Intejocerida. Гондванские фауны: Австралийская тяготеет к Северо-Американской, Северо-Китайская – к Сибирской.

В среднем и позднем ордовике основное значение приобрели вновь появившиеся отряды, древние отряды играли подчиненную роль и вымерли в конце ордовика. В Северной Америке в среднем и позднем ордовике выделяется две группы фаун: «Арктическая» и «Аппалачская». Со второй из них, где преобладали представители отрядов Oncocerida и Discosorida, наибольшее сходство имела фауна Балтии и Казахстана, с первой – фауны Северного и Среднего Урала, Средней Сибири и Северного Китая. Здесь доминировали широко сифонные представители отряда Actinocerida. Гондванские фауны Южного Китая и Австралийского региона составляли самостоятельную группу фаун, в которой большую роль играли ортоцериды. Общепризнанно, что таксономические группы неаммоноидных цефалопод этого времени можно разделить на относительно тепловодные (широкосифонные, «эврисифонатные» с массивными внутрисифонными отложениями – актиноцериды и дискосориды) и относительно холодноводные («стеносифонатные» – онкоцериды, ортоцероиды). Соотношение родов этих групп хорошо соответствует широтному расположению выделенных фаун.

После глобального температурного кризиса конца ордовика-начала силура максимальное распространение получила классическая фауна Богемского типа, которая рассматривается как северная перигондванская. Фауны северного полушария (Северо-Американская, Северо-Европейская, Сибирская) существенно отличались и таксономическим составом, и динамикой таксономического разнообразия (Барсков, Киселев, 1996). Таким образом, до девона различия в таксономическом составе фаун были обусловлены, главным образом, климатом.

В девоне в период теплой биосферы, когда, казалось бы, из-за малых различий в температурном режиме могли бы сгладиться и различия в таксономическом составе сообществ разных бассейнов, эти различия стали более резкими, чем раньше (см. вышеприведенную цитату из работы Журавлевой, 1974). Причем, как было показано на примере пространственного распространения неаммоноидных цефалопод фамена (Barskov, 2005), сообщества удаленных бассейнов могут быть более сходными таксономически, чем сообщества в пределах одного бассейна. Вместе с тем, таксономически различные сообщества могут быть весьма близкими по соотношению жизненных форм (экологической структуре). По-видимому, эти сообщества могут быть названы по аналогии с растительными сообществами – параллельными.

В позднем палеозое при резком сокращении разнообразия (основную роль стали играть представители отряда Nautilida) и в связи с формированием Пангеи и Неотетиса, и Гондванским оледенением в распространении неаммоноидных цефалопод вновь ведущую роль стал играть климатический фактор. В мезозое, когда сохранился лишь отряд наутилид, ареал их обитания все более сужался, ограничиваясь бентопелагической адаптивной зоной в пририфовых обстановках тропического пояса.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий».

Список литературы

Балашов З.Г. Наутилоидеи ордовика Сибирской платформы. Изд-во ЛГУ. 1962. 205 с.

Балашов З.Г. Эндоцератоидеи ордовика СССР. Изд-во ЛГУ. Л.: 1968. 278 с.

Барсков И.С. Позднеордовикские и силурийские головоногие моллюски Казахстана и Средней Азии. М. Наука. 1972. 110 с.

Барсков И.С., Киселев Г.Н. Динамика разнообразия силурийских цефалопод в различных биохориях //Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. Изд. ПИН РАН. 1995. Вып.2. С.4144.

Головоногие I //Основы палеонтологии. 1962. М. Изд-во АН СССР. 438 с.

Журавлева Ф.А. Девонские наутилоидеи. Отряд Discosorida // Тр. Палеонт. ин-та. Т.134. 1972. 320 с.

Журавлева Ф.А. Девонские наутилоидеи. Отряд Oncjceratida, Tarphyceratida, Nautilida // Тр. Палеонт. ин-та. Т. 142. 1974. 159 с.

Журавлева Ф.А. Девонские ортоцероды // Тр. Палеонт. ин-та. Т. 168. 1978. 223 с.

Мейен С.В. Методы палеогеоботанических реконструкций // Современная палеонтология. Т.2. М. «Недра».1988. С. 44–56.

Шиманский В.Н. Каменноугольные Nautilida// Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. 1967. Т. 115. 258 с.

Шиманский В.Н. Каменноугольные Orthoceratida, Oncoceratida, Actinoceratida и Bactritida // Тр. Палеонтол. Ин-та АН СССР. 1968. Т. 117. 151 с.

Barskov I.S. Distribution of Non-Ammonoid Cephalopods in the Famennian (Late Devonian) //Paleont. J. V.39. Suppl. 5. 2005. P. 519–526.

Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S.V. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. Suppl., 2008, no. 11. P. 1168–1284.

Cephalopoda // Treatise in Invertebrate Paleontology. Part K .Mollusca 3. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press. 1968. 520 p.

Gnoli M. Northern Gondwanian Siluro-Devonian Palaeogeography assessed by Cephalopods//Palaeontologica Electronica. V. 5. N. 2. 2003. 19 p.

http://palaeo-electronica.org/gondwona/issue2_02.htm

Kobayshi T. The Cambro-Ordovician faunal provinces and the interprovincial correlation discussed with special reference to the trilobites of Eastern Asia // J. Fac. Sc. Imp. Univ. Tokyo, sec. 2. 1971. P. 299.

Kobayshi T. Relation between the Ordovician faunas of Asia and Australia // Proc. Japan Acad. 62B. No. 9. 1986a. P.299–302.

Kobayshi T. On the Pacific Biogeography of the Cambro-Ordovician Age// Proc. Japan Acad. 62 B. No. 10. 1986b. P. 373.

Kobayshi T. Comparison of Ordovician Cephalopods between Australia and Eastern Asia // Proc. Japan Acad. 63B. 1987a. P. 313

Kobayshi T. Ordovician Cephalopods in Ordovician Cephalopods in the Boreal Areas // Proc. Japan Acad. 63B. 1987b. P. 319.

Crick R.E. Diversity and Evolutionary Rates of Cambro-Ordovician Nautiloids// Paleobiology.V.7.N.2. 1981. P. 216–229.

ON THE SPATIAL DISTRIBUTION OF NONAMMONOID CEPHALOPODS IN THE PALEOZOIC

I.S. Barskov

The geographical distribution of nonammonoid cephalopods in the Paleozoic is discussed. It is shown that before the Devonian (from the end of the Cambrian to the Silurian), climate was the major force influencing the differences in the taxonomic compositions of the faunas in different basins. In the Devonian, when the climatic gradient became less pronounced, parallel communities developed, and these apparently differed in the proportions of adaptive types of cephalopods. In the Late Paleozoic, the diversity of nonammonoid cephalopods was sharply reduced, while their distribution was mainly affected by climatic differences.

АММОНОИДЕИ ИЗ КАМЕННОУГОЛЬНОЙ УГЛЕНОСНОЙ ФОРМАЦИИ ЛЬВОВСКО-ВОЛЫНСКОГО БАССЕЙНА.

В.А. Коновалова[1], С.В. Николаева[1], В.Ф. Шульга[2]

[1]Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
44svnikol@mtu-net.ru, konovalovavera@mail.ru
[2]Институт геологических наук НАНУ, Киев, Украина
vitally@shulga.com.ua

Находки аммоноидей в отложениях каменноугольной угленосной формации Львовско-Волыского бассейна, расположенного в пределах западного склона Украинского щита и во Львовском палеозойском прогибе, имеют большое значение для ее датировки и корреляции. Угленосная формация, общей мощностью более 1300 м сложена переслаиванием песчаников, алевролитов, аргиллитов, известняков и углей и относится к визейскому, серпуховскому и башкирскому ярусам нижнего и среднего карбона. Несмотря на длительное и детальное изучение этих отложений ряд вопросов стратиграфии карбона остается спорным. Так, предметом дискуссий является возраст основной промышленно-угленосной свиты – бужанской, корреляция разрезов карбона Львовско-Волынского бассейна и других угольных бассейнов, прежде всего, Люблинского, а также положение и обоснование границы двух подсистем карбона Миссиппия и Пенсильвания (Шульга и др., 2007).

Первые сведения о каменноугольных аммоноидеях Львовско-Волынского бассейна опубликованы в ряде работ В.Ф. Шульги, М.Ф. Богословской, С.В. Николаевой (Шульга, и др., 1991, Богословская, Шульга, 1992, Shulga, Nikolaeva, 1998, Шульга и др., 2007). Изученные авторами коллекции аммоноидей были собраны сотрудником ИГН НАН Украины В.Ф. Шульгой. Находки происходят из керна многочисленных скважин, расположенных на территории Червоноградского и Юго-Западного геолого-промышленных районов Львовско-Волынского бассейна. Аммоноидеи представлены, в основном, отпечатками фрагментов и цельных раковин и в редких случаях – внутренних ядер. Фауна аммоноидей происходит из отложений, расположенных между пластами маркирующих известняков V_3–N_6. Согласно Унифицированной стратиграфической схеме Украины эти отложения расчленяются на порицкую, иваничскую, лишнянскую и бужанскую (нижняя часть) свиты. Возраст отложений определялся как серпуховский (Унифицированная ..., 1990, Богословская и др., 1992). В последние годы Шульгой (Шульга, Здановски, 2003, Шульга и др., 2007) была предложена новая схема расчленения каменноугольных отложений Львовско-Волынского бассейна, которая использована в данной работе. Согласно этой схеме, порицкая, иваничская и лишнянская свиты, отличающиеся сходным литолого-фациальным составом, объединяются в тягловскую; низы бужанской свиты, включающие посидониевые горизонты (PI – PIII) выделяются в любельскую свиту.

Нижняя граница тягловской свиты проведена по кровле известняков устилужской свиты, а верхняя по подошве маркирующего пласта известняков N3 или расположенных на нем аргиллитов посидониевого горизонта (Posidonia I). Возраст свиты датируется как поздневизейский – серпуховский. Граница между визейским и серпуховскими ярусами с большой долей условности проводится по кровле известняков V_3 (Вдовенко, Полетаев, 1981). Аммоноидеи достаточно широко распространены в отложениях тягловской свиты. Установлено 8 уровней с аммоноидеями в интервале между пластами известняков V_3 и N_3. Комплекс аммоноидей из нижней части свиты (интервал между известняками V_3–V_5) включает: Cravenoceras sp., Anthracoceras cf. discus, A. sp., и, вероятно, характеризует нижнюю часть серпуховского яруса, зону E1. На Русской Платформе и Южном Урале этому интервалу соответствует генозона Uralopronorites – Cravenoceras. Выше по разрезу в интервале между пластами известняков V_5–N_1 аммоноидеи представлены Eumorphoceras cf. bisulcatum E. sp., Cravenoceratoides cf. nititoides, Anthracoceras discus, A. cf. paucilobum, A. sp. Представители рода Cravenoceratoides, впервые появляющиеся несколько выше известняка V_5^3 , а также Eumorphoceras cf. bisulcatum позволяют считать вмещающие отложения верхнесерпуховскими (зона E2 = арнсбергский ярус Великобритании). На Русской платформе и Южном Урале этому интервалу соответствует зона Fayettevillea – Delepinoceras (рис. 1).

Вышележащие отложения относятся к любельской свите, нижняя граница которой проходит в кровле известняка N_3, а верхняя – по кровле третьего посидониевого горизонта (PIII), залегающего на известняке N_4. Свита сложена главным образом темно-серыми и черными аргиллитами и алевролитами преимущественно мелководно-морского генезиса, с крайне редкими прослоями угля. Характерной особенностью данной части разреза является развитие так называемых посидониевых горизонтов, прослеживаемых и на территории сопредельного Люблинского бассейна (Musial, Tabor, 1980). Они представлены переслаиванием темных,

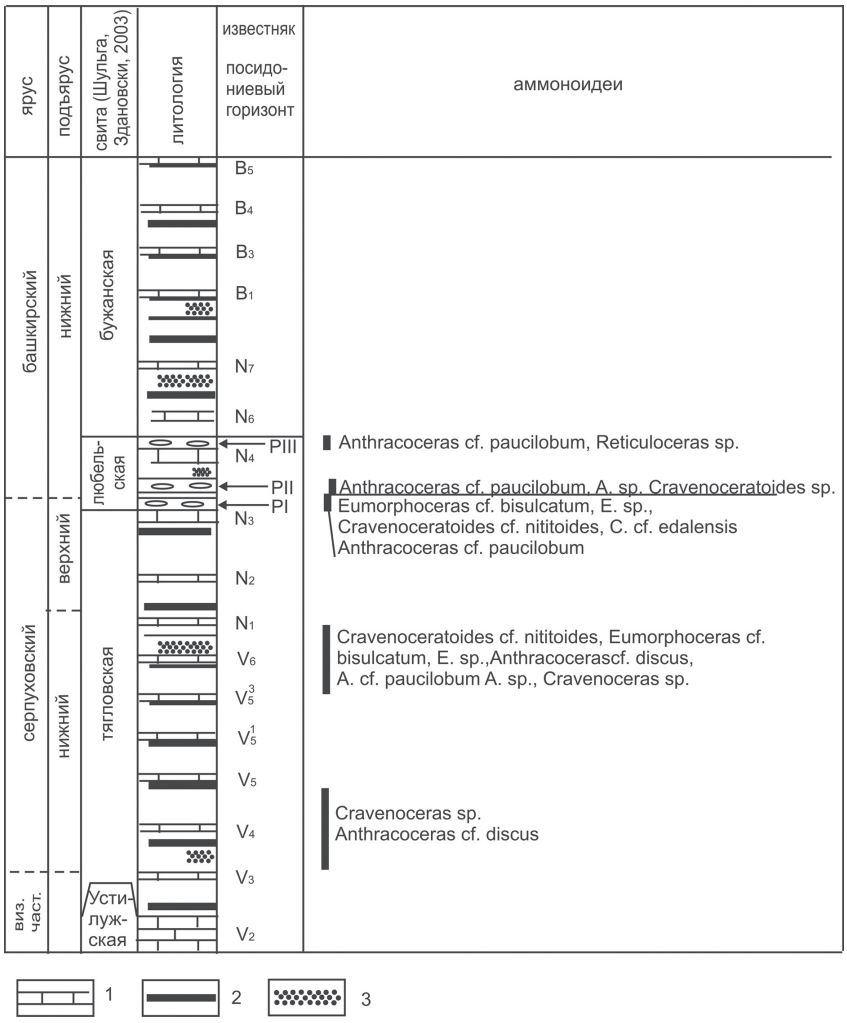


Рис. 1. Положение комплексов аммоноидей в отложениях каменноугольной угленосной формации Львовско-Волынского бассейна. Условные обозначения: 1 – прослои маркирующих известняков; 2 – прослои углей; 3 – песчаники.

обогащенных органическим веществом аргиллитов с морскими двустворками Posidonia и черными аргиллитами с фауной пресноводных двустворок. Данные отложения формировались в прибрежно-морском бассейне в условиях значительного привноса органического материала, нарушенного газового режима, застойных явлений в придонных слоях и периодического нарушения нормальной солености (Musial, Tabor, 1980; Шульга, 1998; Шульга и др., 2007). Прослои с двустворками Posidonia и аммоноидеями формировались в условиях мелководного прибрежного моря в период максимума кратковременных трансгрессий и содержат многочисленные остатки аммоноидей.

Наиболее разнообразный комплекс аммоноидей происходит из отложений посидониевого горизонта PI и включает Anthracoceras cf. discus, A. cf. paucilobum, A. sp., Eumorphoceras cf. bisulcatum, Eumorphoceras sp., Cravenoceratoides cf. nititoides, Cravenoceratoides cf. edalensis. Присутствие Eumorphoceras cf. bisulcatum и видов рода Cravenoceratoides указывает на позднесерпуховский возраст нижней части любельской свиты (зона E2 арнсбергского яруса Великобритании). На Русской Платформе и Южном Урале аналогами этой зоны является генозона Fayettevillea – Delepinoceras. Фациальные и возрастные аналоги посидониевого горизонта PI установлены на территории Люблинского бассейна и содержат несколько более разнообразный, но близкий по составу комплекс аммоноидей (Korejwo,Teller, 1968, 1971; Zelidowski, 1972 и др.).

Комплекс аммоноидей из отложений посидониевого горизонта PII, залегающего в 10–15 м выше по разрезу менее разнообразен. Он представлен антракоцератидами: Anthracoceras cf. paucilobum, A. sp. В предыдущих работах Шульгой высказано предположение об одновозрастности посидониевого горизонта PII Львовско-Волынского бассейна и одноименного горизонта, в Люблинском бассейне (Шульга, Здановски, 2003, Шульга и др., 2007). Однако изучение фауны аммоноидей в настоящее время не позволяет подтвердить этот вывод. В комплексе отсутствуют руководящие формы, характерные для раннебашкирских отложений зоны Homoceras, которые широко известны в раннем башкире Люблинского бассейна (Korejwo, Teller, 1968 и др.). Формы Anthracoceras cf. paucilobum имеют широкое распространение в отложениях серпухова, но встречаются также и в раннебашкирских отложениях. Из посидониевого горизонта PIII, по кровле которого проводится нижняя граница бужанской свиты (Шульга, Здановски, 2003), аммоноидеи более многочисленны, и представлены преимущественно антракоцератидами, среди которых определены Anthracoceras cf. paucilobum и A. sp. С этого уровня также были встречены формы, которые, вероятно, следует относить к роду Reticuloceras, что указывает на раннебашкирский возраст вмещающих отложений (зона Reticuloceras Западной Европы). Более высокие отложения бужанской свиты, содержат неопределимые остатки аммоноидей.

Таким образом, возраст любельской свиты может быть определен как позднесерпуховский – раннебашкирский (зона Reticuloceras). Полученные данные подтверждают башкирский возраст вышележащих отложений бужанской свиты, установленный ранее по растительным остаткам (Шульга и др., 2007).

Обедненный характер фауны аммоноидей Львовско-Волынского бассейна свидетельствует об обстановках, крайне неблагоприятных для их существования, что согласуется с результатами литологических исследований (мелководные отложения, периодические опреснения, сероводородное заражение). Характер фауны аммоноидей, которые представлены космополитными или очень широко распространенными родами, позволяет предположить, что аммоноидеи неоднократно заселяли эти участки бассейна в период морских трансгрессий, распространявшихся с юго-запада, но вскоре вымирали, не оставляя потомков. Это подтверждается общностью фауны аммоноидей Львовско-Волынского и расположенного в более глубоководных западных областях Люблинского прогиба. Все виды аммоноидей, установленные во Львовско-Волынском бассейне, распространены на обеих территориях.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН “Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем”, проект “Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий”.

Список литературы

Богословская М.Ф., Шульга В.Ф. Первые находки аммоноидей рода Eumorphoceras в карбоне Львовско-Волынского бассейна // Доклады АН Украины, 1992, № 11, С. 92–96.

Вдовенко М.В., Полетаев В.И. Палеонтологическая характеристика и обоснование возраста свит карбона Львовско-Волынского угольного бассейна по фораминиферам и брахиоподам. Киев: Ин-т геол. наук АН УССР, 1981. 64 с.

Решение Межведомственного регионального стратиграфического совещания по среднему и верхнему палеозою Русской платформы. Каменноугольная система. Львов: АН УССР, 1990. 95 л.

Шульга В.Ф. Установление маркирующих посидониевых горизонтов в карбоне Львовско-Волынского бассейна // Доп. НАН України. 1998. № 8. С. 138–143.

Шульга В.Ф., Богословская М.Ф, Гарун В.И. Об аммоноидеях в каменноугольной угленосной формации Львовско-Волынского бассейна // Бюлл. МОИП, Отд. геол. 1991, Т. 66. Вып. 1. С. 61–67

Шульга В.Ф., Здановски А. О литостратиграфическом расчленении угленосных отложений во Львовско-Волынском бассейне // Геол. журн. 2003. № 4. С. 65–77.

Шульга В.Ф., Здановски А., Зайцева Л.Б. и др. Корреляция карбоновых угленосных формаций Львовско-Волынского и Люблинского бассейнов. Киев: Национальная АН Украины, 2007. 427 с.

Шульга В.Ф., Сергеева М.Т., Николаева С.В. О фауне двустворчатых моллюсков и гониатитов из посидониевых отложений Львовско-Волынского бассейна // Палеонтологический сборник. 2001. № 3. С. 96–106 (на укр. яз.).

Korejwo K., Teller L. Stratygrafia karbonu zachodniej części niecki lubelskiej // Acta Geol. Polon. 1968. Vol. 18. № 1. S. 154–177.

Korejwo K., Teller L. Karbon struktury Dęblina // Acta Geol. Polon. 1971. Vol.21. № 2. P. 213–239.

Musial L., Tabor M., The Carboniferous zoostratygraphy of Lublin Coal Basin and its correlation with lithostratigraphic members // Bil. Inst. Geol. 1980. T. 328. S. 75–94

Shulga V. F., Nikolaeva S. V. Poziomy z Posidonia w Weglonosnei formacji Lwowsko-Wolynskiego Zaglebia // Mat. 21 Symp. “Geol. Form. Weglonosnych Polski”. Krakow: Wyd. AGH, 1998. S. 141–147.

Zelichowski A.M. Wistępowanie goniatytów w asadach karbonu na abszarze hrubiszowsko-tomaszowskim (SE Polsha) // Kawartalnik Geologiczay, 1972. T. 16. № 3. S. 587–598.

AMMONOIDS FROM THE CARBONIFEROUS COAL-BEARING FORMATION OF THE LVOV-VOLHYNIAN BASIN

V.A. Konovalova, S.V. Nikolaeva, V.F. Shulga

Existing data on Carboniferous ammonoids from the Lvov-Volhynian basin are summarized and analyzed. Ammonoids come from the marine horizons in the Poritskaya, Ivanichskaya, Lishnyanskaya, and Lubelskaya (formerly Lower Buzhanskaya) formations. The fossiliferous beds were formed in a coastal marine basin, with a high organic content, occasionally anoxic conditions and reduced salinity. Ammonoid assemblages are impoverished compared to those from the neighboring Lublin basin in Poland, which may explained by the unfavorable conditions in the Lvov-Volhynian basin.

НАУТИЛИДЫ СРЕДНЕПЕРМСКОГО РИФОВОГО КОМПЛЕКСА ВОЛГО-УРАЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ. ОСОБЕННОСТИ ЗАХОРОНЕНИЯ, ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СОСТАВА И ЭКОЛОГИИ

О.П. Шиловский[1], И.С. Барсков[2]

[1]Казанский государственный университет, музей естественной истории Татарстана, Казань
nau@hotmail.ru

[2]МГУ им. М.В. Ломоносова, Палеонтологический институт
им. А.А. Борисяка РАН, Москва
barskov@hotmail.com

До начала XXI века находки наутилоидных цефалопод в отложениях казанского яруса были редки и представлены двумя видами эндемичного рода Permonautilus Kruglov, 1933. К настоящему времени в Волго-Уральской области известно уже около 15 местонахождений, в которых встречены наутилиды казанского возраста (рис. 1). Наиболее разнообразные и богатые по количеству находки приурочены к отложениям, перекрывающим верхний рифовый комплекс, выделенный М.Г. Солодухо (1954) в бассейне р. Немды (Кировская область). Обнаруженные здесь совместно с наутилидами аммоноидеи (Леонова и др., 2002) позволили отнести эти отложения к роудскому ярусу международной шкалы пермской системы. Ранее неаммоноидные цефалоподы этого стратиграфического интервала (за исключением Permonautilus) на территории бывшего СССР не были известны.

Этот факт, а также определенная экологическая и таксономическая специфичность обнаруженных комплексов существенно дополняют наши сведения о развитии пермских неаммоноидных цефалопод.

Все известные местонахождения по особенностям захоронения раковин можно разделить на два типа. ***1 тип*** – остатки рассеяны по всему слою; встречаются редко; представлены, главным образом, ядрами, часто сохраняется лишь жилая камера. В этих местонахождениях совместно с цефалоподами встречается обильная бентосная фауна: брахиоподы, криноидеи, мшанки, редкие одиночные кораллы. Этот тип характерен для отложений камышлинского горизонта нижнего и для верхнеуслонского горизонта верхнего подъяруса казанского яруса.

2 тип – представлен линзовидными скоплениями, которые переполнены остатками цефалопод, часто образующими ракушняк; в захоронении преобладают свернутые раковины наутилид, значительно реже аммоноидей и единичные бактритоидеи; остатки бентосной фауны относительно редки. Этот тип характерен для отложений завершающей стадии формирования рифового комплекса, развитого в бассейне р. Немды. Такое же местонахождение обнаружено на р. Юшут в

Рис. 1. Карта местонахождений неаммоноидных цефалопод на территории Волго-Уральского региона: 1 – карьеры около г. Советска, Кировская обл.; 2 – Устье р. Юшут, парк Марий Чодра, Марий Эл; 3 – с. Красновидово и с. Камское Устье, р. Волга, Татарстан; 4 – карьер пильного камня у с. Каркали, Татарстан; 5 – д. Камышла и д. Байтуган, р. Сок, Самарская обл.

республике Марий Эл, примерно в 100 км к югу от рифового комплекса Немды (Шиловский, Леонова, 2009, в этом сборнике).

Рифовые тела представляют собой мшанково-криноидные постройки высотой от 10 до 25 м и протяженностью до 200–250 м. Между рифовыми телами распространены слоистые отложения, представленные биокластово-оолитовыми и пеллетовыми вакстоуна-

ми и оолитовыми грейнстоунами (т. н. отрицательно оолитовые известняки). Расстояния между отдельными рифовыми постройками на Немденском участке их развития составляет от 1 до 5 км. Такое расположение рифовых тел позволяет рассматривать их как пач-рифы, располагавшиеся на обширном плато с преимущественно карбонатным осадконакоплением. Особенностью построек является то, что примерно на 90% они состоят их карбонатного микритового материала и микроскопических водорослей. Криноидеи и мшанки формировали вертикальный каркас рифа только при жизни, их основной функцией было улавливание и стабилизация тонкого илового материала. После смерти вертикальные стебли криноидей распадались на отдельные членики. Небольшие ветвистые, пластинчатые и фенестеллидные мшанки, так же не составляли долговременного каркаса. В теле массивных очень крепко сцементированных известняков, частично доломитизированных и окремнелых, иногда сохраняются полости, которые не заполнены ни осадочным материалом ни вторичным кальцитом или доломитом. В этих полостях часто наблюдаются вертикально стоящие фрагменты стеблей крионоидей и ветвистые колонии мшанок. Это свидетельствует о том, что рифовые тела при своем образовании никогда не поднимались до поверхности моря и находились ниже уровня волновой эрозии. Об этом же говорит и отсутствие сколько-нибудь значительного шлейфа осадочного материала вокруг рифов – продуктов разрушения тела рифа.

Линзовидные скопления раковин цефалопод встречаются в нижней части отложений, перекрывающих рифовые тела, и часто представляют собой цефалоподовый ракушняк, состоящий из лежащих на латеральной стороне свернутых раковин наутилид. Преобладают раковины в полтора оборота и преимущественно одного размера (2–3 см в диаметре), принадлежавшие молоди (рис. 2). В некоторых скоплениях на 20 см^2 насчитывается до 30 раковин. Более крупные раковины встречаются значительно реже. Сохранность раковин наутилид следующая: вмещающей породой обычно заполнена жилая камера и иногда 2–3 прилегающих к ней камеры фрагмокона. Остальная часть фрагмокона не заполнена породой и сохраняется в виде полости, иногда с перегородками и сифоном. До захоронения раковины не подвергались длительному переносу, у крупных раковин родов Permonautilus и Defluoceras сохраняются тонкие и длинные приустьевые выросты. Раковины аммоноидей также часто не заполнены вмещающей породой, хотя среди них преобладают неполные экземпляры. Эти особенности скоплений раковин и их сохранность свидетельствуют о том, что захоронение происходило очень быстро. Вмещающие породы представлены мелкоолитовыми волнисто-слоистыми известняками. Формирование оолитового осадка – одна из характерных особенностей современного и древнего рифового осадконакопления. В том числе и в перми разных районов мира (Donahue, 1969; Asquith, Sawvel, 1981; Kaldi, 1986; Yigang Wanget al., 2009), где они являются, в частности, резервуарами нефти и газа. Оолитовые осадки образуются в зонах с непрерывным движением водной массы, обусловленным волнами, штормами в относительно мелководных прибрежных обстановках или в более глубоководных условиях за счет приливно-отливных или постоянных направленных течений в относительно узких каналах.

Рис. 2. Цефалоподовый ракушняк. Местонахождение второго типа. Марий Эл

Именно к оолитовым разностям известняков приурочены местонахождения и первого и второго типа. Однако как тип известняков, так и частота встречаемости в них остатков головоногих различны. Породы первого типа – **грейнстоуны** – в них отсутствует тонкий карбонатный иловый материал и выражена вторичная цементация. Это означает, что осадок образовался при постоянном движении водной массы, которая выносила глинистый тонкий материал. Поступление в осадок форм, обитавших в толще воды к которым относятся наутилиды, шло постепенно, поэтому их находки редки и разрозненны. Вмещающие породы линзовидных массовых несортированных скоплений раковин цефалопод второго типа являются **вакстоунами** – карбонатыми породами, в которых оолиты и другие биокласты разного размера погружены в глинистый или алевритовый матрикс, цементирующий породу. Это свидетельствует о том, что такие скопления образовались в результате быстрого намыва раковин взмученными водами за счет кратковременного, возможно, штормового движения водной массы, которые были затем быстро захоронены в осадке. Наличие во втором случае раковин молоди одного размера свидетельствует об их одновременной гибели в результате катастрофического воздействия факторов внешней среды.

Таксономический состав наутилид в местонахождениях разного генетического типа различен. В местонахождениях первого типа наутилиды встречаются, как уже указывалось, достаточно редко и имеют, как правило, плохую сохранность. В нижнеказанских

отложениях (разрезы Камышлы, Байтуган, Шугурово, Каркали), встречены представители родов Liroceras, Pripetoceras, Nemdoceras, из которых только для последнего удалось составить видовую характеристику. Из верхнеказанских отложений этого типа (разрезы Красновидово, Камское устье), расположенных вне развития рифового комплекса, известны два вида рода Permonautilus и неопределенные до вида представители рода Peripetoceras.

В отложениях, перекрывающих рифовые постройки и принадлежащих ко второму типу местонахождений, к настоящему времени выявлен комплекс наутилид в составе не менее 10 родов и около 20 видов. Четыре рода и практически все виды являются новыми, что не удивительно, так как в середине перми Волго-Уральский бассейн был уже достаточно изолированным. Из ранее описанных родов четыре: Domatoceras, Millkoninckioceras, Liroceras, Peripetoceras являются долгоживущими, они существовали от раннего – среднего карбона до конца перми, и в разные периоды времени были широко распространены. Рода Neodomatoceras и Permonautilus не известны за пределами Волго-Уральского бассейна. Новые роды также пока могут рассматриваться как эндемичные. Ясно, что в стратиграфическом плане ни на родовом, ни на видовом уровне они не представляют особого интереса. Вместе с тем, выявленный комплекс наутилид имеет существенное значение, по крайней мере, в двух отношениях: биогеографическом и экологическом.

Биогеографический аспект. На протяжении карбона и перми происходило формирование Пангеи, что выражалось в закрытии в течение средней перми широтного морского сообщения между морями западной Лавразии и Палеотетисом. Единственным путем обмена между фаунами бассейнов западной Лавразии становился Волго-Уральский бассейн. Подтверждением этому служит временное распространение длительно существовавших родов Liroceras, Domatoceras. Так, род Liroceras, возникший в раннем карбоне, был широко распространен в это время в бассейнах Русской платформы, Англии и Сев. Америки. В конце карбона и в ранней перми их представители известны из Англии и Сев. Америки, но отсутствовали на Русской платформе и в Уральском бассейне. Появление рода Liroceras в середине перми в Казанском море, а в поздней перми в морях Палеотетиса, на Мадагаскаре и в Японии, указывает на северный путь миграции этого рода, как и некоторых других родов наутилид.

Экологический аспект. В составе комплекса присутствуют только свернутые инволютные или полуинволютные формы с относительно быстро возрастающими оборотами, весьма напоминающие по морфологии современного наутилуса, и, как и наутилус, связанные в своем обитании с рифовыми обстановками. По экологической классификации (Barskov et al., 2008) они могут быть отнесены к нектобентосной и бентопелагической жизненным формам. Некоторые различия в форме поперечного сечения, степени инволютности, в выраженности лопастей перегородочной линии и гипономического синуса могут свидетельствовать об определенной дифференциации областей их обитания по глубине и некотором различии в активности плавания. Определенный интерес представляют формы, обладавшие почти эволютной раковиной и высоким поперечным сечением оборотов (рода Domatoceras и Neodomatoceras), которые могут рассматриваться как более приспособленные к активному плаванию. Характерной особенностью данного сообщества наутилид является присутствие в нем нескольких видов, у взрослых раковин которых имелись длинные приустьевые выросты. Адаптивное значение этой особенности строения заключается, по-видимому, в необходимости сохранения ориентированного положения при перемещении в неспокойной обстановке с постоянным движением воды.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий».

Список литературы

Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. РАН. 2002. Т. 383. № 4. С. 509–511.

Солодухо М.Г. Казанские отложения бассейна р. Немды // Уч. Зап. Казанского ун-та. Геология. Т. 114. Кн. 3. 1954. С. 123–143.

Шиловский О.П., Леонова Т.Б. Первая находка среднепермских аммоноидей с территории Марий-Эл // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН. 2009.

Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S. V. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. J. Suppl. 2008. № 11. P. 1168–1284.

Asquith G.B., Sawvel R.D. Evolution of Lower Permian Oolite Shoal in Northwest Anadarko Basin // Bul. Amer. Ass. Petr. Geol. V. 65.1981. P. 913–925.

Donahue J. Genesis of oolite and pisolite grains: an energy index // Journ. Sediment. Res. 1969. V. 39. № 4. P. 1399–1411.

Kaldi J. Sedimentology of sandwaves in an oolite shoal complex in the Cadeby (Magnesian Limestone) Formation (Upper Permian) of eastern England //Geol. Soc. London. Spec. Publ. 1986. V. 2. P. 63–74.

Yigang Wang, Chunchun Xu, Xianping Huang, Guang Yang, Haitao Hon, Chengyang Wen, Maolong Xia, Yi Fan. Evidence of Deep-Water Carbonate for Kaijiang-Liangping Trough and Its Role in Giant Gas Accumulations in the Sichuan Basin, Southwest China // Search and Discovery Article. № 10164. 2009. P. 212–227.

NAUTILIDS OF THE MIDDLE PERMIAN REEF ASSEMBLAGE OF THE VOLGA-URALS REGION: TAPHONOMY, TAXONOMY, ECOLOGY

O. P. Shilovsky, I. S. Barskov

The lithology and taphonomy of the occurrences of nonammonoid cephalopods in the Kazanian beds of the Volga-Urals Region, found in the oolitic limestones of the reefal structures are discussed. Features of the taxonomy of these nautilid communities, their biogeography, and ecology are discussed.

ПЕРВАЯ НАХОДКА СРЕДНЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ С ТЕРРИТОРИИ МАРИЙ-ЭЛ

О.П. Шиловский[1], Т.Б. Леонова[2]

[1]Казанский государственный университет, музей естественной истории Татарстана, Казань
nau@hotmail.ru

[2]Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН, Москва
tleon@paleo.ru

Во время полевых сезонов 2007–2008 гг. на территории республики Марий Эл была собрана обширная коллекция цефалопод казанского (роудского) возраста. До этой находки казанские аммоноидеи на территории Волго-Уральского региона были известны из карьера Кремешки близ г. Советска Кировской области. Они были обнаружены при непосредственном участии одного из авторов доклада в 2000 г. Таким образом, это уже второе местонахожнение среднепермских цефалопод на востоке Европейской России, открытое в самое недавнее время (рис. 1).

Рис.1. Местонахождение роудских цефалопод в Марий Эл.

На территории национального парка Марий Чодра, в приустьевом участке р. Юшут в заброшенном карьере глубиной около 20 м наблюдаются коренные выходы известняков мощностью около 15 м. Обнажение находится на северо-восточной стенке и представляет собой монолитную толща оолитовых и отрицательно-оолитовых известняков. Известняки плитчатые, волнисто-слоистые, на поверхности желтовато-бурые, выветрелые, на свежем сколе светло-серые, крепкие, с линзовидными отдельностями и с вертикальными косыми трещинами, по которым прослеживаются следы ожелезнения. По небольшим отличиям толщу известняков можно разделить на три части: нижнюю, среднюю и верхнюю (рис. 2). Видимая мощность нижней части известняков около 5 метров. Она слагается тонкоплитчатыми, волнисто-слоистыми известняками, которые переслаиваются с крепкими массивными известняками, образующих линзовидные отдельности. В самой нижней части прослеживается прослой мощностью 10–15 см с линзовидными скоплениями головоногих моллюсков, в основном наутилоидей, редких аммоноидей и брахиопод. Фауна цефалопод встречается на протяжении всей нижней части разреза, но не образует таких линзовидных скоплений, как в нижнем прослое. Средняя часть разреза, мощностью 4–5 метров, сложена тонкоплитчатыми известняками, без прослоев массивных известняков. В этой части разреза, кроме вертикальных косых трещин со следами ожелезнения, распространены характерные вертикальные каверны, покрытые изнутри черным налетом. Органических остатков в ней не обнаружено. В верхней части обнажения залегают массивные известняки серого цвета, с многочисленными остатками криноидей, мшанок и брахиопод. Их происхождение, по-видимому, связано с развитием биогермов. Видимая мощность верхней части 2–3 метра.

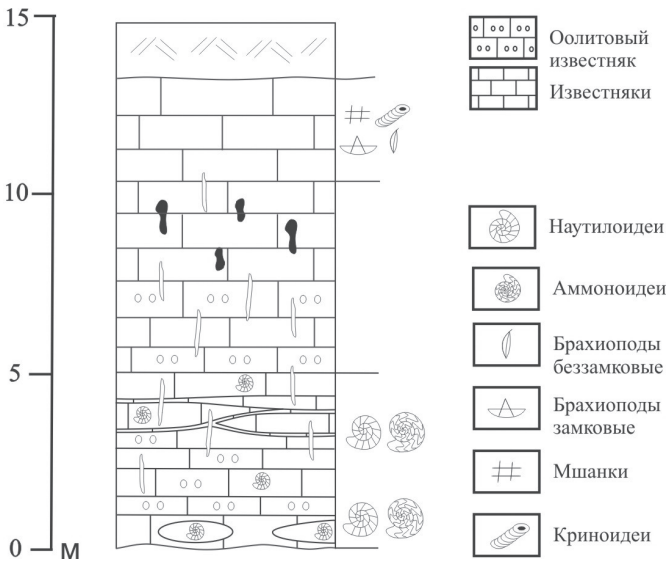


Рис. 2. Схематический разрез Марий Чодра (значками показано положение цефалопод).

Среди скопления наутилоидей встречаются одиночные раковины аммоноидей. Пока их найдено всего четыре экземпляра. Форма сохранности позволяет определить эти формы, но очень сложна для извлечения их из породы. Раковины очень хрупкие, пустотелые и крошатся при любом приложенном усилии. Найденные экземпляры принадлежат двум родам Sverdrupites и Anuites (рис. 3). Новое местонахождение не только расширяет известные границы распространения свердрупитовой фауны в Европейской России, но и позволяет делать некоторые корреляционные и биогеографические выводы.

Свердрупитесы широко известны из всех высокоширотных регионов распространения средней перми: Арктическая Канада, Верхоянье, Новая Земля, Кировская область. Этот род является определяющим для роудского яруса во всех перечисленных районах. В местонахождении соседней Кировской области (карьер Кремешки) виды рода Sverdrupites составляют основу аммоноидного комплекса (до 80% всех собранных экземпляров (Леонова и др., 2002)). В местонахождении Марий Чодра найдено два экземпляра Sverdrupites harkeri (Ruzhencev), наиболее распространенного вида во всех перечисленных выше областях.

Род Sverdrupites был установлен В.В. Нассичуком (Nassichuk, 1970) на материале из Арктической Канады. В качестве типового вида он выделил S. harkeri, который раньше был описан В.Е.Руженцевым (1961) с родовым названием Spirolegoceras. Впоследствии S. harkeri был определен М.Ф. Богословской (1982) с Новой Земли, описан В.Н. Андриановым (1985) и Р.В. Кутыгиным (1999) из северо-восточных областей России и авторами настоящего доклада из Волго-Уральского региона (Кировская область) (Леонова, Шиловский, 2007). Род входит в состав семейства Spirolegoceratidae, подсемейства Sverdrupitinae и характеризуется двенадцатилопастной линией, усложнение в которой идет по металегоцерасовому типу. Представители рода обладают инволютной или умеренно инволютной раковиной с характерной лиратной скульптурой, на молодых стадиях наблюдаются пережимы с небольшим вентральным выступом.(рис. 3а) Находки Sverdrupites harkeri позволяют нам уверенно коррелировать отложения в Марий Чодру с отложениями разреза Кремешки и проводить более отдаленные сопоставления.

Наиболее интересной находкой нам представляется небольшой фрагмент раковины, которая может быть отнесена к роду Anuites Andrianov, 1985, до сих пор считавшемуся верхоянским эндемиком. Несмотря на то, что в нашем распоряжении имелся только

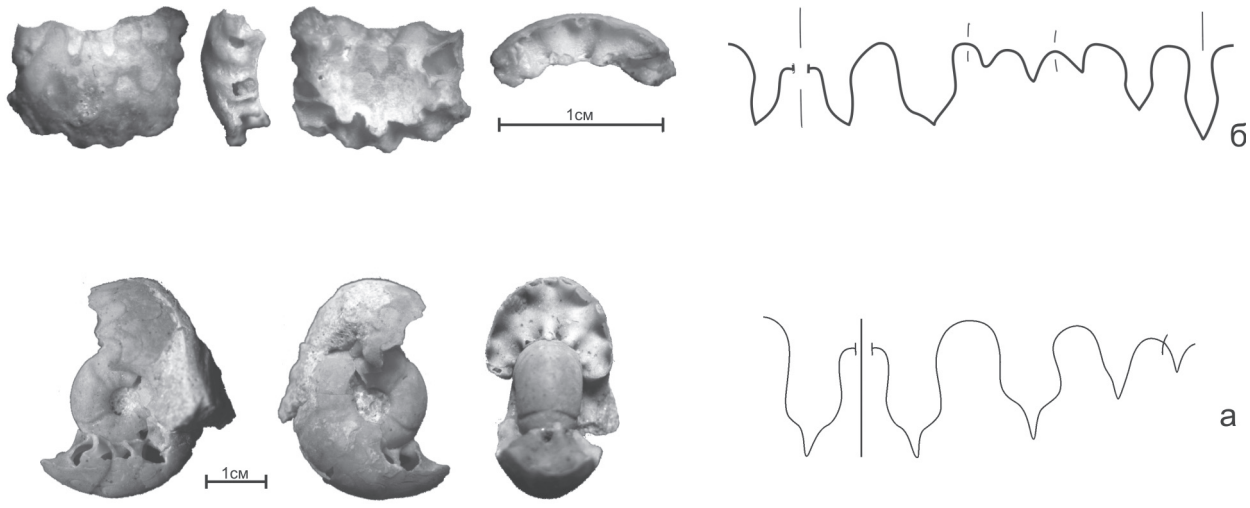


Рис. 3. Раковины и лопастные линии Sverdrupites harkeri (а) и Anuites sp.(б) из местонахождения Марий Чодра.

небольшой фрагмент оборота, с него удалось зарисовать лопастную линию, характерную именно для этого рода. Поперечное сечение оборота с очень широкой уплощенной вентральной и очень узкой, почти отсутствующей боковой стороной, также характеризует представителей этого рода (рис. 3б).

До настоящего времени сведения об этом редком представителе спиролегоцератид очень скудны. Род Anuites был установлен В.Н. Андриановым (1985) на основании находки двух неполных раковин, обладающих совершенно эволютной формой. Андрианов включил род во вновь выделенное им семейство Anuiidae Andrianov, 1985, состоящее из двух монотипных родов Anuites и Baraioceras Andrianov, 1985 (Андрианов, 1985). Р.В. Кутыгин (1999) высказал справедливые сомнения в правомерности такого объединения. Кутыгин (1999), дал наиболее полную характеристику экзотическому роду Anuites, подчеркнув, с одной стороны, его обособленность от других представителей семейства Spirolegoceratidae по морфологическим особенностям раковины (кадиконовая форма, широкий умбилик, складки или бугорки на боковой стороне), а с другой, наличие общих черт в онтогенезе Anuites и Pseudosverdrupites. Эти особенности позволяют рассматривать представителей рода в составе семейства спиролегоцератид в качестве итерации, возникшей в начале развития этой группы.

Образец из марийского заповедника характеризуется следующими параметрами. Раковина совершенно эволютная, ширина оборота в четыре раза превышает его высоту, лопастная линия с относительно узкими ветвями вентральной лопасти, широкой и глубокой боковой и тремя неглубокими клиновидными умбиликальными лопастями. Внутренняя боковая и дорсальная лопасти – глубокие, копьевидные.

Находка редкого верхоянского эндемика в Марий Эл среди всего нескольких экземпляров аммоноидей в местонахождении, расположенном на расстоянии 100 км от карьера Кремешки, где была собрана богатая коллекция одновозрастных аммоноидей (более 150 экз.), и в которой не было обнаружено ни одного образца, принадлежащего к этому роду, ставит перед нами ряд вопросов. Только ли редкой встречаемостью анюитов объясняется этот факт? По-видимому, большое значение имеет биогеографический аспект. Вероятно, существовали достаточно хорошие связи между Верхоянским и Волго-Уральским бассейнами. Литологические особенности вмещающих отложений рассмотрены в статье о казанских неаммоноидных цефалоподах (Шиловский, Барсков, 2009, этот сборник)

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция гео-биологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий».

Список литературы

Андрианов В.Н. Пермские и некоторые каменноугольные аммоноидеи Северо-Востока Азии. Новосибирск: Наука, 1985. 180 с.

Богословская М.Ф., Устрицкий В.И., Черняк Г.Е. Пермские аммоноидеи Новой Земли // Палеонтол. журн. 1982. № 4. С. 58–67.

Кутыгин Р.В. Спиролегоцератиды (Ammonoidea) северо-востока России // Палеонтол. журн. 1996. № 4. С. 16–23.

Кутыгин Р.В. О ситеме кунгурско-уфимских гониатитов Северо-Востока России // Отеч. геология. 2000. № 5. С. 33–35.

Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе // Докл. РАН. 2002. Т. 383, № 4. С. 509–511.

Леонова Т.Б., Шиловский О.П. Развитие пермского семейства Spirolegoceratidae (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2007 № 1. С. 27–36.

Руженцев В.Е. Первые аммоноидеи из пермских отложений Верхоянья // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 50–63.

Шиловский О.П., Барсков И.С. Наутилиды среднепермского рифового комплекса Волго-Уральской области. Особенности захоронения, таксономического состава и экологии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН. 2009.

Nassichuk W.W. Permian ammonoids from Devon and Melville Islands, Canadian Arctic Archipelago // J. Paleontol. 1970. V. 44. № 1. P. 77–97.

A DISCOVERY OF THE MIDDLE PERMIAN AMMONITES FROM MARII-EL

O.P. Shilovsky and T.B. Leonova

A new locality for Middle Permian cephalopods is discovered in the Marii Chodra Nature Reserve (Marii El Republic). The assemblage contains the ammonoid genera *Sverdrupites* and *Anuites* which allows correlation of the host rocks with the Roadian beds of Arctic Canada, Novaya Zemlya, Verkhoyansk Region, and Kirovsk Region. It is particularly interesting that the Marii Chodra assemblage contain an uncommon Verkhoyansk endemic genus *Anuites*.

АММОНОИДЕИ ИЗ ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ АРТИНСКОГО И КУНГУРСКОГО ЯРУСОВ РАЗРЕЗА МЕЧЕТЛИНО (БАШКИРИЯ)

М.С. Бойко

Палеонтологический ин-т им. А.А.Борисяка РАН, Москва
boikomaxim@mail.ru

Вопрос о точном положении границы артинского и кунгурского ярусов очень важен для построения Восточно-Европейской стратиграфической шкалы. Вместе с тем, его решение необходимо и для Международного стандарта пермской системы, поскольку нижний (предуральский) отдел входит в его состав. До тех пор, пока эта граница не будет установлена и принята, объем кунгурского яруса не может считаться четко определенным.

В 2007 г. решением пермской комиссии, в Казани была принята рекомендация об упразднении уфимского яруса ВЕШ и отнесение горизонтов, его составлявших к казанскому (шешминский) и кунгурскому (соликамский) ярусам. Такое предложение представляется взвешенным и логичным, хотя некоторые исследователи до сих пор оспаривают это решение, пытаясь доказать самостоятельность комплексов фауны этого интервала, что позволило бы считать его самостоятельным этапом. Видимо, именно это повлияло на решение МСК не упразднять уфимский ярус, а переместить его в нижний отдел пермской системы (ВЕШ).

Переходя к вопросу о нижней границе кунгурского яруса, следует отметить, что подобная операция десять лет назад была проведена на его нижней границе: саранинский горизонт был отчленен от артинского яруса и включен в состав кунгурского. Резкое увеличение объема кунгурского яруса заставляет с особым вниманием отнестись к его палеофаунистической характеристике и обоснованию границ.

Необходимость пересмотра границы между артинским и кунгурским ярусами была продиктована следующими соображениями:

- саранинский горизонт не охарактеризован фузулинидами (а в значительной степени и аммоноидеями, о чем будет сказано ниже), по другим группам фауны (остракоды, мшанки, брахиоподы) он значительно ближе к вышележащим кунгурским (филлиповским) отложениям (Основные черты..., 1984);
- стратотипами саранинского горизонта являются отдельные рифовые и межрифовые толщи, что существенно усложняет его точную корреляцию в разрезах иного типа;
- точное положение верхней границы артинского яруса традиционно определялось литофациально по подошве мощных карбонатов филлиповского горизонта, поскольку не могло быть прослежено палеофаунистически.

Решение было найдено после обнаружения Б.И. Чувашовым и В.В. Черных (2007) в подошве саранинского горизонта р-за «Мечетлино» (р. Юрюзань) конодонта Neostreptognathodus pnevi Kozur. Конодонты данного вида обнаружены на этом уровне во многих районах распространения нижнепермских отложений – Сев. Америке (США, Канада) и Китае. Очень важно, что этим авторам удалось установить в этом разрезе биохронотип границы на основании филетического ряда Neostreptognathodus pequopensis → Neostr. pnevi (Чувашов, Черных, 2007), что дает надежное и убедительное обоснование границы между артинским и кунгурским ярусами.

Разрез «Мечетлино» находится на правом берегу р. Юрюзань на окраине с. Мечетлино. Обнажение представляет собой высокую пологую квесту, падающую по направлению течения реки. На фронтальном (обращенном в целом на юг) склоне и склоне, обращенном к реке (рис. 1), выходят породы саргинского, саранинского и филлиповского горизонтов. Лежащий в основании саргинский горизонт представлен неритмичным переслаиванием известковых, песчанистых и глинистых пачек. Породы саранинского горизонта отличаются некоторым сокращением частоты и мощности песчанистых разностей. Разрез заканчивается довольно мощным бронирующим горизонтом пеллитоморфных известняков филлиповского горизонта. Саргинско-саранинская часть разреза фациально очень изменчива по простиранию этого протяженного (ок. 1,5 км) разреза. В терригенно-карбонатной толще выделяются три мощных пачки известняков, хорошо прослеживающихся по простиранию, и позволяющих увязывать разрез в различных пересечениях. Наибольший интерес представляет второй маркирующий горизонт, поскольку именно к его кровле приурочена граница саргинского и саранинского горизонтов (он прекрасно дешифрируется и на аэро/космоснимках). Ниже этого горизонта аммоноидеи встречаются довольно часто. Из слоев 13, 15 и 19 по сборам Чувашова предыдущих лет были определены (М.Ф. Богословской

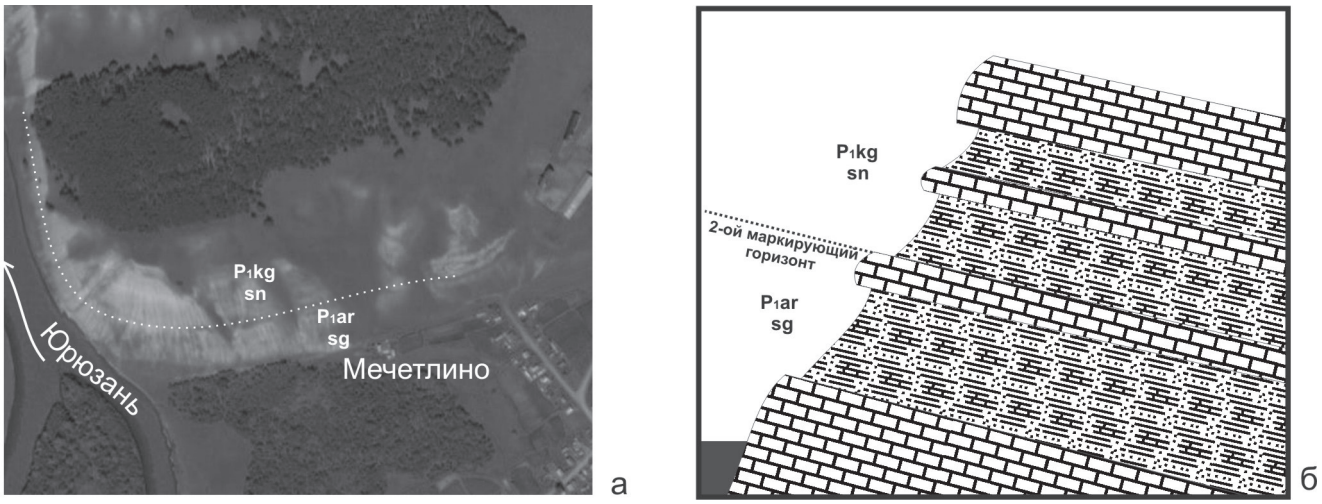


Рис. 1 Артинско-кунгурские слои разреза Мечетлино.
а – космоснимок (из Google Earth); б – схема разреза.

и автором): Neopronorites permicus Tcher., Paragastrioceras verneuili Ruzh., Uraloceras fedorowi (Karp.), U. posterum Bog. et Boiko, U. vietum Ruzh, U. bogoslovskayae Voron. , U. sp., U. aff. fedorowi. Последняя форма имеет достаточно близкое сходство с U. fedorowi, но вместе с этим отличается по размерам и некоторым особенностям формы раковины. По-видимому, ее следует внимательно изучить и дать самостоятельное видовое название. Выше этой границы, примерно в 10–12 м, до недавнего времени указывались лишь находки U. bogoslovskayae Voron.

В ходе полевых работ 2008 года совместно с небольшой группой из ИГГ УО РАН под руководством Б.И. Чувашова из этого местонахождения автором были собраны аммоноидеи с двух уровней залегающих выше, и, самое главное, очень близко от границы саргинского и саранинского горизонтов. Одна точка сбора располагается примерно в двух метрах над кровлей маркирующих известняков, и представляет собой высыпки на месте разрушившейся линзы цефалоподового известняка. Площадь тщательно просмотренной и оконтуренной высыпки около 3 м по простиранию и 1 м по вертикали – размеры указывающие, что с большой долей уверенности эти сборы можно считать in situ.

Отсюда определены: Paragastrioceras cf. karpinskii Ruzh., Uraloceras bogoslovskayae Voron., U. cf. suessi (Karp.).

Вторая точка сборов расположена на дне небольшого карьера, расположенного на восточном крыле южного склона, практически в пределах села. Карьер вскрывает кровлю маркирующих известняков, что позволяет привязать точку сбора аммоноидей к самому основанию саранинского горизонта.

Отсюда определены: Uraloceras fedorowi (Karp.), U. aff. fedorowi, U. bogoslovskayae Voron., U. cf. tchuvashovi и Paragastrioceras cf. verneuili Ruzh.

Комплексы аммоноидей, обнаруженные в описанных выборках, имеют одно отличительное свойство – они практически полностью состоят из представителей семейства парагастриосератид. Действительно, с переходом к верхам артинского яруса и/или движением на север разнообразие комплексов аммоноидей постепенно убывает, и паргастриоцератиды начинают преобладать как по численности, так и по разнообразию. Таким образом, абсолютное доминирование парагастриоцератид в пограничных артинско-кунгурских слоях не является чем-то необычным, и в целом вписывается в рамки известных тенденций развития аммоноидей в этом регионе.

Практически все упомянутые виды аммоноидей известны из других местонахождений Урала и характеризуют артинский ярус или его верхнюю часть (байгенджинскую) (Богословская, 1962, Богословская, Бойко, 2002). И только две формы дают некоторые основания считать этот комплекс более высоким – Uraloceras fedorowi (Karp.) и U. cf. tchuvashovi. Несмотря на то, что первый вид известен из артинского яруса Урала, имеются некоторые указания на то, что может также встречаться в кунгурских отложениях. Наибольший интерес имеют находки U. cf. tchuvashovi (Bogosl.), который был первоначально описан из кунгурских отложений р. Барда (бассейн р. Сылва), и никогда не указывался из артинских слоев. Этот вид принадлежит к группе мелких, легко диагностируемых видов из иренских (т.е. в современном понимании – среднекунгурских) отложений Среднего Урала (Богословская, 1976).

Таким образом, мы можем с определенной осторожностью связывать появление U. tchuvashovi с основанием саранинского горизонта и всего кунгурского яруса в целом. Это делает границу артинского и кунгурского ярусов более надежной и узнаваемой. Для

подтверждения этого важного вывода необходимы дополнительные сборы из разреза «Мечетлино» и некоторых других, в первую очередь, из бассейна р. Сылва.

Автор пользуется возможностью поблагодарить Б.И. Чувашова, М.Ф. Богословскую и Э.В. Мычко за сотрудничество при сборе материалов и подготовке данной работы.

Работа проведена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение биосферы и эволюция геобиологических систем», проект «Гео-биологические события в эволюции пелагической биоты на примере цефалопод и радиолярий»

Список литературы

Богословская М.Ф. Артинские аммоноидеи Среднего Урала. М.: Изд.-во АН СССР, 1962. Тр. ПИН АН СССР. Т. 87. 103 с.

Богословская М.Ф. Кунгурские аммоноидеи Среднего Приуралья // Палентол. журн. 1976, № 4, С. 43–50.

Богословская М.Ф., Бойко М.С. Развитие и распространение раннепермского рода Uraloceras (Ammonoidea) // Палентол. журн. 2002, № 6, С. 31–37.

Основные черты стратиграфии пермской системы СССР. Под. ред. Г.В.Котляр, Д.Л.Степанова. Л.: Недра, 1984. 280 с.

Чувашов Б.И., Черных В.В. Биостратиграфическая и литофациальная характеристика пограничных артинско-кунгурских отложений разреза «Мечетлино» – потенциального стратотипа нижней границы кунгурского яруса международной стратиграфической шкалы // Геология Урала и сопредельных территорий. Сборник научных трудов. Екатеринбург, 2007. С. 201–218.

AMMONOIDS FROM THE ARTINSKIAN-KUNGURIAN BOUNDARY BEDS IN THE MECHETLINO SECTION (BASHKORTOSTAN)

M.S. Boiko

New data on the composition of ammonoid assemblages from the Artinskian-Kungurian boundary beds in the Mechetlino Section are discussed. Ammonoids were collected from the basal beds of the Saraninsky Horizon, from where V.V. Chernykh previously identified *Neostreptognathodus pnevi* Kozur, a conodont marker species defining the base of the Kungurian in various regions of the globe. Two ammonoid taxa, which may indicate the Kungurian, are identified among the ammonoids.

АММОНОИДЕИ БАССЕЙНА РЕКИ КОБЫЛКА (СЕВЕРНЫЙ УРАЛ)

К.В. Борисенков

Всероссийский геологический институт, Санкт-Петербург
borissenkov@mail.ru

Развитие аммоноидей на рубеже артинского и кунгурского веков на Урале до сих пор остается одним из самых неясных вопросов в изучении этой группы. Во многом это связано с очень редкими находками аммоноидей в стратотипическом районе развития кунгурских отложений, в частности, и на Урале в целом. Ситуация осложняется еще и тем, что у бореальных аммоноидей при смене артинского комплекса аммоноидей кунгурским не происходило значительных морфологических преобразований. В.Е. Руженцев (1956) рассматривал артинских и кунгурских аммоноидей в составе единого артинского этапа развития.

Перенос нижней границы кунгура в основание саранинского горизонта, в связи с появлением на этом уровне конодонтов Neostreptognathodus pnevi –N. exculptus заставляет искать соответствующий или близкий к нему маркер в развитии аммоноидей. Можно констатировать, что пока мы не можем уверенно отличать саргинских (артинских) аммоноидей от саранинских (кунгурских). Возможное решение этой проблемы связано, прежде всего, с изучением аммоноидей из разрезов стратотипической области развития кунгурских отложений. В частности, чрезвычайно важными представляются ожидаемые новые данные по разрезу «Мечетлино». Вместе с тем, уже сейчас ясно, что потребуются дополнительные материалы из разрезов Северного и Полярного Урала, где, учитывая общую тенденцию развития пермских бассейнов, можно с большей степенью уверенности ожидать нахождения последовательностей аммоноидей саргинско-саранинского временного интервала.

В этой связи большой интерес представляют сборы, сделанные в 2007 году сотрудниками Института геологии Коми НЦ РАН (Сыктывкар) под руководством В.А. Салдина из труднодоступных разрезов пермских отложений бассейна р. Кобылка.

Пермские отложения обнажаются здесь в среднем течении реки, формируя ядро небольшой субмеридионально вытянутой синклинали. Падение слоев очень крутое, нередко вертикальное. Нижняя часть разреза представлена коралловыми известняками и доломитами. Выше по разрезу, в центральной части синклинали, расположена терригенная песчано-глинистая толща, осложненная, вероятно, более мелкой складчатостью (значения элементов залегания очень сильно различаются: см. рис. 1) и тектоническими разрывами. Послойная корреляции между отдельными обнажениями пока не завершена. Из четырех обнажений этой толщи были собраны аммоноидеи.

Несмотря на то, что точное взаимоотношение в разрезе слоев с аммоноидеями не определено, на основании анализа этих ископаемых можно предположить, что наиболее молодыми являются породы обнажения № 7. Здесь в карбонатно-аргиллитовых конкрециях найдены мелкие раковины Uraloceras fedorowi Karpinsky, 1889, обломки крупных парагастриоцератид и очень интересная форма пронoритид, близкая позднеартинскому Sakmarites vulgaris (Karpinsky, 1889), но с более примитивной лопастной линией, состоящей из меньшего числа лопастей (рис. 2). Поскольку общая тенденция развития рода Sakmarites направлена на упрощение лопастной линии с сокращением числа лопастей (Руженцев, 1949), то такая форма представляется наиболее молодой. В этом отношении она чрезвычайно близка и, возможно, даже идентична неописанной форме из отложений талатинской свиты (кунгурский ярус) на р. Черная, изображение лопастной линии которой было опубликовано М.Ф. Богословской и А.А. Школиным (Биота..., 1998). В любом случае, форма с р. Кобылка должна быть отнесена к новому виду.

Комплекс аммоноидей из обнажений № 13 и № 14 несколько более разнообразен. Наиболее многочисленный материал собран из обнажения 14. К сожалению, представлен он в основном обломками раковин разных стадий роста. Тем не менее, хорошая сохранность этих фрагментов с полными лопастными линиями, позволили определить их видовую принадлежность. Несколько форм уверенно можно отнести к широко распространенному в верхнеартинских отложениях Paragastrioceras subtrapezoidale Maximova et Tchernow, 1929. Большая же часть раковин по всем параметрам ближе всего к Paragastrioceras kojimense Tchernow, 1939, известного из отложений черноречeнской свиты р. Кожим. Однако самостоятельность последнего вида признается не всеми исследователями (Kullman et al., 2005). Кроме того, между формами с р. Кожим и р. Кобылка существуют некоторые отличия в лопастной линии и форме раковины. Эти обстоятельства заставляют оставить пока определение этого вида в открытой номенклатуре, назвав формы с р. Кобылка Paragastrioceras aff. kojimense. В осыпи обнажения 13 были найдены крупные раковины (10–15 см диаметром) пара-

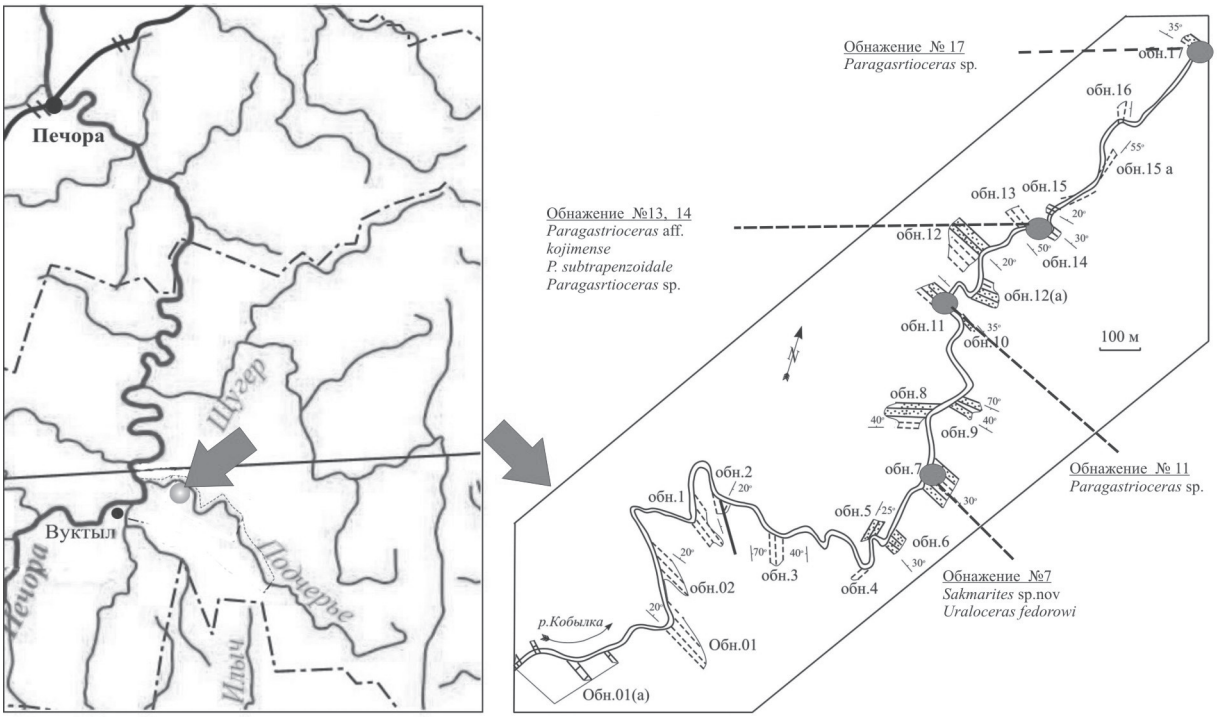


Рис.1. Схема местонахождений аммоноидей бассейна р. Кобылка (по В.А. Салдину).

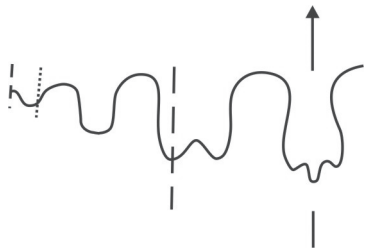


Рис.2. Лопастная линия Sakmarites sp. nov. экз.№ 727/14а обн.7 при Ш = 4мм, х10. Северный Урал, р. Кобылка, обн. 7.

гастриоцератид плохой сохранности, определенные как Paragastrioceras sp. Очень вероятно, что эти формы принадлежат к тому же виду.

Нужно отметить, что вентральная лопасть Paragastrioceras aff. kojimense так же, как и некоторых других позднеартинских представителей рода не совсем типична для Paragastrioceras и напоминает Uraloceras. С другой стороны, некоторые позднеартинские формы, относимые к Uraloceras, обладают раковиной более типичной для Paragastrioceras. Действительно, легко различимые в ассельско-сакмарских отложениях, представители этих родов в верхнеартинских отложениях бывают очень похожими. Этому обстоятельству можно дать следующее объяснение. Конкурентную борьбу между двумя родами, шедшую с переменным успехом с ассельского века, в конце концов «выиграл» Paragastrioceras. Несмотря на преобладание Uraloceras в середине артинского века, к началу кунгура его немногочисленные представители, обладавшие мелкорослыми раковинами, занимали, по-видимому, очень узкие экологические ниши. Впрочем, в это время все семейство Paragastrioceratidae переживает серьезный кризис. Ослабление в конце артинского века давления со стороны Uraloceras позволило Paragastrioceras реализовать недоступное прежде морфологическое разнообразие, что в конечном итоге привело к появлению рода Tumaroceras.

Исходя из этого предположения, можно поставить вопрос о выделении из Paragastrioceras нового рода, в состав которого должны войти некоторые позднеартинские виды (в том числе и найденный Paragastrioceras aff. kojimense), а также некоторые формы, относимые в настоящее время к роду Uraloceras (например U. unicum Bogoslovskaya et Shkolin, 1998)

Возвращаясь к обзору собранного материала, остается упомянуть о нескольких очень сильно деформированных раковинах из обнажений 11 и 17, определимых лишь как Paragastrioceras sp., при этом, заметив, что такие формы не встречены пока в других обнажениях. Сравнительно большое число местонахождений на небольшой площади, указывает на высокую вероятность новых находок аммоноидей во время будущих исследований этих разрезов.

В целом аммоноидеи, собранные на р. Кобылка, по своему таксономическому составу и многим морфологическим особенностям очень близки к комплексу, известному из чернореченской свиты р. Кожим. Саргинско-саранинский возраст обоих комплексов не вызывает сомнений. По названным уже причинам более точно указать их возраст пока невозможно. Можно предположить, что аммоноидеи из обнажения 7 имеют кунгурский (саранинский) возраст, при этом нельзя исключить даже и более молодой – филипповский, а из остальных обнажений – позднеартинский. Вероятность прослеживания нижней границы кунгурского яруса по аммоноидеям в этих отложениях представляется очень высокой. Совершенно очевидна необходимость дальнейших сборов и исследования аммоноидей из этого района.

Список литературы

Биота Востока Европейской части России на рубеже ранней и поздней перми. Материалы к Международному симпозиуму «Верхнепермские стратотипы Поволжья» М.: ГЕОС, 1998. 356 с.

Руженцев В. Е. Систематика и эволюция семейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т. 19. 206 с.

Руженцев В. Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 2. Аммониты артинского яруса // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР 1956. Т. 60. 274 с.

Kullman J., Kullman P. S., Korn D., Nikolaeva S. V. GONIAT V3.50 Database of Paleozoic ammonoids. Tuebingen, Germany, 2005.

AMMONOIDS FROM THE BASIN OF THE KOBYLKA RIVER (NORTH URALS)

K.V. Borisenkov

A new ammonoid fauna of the Artinskian-Kungurian boundary beds (folded terrigenous rocks) in the Kobylka River basin (North Urals region) is discussed. Ammonoids were collected from a few outcrops at a short distance from each other. The assemblage includes new species of Sakmarites and Paragastrioceratidae. The new finds are important for the revision and definition of the Artinskian-Kungurian boundary in the Urals.

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ТРИАСОВЫХ И ЮРСКИХ АММОНОИДЕЙ КАВКАЗА И ТРАНСГРЕССИВНО-РЕГРЕССИВНЫЕ ЦИКЛЫ

Д.А. Рубан
Ю Ф Университет, Ростов-на-Дону
ruban-d@mail.ru

Динамика таксономического разнообразия юрских аммоноидей в значительной степени контролировалась колебаниями уровня моря, о чем, в частности, свидетельствуют данные по Испании и Кавказу (Sandoval et al., 2001; Ruban, 2007). Более того, проведенный анализ показал, что среди прочих групп морской макрофауны аммоноидеи представляются наиболее подверженными такому влиянию среды (Ruban, 2007). Настоящая работа призвана решить две основные задачи, а именно: подтвердить или опровергнуть наличие связи между динамикой разнообразия аммоноидей и трансгрессивно-регрессивными циклами на Кавказе на протяжении всего интервала триаса-юры, а также сопоставить влияние этих циклов на видовое и родовое разнообразие.

В течение триаса-юры Кавказский регион располагался на северо-западной окраине океана Неотетис. Здесь преобладали морские условия, однако положение береговой линии постоянно изменялось. Кавказские моря имели хорошее сообщение с другими окраинными морями Прото-Альпийского сектора, а также с самим океаном. Ассоциации аммоноидей триаса и юры Кавказа отличались большим разнообразием и интенсивной динамикой развития. Они хорошо изучены (Ростовцев и др., 1992; Шевырев, 1990 и др.), а потому данные по стратиграфическому распространению таксонов отличаются значительной полнотой. Настоящая работа основана на скомпилированной палеонтологической информации, которая использовалась ранее (Ruban, 2006, 2007). Кривые региональных трансгрессий-регрессий построены путем полуколичественного анализа распространения основных фациальных типов (Ruban, 2007, 2008). Динамика таксономического разнообразия аммоноидей рассчитывалась как на видовом, так и на родовом уровне. И для триаса, и для юры определялось количество таксонов для каждого века, за исключением раннего триаса, для которого имеющиеся данные не позволяют провести четкое разделение между индскими и оленекскими ассоциациями.

Результаты количественного анализа таксономического разнообразия аммоноидей и их сопоставление с кривыми трансгрессий-регрессий показаны на рис. 1. Как можно видеть, для обоих рассматриваемых периодов имеется определенная зависимость между числом видов и размером акватории. Например, позднетриасовая диверсификация аммоноидей на видовом уровне происходит одновременно с региональной трансгрессией. Пик разнообразия в байосском веке также совпадает с максимальным распространением кавказских морей. Вместе с тем, имеются и существенные несоответствия. Так, пик видового разнообразия в анизии приходится на заметный, хотя и кратковременный регрессивный эпизод во второй половине этого века. Максимум трансгрессии в нории не параллелизуется с пиком разнообразия. Мощная трансгрессия конца юры также не способствовала росту числа таксонов. Тем не менее, общая цикличность динамики видового разнообразия триасовых и юрских аммоноидей Кавказа повторяет региональные трансгрессивно-регрессивные циклы. Представляется, что расширение акватории морей создавало дополнительное пространство (и ниши?) для развития аммоноидей, а также способствовало более широкому обмену фаунами с соседними регионами. Отмеченные несоответствия между динамикой разнообразия и трансгрессивно-регрессивной цикличностью могут объясняться действием большого числа других факторов. Полученные результаты показывают существенные различия в реакции видового и родового разнообразия аммоноидей на динамику береговой линии в юрском периоде (Рис. 1). Например, во время ааленской регрессии число видов снижалось, однако число родов продолжало увеличиваться. Практически не выражена диверсификация родов в келловее, несмотря на начало келловей-оксфордской трансгрессии.

Полученные данные позволяют обсудить роль крупнейшего массового вымирания на границе перми и триаса. Если принять, что степень диверсификация аммоноидей прямо зависит от размеров акватории, то мощная трансгрессия раннего триаса должна была способствовать росту количества таксонов. Этого, однако, не происходило (Рис. 1). Стресс после массового вымирания сохранялся в течение длительного времени (Bottjer, 2004) и, очевидно, препятствовал диверсификации аммоноидей даже в весьма благоприятной обстановке.

Проведенный анализ позволяет сделать три важных вывода. Во-первых, трансгрессивно-регрессивная цикличность оказывала существенное влияние на динамику разнообразия триасовых и юрских аммоноидей, хотя эта взаимосвязь усложнялась действием

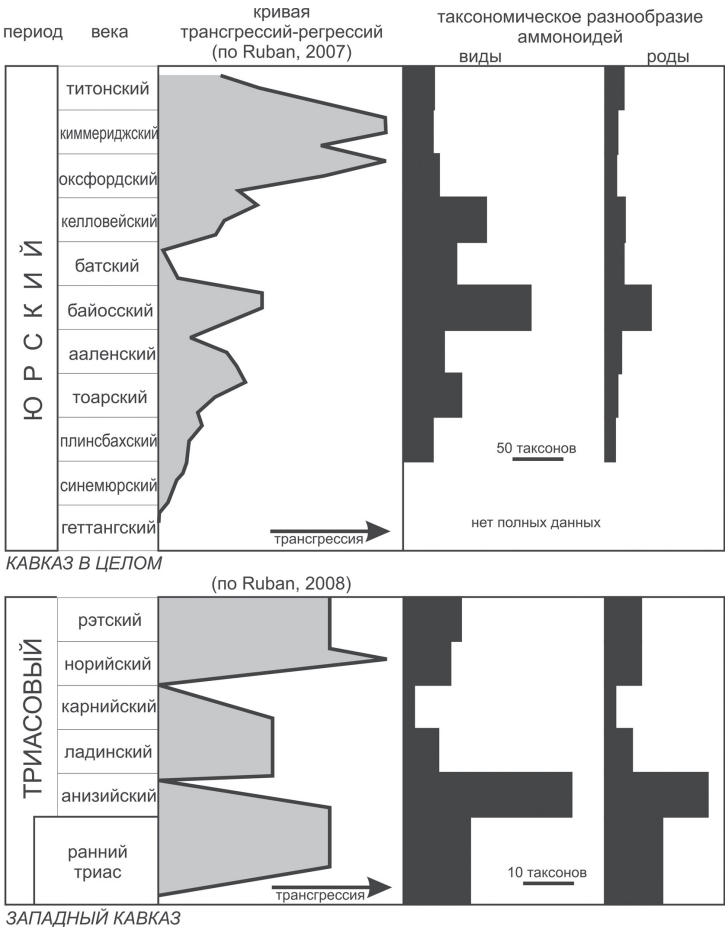


Рис. 1. Динамика таксономического разнообразия аммоноидей Кавказа в триасе–юре и трансгрессивно-регрессивные циклы.

других факторов. Во-вторых, эта цикличность влияла, в первую очередь, на динамику видового разнообразия. В-третьих, массовое вымирание на рубеже перми и триаса минимизировало благоприятность обстановки трансгрессии для диверсификации аммоноидей.

Данная работа посвящается светлой памяти моего коллеги В.И. Пугачева.

Список литературы

Ростовцев К. О. и др. Юра Кавказа. СПб., Наука, 1992. 192 с.

Шевырев А. А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М., Наука, 1990. 179 с.

Bottjer D.J. The beginning of the Mesozoic: 70 million years of environmental stress and extinction // Extinctions in the History of Life. Cambridge, Cambridge University Press, 2004. P. 99–118.

Ruban D.A. Diversity dynamics of the Triassic marine biota in the Western Caucasus (Russia): A quantitative estimation and a a comparison with the global patterns // Revue de paleobiologie. 2006. V. 25. P. 699–708.

Ruban D.A. Jurassic transgressions and regressions in the Caucasus (northern Neotethys Ocean) and their influences on the marine biodiversity // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. 2007. V. 251. P. 422–436.

Ruban D.A. Evolutionary rates of the Triassic marine macrofauna and sea-level changes: Evidences from the Northwestern Caucasus, Northern Neotethys (Russia) // Palaeoworld. 2008. V. 17. P. 115–125.

Sandoval J., O'Dogherty L., Guex J. Evolutionary rates of Jurassic ammonites in relation to sea-level fluctuations // Palaios. 2001. V. 16. P. 311–335.

DIVERSITY DYNAMICS OF TRIASSIC-JURASSIC AMMONOIDS IN THE CAUCASUS AND TRANSGRESSIVE-REGRESSIVE CYCLES

D.A. Ruban

In the Triassic and Jurassic, the dynamics of ammonoid diversity in the Caucasus corresponded generally to the regional transgressive-regressive cycles, although some deviations are also documented. The responses of species diversity to shifts of the shoreline were stronger than those of generic diversity. Despite a widespread transgression, the Permian/Triassic mass extinction precluded ammonoid radiation in the Early Triassic.

ЭВОЛЮЦИЯ И СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ СРЕДНЕЮРСКОГО БОРЕАЛЬНОГО РОДА PARACADOCERAS (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

Д.Б. Гуляев

Научно-производственный центр «Недра», Ярославль
dgulyaev@rambler.ru

Род Paracadoceras Crickmay наряду с Cadoceras Fischer (s. str.), независимо параллельно эволюционировавший от Arctocephalitinae Meledina, является родоначальником подсемейства Cadoceratinae Hyatt, входящего в состав бореального семейства Cardioceratidae Siemiradzki. Paracadoceras филетически сменяет Arcticoceras Spath в начале позднего бореального бата (рис. 1). При этом морфологически происходит переход от дискоконовой раковины с почти гладкой конечной жилой камерой к грубо ребристому умеренно вздутому полуинволютному кадикону. Архаичные позднебатские формы Paracadoceras объединяются в подрод Catacadoceras Bodylevsky.

Род Paracadoceras, возникший в пределах Арктической палеобиогеографической области с наступлением позднебатско-раннекелловейской трансгрессии в Северном полушарии широко распространился во всех бореальных и суббореальных морских палеобассейнах. Его представители очень часто доминируют в комплексах аммонитов.

В самом начале раннего келловея сформировались две независимые амфибореальные эволюционные ветви Paracadoceras, представители которых имеют умеренно эволютную кадиконовую раковину с постепенно редуцирующейся в онтогенезе скульптурой. Одна из них – «западная» – эволюционировала пре-

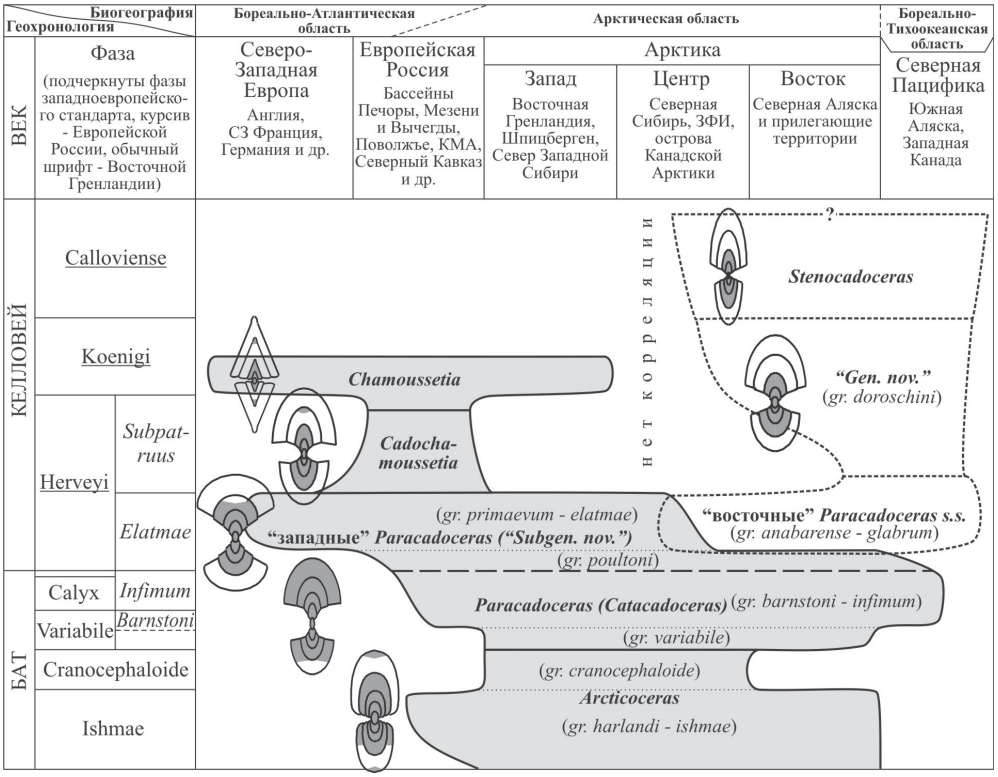


Рис. 1. Эволюционно-биогеографическая схема развития Paracadoceras и филогенетически связанных родов аммонитов. Роды и группы видов из Северной Пацифики и восточной части Арктики не имеют заливки и обведены пунктирной линией из-за неясности их точного стратиграфического распространения. На уровне интервалов распространения отдельных таксонов приведены уменьшенные в 6–7 раз схематические сечения взрослых раковин, на которых темной заливкой обозначены обороты, покрытые ребрами. Фазы/зоны приведены в масштабе количества установленных в них гемер/биогоризонтов.

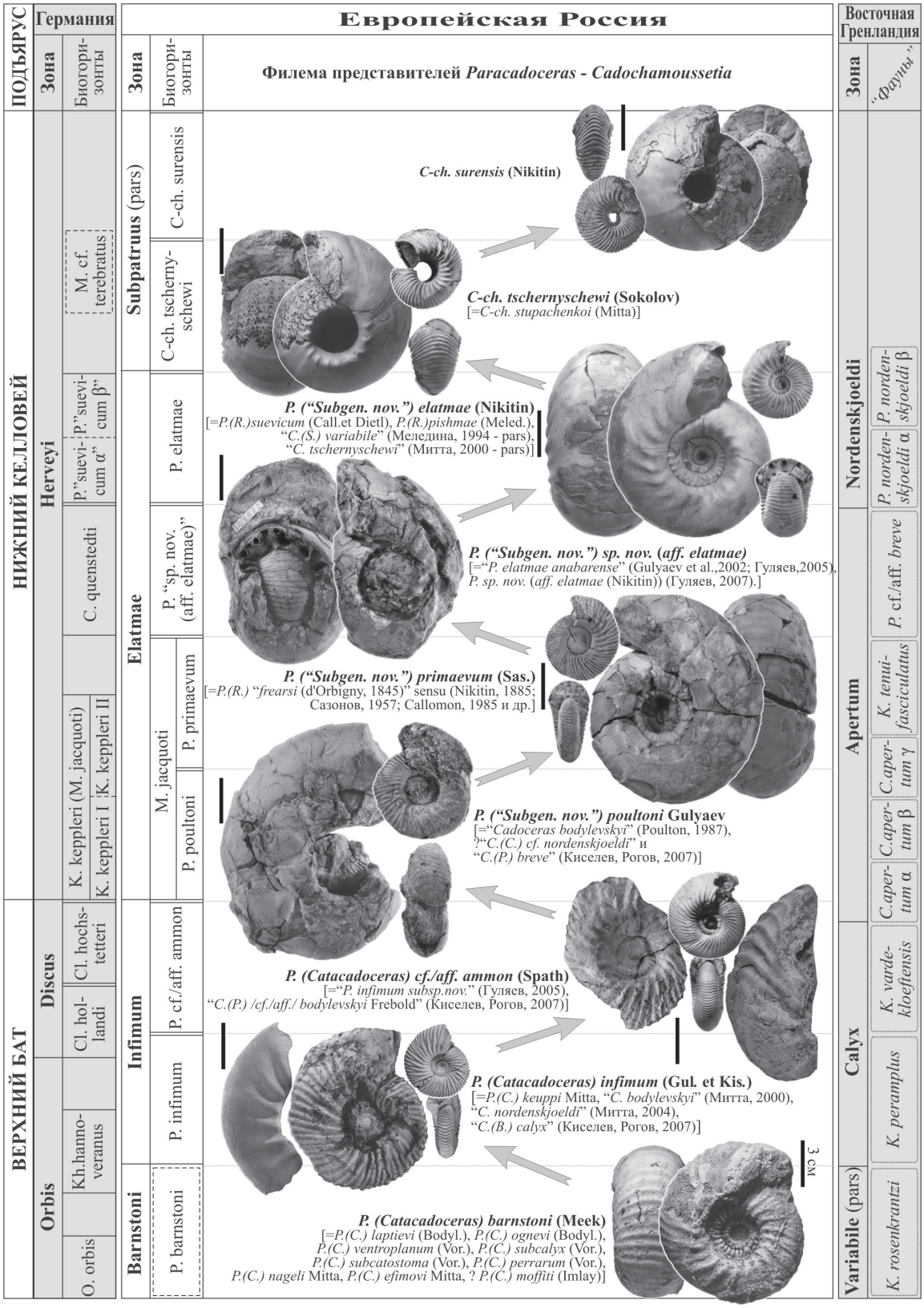


Рис. 2. Филетическая последовательность представителей Paracadoceras и ранних Cadochamoussetia в пограничных отложениях бата и келловея Европейской России (в квадратных скобках приведена синонимика, вертикальные черные отрезки (3 см) отражают масштаб фотографий) и основанная на этой последовательности инфразональная шкала, сопоставленная со шкалами Германии (Callomon et al., 1989; Dietze et al., 2007 и др.) и Восточной Гренландии (Callomon, 1993).

имущественно в Бореально-Атлантической области и примыкающей к ней западной части Арктики (Гренландская провинция). Вторая – «восточная» – ветвь эволюционировала в северной части Бореально-Тихоокеанской области (Северо-Тихоокеанская провинция) и в примыкающих к ней восточной и центральной частях Арктики (Северо-Сибирская провинция). Представители «западной» ветви, наиболее широко распространившиеся в Восточно-Европейской провинции, заслуживают выделения в самостоятельный новый подрод, а за «восточной» группой видов, к которой относится тип рода, сохраняется номинативное подродовое название.

Приблизительно в середине раннекелловейской стандартной фазы Herveyi каждая из ветвей Paracadoceras филетически сменилась родом-потомком. Эволюция этих потомков в каждом случае независимо пошла по пути формирования дискоконовой раковины с редуцированной на поздних оборотах скульптурой. Обе ветви эволюционировали инадаптивно и вымерли, по-видимому, еще в раннем келловее (рис. 1).

Благодаря направленности и высоким темпам эволюционных изменений признаков раковины представители Paracadoceras служат основой для разработки детальных зональных и инфразональных биостратиграфических шкал верхнего бата и нижнего келловея для бореальных и многих суббореальных районов. Широкое географическое распространение видов-индексов дает возможность проводить надежные региональные и межрегиональные корреляции.

Предложенная филетическая последовательность видов Paracadoceras послужила основой зональной и инфразональной шкалы пограничных отложений бата и келловея Европейской России, имеющей широкий корреляционный потенциал (рис. 2) (Гуляев, 2001, 2005, 2009 (в печати); Gulyaev et al., 2002).

Список литературы

Гуляев Д.Б. Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата – нижнего келловея Центральной России // Стратигр. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.

Гуляев Д.Б. Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 64–70.

Гуляев Д.Б. Эволюция и система среднеюрских бореальных аммонитов рода Paracadoceras Crickmay (Cardioceratidae) и инфразональное расчленение пограничных отложений бата и келловея Европейской России // Палеонт. журн. 2009 (в печати).

Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

Callomon J.H., Dietl G., Niederhofer H.-J. Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium/Callovium des Schwabischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England // Stuttgarter Beitr. Naturk. Ser. B. 1989. № 148. 13 S.

Dietze V., Schweigert G., Callomon J.H., Dietl G., Kapitzke M. Der Mitteljura des Ipf-Gebiets (ostliche Schwabische Alb, Suddeutschland). Korrelation der suddeutschen Ammoniten-Faunenhorizonte vom Ober-Bajocium bis zum Unret-Callovium mit Sudengland und Frankreich // Zitteliana. 2007. A47. S. 105-125.

Gulyaev D.B., Kiselev D.N., Rogov M.A. Biostratigraphy of the Upper Boreal Bathonian and Callovian of European Russia // 6-th Intern. Symposium on the Jurassic System, Mondello, September 16–19, 2002. Abstracts and Program. 2002. P. 81–82.

THE EVOLUTION AND STRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE OF THE MIDDLE JURASSIC BOREAL GENUS PARACADOCERAS (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

D.B. Gulyaev

The evolution, classification, stratigraphic and geographical distribution of Paracadoceras Crickmay is discussed. The genus Paracadoceras is divided into three subgenera, the Late Bathonian Arctic Catacadoceras Bodylevsky, the Early Callovian Western-Boreal “Subgen. nov.” and the Early Callovian Eastern-Boreal – Paracadoceras s.s. The infra-zonal scale of near-boundary Bathonian-Callovian deposits of the European Russia based on Paracadoceras phylogeny is considered.

КАДОЦЕРАТИНЫ И ЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ НИЖНЕГО КЕЛЛОВЕЯ СЕВЕРА СИБИРИ

В.Г. Князев[1], Р.В. Кутыгин[1], С.В. Меледина[2]

[1]Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск
knyazev@diamond.ysn.ru; kutygin@diamond.ysn.ru

[2]Институт геологии нефти и газа СО РАН, Новосибирск
meledina@ngs.ru

Зональное расчленение нижнего подъяруса келловея севера Сибири основано на последовательности кадоцератин, тогда как европейская стандартная шкала этого интервала базируется на сукцессии комплексов космоцератид, что ограничивает прямые сопоставления сибирских зональных стратонов с таковыми в стандарте. Поэтому для корреляции нижнего келловея севера Сибири с европейским стандартом традиционно использовались разрезы средней юры Восточной Гренландии (Callomon, 1993). В последней версии Бореального зонального стандарта (Захаров и др., 2005), наряду с зональной последовательностью, установленной в нижнем келловее Восточной Гренландии, в качестве основной предлагается недавно разработанная зональная шкала этого подъяруса Русской платформы (Митта, 2000; Гуляев, 2005; Киселев, Рогов, 2007). Среднерусская зональная последовательность нижнего келловея в целом наиболее полно отражает основные этапы развития кадоцератин в пределах Панбореальной надобласти. Выделение и прослеживание более дробных (инфразональных) подразделений вызывает существенные затруднения, часто обусловленные неоднозначностью видовой идентификации представителей рода Cadoceras.

Целью настоящего сообщения является обоснование усовершенствованного варианта зональной шкалы нижнего келловея севера Сибири, основанного на последовательности кадоцератин из разрезов восточного и западного побережья Анабарской губы. Послойное описание обнажений, а также стратиграфические колонки и геологический профиль восточного берега Анабарской губы были опубликованы ранее (Меледина, 1977, 1994 и др.).

Низам нижнего келловея на восточном берегу Анабарской губы (обн. 109 по С.В. Мелединой, 1994) отвечает пачка 44 (5,2 м), представленная песчаными алевролитами с крупными шаровидными карбонатными конкрециями, содержащими раковины Cadoceras elatmae (Nikitin), что позволило отнести эту пачку к одноименной зоне (Меледина, 1977). Позднее эти экземпляры C. elatmae были переопределены как C. anabarense Bodyl., что привело к переименованию зоны (Меледина, 1994). Проведенное нами онтогенетическое изучение раковин C. anabarense позволило установить на одинаковых стадиях роста их морфологическое сходство с неотипом C. frearsi (Orb.) (Сазонов, 1957, табл. IV, фиг. 1). В связи с этим мы считаем, что C. anabarense является младшим синонимом названия вида C. frearsi (Orb.). Все находки C. frearsi приурочены к нижним 3,7 м пачки. Там же обнаружены раковины C. elatmae. В верхней части пачки (1,5 м) встречены многочисленные C. elatmae, C. falsum Voron., C. subtenuicostatum Voron., Costacadoceras mundum (Sason.) и C. insolitum (Meled.).

Перекрывающая пачка 45 (2,2 м) сложена крупнозернистыми глауконитовыми песчанистыми алевролитами с кусками обугленной древесины, стяжениями пиритизированных известняков и линзами аммонитового ракушняка. Проведенное В.Г. Князевым в течение последних 15 лет изучение этой части разреза позволило установить присутствие многочисленных C. elatmae, Costacadoceras mundum, C. insolitum и редких Cadoceras tschernyschewi (Sok.). Последние ранее определялись как C. emelianzevi Vor. и C. aff. bathomphalum Imlay (Меледина, 1977, 1994). Кроме перечисленных раннекелловейских видов в пачке указывался среднекелловейский Costacadoceras («Pseudocadoceras») grewingki Pomp. (Меледина, 1977, 1994). Пачка 45 с размывом перекрывается темно-серыми (до черных) аргиллитами с верхнекелловейскими Longaeviceras keyserlingi (пачка 46).

Принципиально новые данные были получены В.Г. Князевым при изучении разрезов келловейского яруса западного берега Анабарской губы, где в самых верхах низкого берегового обрыва южнее устья р. Самаскайская (обн. 4), обнажается верхняя часть нижнекелловейских алевролитов видимой мощностью 5,5 м (рис. 1).

В основании разреза трассируется карбонатный прослой мощностью 0,5 м (слой 1).

Слой 2 (2 м) представлен глинистыми ожелезненными алевролитами.

Слой 3 (2 м) состоит из глинистых ожелезненных алевролитов и начинается горизонтом эллипсоидальных известковистых конкреций с многочисленными Cadoceras elatmae, C. falsum, C. subtenuicostatum, Costacadoceras mundum, C. insolitum.

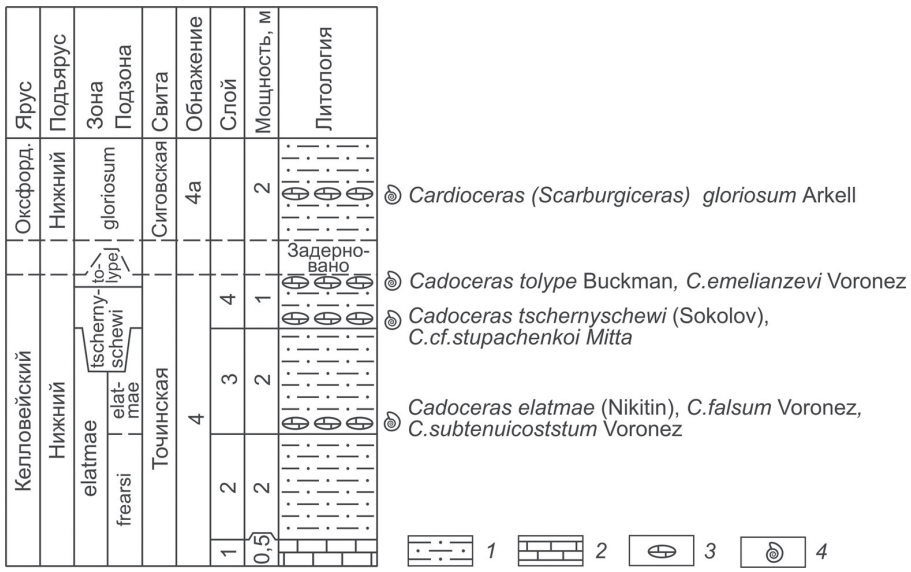


Рис. 1. Разрез нижнего келловея и низов оксфорда западного берега Анабарской губы (обн. 4 и 4а): 1 – алевриты песчанистые, 2 – карбонатный прослой, 3 – конкреционный прослой, 4 – уровень с аммонитами.

Слой 4 (1 м) представлен алевролитами, в кровле и подошве которых прослежены прослои карбонатных конкреций. В нижнем конкреционном прослое обнаружены многочисленные C. tshernyschewi и единичный экземпляр C. stupachenkoi Mitta. Верхний конкреционный прослой охарактеризован C. tolype Buckman и C. emelianzevi Voronez. На расстоянии 75 м севернее обнажения 4 в стенке правого берега р. Самаскайская вблизи ее устья вскрыты черные алевролиты с конкрециями, заключающими нижнеоксфордские кардиоцератиды зоны gloriosum (обн. 4а).

Изучение представительных выборок аммонитов рода Cadoceras из этих разрезов позволило создать новый вариант зональной шкалы нижнего келловея севера Сибири. Не вызывает сомнения факт присутствия здесь C. elatmae, что заставляет вернуться к прежней номенклатуре зоны (elatmae). В составе зоны elatmae впервые предлагается выделить две подзоны – frearsi и elatmae. Нижняя подзона (frearsi), наряду с видом-индексом охарактеризована C. elatmae, а в верхней (elatmae) встречен богатый комплекс аммонитов, содержащий C. elatmae, C. falsum, C. subtenuicostatum, Costacadoceras mundum и C. insolitum. Зона elatmae севера Сибири содержит общие с Европейской Россией виды C. elatmae, C. frearsi, C. falsum. Вертикальные диапазоны отдельных видов в стратиграфических схемах нижнекелловейского подъяруса Европейской России, разработанных в последнее время, заметно разнятся, что существенно затрудняет возможность опознания частей зоны elatmae за пределами этого региона. Так, в схеме Д.Б.Гуляева (2005) зональный вид-индекс отсутствует в биогоризонте jacquoti, выделяемого в качестве базального в зоне elatmae. В схеме, предлагаемой В.В. Митта (2000), C. elatmae не указывается в двух нижних биогоризонтах (bodylevskyi и falsum). В схеме Д.Н.Киселева и М.А.Рогова (2007) C. elatmae в одноименной зоне показан выше трех фаунистических горизонтов (breve, frearsi, quenstedti). На севере Сибири вид-индекс зоны elatmae появляется непосредственно выше зоны calyx верхнего бата.

Перекрывающая зона tschernyschewi, впервые установленная на севере Сибири по находкам вида-индекса и C. stupachenkoi, коррелируется с восточноевропейской зоной subpatruus, которая сопоставлена с верхней частью стандартной зоны herveyi (Митта, 2000).

Находки в разрезах западного берега Анабарской губы C. tolype указывают на присутствие здесь зоны tolype. Вместе с редкими C. tolype тут встречены многочисленные C. emelianzevi. Ранее этот интервал относился к зоне emelianzevi, которая примерно сопоставлялась с верхней частью нижнего келловея стандарта, но, очевидно, без его верхней зоны или ее части. Наиболее четко стратиграфический объем зоны tolype устанавливается в разрезе келловейского яруса о-ва Большой Бегичев. Здесь она располагается стратиграфически выше пачки алевролитов без аммонитов, ниже которой прослеживается подзона frearsi зоны elatmae. Аналогичная последовательность аммонитов отмечается в нижнекелловейских разрезах басс. р. Чернохребетной (Восточный Таймыр), где подзона frearsi также перекрыта слоями без аммонитов, выше которых залегают алевролиты с C. emelianzevi. Зона tolype напрямую сопоставляется с зоной koenigi Северо-Западной Европы и Европейской России.

В разрезе нижнего келловея о-ва Большой Бегичев в перекрывающих зону tolype отложениях встречены крупные раковины C. cf. sublaeve (Sow.). Вид C. sublaeve ранее отмечался в зоне Sigaloceras calloviense Англии, Восточной Гренландии (Callomon, 1993). В этой же зоне Европейской России встречен C. cf. sublaeve (Гуляев, 1997). Обнаружение в верхах нижнего келловея очень сходных с C. sublaeve форм позволило впервые выделить на севере Сибири слои с C. cf. sublaeve (аналог зоны S. calloviense) и провести прямую корреляцию с типовыми разрезами северо-западной Европы, Европейской России и Восточной Гренландии.

Таким образом, впервые в нижнем келловее севера Сибири установлена последовательность зон по кадоцератинам, позволяющая проводить более обоснованное сопоставление со стандартом и зональными шкалами других регионов (рис. 2).

<table>
<tr><th>Ярус</th><th>Подъярус</th><th>Зональный стандарт</th><th>Восточная Гренландия (Callomon, 1985, 1993)</th><th colspan="3">Север Сибири (авторский вариант)</th><th colspan="2">Бореальный зональный стандарт, (Захаров и др., 1997)</th><th colspan="2">Бореальный зональный стандарт, новая версия (Захаров и др., 2005)</th></tr>
<tr><td rowspan="7">Келловейский</td><td rowspan="6">Нижний</td><td rowspan="2">Sigaloceras calloviense</td><td rowspan="2">Sigaloceras calloviense</td><td colspan="3">Слои с Cadoceras cf. sublaeve</td><td rowspan="7">Нижнекелловейский подъярус</td><td rowspan="2">Sigaloceras calloviense</td><td rowspan="2">J_2k_2</td><td>Cadoceras milaschevici (низы)</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Cadoceras tscheffkini</td></tr>
<tr><td>Proplanulites koenigi</td><td>Proplanulites koenigi</td><td colspan="3">Cadoceras tolype</td><td rowspan="3">Cadoceras nordenskjoeldi</td><td rowspan="2">Cadoceras tolype</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Macro-cephalites herveyi</td><td rowspan="2">Cadoceras nordenskjoeldi</td><td colspan="3">Cadoceras tschernyschewi</td><td rowspan="2">Cadochamoussetia subpatruus</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Cadoceras elatmae</td><td>C.elatmae</td><td rowspan="2">Cadoceras elatmae</td></tr>
<tr><td>Cadoceras apertum</td><td>C.frearsi</td><td>Cadoceras apertum</td></tr>
<tr><td>Батский</td><td>Верхний</td><td>Clydoniceras discus</td><td>Cadoceras calyx</td><td colspan="3">Cadoceras calyx</td><td>Нижнекелловейский подъярус</td><td>Cadoceras calyx</td><td>Верхне-батский подъярус</td><td>Cadoceras infimum</td></tr>
</table>

Рис. 2. Схема зональной корреляции нижнего келловея.

Все экземпляры на табл. I–IV изображены в натуральную величину, хранятся в Геологическом музее ИГАБМ СО РАН, Якутск. Стратиграфическая привязка приведена в соответствии с опубликованным ранее описанием разрезов (Меледина, 1994), за исключением западного берега Анабарской губы (обн. 4).

Список литературы

Гуляев Д.Б. Новые аммониты семейства Cardioceratidae из нижнего келловея Русской платформы // Палеонтол. журн. 1997. № 1. С. 37–41

Гуляев Д.Б. Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 64–70.

Захаров В.А., Богомолов Ю.И., Ильина В.И. и др. Бореальный зональный стандарт и биостратиграфия мезозоя Сибири // Геология и геофизика. 1997. Т. 38. № 5. С. 927–956.

Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В. и др. Бореальный зональный стандарт юры: обсуждение новой версии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 89–96.

Киселев Д.Н., Рогов М.А. Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная биостратиграфия // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2007. Т. 15. № 5. С. 42–73.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея Сибири. М.: Наука. 1977. 289 с.

Меледина С.В. Бореальная средняя юра России (аммониты и зональная стратиграфия байоса, бата и келловея). Новосибирск: Наука, 1994. 182 с.

Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.

Сазонов Н.Т. Юрские отложения центральных областей Русской платформы. Л.: Гостоптезиздат, 1957. 154 с.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. Geol. Soc. Denmark. 1993. V. 40. P. 83–113.

CADOCERATINAE AND ZONAL BIOSTRATIGRAPHY OF THE LOWER CALLOVIAN OF NORTHERN SIBERIA

V.G. Knyazev, R.V. Kutygin and S.V. Meledina

A Lower Callovian chart is proposed based on the studies of the most complete sections of the Callovian of the northern Siberia, on the western and eastern coasts of the Anabar Bay and Bolshoi Begichev Island, and the revision of the representative ammonite collections belonging to the genus Cadoceras. This chart includes five subdivisions, which are directly correlated with the standard scale. The Cadoceras elatmae Zone (subdivided into the C. frearsi and C. elatmae Zones) is proposed as the basal zone of the Callovian Stage. It is overlain by the C. tschernyschewi Zone, which is established for the first time in this region and is correlated with the Eastern European Cadochaumoussetia subpatruus Zone. In total, all the above subdivisions correspond to the standard Macrocephalites herveyi Zone. The succession of the above subdivisions correspond to the Proplanulites koenigi Zone. The C. tolype Zone, recognized for the first time in northern Siberia also corresponds to the Proplanulites koenigi Zone. The equivalents of the uppermost Lower Callovian Sigaloceras calloviense standard Zone are reliably established on Bolshoi Begichev Island in a rank of Beds with Cadoceras cf. sublaeve.

ТАБЛИЦА I

ТАБЛИЦА II

1а

1б

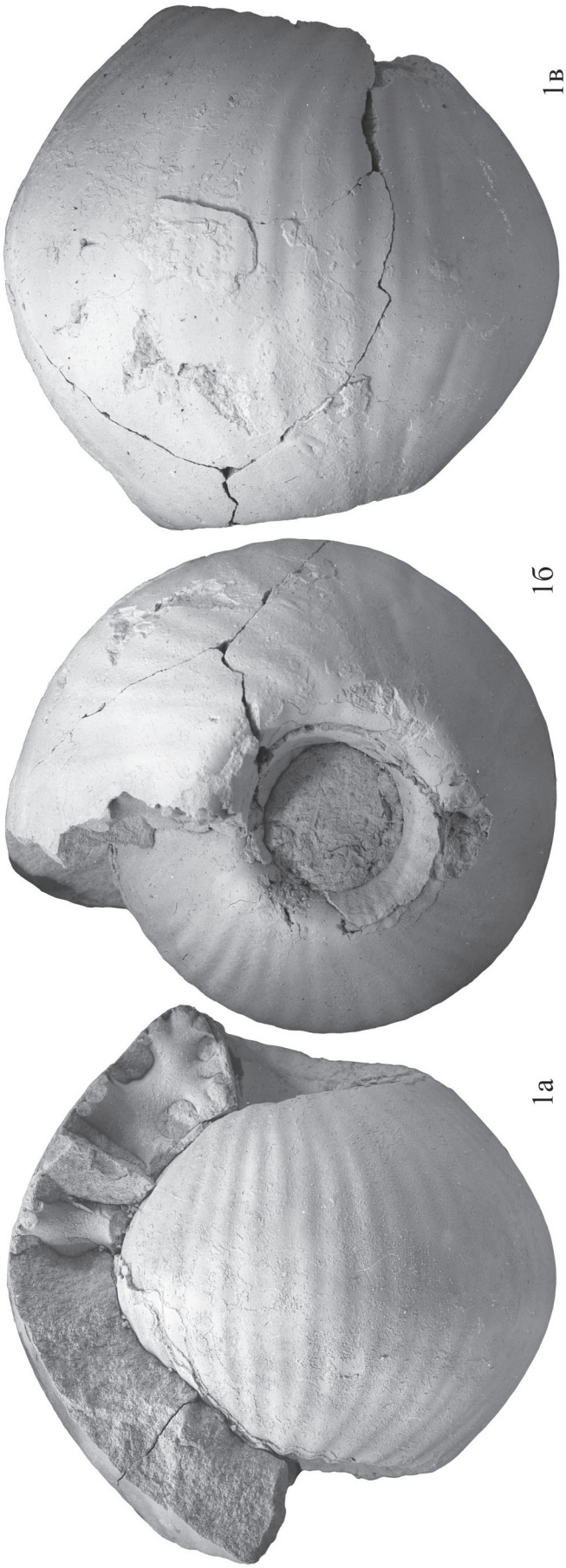
1в

2а

2б

2в

ТАБЛИЦА III



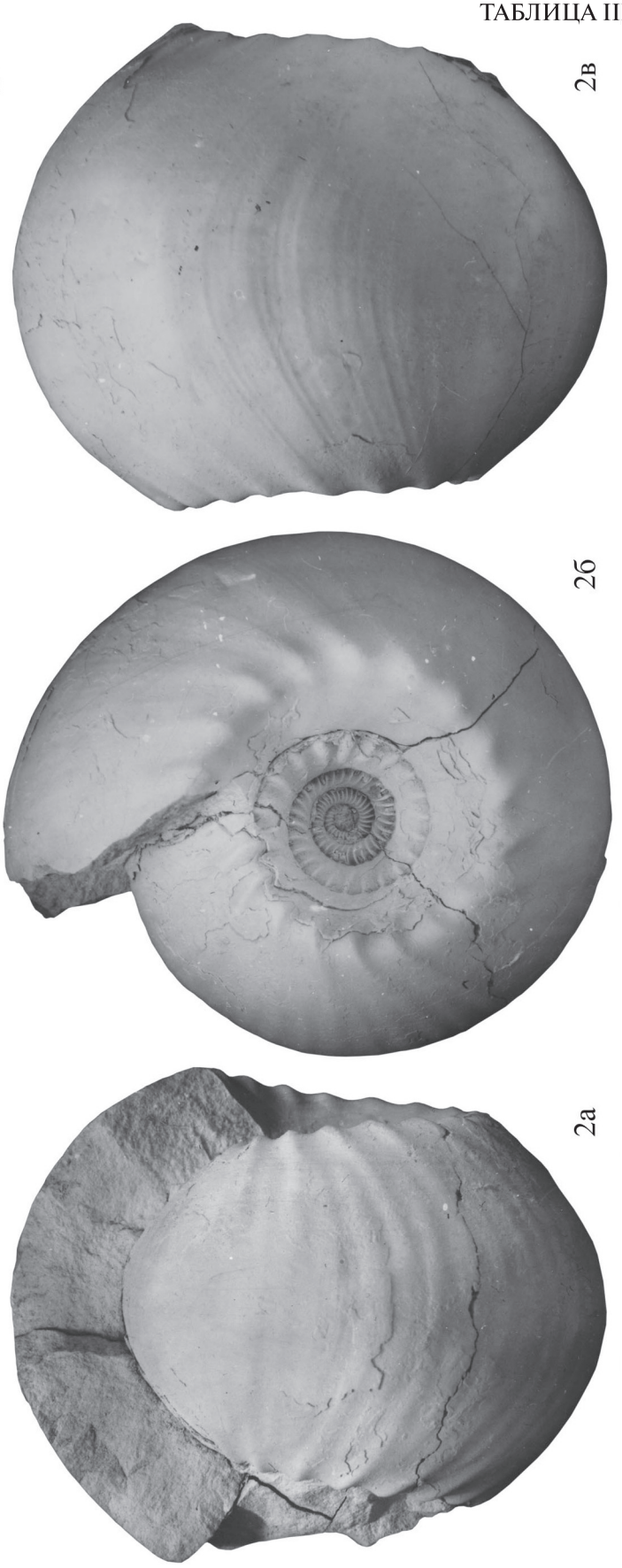
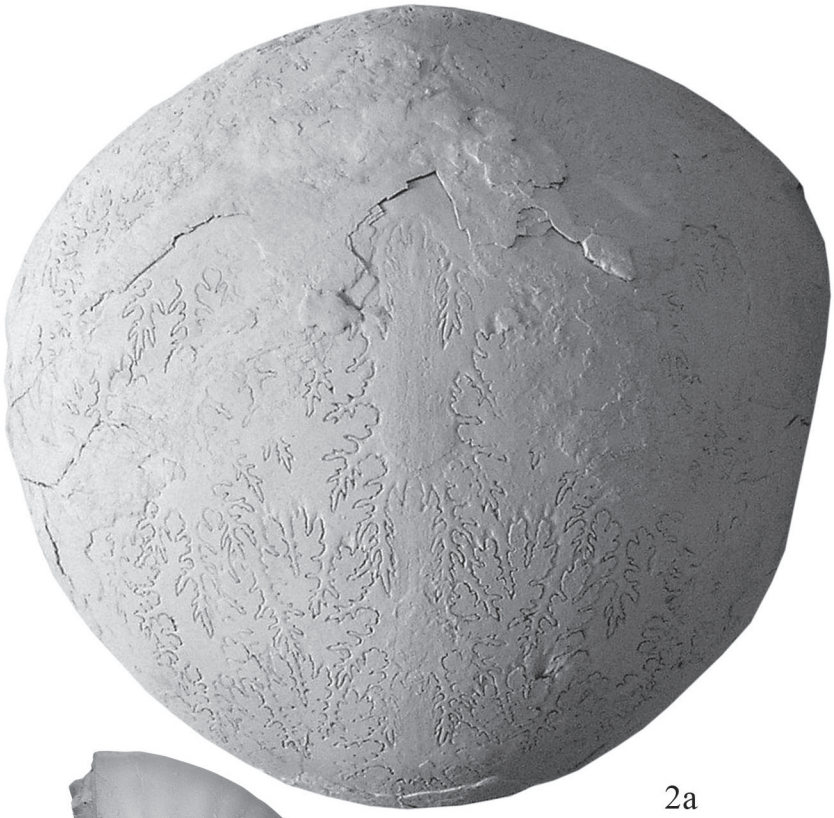
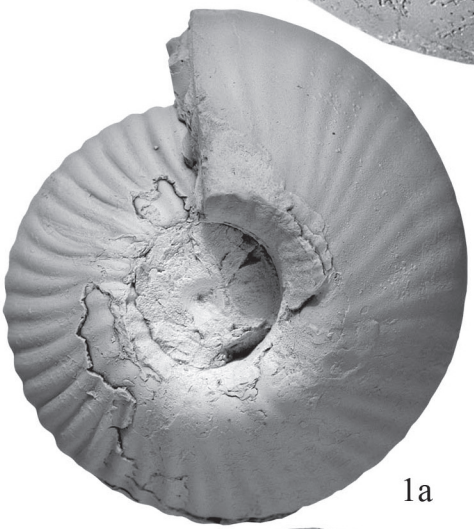


ТАБЛИЦА IV

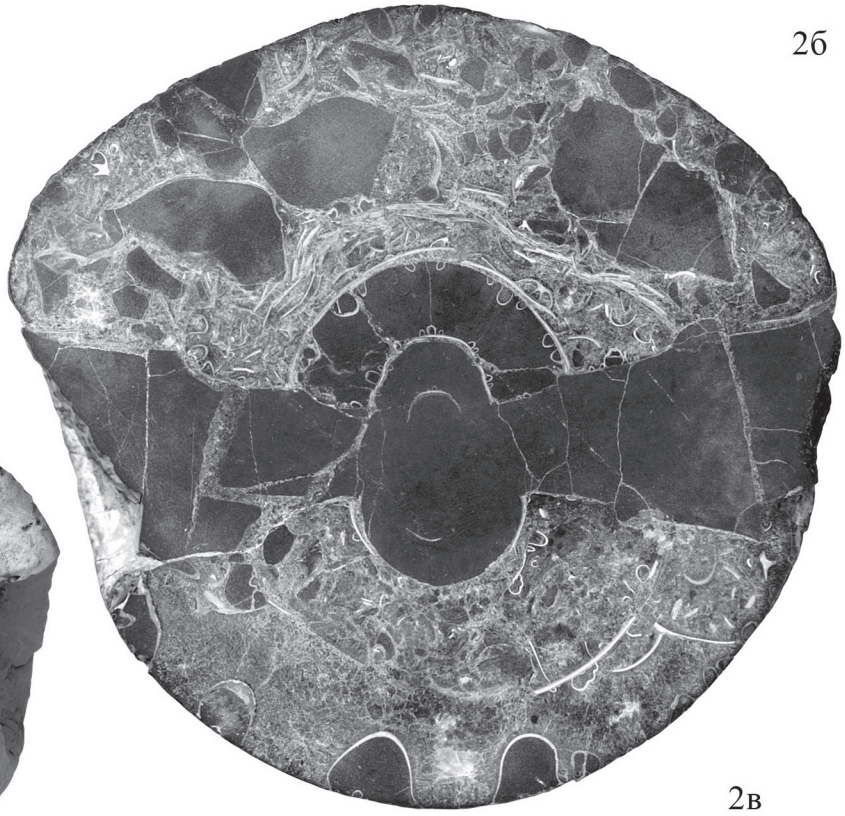


2а

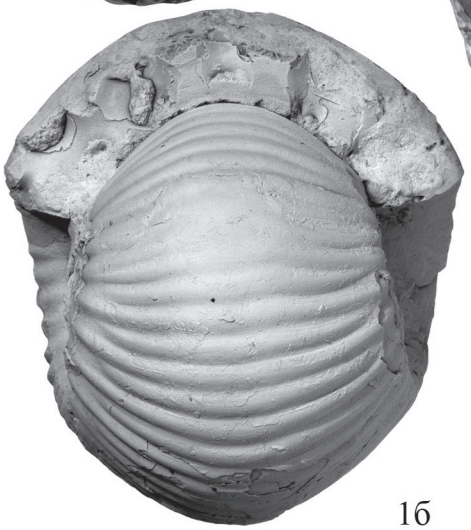
2б



1а



2в



1б

ТАБЛИЦА I

Фиг. 1. Cadoceras frearsi (d'Orbigny, 1845), экз. № 177/722: 1а – со стороны устья, 1б – сбоку без части последнего оборота, 1в – с вентральной стороны полного экземпляра, 1г – сбоку полного экземпляра; восточный берег Анабарской губы, обн. 109, основание пачки 44, обр.109/44-25; зона elatmae, подзона frearsi.

ТАБЛИЦА II

Фиг. 1-2. Cadoceras elatmae (Nikitin, 1878); 1 - экз. № 177/26 (обр.4/2-57): 1а – со стороны устья, 1б – сбоку, 1в – с вентральной стороны; 2 - экз. № 177/176 (обр.4/2-105): 2а – сбоку, 2б – со стороны устья, 2в – с вентральной стороны; западный берег Анабарской губы, обн. 4, основание сл. 3; зона elatmae, подзона elatmae.

ТАБЛИЦА III

Фиг. 1. Cadoceras tolype Buckman, 1923, экз. № 177/86: 1а – со стороны устья, 1б – сбоку, 1в – с вентральной стороны; западный берег Анабарской губы, обн. 4, сл. 4, верхний конкреционный прослой, обр.4/3-225. Нижний келловей, зона tolype.

Фиг. 2. Cadoceras tschernyschewi (Sokolov, 1912), экз. № 177/30: 2а – со стороны устья, 2б – сбоку, 2в – с вентральной стороны; западный берег Анабарской губы, обн. 4, сл. 4, нижний конкреционный прослой, обр.4/3-438; зона tschernyschewi.

ТАБЛИЦА IV

Фиг. 1. Cadoceras tolype Buckman, 1923; экз. № 177/86, внутренние обороты: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья; западный берег Анабарской губы, обн. 4, сл. 4, верхний конкреционный прослой, обр.4/3-225; зона tolype.

Фиг. 2. Cadoceras cf. sublaeve (Sowerby, 1814); экз. № 177/680: 2а – с вентральной стороны, 2б – сбоку, 2в – поперечное сечение раковины; о-в Большой Бегичев, обн. 503, 1,5 м выше подошвы сл. 5, обр. 503/5-8; слои с C. cf. sublaeve.

ОСОБЕННОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ИДЕНТИФИКАЦИИ АММОНИТОВ ИЗ КЕРНА СКВАЖИН И БИОСТРАТИГРАФИЯ ВОЛЖСКОГО ЯРУСА ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.С. Алифиров

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск
AlifirovAS@ipgg.nsc.ru

Волжский ярус на территории Западной Сибири входит в состав федоровской, даниловской, мулымьинской, тутлеймской, баженовской, яновстанской, марьяновской, баганской, максимоярской свит. На большей части западносибирского осадочного бассейна волжский ярус представлен черными и темно-серыми глинами и аргиллитами. Лишь в крайних южных и западных районах преобладают песчаники и алевролиты. Из всех ярусов верхней юры волжский ярус лучше всего охарактеризован аммонитами, что позволило произвести его подъярусное и зональное расчленение (Месежников и др., 1984). Последние варианты региональной шкалы волжского яруса отличаются большей детальностью и полным совпадением последовательности зон с установленной на опорных разрезах Приполярного Урала (Решения..., 1991; Решение..., 2004).

За последние годы число определений аммонитов из волжских отложений Западной Сибири резко возросло. В обновленном автором банке данных их насчитывается уже около 500. Большинство определений аммонитов из керна сделано в открытой номенклатуре. Тем не менее, накопившиеся к настоящему времени определения дают реальное представление о родах и видах аммонитов, обитавших в западносибирском море в волжском веке. Обобщение этих данных позволило оценить степень обоснованности выделяемых в региональной шкале Западной Сибири отдельных подразделений волжского яруса и предложить некоторые коррективы в принятые биостратиграфические построения.

Ревизия западносибирских волжских аммонитов выявила отсутствие надежных определений ряда таксонов, которые являются основанием для выделения соответствующих зональных подразделений. Так, нижневолжский подъярус охарактеризован одним родом Pectinatites, достоверные находки которого известны в скважинах Северо-Даниловская 10009; Ярайнерская 3, Береговая 2 (Атлас..., 1990). В литературе встречаются не подтвержденные изображениями или коллекциями определения Subdichotomoceras sp., Ilowaiskya ex gr. sokolovi (Ilov.), без точной привязки к разрезу. Не представляется возможным проверить единственное в Западной Сибири определение нижневолжского вида-индекса Eosphinctoceras magnum Mesezhn. из скв. Егурьяхская 22 в связи с утратой экземпляра. В средневолжском подъярусе показанная на схеме зона Crendonites spp. вообще не подтверждена находками этого рода в Западной Сибири. В верхневолжском подъярусе отсутствуют характерные для его подразделений виды Subcraspedites maurynijensis Mesezhn. et Alekseev и S. pulcher Casey, Mesezhn., Schulg. Из совместно встречающихся с ними видов известна находка Schulginites cf. pseudokochi Mesezhn. из скв. Хальмерпаютинская 2099.

Проведенная ревизия выявила неоднозначность таксономической трактовки ряда экземпляров волжских аммонитов из керна, которая проявилась в большом количестве определений, сделанных в открытой номенклатуре. Это связано как с утратой части признаков раковины в керне, так и с несовершенством систематики отдельных таксонов. Из-за деформации раковины аммонита в керне обычно невозможно наблюдать истинную форму сечения оборотов, лопастную линию, устье. Как правило, сохраняются общие очертания, свидетельствующие о степени инволютности оборотов, и скульптура – число и форма ребер, характер ветвления. Ограниченный набор диагностических признаков, а также единичность находок (обычное для керна отсутствие последовательности) аммонитов увеличивает вероятность неоднозначности определения. Ниже приведены особенности таксономической идентификации аммонитов из керна на примере отдельных волжских родов и видов.

Трудности возникают при разграничении в керне трех средневолжских родов: Laugeites Spath, Dorsoplanites Semenov, Taimyrosphinctes Mesezhnikov. Обусловлено это тем, что отличительный признак рода Taimyrosphinctes – субпрямоугольное сечение на всех стадиях роста, в керне не сохраняется. Скульптура Taimyrosphinctes, с одной стороны, очень похожа на скульптуру Dorsoplanites, но без дорзопланоидности; с другой стороны, у них может наблюдаться изгиб вторичных ребер, как у Laugeites. По литературным данным для рода Taimyrosphinctes при диаметре раковины от 40 до 80-90 мм (диаметр керна) ширина умбиликуса в среднем составляет 29%. Достаточно уверенно к Taimyrosphinctes можно относить формы с узким умбиликусом (У/Д 20–29%) и скульптурой, имеющей дорзопланитовый и,

отчасти, лаугеитовый облик. Однако среди Taimyrosphinctes есть относительно эволютные формы, у которых при диаметре раковины 60–90 мм У/Д составляет от 33 до 50%, что характерно для большинства видов родов Dorsoplanites и Laugeites. К ним в частности относятся T. nudus Mesezhn., T. pachycostatus Mesezhn., T. pavloviformis Mesezhn., T. evolutus Mesezhn. Среди Dorsoplanites также имеются виды (D. panderiformis Michlv., D. sibiriakovi Ilov. em. Michlv., D. subpanderi Spath) с У/Д около 30%, которая может наблюдаться у T. excentricus Mesezhn. и T. udschensis (Schulgina). В последнем случае родовую принадлежность можно установить, опираясь на особенности скульптуры – наличие и количество трехраздельных ребер, которые более характерны для Taimyrosphinctes.

Другим сложным случаем для однозначной родовой идентификации является разграничение в керне родов Laugeites и Epilaugeites. Отличия между ними заключаются в особенностях строения лопастной линии и наличии существенных изменений в скульптуре на жилых камерах взрослых экземпляров. Сохранность аммонитов в керне, как правило, не позволяет применять эти признаки для разграничения родов. Тем не менее, видовые признаки E. vogulicus (Ilov.) (строго бипликатовая скульптура, ребра, наклоненные вперед, вильчатое или заднебоковое деление ребер, одиночные или вставные ребра в конце последнего оборота) позволяют уверенно отличать его от видов рода Laugeites Spath и тем самым обоснованно выделять в средневолжском подъярусе Западной Сибири зону Epilaugeites vogulicus.

Род Laugeites – один из наиболее часто встречающихся в керне скважин Западной Сибири, очень редко определяется до вида из-за плохой сохранности его тонкой скульптуры. Среди полусотни определений этого рода нет достаточно надежного определения вида-индекса зоны Laugeites groenlandicus, так как его отличительные признаки в керне (количество умбиликальных, двойных и тройных ребер, коэффициент ветвления), при диаметре раковины до 80 мм, в большой степени совпадают с таковыми у видов L. lambecki (Ilov.), L. biplicatus Mesezhn., L. stschurovskii (Nik.). Перечисленные виды могут быть объединены в группу L. ex gr. groenlandicus. Другие распространенные в Сибири виды можно объединить группу L. ex gr. borealis, в которую входят L. borealis Mesezhn. и L. planus Mesezhn. Аммониты L. ex gr. borealis Mesezhn. в отличие от аммонитов L. ex gr. groenlandicus (Spath) имеют четырехраздельные ребра. Вероятнее всего в керне можно установить лишь одну из этих двух групп лаугеитов, а не конкретные виды.

Таким образом, в результате проведенной автором ревизии волжских аммонитов Западной Сибири удалось уточнить перечень определений таксонов, что позволило предложить ряд уточнений в современную региональную зональную схему волжского яруса (рис. 1). Нижний подъярус следует выделять как слои с Pectinatites, поскольку появились данные о распространении этого рода во всем подъярусе на Приполярном Урале (Rogov, 2007). В среднем подъярусе предлагается объединить зоны Crendonites spp. и Laugeites groenlandicus в один биостратон. В нем чаще всего определяется род Laugeites, поэтому предлагается обозначить его как слои с L. ex gr. groenlandicus (Spath). В этом биостратоне распространены и L. ex gr. borealis Mesezhn. В верхневолжском подъярусе заменить название “слои с S. maurynijensis и S. (V.) pulcher” на слои с Schulginites cf. pseudokochi Mesezhn.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-05-64439 и Программ РАН №№ 15 и 17.

Список литературы

Атлас моллюсков и фораминифер морских отложений верхней юры и неокома Западно-Сибирской нефтегазоносной области. М.: Недра, 1990. Т. 1. 286 с.

Месежников М.С., Захаров В.А., Брадучан Ю.В. и др. Зональное расчленение верхнеюрских отложений Западной Сибири // Геол. и геофизика. 1984. № 8. С. 40–52.

Решения V Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозойским отложениям Западно-Сибирской равнины (Тюмень, 1990) // Тюмень. 1991. 54 с.

Решение 6-го Межведомственного стратиграфического совещания по рассмотрению и принятию уточненных стратиграфических схем мезозойских отложений Западной Сибири. Новосибирск: СНИИГГиМС. 2004. 113 с.

Rogov M.A. On the presence of Pectinantites in the two lowermost zones of the Volgian stage of the Subpolar Urals and its significance for biostratigraphy and paleobiogeography // 4th Symposium IGCP-506, University of Bristol, 4–8 July 2007. Bristol, 2007. P. 33–34.

Ярус	Подъярус	Зоны, подзоны, слои	
		Приполярный Урал, Западная Сибирь (Решение..., 2004)	Западная Сибирь (предлагаемый вариант)
Бореальный берриас		Hectoroceras kochi	Hectoroceras kochi
		Chetaites sibiricus Praetollia maynci	Chetaites sibiricus Praetollia maynci
ВОЛЖСКИЙ	Верхний	S. maurynijensis, S. (V.) pulcher	слои с Schulginites cf. pseudokochi Mesezhn.
		Craspedites taimyrensis	Craspedites taimyrensis
		Craspedites okensis	Craspedites okensis
	Средний	Epilaugeites vogulicus	Epilaugeites vogulicus
		Laugeites groenlandicus	слои с Laugeites ex gr. groenlandicus (Spath)
		Crendonites spp.	
		Dorsoplanites maximus	Dorsoplanites maximus
		Dorsoplanites ilovaiskii	Dorsoplanites ilovaiskii
		Pavlovia iatriensis	Pavlovia iatriensis
	Нижний	Pectinatites pectinatus	слои с Pectinatites
		Subdichotomoceras subcrassum	
		Eosphinctoceras magnum	

Рис. 1. Предлагаемая схема зонального подразделения волжского яруса Западной Сибири и ее сопоставление с зональной схемой Приполярного Урала.

TAXONOMIC IDENTIFICATION OF AMMONITES FROM THE BOREHOLE CORES AND BIOSTRATIGRAPHY OF THE VOLGIAN STAGE IN WESTERN SIBERIA

A.S. Alifirov

The analysis of the material from the boreholes of Western Siberia allowed the re-identification of ammonites from the Jurassic terminal stage and the refinement of the nomenclature of the zonal scheme of the Volgian Stage in this region.

АММОНИТЫ ПОГРАНИЧНЫХ СЛОЕВ ВОЛЖСКОГО И РЯЗАНСКОГО ЯРУСОВ БАССЕЙНА СУРЫ

А.Ю. Березин

Чувашское естественно-историческое общество «Terra incognita», Чебоксары
terra3@cbx.ru

Аммониты пограничных слоев юры и мела в бассейне р. Сура (Среднее Поволжье) изучены недостаточно. Это связано с тем, что здесь не выделена зона Riasanites rjasanensis и имеются крайне скудные сведения о верхневолжских отложениях. П.А. Герасимов указывал находки аммонитов верхнего волжского подъяруса – окатанные обломки ядер Craspedites ocensis d`Orb., собранные Д.К. Андреевым на левобережье Суры по р. Медяне, во вторичном залегании в толще конгломерата нижневаланжинского яруса (Герасимов, 1969). В обнажениях на р. Меня верхневолжские слои отсутствуют, и рязанский ярус залегает на размытой поверхности нижневолжских слоев. Нами были исследованы разрезы пограничных слоев волжского и рязанского ярусов на левом берегу Суры у с. Козловка. Из верхневолжских слоев этого разреза описаны новые виды Craspeditidae, отнесенные к роду Chuvacshites Berezin, 2008. В том же слое были найдены Garniericersas subclypeiforme (Mil.) и Chetaites sp. (Березин, 2008).

Исследования 2008 г. на Суре в устье р. Меня позволили изучить новое обнажение у с. Ряпино Порецкого района Чувашии. Здесь снизу вверх наблюдаются.

Нижневолжский подъярус (зона Ilowaiskia pseudoscythica)

1. Глина темно-серая местами черная. Мощность видимая 0.3 м.

Верхневолжский подъярус (слои с Garniericersas subclypeiforme и др.)

2. Песок зеленый, глауконитовый со скоплениями крепких фосфоритовых желваков с матовой поверхностью; с ядрами переотложенных средневолжских аммонитов. Мощность 0.2 м.
3. Песчаник черный с зеленоватым оттенком, разбитый глубокими трещинами на отдельные глыбы. В нижней части скопления желваков фосфорита с матовой поверхностью. Мощность 0.25 м. В слоях 2 и 3 найдены многочисленные аммониты одинаковой фоссилизации: Garniericersas subclypeiforme (Mil.), Chuvaschites sasonovi Berezin, Ch. perspectivus Berezin, Ch. latus Berezin, Chuvaschites sp. (aff. Ammonites okensis d`Orb.), Craspedites (C.) okensis d`Orb. и др. Собраны белемниты, двустворчатые моллюски и кости морских рептилий.

Рязанский ярус (зона Riasanites rjasanensis)

4. Мергель серо-зеленый, оолитовый, песчанистый, очень крепкий, многочисленными обломками губок Craticularias sp. Аммониты: Pronjaites bidevexus (Bog.), P. nikitinoense Sazonova. В слое встречаются крупные белемниты и двустворчатые моллюски Buchia. Мощность 0.25-0.3 м.
5. Глина зеленовато-охристая оолитовая. Мощность 0.25 м.

Готеривский ярус (зона Speetoniceras versicolor)

6. Глина темно-серая слоистая с крупными кристаллами гипса, с Astarte porrecta Buch. Мощность более 2.5 м.

В разрезе присутствуют только бореальные аммониты, при полном отсутствии аммонитов тетического происхождения. В нижней части сл. 4 разреза р. Меня часто встречаются Pronjaites bidevexus, P. nikitinoense. Ранее из-за плохой сохранности находок, эти аммониты были определены нами как близкие к Chandomirovia pechorkensis Sasonova, Ch. ilekensis Sasonov (Березин, 2008). Сазонова отмечала, что род Pronjaites встречается в самых нижних слоях рязанского яруса и является предковым по отношению к роду Menjaites (Сазонова, 1971). На распространение Pronjaites в зоне Riasanites rjasanensis указывают многие исследователи рязанского яруса на Оке, в том числе В.В. Митта (2007). Нахождение Pronjaites указывает на принадлежность сл. 4 к зоне Riasanites rjasanensis.

В сл. 2 и 3 помимо видов рода Chuvaschites часто встречаются аммониты из группы Craspedites okensis d`Orb. Аммониты этой группы отмечены на Русской платформе во всех зонах верхневолжского подъяруса, но обычны в двух нижних зонах Kashpurites fulgens и Craspedites subditus. В Сев. Сибири C. okensis известны из зоны Craspedites okensis, а Craspedites (C.) planus Schulgina – из вышележащей зоны Taimyroceras taimyrensis. М.М. Пригоровский (1907) описал Crasspedites okensis d'Orb. var. crassa, из разреза верхневолжского яруса у с. Каменик Ярославской области, совместно с Kashpurites fulgens и C. okensis. Герасимов (1969) предположил, что эта форма характеризует половой диморфизм C. okensis. Виды C. okensis var. crassa и C. (C.) planus при сходстве молодых оборотов с типичными C. okensis имеют различия на средних оборотах: при диаметре раковины 30–35 мм появляются умбональные ребра, которые вновь исчезают на жилой камере.

На основе изучения аммонитов из верхневолжских отложений р. Меня, мы выделяем C. (C.) okensis (возможно подвид crassa) с умбональными ребрами на средних и реже юных оборотах (табл. I, фиг. 1–3; №№1–6 на табл. измерений). Эти аммониты имеют узкие обороты с умеренно широким пупком с пологими стенками. На средних оборотах (35–50 мм) заметны вытянутые умбональные бугорки в виде сглаженных ребер, в средней части боков они еще больше сглаживаются и делятся на 3–4 ветви, которые при переходе на вентральную сторону выгибаются вперед. Взрослые жилые камеры имеют гладкую раковину, суженную кверху как у типичных C. (C.) okensis.

На отличия изображения раковины Ammonites okensis d'Orb. (d'Orbigny, 1845, pl. XXXIV, fig. 15–16) от ярославских, симбирских и сибирских C. okensis указывали многие исследователи верхневолжских аммонитов, и в первую очередь С.Н. Никитин (1881). Еще d'Orbigny при описании A. okensis отметил, что они отличается от Craspedites subditus Traut. отсутствием умбональных ребер и сглаженностью ребер на середине внешней стороны. Эти признаки отмечены нами как определяющие для рода Chuvaschites Berezin.

На наш взгляд, просматривается возможная филогенетическая связь Craspedites okensis с Chuvaschites sp. (aff. Ammonites okensis d'Orb.), и с другими видами

ТАБЛИЦА I

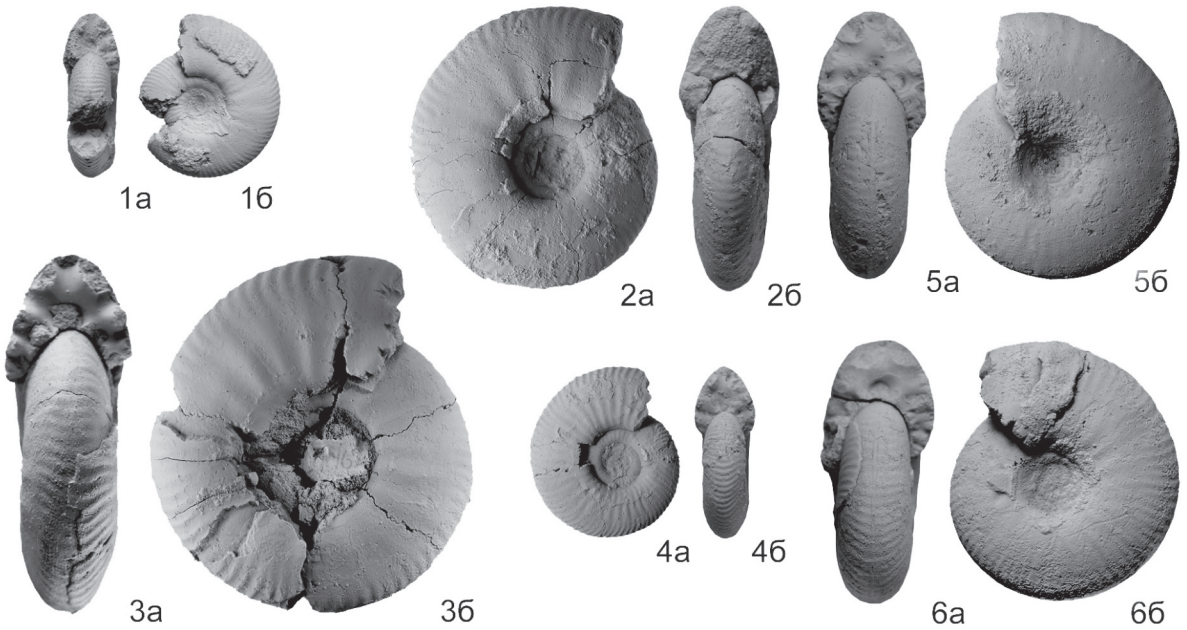


Таблица I.
Аммониты из верхневолжского подъяруса Порецкого района Чувашии (рр. Меня и Сура).
Фиг. 1-4. Craspedites (C.) okensis d`Orb.: 1 – экз № ПР/3, 2 – экз № ПР/6, 3 – экз № ПС/62, 4 – экз № ПР/4.
Фиг. 5. Chuvaschites sp. (aff. Ammonites okensis d`Orb.), экз № ПР/8).
Фиг. 6. Chuvaschites sasonovi Berezin, экз № ПР/9.

Также хорошо выделяются аммониты, очень близкие к изображению Ammonites okensis d'Orb. (d'Orbigny, 1845, pl. XXXIV, fig. 13–16), очень похожие на представителей описанного нами рода Chuvaschites Berezin (Березин, 2008) и отдаленно сходные с типичными C. (C.) okensis. Эти аммониты – Chuvaschites sp. (aff. Ammonites okensis d'Orb.), на молодых и средних оборотах имеют более инволютные и утолщенные сильно объемлющие обороты, довольно узкий пупок с крутыми стенками. Умбональных бугорков нет, а сифональные ребра хорошо заметны лишь на раковинном слое; сечение оборотов – суженный кверху овал (табл. I, фиг. 5, табл. измер. №7–9).

рода Chuvaschites. В этой же линии предполагается связь с Taimyroceras. У всех аммонитов этих групп похожи молодые обороты раковины; основные отличия намечаются на средних оборотах, к старости новые признаки стираются, но различия сохраняются.

Список литературы

Березин А.Ю. Новые аммониты, близкие с сибирскими Taimyroceras, из пограничных отложений юры и мела Центра Русской платформы // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Новосибирск: 2008. С. 38-41.

№	Экз.	Диам.	Толщ.	Боковая высота	Внутр. высота	Ширина пупка	Кпр	Квр	Кв	Отношения		
										Вв/Т	Вв/Бв	Шп/Д
1	ПР/3	22,0	7,6	8,7	5,4	7,5	-	71+	-	0,71	0,62	0,34
2	ПР/4	24,3	8,2	9,3	6,2	8,4	~30	74	~2,5	0,76	0,66	0,34
3	ПС/82	32,0	10,0	14,3	8,8	9,6	-	~78	-	0,88	0,61	0,30
4	ПР/6	40,0	12,7	16,0	9,2	12,0	?	76	-	0,72	0,57	0,30
5	ПС/50	41,2	13,7	16,4	9,0	12,3	?	71	-	0,66	0,54	0,30
6	ПС/62	50	16,8	18,7	10,1	16,5	19	68	3,5	0,60	0,54	0,33
7	ПС/95	25,3	9,1	10,3	5,9	6,0	-	~65	-	0,65	0,57	0,24
8	ПС/52	30	11,8	12,9	6,0	7,2	-	?	-	0,51	0,46	0,24
9	ПР/8	36,7	14,4	17,2	8,1	8,9	-	-	-	0,56	0,47	0,24
10	ПР/9	36,7	14,9	16,3	9,3	8,4	-	-	-	0,62	0,57	0,23
11	ПС/51	50,0	23,0	22,0	12,0	11,2	60	-	-	0,52	0,55	0,22
12	A. okensis	60	21,6	25,8	12,0	14,4	57	-	-	0,55	0,46	0,24

Таблица измерений аммонитов: 1–6 – Craspedites okensis, 7–9 – Chuvaschites sp. (aff. Ammonites okensis d`Orb.), 10–11 – Chuvaschites sasonovi Berezin; 12 – Ammonites okensis d`Orb. (d`Orbigny, 1845); Кпр и Квр – количество первичных и вторичных ребер, Кв – коэффициент ветвления ребер.

Герасимов П.А. Верхний подъярус волжского яруса центральной части Русской платформы. М.: Наука, 1969. 144 с.

Митта В.В. Аммонитовые комплексы базальной части рязанского яруса (нижний мел) Центральной России // Стратиграфия. Геол. Корреляция. 2007. Т. 15. №2. С. 80–92.

Никитин С.Н. Юрские образования между Рыбинском, Мологою и Мышкиным // Матер. для геол. России. Т. X. 1881. С. 312–314, табл. XI, фиг. 57–59.

Пригоровский М.М. Новые данные об аммонитах группы Olcostephanus okensis (Craspedites Pavl. et Lampl.) из Ярославской губернии // Зап. Импер. СПб. минер. об-ва. 1907. В. 2. Ч. 44. С. 484–505.

Сазонова И.Г. Берриасские и нижневаланжинские аммониты Русской платформы // Берриас Русской платформы. М.: ВНИГНИ, 1971. С. 3–110.

Orbigny A. d'Paleontologie de la Russia // Murchison R., Verneuil E., Keyserling A. Geologie de la Russia d'Europe et des montagnes de l'Oural. Vol. II. Paris-Londre, 1845. P. 436, pl. XXXIV.

AMMONITES FROM THE VOLGIAN AND RYAZANIAN BOUNDARY BEDS IN THE BASIN OF THE SURA RIVER

A.Yu. Berezin

Ammonites from the Jurassic-Cretaceous boundary beds from a new locality on the Menya River are studied. The Upper Volgian beds contain typical representatives of *Craspedites* (*C.*) *okensis* (d'Orb.) in association with *Garniericersas subclypeiforme* (Mil.) and ammonites resembling the lost holotype of *Ammonites okensis* d'Orb., 1845. The latter are similar to ammonites of the genus *Chuvacshites* Berezin, 2008, frequently occurring in the same beds.

АММОНИТЫ РОДА BOCHIANITES ИЗ НИЖНЕГО МЕЛА ПАНБОРЕАЛЬНОЙ НАДОБЛАСТИ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПАЛЕОБИОГЕОГРАФИЧЕСКИХ РЕКОНСТРУКЦИЙ

М.А. Рогов[1], А.Е. Игольников[2]

[1]Геологический институт РАН, Москва
russianjurassic@gmail.com

[2]Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск
IgolnikovAE@ipgg.nsc.ru

Введение

Гетероморфные аммониты, принадлежащие к подотряду Protancyloceriina, появились в самом конце юры (ранний титон) на северной окраине Пантетической надобласти. В течение титона они широко расселились в её пределах и проникли в Натальную надобласть, а в начале мела распространились по океанам всего Земного шара. Наиболее обширным географическим распространением среди гетероморфных аммонитов первой половины мелового периода обладали представители рода Bochianites Lory, 1897, которые характеризуются прямыми слабо скульптированными (за редким исключением) раковинами преимущественно небольших размеров. Как и другие океанические аммоноидеи, бохианиты тяготели к открытым частям бассейнов, и их достоверные находки в удаленных от океана частях эпиконтинентальных бассейнов неизвестны.

Первые сведения о присутствии гетероморфных аммонитов в нижней части мела Панбореальной надобласти относятся к началу XX века. К этому времени относятся находки Bochianites в валанжине Северной Германии (Kemper et al., 1981) и Норвегии (Sokolov, 1912). Ещё один представитель рода Bochianites из устья Печоры был описан Д.Н. Соколовым (1927). Этот аммонит был встречен вместе с нижневаланжинскими аммонитами, и по характеру лопастной линии он более близок к B.neocomiensis, чем к распространенному в валанжине Арктики виду B. demissus, установленному В.И. Бодылевским (1960). Возможно, к этим аммонитам близки Bochianites, указанные Н.Т. Зоновым из неокома Русской платформы. Аммониты, упомянутые Зоновым, не были описаны или изображены, и в более поздних работах не упоминались. В Чешской губе была сделана ещё одна находка Bochianites, упомянутая М.Д. Бурдыкиной (1981) в статье, где были описаны Bochianites хорошей сохранности, происходящие из верхнего валанжина о. Большой Бегичев. Иногда находки Bochianites из бореального берриаса и валанжина Северной Сибири упоминались в работах стратиграфического характера.

Находки бохианитов из верхнего валанжина Северной Германии и Англии подробно рассматривались Э. Кемпером с соавторами (Kemper et al., 1981), а недавно были опубликованы описания и изображения Bochianites из нижнего (?) валанжина Восточной Гренландии (Alsen, 2006) (рис. 1).

Хотя «бореальные» Bochianites, как правило, приурочены к определенным стратиграфическим уровням, они в большинстве случаев немногочисленны и практически не привлекаются для стратиграфических построений. Лишь в валанжине шельфа Баренцева моря были выделены слои с Bochianites ex gr. neocomiensis (Шульгина, Бурдыкина, 1992), но их точное стратиграфическое положение (отнесение к нижнему или верхнему валанжину) дискуссионно.

Материал

Материалом для данной работы послужили образцы, собранные авторами в разрезах рязанского и валанжинского ярусов на севере Сибири (п-ов Нордвик и устье р. Половинная), а также коллекции ИНГГ СО РАН и ЦНИГРМузея, происходящие из данного региона. Кроме того, авторам были переданы некоторые образцы из других местонахождений. В.А.Басов предоставил несколько Bochianites из скважины Штокмановская-1.

Стратиграфическое распространение Bochianites в Панбореальной надобласти, возможные пути их иммиграции и особенности биогеографической дифференциации

Первые находки высокоширотных Bochianites приурочены к основанию зоны Kochi Северной Сибири, где вместе с ними встречаются другие океанические аммониты (филло- и литоцератиды). Это аммониты, близкие к калифорнийским B. glennensis (табл. I, фиг. 1), по всей видимости, проникли в Северную Сибирь с востока. Их возможные потомки изредка встречаются в самых верхах рязанского яруса (табл. I, фиг. 2). Увеличение частоты встречаемости близких к калифорнийским формам океанических аммонитов в

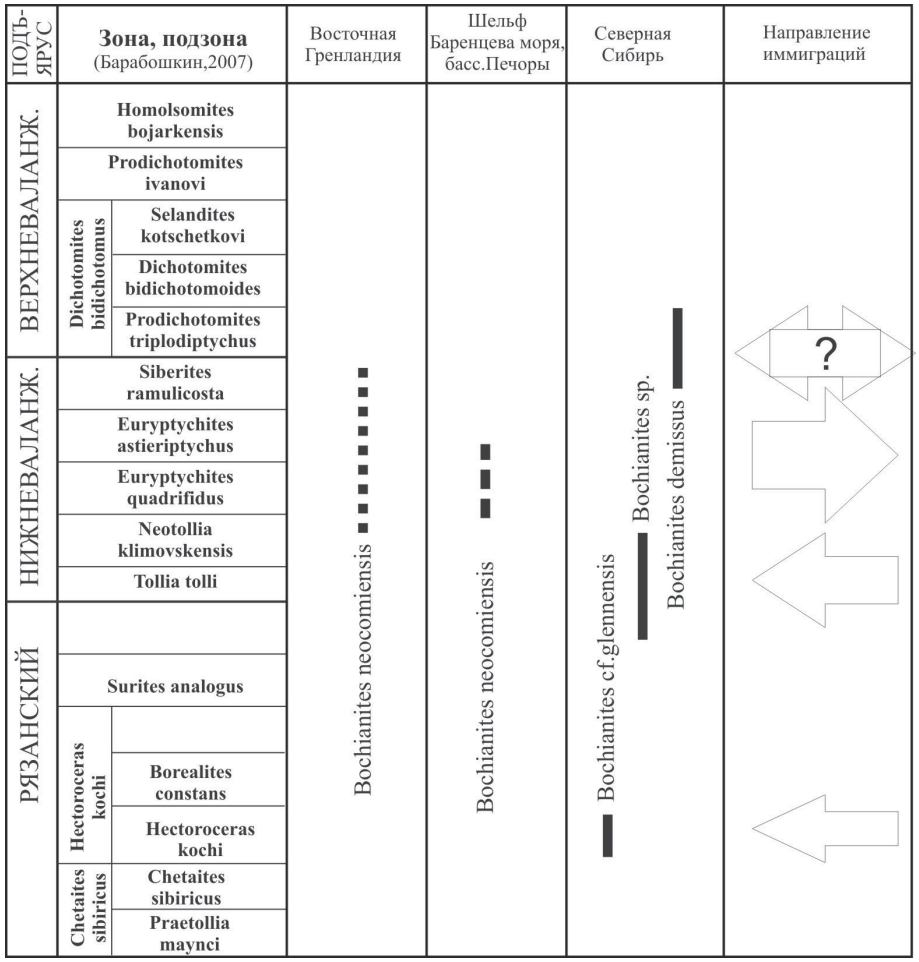


Рис. 1. Стратиграфическое распространение и основные направления иммиграций Bochianites в Арктику. Источники: Восточная Гренландия – Alsen, 2006; шельф Баренцева моря и бассейн р.Печоры – Sokolov, 1912; Соколов, 1927; Шульгина, Бурдыкина, 1992; Северная Сибирь – Бурдыкина, 1981; Шульгина, 1985; Богомолов, 1989.

фазу Kochi и в конце фазы Mesezhnikovi, вероятно, связано с кратковременным улучшением связей Арктики с Палеопацификой.

В начале валанжина Bochianites появляются в западном секторе Арктики – в Восточной Гренландии, а также на шельфе Баренцева моря (хотя «слои с Bochiantes aff. neocomiensis» рассматривались Н.И.Шульгиной и М.Д.Бурдыкиной (1992) в составе верхнего валанжина, они с большой вероятностью могут иметь нижневаланжинский возраст) и в бассейне Печоры. Интересно, что появление бохианитов в Арктике, видимо, предшествовало их массовому проникновению на север Германии и Англии, куда они попали с юга только в конце валанжина (Kemper et al., 1981). Это может быть связано с иммиграцией океанических аммонитов на север через расположенные западнее более глубоководные проливы, такие как Лондонский или, скорее, проход Роколл. В то же время в позднем валанжине в западных районах Арктики океанические аммониты более редки или отсутствуют. Возможно, повышение температуры воды в этом секторе арктического бассейна совпало с некоторым понижением уровня моря, что препятствовало распространению в Арктике океанических аммонитов.

Среди высокоширотных бохианитов можно выделить две отчетливо различающиеся морфологические группы, которые также имеют разное стратиграфическое и географическое распространение. Первая группа включает берриас-верхневаланжинские виды B. cf. glennensis и B. demissus (табл. I, фиг. 3–5) , распространенные в Северной Сибири и характеризующиеся ослабленной скульптурой. Их появление связано с влиянием тихоокеанского бассейна. Это уже ранее предполагалось В.Н.Саксом с соавторами для объяснения проникновения в Арктику филлоцератид, а М.Д. Бурдыкина (1981) пришла к аналогичному заключению благодаря присутствию калифорнийского вида Neocraspedites giganteus на о-ве Большой Бегичев. Bochianites ex gr. neocomiensis, встречающиеся в западном секторе Арктики (табл. I, фиг. 6–7), напротив, близки к европейским представителям данного вида, отличаясь от них только несколько более широкими и хорошо выраженными ребрами. Это сближает их с B. neocomiensis morpha goubechensis. Кратковременное, но массовое появление этих бохианитов в позднем валанжине северо-западной Европы совпадает с крупной перестройкой климата и характера течений в бассейнах Европы. В то же время проникновение B. neocomiensis в Арктику, по-видимому, произошло раньше, в начале валанжина.

Последних представителей бохианитов в высоких широтах соответствуют примерно середине верхнего валанжина на севере Германии (Kemper et al., 1981) и низам верхнего валанжина на севере Сибири. В конце валанжина Bochianites из Панбореальной надобласти исчезают.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 06-05-64284 и 06-05-64167, а также Гранта Президента РФ МК.856.2008.5. Мы признательны нашим коллегам, предоставившим нам свои материалы для изучения (В.А.Басов, Санкт-Петербург; Ю.И.Богомолов, Новосибирск).

ТАБЛИЦА I

Таблица I.
Арктические Bochianites (масштабная линейка 1 см).
Фиг. 1. Bochianites cf. glennensis And., ИНГГ, экз. № МК 1094, Нордвик, основание зоны Kochi, 5 см выше уровня 1С.
Фиг. 2. Bochianites sp., ИНГГ, экз. № МК 2560, устье р.Половинной, зона Mesezhnikovi или Tolli, 0,7 м выше подошвы сл.3; 3-5.
Фиг. 3-5. Bochianites demissus Bod.: 3 – ИНГГ, р. Анабар, руч. Колюс-Хаята, ниже поселка Урюнг-Хая, обн.15, зона Beani, сл.4-5, нижний валанжин; 4-5 – о. Большой Бегичев, обн. 504 d, сл.1, верхний валанжин, колл. М.Д.Бурдыкиной, ЦНИГРМузей, 4 –экз. № 10/11901, 5 – экз. № 17/11901.
Фиг. 6-7. Bochianites cf. neocomiensis (d'Orb.), ИНГГ, скв.Штокмановская-1; нижний валанжин, слои с Bochianites ex gr.neocomiensis; 6 – глубина 1805,8 м.; 7 – глубина 1803 м.

Список литературы

Богомолов Ю.И. Полиптихитиды (аммониты) и биостратиграфия бореального валанжина // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1989. Вып. 696. С. 1–200.

Бодылевский В.И. Новые поздневаланжинские аммониты Северной Сибири // Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Ч.II. М.: Госгеолтехиздат, 1960. С. 172–176.

Бурдыкина М.Д. Валанжинские аммониты острова Большой Бегичев // Геол. и геофиз. 1981. №10. С. 49–58.

Соколов Д.Н. Мезозойские окаменелости из Большеземельской тундры и Кашпура // Тр. Геол. Муз. АН СССР. 1928. Т.III. С. 15–62

Шульгина Н.И. Бореальные бассейны на рубеже юры и мела // Л.: Недра, 1985. С. 3–161.

Шульгина Н.И., Бурдыкина М.Д. Биостратиграфические схемы юры и нижнего мела шельфов Баренцевого, Норвежского и Северного морей // Геологическая история Арктики в мезозое и кайнозое. Кн. 1. СПб: ВНИИОкеангеология, 1992. С. 106–114.

Alsen P. The Early Cretaceous (Late Ryazanian – Early Hauterivian) ammonite fauna of North-East Greenland: taxonomy, biostratigraphy, and biogeography // Fossils & Strata. 2006. V. 53. 229 p.

Kemper E., Rawson P.F., Thieloy J.-P. Ammonites of Tethyan ancestry in the early Lower Cretaceous of north-west Europe // Palaeontol. 1981. V. 24. Pt. 2. P. 251–311.

Sokolov D.N. Fauna der Mesozoischen Ablagerungen von Andö // Vitenskapsselskapets i Kristianias Skrift., I Matemat.-Naturvitensk. kl. 1912. № 6. S. 3–15.

BOCHIANITES (AMMONOIDEA) IN THE LOWER CRETACEOUS OF THE PANBOREAL SUPERREALM AND THEIR SIGNIFICANCE FOR PALEOBIOGEOGRAPHICAL RECONSTRUCTIONS

M.A. Rogov and A.E. Igolnikov

Heteromorph ammonites of the genus *Bochianites* are widely distributed in the Valanginian and more restricted in the Berriasian of the Arctic. These ammonites are represented by two clades which differ in their ribbing, stratigraphic range and geographical distribution. The Berriasian-Valanginian *Boahianites* from the northern Siberia resemble Californian representatives, whereas *B.* ex gr. *Neocomiensis* from the western part of the Arctic are similar to the West-European *Bochianites*. Short-term but mass immigration of *Bochianites* in the Late Valanginian to Northwestern Europe coincided with a major climate change and with a turnover of oceanic currents. Their Western Arctic records are probably dated as Early Valanginian.

МОРФОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ФОРМЫ МЕДИАЛЬНОЙ СПИРАЛИ АММОНОИДЕЙ

Р.В. Кутыгин

Институт геологии алмаза и благородных металлов СО РАН, Якутск
kutygin@diamond.ysn.ru

В первой половине XIX века исследователями было отмечено, что аммоноидеи в медиальном сечении воспроизводят логарифмическую спираль. Это не могло не вызвать интерес, т. к. установление ее формулы у различных групп аммоноидей существенно упростило бы не только диагностику, но и построение самой системы этой группы организмов. Однако в середине XIX века К. Науманн выяснил, что плоскоспиральные раковины беспозвоночных навиваются не по логарифмической спирали, а по спирали особой формы, названной им конхоспиралью (Жирмунский, 1914). Для ее изучения Науманн предлагал достаточно интересный способ, по которому особое значение уделялось выяснению изменения в онтогенезе показателя завивания *p*, равного отношению двух последовательных (отдаленных друг от друга на один оборот) медиальных высот оборотов. Уменьшение или увеличение показателя спирали *p* свидетельствовало о «падении» или «возрастании» спирали. Анализируя изменение показателя *p* на протяжении всей спирали, последняя разбивалась на ряд отдельных «спиралей» с относительно постоянными *p*. При этом если наружные «спирали» имели бóльший показатель, чем внутренние, то вся спираль называлась экзостенной, а если меньший – эндостенной (Шульга-Нестеренко, 1925). Этот метод заключается в выделении серии относительно статичных элементов спирали и является трудоемким и малоэффективным. Кроме того, набор пространственных таблиц с результатами вычислений по методике Науманна не представляется наглядным для определения отличительных черт формы спирали даже у разных экземпляров, не говоря уж о видах и родах. Ниже предлагается другой способ изучения формы спирали.

Для примера были взяты 4 шлифа продольного сечения мелких раковин раннепермских гониатитов Bulunites mezhvilki (ассельский ярус, семейство Orulganitidae) и Biarmiceras tumarense (кунгурский ярус, семейство Popanoceratidae), а также раннеюрских (тоарских) аммонитов Dactylioceras commune (семейство Dactylioceratidae) и Tiltoniceras antiquum (семейство Hildoceratidae). После сканирования и графического отображения спиралей был проведен сравнительный анализ их начальных частей (первые четыре оборота). Если привести к единому размеру полуобороты отдельного экземпляра (рис. 1), то можно сделать предварительные заключения об онтогенетическом развитии формы спирали. Развертка спиралей в едином масштабе (рис. 2) наглядно показывает, насколько различно проходило навивание оборотов у каждого вида.

Поскольку сама спираль является достаточно простой фигурой, то возможных вариантов измерений (рис. 3) для нее не так много – это, прежде всего, ее диаметр, равный диаметру раковины Д, *большой* и *малый радиусы*, замеряемые от геометрического центра протоконха и *медиальная высота*, которая у нормально навивающихся раковин равна внутренней высоте оборота. В качестве первого оборота принимается полный оборот аммонителлы, начиная от просепты до первичного пережима. Этот оборот, в отличие от последующих, необязательно имеет угол 360 градусов.

Как уже отмечалось выше, важным параметром, характеризующим форму медиальной спирали, является отношение медиальной высоты оборота к таковой предыдущего оборота (M_n/M_{n-1}). Данное выражение имеет определенный недостаток, связанный с существенным влиянием характеристики предыдущего витка спирали, что искажает особенность развития спирали на конкретном этапе онтогенеза. Кроме того, невозможно определить данный параметр у аммонителл с углом навивания меньше 360 градусов, каковыми характеризуется подавляющее большинство аммоноидей.

Другим параметром, характеризующим форму спирали, является отношение большого и малого радиусов. Оно четко показывает скорость расширения и положение центра (полюса) спирали. Недостатком параметра является существенная инерция в изменении показателей: при резком изменении скорости расширения спирали, изменение параметра будет сглаженным, поскольку оно будет плавно отражаться на нескольких последующих, даже стабилизированных, оборотах.

Следующим показателем формы спирали является процентное отношение медиальной высоты оборота к диаметру спирали (*относительная медиальная высота оборота* – М/Д, %). Этот параметр является наиболее эффективным индикатором изменений в форме спи-

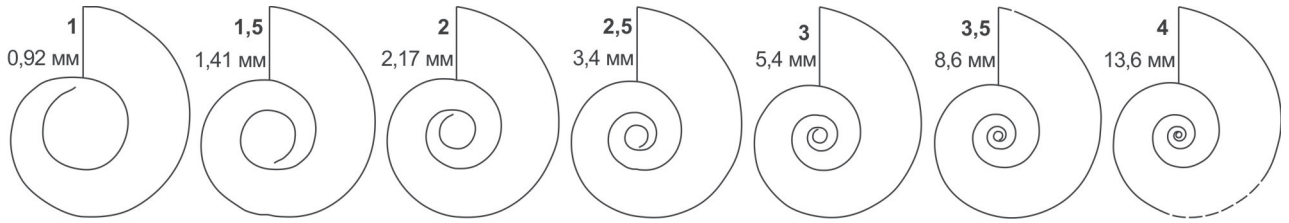


Рис. 1. Онтогенез медиальной спирали Tiltoniceras antiquum (экз. № 174/33). Возле устья каждого изображения спирали указаны № оборота и диаметр раковины (спирали).

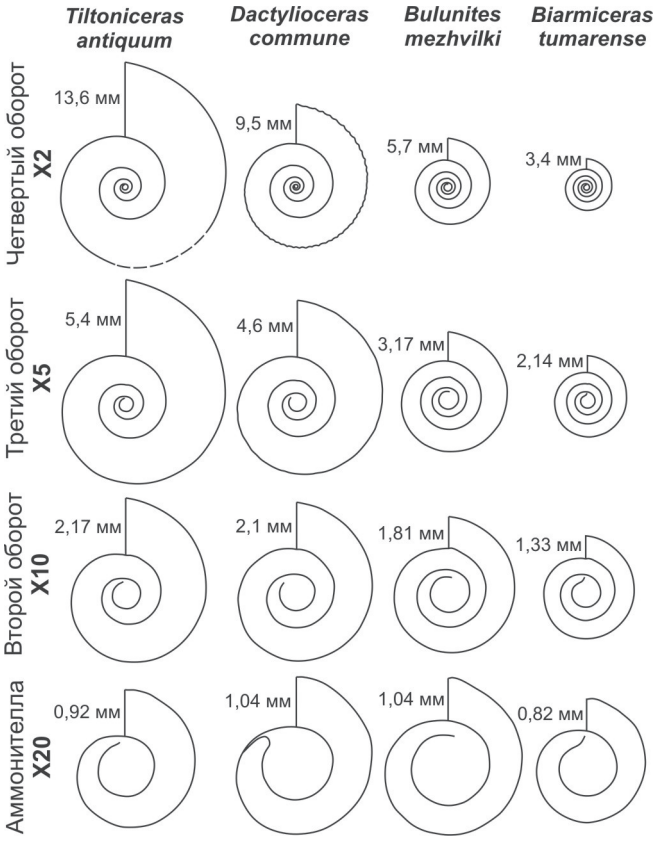


Рис. 2. Сравнение медиальных спиралей Tiltoniceras antiquum (экз. № 174/33), Dactylioceras commune (экз. № 174/24), Bulunites mezhvilki (экз. № 174/12) и Biarmiceras tumarense (экз. № 174/27-2).

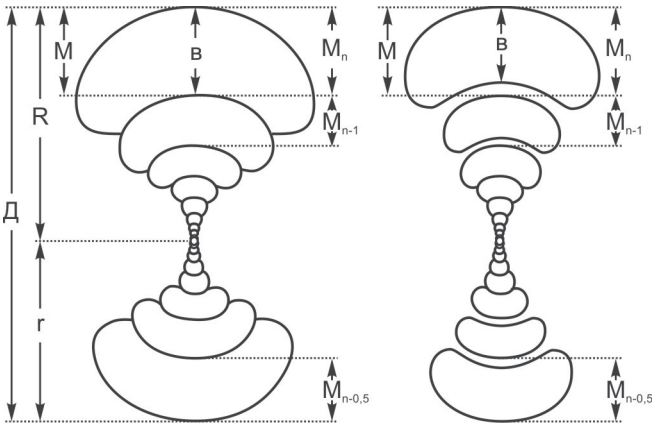


Рис. 3. Основные измерения медиальной спирали нормально навивающейся (а) и хористоконовой (б) раковин: Д – диаметр раковины (спирали), R и r – большой и малый радиусы спирали, M – медиальная высота оборота, в – внутренняя высота оборота, n, n-0,5, n-1 – номера оборотов.

рали. Его достоинством является и то, что отношение М/Д можно получить для целой раковины с открытым устьем без специального разворачивания оборотов или пришлифовки самой раковины.

При построении графика зависимости М/Д от диаметра спирали для последнего необходимо использовать логарифмическую шкалу (рис. 4). Если бы спирали экземпляров имели логарифмическую форму, то их графики были бы параллельны оси абсцисс (Д), поскольку отношение М/Д было бы постоянным. В случае с архимедовой спиралью графики были бы субпараллельными приведенным соответствующим кривым. У всех изученных экземпляров наблюдаются определенные отклонения от логарифмической спирали, которые можно отнести к двум категориям – *замедление спирали* и *ускорение*. Первое характеризуется понижением М/Д в онтогенезе, а второе – увеличением, что отражается на форме самой спирали. *Стабилизация спирали* означает постоянное значение М/Д, или незначительное его изменение; в этом случае спираль формируется по форме, близкой к логарифмической. Измерения проводились вдоль двух линий: первая проходила через геометрический центр протоконха и первичный пережим, вторая являлась перпендикуляром первой, пересекая ее в геометрическом центре протоконха. В результате были получены измерения через каждую четверть оборота, начиная от протоконха. Параллельно измерениям строился график развития относительной медиальной высоты оборота. При резких перегибах графика делались дополнительные промежуточные измерения (через ⅛ оборота).

Сравнивая графики, можно выявить ряд закономерностей, характеризующих как изменение формы

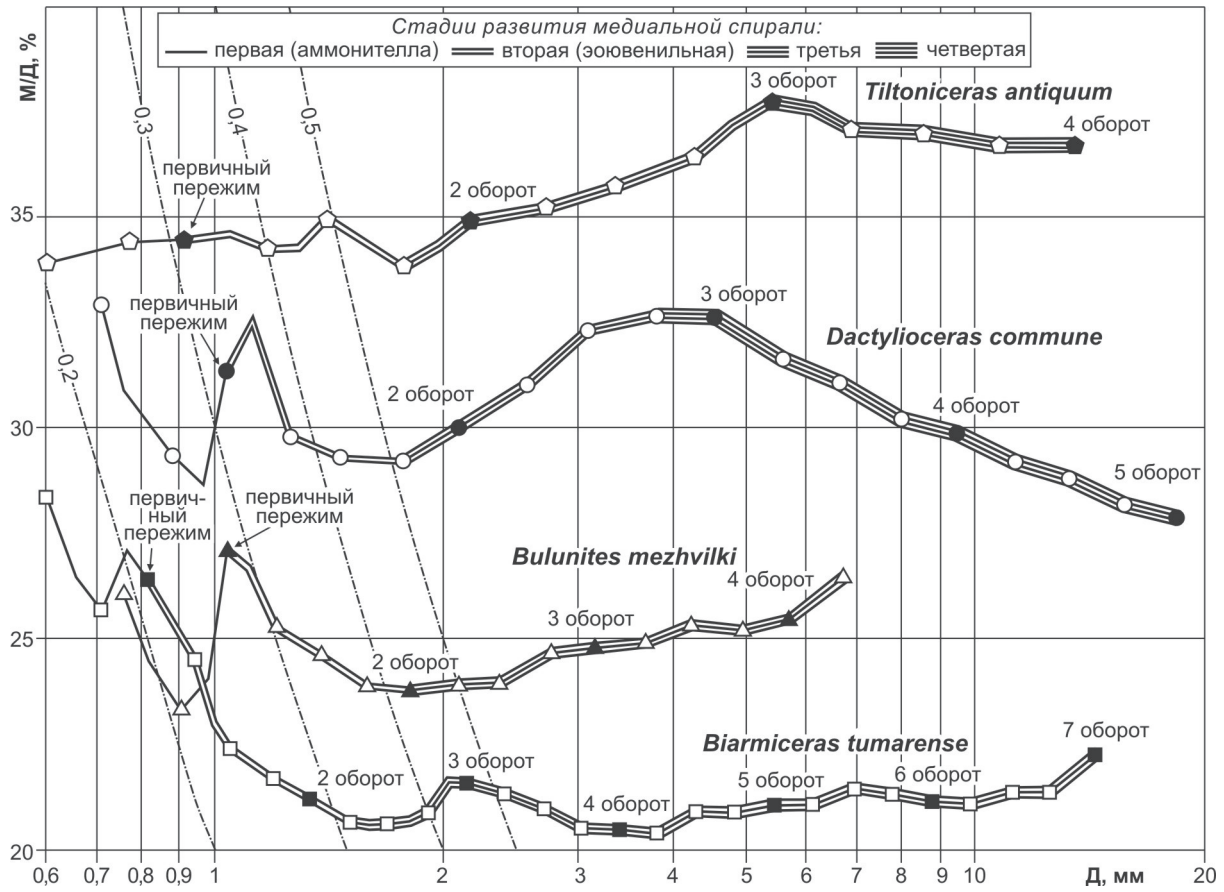


Рис. 4. Изменение относительной медиальной высоты оборотов раковин Tiltoniceras antiquum (экз. № 174/33), Dactylioceras commune (экз. № 174/24), Bulunites mezhvilki (экз. № 174/12) и Biarmiceras tumarense (экз. № 174/27-2) в онтогенезе.

спирали в онтогенезе, так и отличительные черты каждого экземпляра.

У большинства экземпляров отчетливо выделяется стадия аммонителлы, которая отличается существенным замедлением спирали на первой половине оборота и резким интенсивным ускорением в конце стадии. У Tiltoniceras antiquum происходит непрерывное слабое ускорение на протяжении всей аммонителлы, продолжающееся и далее. Вторую непродолжительную стадию можно обособить сразу после первичного пережима – она характеризуется преимущественно интенсивным замедлением; спираль Tiltoniceras antiquum стабилизируется при высокой скорости расширения спирали. Эта стадия по продолжительности близка к *эоювенильной* фазе постэмбрионального развития формы раковины (Кутыгин, 2006). Дальнейшее развитие формы спирали у каждого из рассмотренных экземпляров происходит индивидуально на разных скоростях расширения (см. рис. 4). В целом, приведенные графики весьма наглядно показывают особенности развития формы спирали в онтогенезе, но не отражают различия в размерах раковин. Для выяснения последнего следует построить графики зависимости диаметра раковины (спирали) от номера оборота. Если эти графики выполнить в традиционном виде (рис. 5А), то складывается ошибочное впечатление, что существенные различия в форме навивания раковин происходят только на последних оборотах, а в начальной стадии онтогенеза их спирали почти идентичны. Более объективную картину представляют те же самые графики зависимости, построенные с помощью логарифмической оси диаметра спирали (рис. 5Б). Для построения палеток развития целесообразна разбивка традиционной диаграммы (рис. 5А) на серию фрагментов с различными постоянными масштабными шкалами для отдельных размерных стадий. В сумме этот набор фрагментов будет напоминать диаграмму, изображенную на рис. 5Б, но с более удобной для использования шкалой диаметра спирали.

Приведенная методика позволяет выяснить основные закономерности развития формы медиальной спирали раковин различных таксонов. Она может применяться как при изучении раковин в поперечных и продольных сечениях, так и на целых экземплярах с открытым устьем. Для выяснения особенностей развития спирали конкретного таксона крайне важно уста-

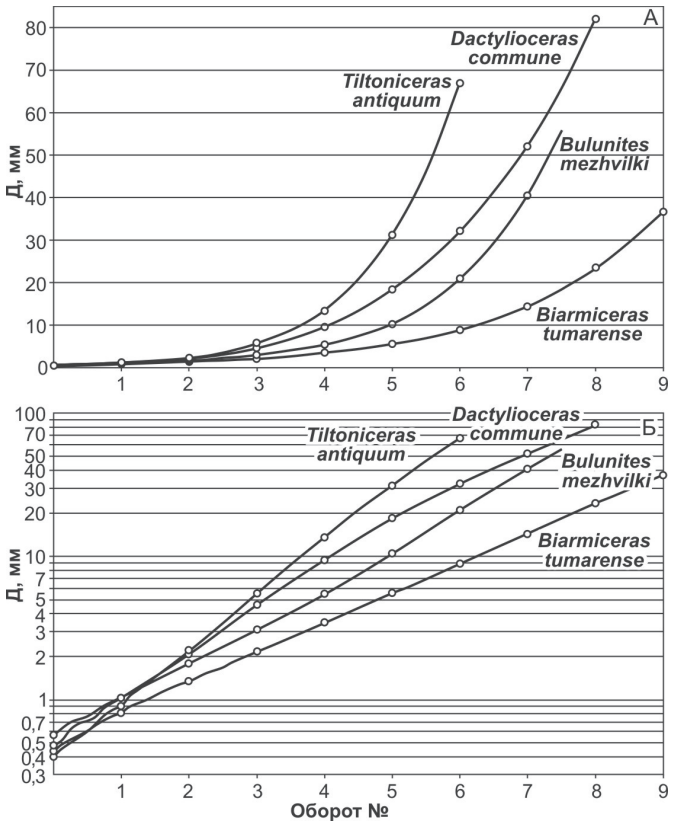


Рис. 5. Зависимость диаметра раковин Tiltoniceras antiquum, Dactylioceras commune, Bulunites mezhvilki и Biarmiceras tumarense от номера оборотов: диаграммы с равномасштабной (А) и логарифмической (Б) шкалами оси Д.

новление пределов изменчивости внутри таксона и характер морфогенетического изменения (стадийность). Полученные по методике данные могут быть использованы при решении вопросов систематики, филогении и морфогенеза аммоноидей, выяснении особенностей плавучести моллюска и реконструкции формы раковины по обломкам оборотов.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 06-05-96123-р_восток и 09-05-98518-р_восток)

Список литературы

Жирмунский А.М. О спиралях артинских аммонитов (механический анализ аммонитов и попытки его применения к решению некоторых задач) // Записки Геол. отд-ния Импер. о-ва любителей естествозн., антропол. и этногр. Т.П.М., 1914. Т.2. С.94–120.

Кутыгин Р.В. Особенности развития формы раковин пермских гониатитов Северо-Востока Азии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Мат-лы совещания. М.: ПИН РАН, 2006. С. 99–101.

Шульга-Нестеренко М.И. О спиралях артинских аммонитов // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1925. Т.3. № 1–2. С.124–146.

TECHNIQUES FOR STUDYING THE SHAPE OF THE MEDIAL SPIRAL IN AMMONOIDS

R.V. Kutygin

Techniques for studying the shape of the medial spiral in ammonoids are discussed. These methods can be used both for measuring cross-sections and complete specimens with an open aperture. Data obtained from these methods are useful for systematics, phylogeny and the study of morphogenesis of ammonoids, to estimate buoyancy, and to reconstruct the shell from whorl fragments.

ОЦЕНКА СЛОЖНОСТИ ЛОПАСТНОЙ ЛИНИИ И ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ФОРМЫ ПЕРЕГОРОДКИ РАКОВИН АММОНИТОВ

Д.Н. Киселев

Педагогический университет им. К.Д.Ушинского, Ярославль
dnkiselev@mail.ru

К настоящему времени выдвинуто несколько гипотез, объясняющих функциональное значение сложной формы перегородки раковин аммонитов. Предполагаются следующие функции гофрированной септы:

1. Увеличение механического сопротивления раковины внешнему гидростатическому давлению и раздавливанию. В этом случае гофрированная перегородка раковины рассматривается по аналогии со шпангоутом, укрепленным дополнительными ребрами жесткости, и служащим для упрочнения внешней стенки раковины (Buckland, 1836; Owen, 1843 по Spath, 1919). Впоследствии Пфаффом (Pfaff, 1911) было отмечено, что изгибы аммонитовой перегородки определяют наибольшее сопротивление септы не со стороны внешней стенки раковины, а в направлении мягкого тела и жилой камеры. На этом основании последняя перегородка считается наиболее уязвимой при критическом гидростатическом давлении. Следовательно, гофрировка служит укреплению ее самой, а не внешней стенки раковины.

Вероятно, сложная форма аммонитовой септы способствует усилению прочности не одной, а разных частей раковины. Такого варианта механической гипотезы придерживаются многие авторы (Руженцев, 1962; Westermann, 1958; 1971; Hewitt, Westermann, 1986; 1987; Saunders, 1995; Saunders, Work, 1996; 1997; Hassan et al., 2002). Сложный тип перегородки позволил аммонитам, в отличие от наутилид, изменять форму поперечного сечения оборота в любом направлении, что способствовало экологической специализации аммонитов (Westermann, 1971).

2. Усиление механического сопротивления раковины давлению жидкости или газа внутри фрагмокона (Bayer, 1977; Kulicki, 1979; Kulicki, Mutvei, 1988; Ward, 1987; Saunders, 1995; Seilacher, LaBarbera, 1995; Daniel et al., 1997). Предполагается, что внутрикамерное давление должно быть равным внешнему гидростатическому. В этом случае как наиболее уязвимые части раковины рассматриваются септы, по отношению к которым вектор деформирующей силы будет направлен перпендикулярно (как и в гипотезе Пфаффа).

3. Оптимизация прочностных свойств фрагмокона для защиты от укусов хищников (Daniel et al., 1997).

4. Увеличение площади поверхности септы для прикрепления мягкого тела (задней части мантии). Рассматривается как приспособление, указывающее на сравнительно высокую скорость передвижения аммонитов (Spath, 1919; Seilacher, 1975; Henderson, 1984; Ebel, 1992; Lewy, 2002). Соответственно, усложнение сутуры с девона до конца мела служит свидетельством эволюции хищного образа жизни аммонитов (Lewy, 2002).

5. Увеличение площади поверхности септы для оптимизации транспорта внутрикамерной жидкости и ее накопления (Mutvei, 1967; Ward, 1980, 1987, Daniel et al., 1997; Барсков, 1999). При гофрировке септы увеличивается поверхность и объем органического слоя, покрывающего ее поверхность. Он играет главную роль в накоплении внутрикамерной жидкости, наподобие «промокашки» (Барсков, 1999).

6. Функция гофрировки септ неясна, и она не объясняется вышеперечисленными гипотезами, в первую очередь механическими (Oloriz, Palmqvist, 1995; Oloriz et al., 1999; Oloriz et al, 2002). Этот вывод основан на том, что степень изогнутости лопастной линии не коррелируется с батиметрическими свойствами раковины (в понимании вышеперечисленных авторов). В частности, глубоководные аммониты характеризуются более простой формой сутуры, чем мелководные.

7. Сложная форма перегородки не имеет адаптивного значения (Fisher, 1986; Gould, 1988; Stanley, 1973; Чайковский, 2008). Ее происхождение рассматривается как следствие имманентных свойств формообразования.

Многие авторы отмечали, что сложно изогнутая перегородка аммонитов является полифункциональным образованием, и, вероятно, ее значение можно объяснить через несколько вышеперечисленных гипотез. Для их проверки разработаны разнообразные методики: морфофункциональный анализ на основе теоретической механики оболочек, экспериментальное и компьютерное моделирование формы септы. Несмотря на это проблема понимания значения сложной формы аммонитовой перегородки далека от своего решения. Это связано со многими причинами, и в первую очередь с тем, что до сих пор не проведено количественное описание формы перегородки и лопастной линии у большинства субтаксонов аммоноидей. Без этого описания почти невозможно ответить на следующие вопро-

сы: какова изменчивость сложности лопастной линии (СЛЛ) в пределах вида, и на каких стадиях онтогенеза она является наибольшей? Насколько велика разница в СЛЛ у близкородственных таксонов родовой группы и таксонов группы семейства на всех стадиях онтогенеза? Можно ли установить филогенетические тренды по СЛЛ, в первую очередь у мезозойских аммонитов? Как зависит СЛЛ от остальных параметров раковины (формы оборотов и типа скульптуры) и в какой степени она может быть таксоноспецифичным признаком? Ответы на эти вопросы позволят существенно улучшить понимание функции сложной формы септы аммонитов.

В работах последнего десятилетия разработано несколько методик количественного описания СЛЛ. Их отличие связано с неодинаковым пониманием ССЛ и количественной ее оценки.

Сложность лопастной линии и ее оценка

Сложность сутуры в общем смысле понимается как степень ее изогнутости. Количественная оценка сложности зависит от понимания формальной природы искривления и ее аспектов. В литературе, начиная с работ Вестерманна (Westermann, 1971) выделяют два аспекта сложности сутуры:

1. Извилистость (curvature по Westermann, 1971, sinuosity по Saunders, 1995; Saunders, Work, 1996), определяется как длина периметра лопастной линии. Для оценки извилистости используют индекс, представляющий отношение длины периметра сутуры к дорзовентральному расстоянию между срединной линией вентральной стороны и точкой умбиликального перегиба на септальной поверхности. Это отношение было названо Вестерманном индексом сутурной сложности (sutural complexity index). Впоследствии, в работах Уорда (Ward, 1980) и Сондерса (Saunders, 1995) под этим названием понималось более общее понятие.

2. Структурная сложность – параметр, определяемый количеством элементов лопастной линии, и характером их сочетания. Варианты измерения структурной сложности могут быть разные. Самое простое выражение структурности может быть определено через число вспомогательных лопастей и (или) седел – фактор сложности (complexity factor по Ward, 1980; Saunders, 1995; Saunders, Work, 1996; 1997). Произведение фактора сложности с вышеупомянутым индексом извилистости дает показатель полной сложности лопастной линии (SCI – suture complexity index). Он был использован Сондерсом для изучения эволюционных трендов отдельных таксонов позднепалеозойских аммоноидей. Также были установлены корреляции между SCI и геометрическими параметрами раковины (формой поперечного сечения оборота, диаметром умбилика, коэффициентом расширения спирали, толщиной септы и толщиной внешней стенки раковины).

Логика индекса SCI состоит в том, чтобы выразить в одном показателе следствие – длину периметра сутуры (коэффициент извилистости) и причину – способ увеличения периметра (фактор сложности Уорда). Несмотря на то, что SCI показал себя весьма эффективным в использовании, он не является вполне совершенным. Это связано с тем, что фактор сложности Уорда не способен отразить иерархию всех лопастей и седел. Когда стало известно, что эта иерархия имеет фрактальную природу (поскольку лопасти и седла являются самоподобными структурами), а лопастная линия – фрактальной линией, было предложено несколько способов описания фрактальной геометрии лопастной линии (Garcıa-Ruız et al., 1990; Lutz, Boyajian, 1995; Oloriz, Palmqvist, 1995; Oloriz et al., 1999; 2002; Perez-Claros et al., 2002). Предложенные фрактальные индексы призваны отразить величину повторения самоподобных структур в лопастной линии, и, соответственно, отразить сложность ее структуры.

Насколько фрактальный метод измерения СЛЛ оптимальней индексов Вестерманна и Уорда? Могут ли они их заменить, и для каких исследовательских задач они применимы? Чтобы ответить на этот вопрос, необходимо разобраться в сущности обоих типов индексов.

Фрактальный индекс действительно лучше описывает сложность структуры ЛЛ, чем индексы Вестерманна и Уорда, поскольку учитывает иерархию соподчиненных элементов. Но отражает ли он извилистость также, как индекс Вестерманна? Моделирование кривых с разной структурой показывает, что это не так. На рис. 1 показаны кривые линии с одинаковой извилистостью (периметром). Но при этом обе линии характеризуются разной сложностью структуры: линия Б, в отличие от линии А, состоит из самоподобных элементов. Поэтому линия Б будет характеризоваться большим фрактальным индексом при одинаковой извилистости.

Рис. 1. Пример кривых, имеющих одинаковую длину (извилистость), но различную структуру. А – кривая с простой структурой, Б – кривая с более сложной структурой и элементами самоподобия.

Таким образом, сущность у вышеперечисленных индексов разная, поэтому они должны применяться для разных задач. Фрактальные индексы более пригод-

ны для сравнительно-таксономических исследований и изучения филогенетических трендов у аммонитов. Индекс извилистости Вестерманна, как параметр, определяющий лишь степень гофрировки перегородки, более пригоден для изучения корреляций СЛЛ с другими параметрами раковины. Соответственно, он удобен для изучения функциональных аспектов СЛЛ.

Ниже изложены предварительные результаты сравнительного изучения извилистости ЛЛ у близкородственных таксонов и аммонитов с разными параметрами формы раковины.

Методика

Измерение траекторий ЛЛ проводилось по векторным линиям, полученным трассировкой с растровых изображений. Трассировка осуществлена в программе Corel Draw, измерение длины кривых линий – в программе Corel Designer и приложения Plot Calc. Индекс извилистости вычислялся как индекс сложности Вестерманна. У близкородственных таксонов измерения извилистости проводились в онтогенезе видов трех родов – Cadoceras, Quenstedtoceras и Cardioceras (семейство Cardioceratidae). Материалом послужили изображения ЛЛ в литературе и собственные зарисовки.

Сравнительный анализ сложности ЛЛ проводился у таксонов с различной степенью родства и разным морфотипом раковины.

Близкородственные таксоны со сходным морфотипом раковины. Распределение извилистости ЛЛ изучено в пределах одного рода на примере 11 видов Cadoceras, происходящих из большей части нижнекелловейского интервала: зон Elatmae и Koenigi шкалы Европейской России и эквивалентных им зон Anabarense и Emelianzevi шкалы Северной Сибири. Эти виды принадлежат к разным подродам – Paracadoceras и Cadoceras s.str., но имеют сходные пропорции взрослых оборотов (отношение высоты оборота к ширине составляет 0,4–0,65). Важно, что все изученные виды характеризуются гладкой раковиной при данном диаметре. Это упрощает исследование, поскольку влияние скульптуры на параметры формы здесь можно не учитывать.

Сравнительный анализ индекса извилистости ЛЛ взрослых оборотов Cadoceras показал следующее:

1. Между формой поперечного сечения оборотов и сложностью ЛЛ нет корреляции (R=-0,15501). То же самое наблюдается и при сопоставлении индекса извилистости с диаметром раковины (R= -0,12974).

2. В пределах изучаемой группы видов индекс извилистости изменяется в широких пределах, от 5 до 12 (рис. 2). В этом диапазоне не наблюдается распределения видов по геологическому возрасту: виды фазы Elatmae (C. elatmae (Nik.), C. subtenuicostatum Vor., C. anabarense Bodyl., C. glabrum Imlay, C. simulans Spath) занимают одно и тоже положение в модельном пространстве с видами фазы Koenigi (C. tolype Buckman, C. sokolovi Kiselev, C. laetum Gulyaev, C. emelianzevi Vor.).

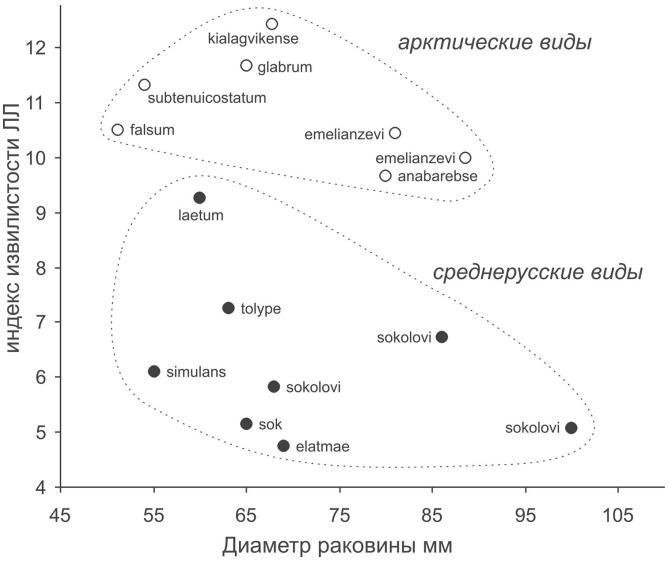


Рис. 2. Распределение раннекелловейских Cadoceras по индексу извилистости. Измерения сделаны по изображениям лопастных линий из: Бодылевский, 1925 (для C. elatmae (Nik.)); Воронец, 1962 (для C. subtenuicostatum Vor., C. emelianzevi Vor., C. falsum Vor.), Меледина, 1977 (для C. emelianzevi Vor., C. anabarense Bodyl.); Imlay, 1953 (для C. glabrum Imlay, C. kialagvikense Imlay). Для остальных видов (C. tolype Buckman, C. sokolovi Kiselev, C. simulans Spath, C. laetum Gulyaev) изображения сделаны автором.

3. В модельном пространстве (рис. 1) наблюдается четкое распределение видов по географическому критерию: арктические виды характеризуются более высоким индексом извилистости по сравнению с видами из Европейской России, независимо от геологического возраста.

Таким образом, у рассматриваемых таксономически близких видов сложность ЛЛ не зависит от геологического возраста, но различается в пространстве. Сложно объяснить такие различия адаптивными причинами. Более вероятно, что наблюдающаяся разница отражает таксономическое и филогенетическое расстояние между арктическими и среднерусскими видами. Последнее может быть связано с тем, что арктические и среднерусские Cadoceras развивались независимо в параллельных филогенетических линиях. Это подтверждается и другими данными (Киселев, Рогов, 2007; другая статья автора в данном сборнике).

Близкородственные таксоны с различным морфотипом раковины. В качестве примера взяты виды одного семейства – Cardioceratidae, принадлежащие различным родам: Arcticoceras (ранний бат), Cadoceras (средний келловей), Quenstedtoceras (поздний келловей) и Cardioceras (ранний оксфорд). Эти роды филогенетически связаны друг с другом, поэтому сравнительный анализ сложности ЛЛ у них позволит выяснить, существует ли филогенетическая направленность по этому признаку у юрских аммонитов.

Также изученные роды сильно отличаются формой оборотов на средних и взрослых стадиях развития. Хорошо известно, что в бат-оксфордском временном интервале макроконховые кардиоцератиды развивались в рамках двух разнонаправленных морфологических трендов: в бате происходило развитие кадикона из дискоконических Arcticoceras и затем, с келловея по оксфорд – постепенное уплощение раковины от кадикона (в раннем и среднем келловее) до дискокона (поздний келловей) и оксикона (ранний оксфорд). Поэтому представляет интерес проследить, существует ли корреляция сложности ЛЛ с формой раковины. К результатам исследования относится следующее (рис. 3):

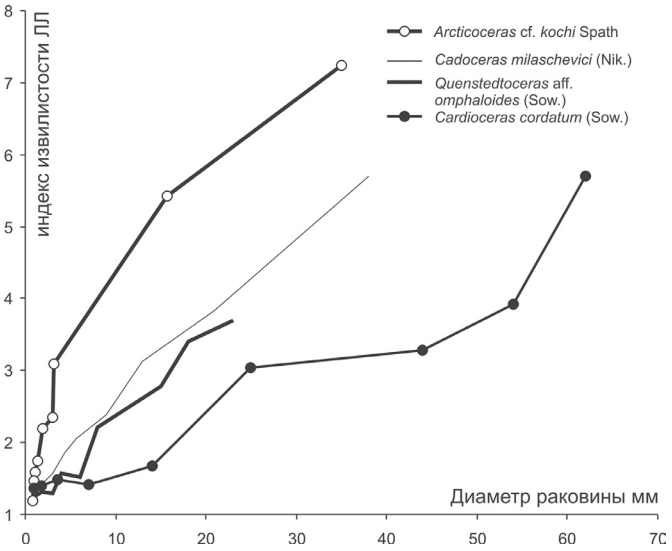


Рис. 3. Изменение индекса извилистости у четырех видов Cardioceratidae. Изображения лопастных линий взято из: Меледина, 1973 (Arcticoceras cf. kochi Spath); Иванов, 1960 (Cadoceras milaschevici (Nik.)); Князев, 1975 (Quenstedtoceras aff. omphaloides (Sow.), Cardioceras cordatum (Sow.)).

1. Изученные роды отличаются друг от друга по индексу извилистости на всех стадиях онтогенеза.

2. Изменение сложности ЛЛ происходит в соответствии с геологическим возрастом изученных родов: Arcticoceras характеризуются самой сложной ЛЛ, после чего индекс извилистости уменьшается в последовательности Cadoceras-Quenstedtoceras-Cardioceras. Таким образом, наблюдается четкий тренд уменьшения сложности ЛЛ в семействе Cardioceratidae от раннего бата до раннего оксфорда. Этот морфологический тренд логично рассматривать и как филогенетический для бат-оксфордского временного интервала.

3. Однонаправленный морфологический тренд уменьшения сложности ЛЛ сочетается с разнонаправленными морфологическими трендами изменения формы раковины. Иными словами, роды с примерно одинаково уплощенной формой раковины Arcticoceras, Quenstedtoceras и Cardioceras характеризуются различной извилистостью ЛЛ. Следовательно, сложность ЛЛ, в данном случае, мало зависит от формы раковины.

В литературе убедительно показано, что прочность раковины у аммонитов зависит от ее формы (Westermann, 1971 и др.), в т.ч. и от формы поперечного сечения оборотов. Прочность кадиконических и сфероконических раковин к раздавливанию гидростатическим давлением существенно выше, чем дискоконических и оксиконических (Киселев, 2006). Между тем, в рассматриваемом примере видно, что Cardioceras, обладавшие наименее прочной раковиной из изученных, характеризуются и наименее сложной ЛЛ. Это противоречит механическим гипотезам, предполагающим, что прочность раковины аммонитов увеличивается благодаря сложной форме перегородок. Данное противоречие можно объяснить, предположив, что Cardioceras отличались экологически от более ранних таксонов, они освоили мелководную адаптивную зону, и не совершали значительных вертикальных перемещений в толще воды. Соответственно, необходимость в особенно сложной форме септ здесь отсутствует.

Неродственные таксоны с различным морфотипом раковины. Для сравнения взяты аммониты из различных отрядов: Gaudriceras (отряд Lytoceratida) и Sonneratia (отряд Ammonitida). Помимо целого комплекса морфологических отличий, оба рода заметно отличаются по скульптуре. Gaudriceras характеризуется почти гладкой раковиной, покрытой тонкой, струйчатой ребристостью, Sonneratia – очень грубыми ребрами, которые сильно искажают форму поперечного сечения от правильного овала. Оба морфотипа являются примерами двух противоположных морфологических направлений в развитии аммонитов – формодоминантной и скульптуродоминантной (Киселев, 1996), которые определяют различие функциональных свойств, в т.ч. и прочностных. Скульптура играет роль дополнительных ребер жесткости, поэтому скульптуродоминантный тип раковин более устойчив к раздавливанию. В соответствии с вышерассмотренными механическими гипотезами, скульптуродоминантные раковины меньше нуждаются в сложно изогнутых перегородках, поэтому должны характеризоваться меньшим значением индекса сложности ЛЛ.

При сравнении видно (рис. 4), что у Gaudriceras на средних оборотах индекс извилистости выше, чем у Sonneratia, причем это превышение наблюдается и на последующих оборотах. Наблюдаемое различие можно объяснить по разному: как адаптивное в духе механической гипотезы, или как следствие большой таксономической дистанции. Выбор более адекватного варианта объяснения может быть сделан только после изучения более обширной выборки по данным таксонам.

Количественное изучение сложности ЛЛ юрских и меловых аммонитов показывает, что существует определенная закономерность в распределении таксо-

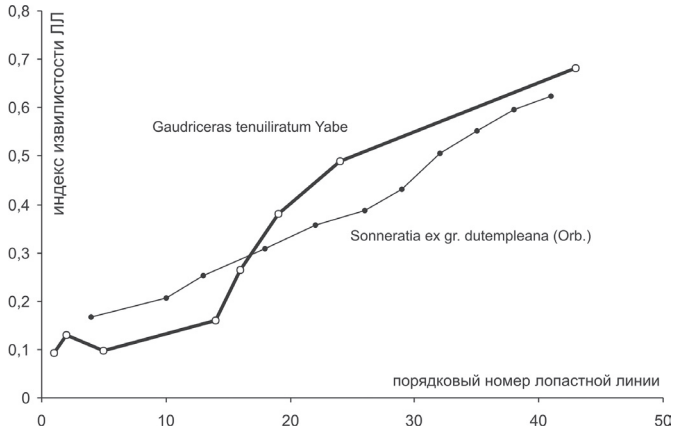


Рис. 4. Изменение индекса извилистости у Gaudriceras tenuiliratum Yabe (по Михайлова, 1983, рис. 50) и Sonneratia ex gr. dutempleana (Orb.) (по Михайлова, 1983, рис. 90).

нов по этому признаку и позволяет сделать следующие выводы:

1. СЛЛ может быть таксоноспецифическим признаком у мезозойских аммонитов, однако его проявление оптимально для таксонов не ниже подсемейственного ранга. В этом случае различия по СЛЛ проявляются уже на ранних стадиях онтогенеза. В пределах рода отличие по этому признаку может быть весьма велико, если подродовые субтаксоны развиваются параллельно в самостоятельных филетических линиях.

2.Существование филогенетических трендов по параметрам СЛЛ вполне вероятно для большинства таксонов мезозойских аммонитов. Они установимы на разном таксономическом уровне, в т.ч. и на уровне рода. Этот вывод совпадает с результатами, полученными на палеозойских аммонитах (Saunders, Work, 1996; 1997). Однако для мезозойских аммонитов эти результаты менее предсказуемы, поскольку становление сложной рассеченности аммонитовой ЛЛ закончилось уже в конце триаса-начале юры, и впоследствии не было магистральным направлением в эволюции аммонитов.

3. Не существует единого типа корреляции между СЛЛ и формой раковины для всех юрских и меловых аммонитов. У разных таксонов сочетание этих параметров может быть противоположным. В частности, среди кардиоцератид наименьшая СЛЛ наблюдается у оксиконических форм. Это противоречит данным Олориза (Oloriz et al., 1999; Oloriz et al, 2002), согласно которым именно оксиконы характеризуются наибольшей СЛЛ (по фрактальному индексу), а кадиконы и сфероконы наименьшей. Неодинаковый характер корреляции между СЛЛ и другими параметрами раковины (диаметром, пропорцией поперечного сечения и темпом расширения спирали) отмечено и для палеозойских аммоноидей – корреляция выявлена у Prolecanitida и полностью отсутствует у Goniatitida (Saunders, Work, 1997).

4. Объяснение функций сложной формы перегородки аммонитов в рамках механических гипотез не вполне подтверждается результатами количественного изучения СЛЛ. Это может быть связано с тем, что гофрированная септа выполняет множество функций.

Список литературы

Барсков И.С. Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С. 53–61.

Бодылевский В.И. Развитие Cadoceras elatmae Nik. // Ежегодн. русск. палеонтол. о-ва. 1925. Ч. 1. С. 61–94.

Воронец Н.С. Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района. Л.: Госгеолтехиздат, 1962. 236 с.

Иванов А.Н. О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода Pseudocadoceras // Сб. тр. по геол. и палеонтол. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар, 1960. С. 378–392.

Киселев Д.Н. Морфогенез и систематика рода Pseudocadoceras (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1996. N 3. С. 15–27.

Киселев Д.Н. Количественное описание формы поперечного сечения раковины аммонитов на основе морфофункционального подхода // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. М.: ПИН РАН, 2006. С. 92–95

Князев В.Г. Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда севера Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1975. Вып. 275. 140 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия байосабата Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1973. Вып. 153. 152 с.

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея Сибири // Тр. ИГиГ СО АН СССР. 1977. Вып. 365. 289 с.

Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М.: Наука, 1983. 280 с.

Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие 1. М.: Изд. АН СССР, 1962. С. 243–334.

Чайковский Ю.В. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: Товарищество научн. изд. КМК. 2008. 726 с.

Bayer U. Cephalopoden-Septen. Teil 1: Konstruktionsmorphologie des Ammoniten-Septums // N. Jb. Geol. Palaontol. Abh. 1977. № 154/3. P. 290–366.

Buckland W. Geology and mineralogy considered with reference to natural theology, V. 1-2: Pickering, London. 1836. 599 p.

Daniel T.L., Helmuth, B.S., Saunders, W.B., Ward, P. Septal complexity in ammonoid cephalopods increased mechanical risk and limited depth // Paleobiol., 1997. V. 23, № 4. P. 470–481.

Ebel K. Mode of life and soft body shape in heteromorph ammonites // Lethaia. 1992. V. 25, № 2. P. 179–193.

Fisher D.C. Progress in organismal design // Patterns and processes in the history of life. Berlin, Springer: 1986. P. 99–117.

Garcıa-Ruız J. M., Checa A., Rivas P. On the origin of ammonoid sutures // Paleobiol, 1990. V. 16, № 3. P. 349–354.

Gould S. J. On replacing the idea of progress with an operational notion of directionality // Evolutionary progress. Chicago: Univ. Chicago Press, 1988. P. 319–338.

Hassan M.A., G. Westermann, G.E.G., Hewitt R.A., Dokainish M. A. Finite-element analysis of simulated ammonoid septa (extinct Cephalopoda): septal and sutural complexities do not reduce strength // Paleobiol. 2002. Vol. 28(1). P. 113–126.

Henderson R.A. A muscle attachment proposal for septal function in Mesozoic ammonites // Palaeontol. 1984. V. 27. № 3. P. 461–486.

Hewitt R. A., Westermann G. E. G. Function of complexly fluted septa in ammonoid shells I. Mechanical principles and functional models // N. Jb. Geol. Palaontol. Abh. 1986. V. 172. № 1. P. 47–69.

Hewitt R. A., Westermann G. E. G. Function of complexly fluted septa in ammonoid shells II. Septal evolution and conclusions: N. Jb. Geol. Palaeont. Abh. 1987. V. 174. № 2. P. 135–169.

Imlay R. W. Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet regions // US Geol. Surv. Prof. Pap. 1953. № 249-B. P. 41-108.

Kulicki C. The ammonite shell: Its structure, development and biological significance // Palaeont. Polonica. 1979. V. 39. № 1. P. 79–142.

Kulicki C., Mutvei, H. Functional interpretation of ammonoid septa // Fractals in Physics. Amsterdam, 1988. P. 177–180.

Lewy Z. The function of the ammonite tluted septal margin // Journ. Paleontol. 2002. V. 76. P. 63-69.

Lutz T. M., Boyajian G. E. Fractal geometry of ammonoid sutures // Paleobiol. 1995. V. 21. № 3. P. 329–342.

Mutvei, H. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids // N. Jb. Geol. Palaontol. Abh. 1967. V. 129. P. 157–166.

Oloriz F., Palmqvist P. Sutural complexity and bathymetry in ammonites: Fact or artifact? // Lethaia. 1995. V. 28. V. 2. P. 167–170.

Oloriz F., Palmqvist P., Perez-Claros J. A. Recent advances in morphometric approaches to covariation of shell features and the complexity of suture lines in Late Jurassic ammonites, with reference to the major environments colonized // Advancing research on living and fossil cephalopods. NY: Plenum Press, 1999. P. 273–293.

Oloriz F., Palmqvist P., Perez-Claros J. A. Morphostructural constraints and phylogenetic overprint on sutural frilling in Late Jurassic ammonites // Lethaia. 2002. V. 35. P. 158–168.

Perez-Claros J. A., Palmqvist P., Oloriz F. First and Second Orders of Suture Complexity in Ammonites: A New Methodological Approach Using Fractal Analysis // Mathemat. Geol.. 2002. V. 34. № 3. P. 323–343.

Pfaff E. Ueber Form und der Ammonitensepten und ihre Beziehungen zur Suturline // Jber. Nieder. Geol. Ver. 1911. V. 4. № 1. P. 207–223.

Saunders W. B. The ammonoid suture problem: Relationships between shell and septum thickness and suture complexity in Paleozoic ammonoids // Paleobiol. 1995. V. 21. № 3. P. 343–355.

Saunders W. B., Work D. M. Shell morphology and suture complexity in Upper Carboniferous ammonoids // Paleobiol. 1996. V. 22. № 2. P. 189–218.

Saunders W. B., Work D. M. Evolution of shell morphology and suture complexity in Paleozoic prolecanitids, the rootstock of Mesozoic ammonoids // Paleobiol. 1997. V. 23. № 3. P. 301–325.

Seilacher A. Mechanische Simulation und funktionelle Evolution des Ammoniten-Septums // Palaont. Z. 1975. V. 49. № 3. P. 268–286.

Seilacher A., LaBarbera M. Ammonites as cartesian divers // Palaios. 1995. V. 10. № 6. P. 493–506.

Spath L. Notes on ammonites // Geol. mag. 1919. V. 56. № 6. P. 27–35.

Stanley S. M. An explanation of Cope's rule // Evolution. 1973. V. 27. № 1. P. 1–26.

Ward P. D. Function of cameral water in Nautilus // Paleobiol. 1980. V. 6. № 2. P. 168–172.

Ward P. D. The natural history of Nautilus. London: Allen & Unwin, 1987. 267 p.

Westermann G.E.G. The significance of septa and sutures in Jurassic ammonite systematics // Geol. Mag. 1958. V. 95. P. 441–455.

Westermann G.E.G. Form, structure and function of shell and siphuncle in coiled Mesozoic ammonoids // Royal Ontario Museum. Life Sci. Contrib. 1971. V. 78. P. 1–39.

EVALUATION OF SUTURAL COMPLEXITY AND FUNCTIONAL ASPECTS OF SEPTAL SHAPE IN AMMONOIDS

D.N.Kiselev

Changes in the sutural complexity in some Jurassic Cardioceratidae and two Cretaceous ammonites are studied using the Westermann index (sinuosity). It is show that the sutural complexity does not always correlate with the morphological and bathymetric parameters of the shell and often simply reflects a phylogenetic trend. This suggests that the intricately shaped ammonitic septum was multi-functional.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЦЕФАЛОПОД

ВКЛАД А.А. БОРИСЯКА В ИЗУЧЕНИЕ ЦЕФАЛОПОД ДОНЕЦКОЙ ЮРЫ

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва
ira@sgm.ru

Алексей Алексеевич Борисяк (1872–1944)

Термин «донецкая юра» прочно вошёл в геологическую литературу в конце XIX века. «Под именем донецкой юры известны выходы юрских отложений в области северо-западной окраины донецкого кряжа. Вместе с польской донецкая юра принадлежит южнорусской полосе юрских отложений, отличающейся от юры среднерусской, как литологическим составом своим, так и фаунистически. Но в пределах этой полосы донецкая юра обладает в достаточной мере своеобразными чертами, чтобы не только географически быть выделенной в особую область» (Борисяк, 1917, с. 1). Разрезы юрских отложений изучались, в основном, в области их наибольшего развития – по берегам р. Северский Донец на территории бывшего Изюмского уезда Харьковской губернии, поэтому в некоторых работах встречается термин «изюмская юра».

Первые сведения о присутствии в этом регионе юрских отложений привёл в 1841 г. Г. Бледе, который указал, что в геологическом строении Харьковской губернии принимают участие каменноугольные, юрские, меловые и третичные образования. Юрские отложения он разделил на два яруса: нижний, представленный преимущественно песчаником, и верхний, сложенный оолитовым известняком. Из ископаемых остатков, определением которых занимался Э.И Эйхвальд, указаны двустворчатые и брюхоногие моллюски, из головоногих одна форма – Ammonites placatilis (Бледе, 1841). Позднее юрские отложения в Харьковской губернии были осмотрены Р.И. Мурчисоном и сопоставлены им с «верхним оксфордским оолитом». Сведения о донецкой юре приводятся затем в работах И.Ф. Леваковского, Н.Д. Борисяка, А.В. Гурова, Г.А. Траутшольда.

Впервые ископаемые донецкой юры– остатки морских ежей, гастропод, двустворчатых и лопатоногих моллюсков, брахиопод, описал и изобразил в небольшой статье Траутшольд (1862).

Гуров (1869) охарактеризовал ископаемые донецкой юры, среди которых и немногочисленные цефалоподы – фрагмент ростра белемнита (Belemnites sp.) и ядра аммонитов Ammonites plicatilis и Am. cordatus.

В 1878 г., во время путешествия по югу России, Траутшольд осмотрел юрские обнажения на правом берегу р. Донец в окрестностях г. Изюм. В публикации, написанной по результатам проведенных исследований, он отметил, что ископаемые донецкой юры немногочисленны, в основном это серпулы, двустворчатые моллюски, из которых преобладали представители рода Exogyra, лопатоногие моллюски рода Dentalium, брахиоподы, кораллы. Из цефалопод ему удалось найти лишь обломки белемнитов. Траутшольд писал, что поскольку донецкая юра отличается от других юрских образований России и «представляет много аналогичного с западноевропейскими образованиями, то было бы желательно, чтобы изолированная донецкая юрская область заслужила большого внимания со стороны молодых русских геологов и чтобы они подверг-

ли её более основательному изучению» (Траутшольд, 1878, с. 8).

Позднее Гуров опубликовал работу, в которой разделил донецкую юру на нижний, или песчаниковый ярус, который отнёс к лейасу, и верхний ярус, в котором различал плотный известняк; коралловый оолит и неринеевый мергель. Из нижнего яруса он описал по небольшому фрагменту Ammonites sp. (Stephanoceras sp.) и привел его лопастную линию. Из верхнего яруса им охарактеризованы головоногие, большая часть которых происходит из оолитового известняка – Ammonites (Perisphinctes) plicatilis (Sowerby), Am. (Amaltheus) cordatus Sowerby, Belemnites panderianus d`Orbigny. Одна форма Am. (Aspidoceras) perarmatus Sowerby описана из плотного кремнистого известняка. Анализ ископаемой фауны, прежде всего головоногих, позволил Гурову сопоставить плотные известняки с оксфордом, коралловый оолит с Coral rag Западной Европы, неринеевый мергель считать замещающим кимеридж и представляющим переход к меловой системе (титону). Гуров пришёл к выводу, что «на Донце сталкиваются фауны двух провинций – северно-русской и среднеевропейской» (Гуров, 1882, с. 320).

С.Н. Никитин, изучив коллекцию ископаемых донецкой юры, собранную В.А. Домгером, определил в ней аммониты Cardioceras cordatum Sow., Cardioceras vertebrale Sow., Aspidoceras perarmatum Sow. и др., которые, по его мнению, представляют среднерусскую фауну нижнего оксфорда (Никитин, 1886).

Таким образом, к концу XIX в. находки цефалопод в донецкой юре были очень немногочисленны, и эта группа ископаемых оставалась практически не изученной.

В 1897 г., по поручению Геологического комитета, исследования в Изюмском уезде начали В.А. Наливкин, проводивший геологическую съёмку в восточной части уезда, и Н.В. Григорьев, который занимался сбором палеоботанического материала. В 1898 г. к ним присоединился молодой геолог А.А. Борисяк, которому была поручена съёмка западной части уезда. Работы были продолжены летом 1899 г. и во время их проведения В.А. Наливкин и Н.В. Григорьев погибли. Обработку всего собранного материала пришлось проводить Борисяку, причем для выяснения некоторых спорных вопросов летом 1901 г. ему пришлось совершить ещё несколько дополнительных экскурсий в Изюмском уезде. По материалам геолого-съемочных работ он подготовил обобщающую монографию (1905 г.).

Исследования, проведенные в Изюмском уезде, «доставили обильный, в значительной степени новый материал» по ископаемым цефалоподам, который и лег в основу первой крупной палеонтологической работы Борисяка (1908). Работа написана по результатам изучения палеонтологического материала, собранного как им и В.А. Наливкиным в Изюмском уезде, так и Н.Н. Яковлевым в прилегающей с юго-востока местности. Кроме того, Борисяк ознакомился с коллекциями, хранящимися в Геологическом кабинете Харьковского университета и музее Горного института в Санкт-Петербурге. Таким образом, в его распоряжении «имелся почти весь музейский материал по цефалоподам донецкой юры» (Борисяк, 1908, с. VI). В предисловии к работе Борисяк отмечает, что ископаемые головоногие в имеющихся коллекциях немногочисленны и в основном плохой сохранности, и не представляют большого палеонтологического интереса. Однако донецкая юра, «лежащая на пути между разнообразными юрскими бассейнами», вызывает несомненный геологический интерес. Работа, посвященная цефалоподам донецкой юры, была необходима для фактического обоснования расчленения и корреляции юрских отложений. Этой публикацией он преследовал ещё одну цель – «не дать бесследно пропасть тому труду, который был положен на обработку этой фауны двумя старшими товарищами автора: как известно, часть фауны донецких цефалопод была определена А.О. Михальским, а другая – обработана, под его руководством, В.А. Наливкиным. К сожалению, в рукописях ни того, ни другого исследователя не сохранилось описания определенных ими форм» (там же, с.V). В работе он пользовался определениями Михальского, лишь в редких случаях позволяя «себе некоторые отступления о них», но всю описательную работу Борисяку пришлось проделать заново.

В монографии Борисяк охарактеризовал 62 представителя головоногих, относящихся к подклассам Nautiloidea, Ammonoidea и Coleoidea (надотряду Belemnoidea). Наиболее многочисленны аммониты: 43 вида, отнесенные к 14 родам. Помимо описания известных видов, им установлены новые виды Cardioceras naliwkini, Cardioceras tenuistriatum, Witchellia rossica, W. isjumica, W. kamenka, Aspidoceras indo-rossicum, A. nikitini, Kosmoceras michalskii, Parkinsonia doneziana. Исследования А.А. Борисяка не подтвердили предположения А.П. Павлова (1886) о присутствии в коралловом оолите аммонитов зоны Aspidoceras acanthicum. Экземпляр, определённый Гуровым как Kosmoceras. а Павловым как Hoplites, был им отнесён к роду Peltoceras. А.А. Борисяк отмечает, что и Н.А. Богословский, осмотрев аммониты донецкой юры, не обнаружил форм, близких к роду Hoplites (Борисяк, 1908, с. 26).

Основываясь на изучении цефалопод, Борисяк выделил в донецкой юре нижнеюрские (верхний лейас), среднеюрские (байосские, предположительно батские, и келловейские) и верхнеюрские (оксфордские и, возможно, кимериджские) отложения. Таксономический анализ позволил сделать вывод о распространении во всей донецкой юре фауны среднеевропейского типа и отсутствии средиземноморских форм. Восстанавливая историю морских бассейнов этого региона, Борисяк писал, что в нижнеюрское время морской бассейн трансгрессировал с юга из крымско-кавказского, на что указывает некоторое сходство фаун обоих бассей-

нов. В конце байоса площадь бассейна увеличивается, он распространяется на северо-восток и, возможно, соединяется с польским бассейном на западе и с каспийским на востоке. Из батских цефалопод описаны лишь две формы аммонитов и это, по мнению автора, не позволяет проводить сравнение с другими бассейнами. В келловейском веке донецкий бассейн сообщается со среднерусским морем. Доказательством тому служат аммониты, представленные преимущественно родом Quenstedtoceras, принадлежащие к типичными формам, распространенным в одновозрастных отложениях средней России. Два представителя рода Aspidoceras (виды A. ponderosus и A. babeanum), по наблюдениям автора, уже несут в себе черты оксфордских форм, но появляются в донецком бассейне раньше, подобно индийским. В раннем оксфорде сохраняется связь со среднерусским морем, и, соответственно, наибольшее распространение в отложениях этого возраста получили аммониты рода Cardioceras, преимущественно те же виды, что и в нижнем оксфорде среднерусской юры. Отличием от одновозрастных отложений средней России являются многочисленные и разнообразные представители рода Peltoceras, среди которых преобладают среднеевропейские виды, но отмечается присутствие и индийских форм. Здесь же встречены аммониты Peltoceras aff. sayni, которые известны из французской и польской юры. Начиная с позднего оксфорда история развития морского бассейна обрывается, но Борисяк предполагал, что перекрывающие оксфордские отложения оолитовые известняки, возможно, сформировались в кимериджский век (Борисяк, 1908). Присутствие в донецкой юре среднерусских форм с «незначительной примесью» западноевропейских и индийских объясняется, по мнению Борисяка, географическим положением донецкой юры «ближе к открытому пути между европейским и индийским бассейнами» (Борисяк, 1917, с. 16)

Монография Борисяка стала первой крупной работой, посвященной изучению цефалопод донецкой юры. До настоящего времени, несмотря на достаточно долгую историю изучения донецкой юры, «монографическое изучение аммонитов байоса и бата этого региона, если не учитывать многочисленных указаний «в списках», сводится по существу к единственной работе А.А. Борисяка» (Митта и др., 2004, с. 16).

Список литературы

Борисяк А.А. Геологический очерк Изюмского уезда и прилегающей полосы Павлоградского и Змиёвского уездов. Северо-западная окраина Донецкого кряжа // Тр. Геол. Ком. Нов. сер. 1907. Вып. 3. 423 с.

Борисяк А.А. Фауна донецкой юры. I. Cephalopoda // Тр. Геол.Ком. Нов. сер. 1908. Вып. 37. 92 с.

Борисяк А.А. Донецкая юра // Геология России. 1917. Т. 3. Ч. 2. Вып. 3. 18 с.

Бледе Г. Геогностическое описание Харьковской губернии // Горн. журн. 1841. Ч. 2. Вып. 5. С. 179–196.

Гуров А.В. Геологические исследования в южной части Харьковской губернии и прилежащих местностях. Харьков. 1869. 190 с.

Гуров А.В. К геологии Екатеринославской и Харьковской губерний. Харьков. 1882. 446 с.

Никитин С.Н. Географическое распространение юрских осадков в России // Горн. журн. 1886. Т. 4. № 10. С. 96–146.

Митта В.В., Барсков И.С., Грюндель Й. и др. Верхний байос и бат в окрестностях Саратова // VM-Novitates. Новости из Геологичесского музея им. В.И. Вернадского. 2004. № 12. 39 с.

Павлов А.П. Аммониты зоны Aspidoceras acanthicum Восточной России // Тр. Геол. Ком. 1886. Т. 2. № 3. 91 с.

Траутшольд Г.А. Об изюмской юре // Изв. Петр. Земл. и Лесн. акад. Год первый. 1878. Вып. 3. С. 1–8.

Trautschold H. Ueber den Korallenkalk des Russischen Jura // Bull. Soc. Nat. Moscou. 1862. T. 35. № 2. S. 56—574.

THE CONTRIBUTION OF A.A. BORISSYAK TO THE STUDIES OF CEPHALOPODS FROM THE JURASSIC BEDS OF THE DONETS BASIN

I.A. Starodubtseva

The history of Jurassic cephalopods in the Donets Basin is discussed in the context of A.A. Borissyak's ammonoid research in this region.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Т.Б. Леонова Василий Ермолаевич Руженцев – 110 лет со дня рождения 3

Г.Н. Киселев Захар Григорьевич Балашов – сто лет со дня рождения 9

Р.В. Кутыгин Василий Ермолаевич Руженцев – основоположник исследований позднепалеозойских аммоноидей Северо-Востока Азии 13

Эволюция, филогенез, экология цефалопод

А.В. Попов Основные черты эволюции головоногих и их систематики 15

В.А. Бизиков Гомологии структурных элементов раковин рецентных и ископаемых Coleoidea 19

S. von Boletzky From mask to revelation – another look at the metaphoric larva of Cephalopods 22

Ч.М. Нигматуллин Два направления становления эунектона в эволюции кальмаров и других групп океанических эунектеров 24

А.П. Ипполитов, В.А. Бизиков, М.А. Рогов Морфо-функциональная интерпретация строения мезозойских белемнитов 27

С.В. Николаева, В.А. Коновалова, М.С.Афанасьева О развитии франских радиолярий и аммоноидей в Тимано-Печорском бассейне 31

Е.С. Соболев, Э. Градинару Эволюция ортоцерид, наутилид и аулакоцерид на рубеже раннего и среднего триаса в Тетической области 36

Е.Ю. Барабошкин, И.А. Михайлова Род Paraspiticeras (Ammonoidea): проблемы распространения и эволюции 38

Д.Н. Киселев Параллельная эволюция арктических и среднерусских Paracadoceras (Cadoceratinae, Ammonoidea) 41

М.А. Рогов, В.А. Перминов Первые находки кимериджских и берриасских аммонитов со следами окраски 47

В.Б. Сельцер Аномальные фрагмоконы позднекелловейских кардиоцератид (Ammonoidea) 50

Новое в систематике цефалопод

Г.Н. Киселев Строение сифонно-сосудистой системы и классификация отряда Actinocerida 52

С.В. Николаева О находке аммоноидей рода Cabrieroceras на Салаире 56

Ю.С. Репин Особенности внутреннего строения раковин раннетоарских аммонитов родов Tiltoniceras и Eleganticeras 59

А.П. Ипполитов, И.А. Зибров, А.И. Тищенко Новые находки фрагмоконов Aulacoceratida (Coleoidea) в нижнеюрских отложениях Горного Крыма 61

В.В. Митта Первые находки аптихов в верхнем бате Русской платформы 66

В.В. Митта, Ю.И. Богомолов Новые данные о Delphinites (Ammonoidea) в нижнем валанжине Русской платформы 69

Д.Б. Гуляев, М.А. Рогов Макроцефалиды (Sphaeroceratidae, Ammonoidea) в раннем келловее Восточно-Европейского суббореального морского бассейна 72

Л.И. Каменцев О белемнитах пограничных отложений юры и мела Рыбинского района Ярославской области 75

В.В. Аркадьев Аммониты родов Euthymiceras и Neocosmoceras (Neocomitidae) из берриаса Горного Крыма 77

А.Е. Игольников Некоторые проблемы систематики берриасских Craspeditidae Spath (Ammonoidea) 80

А.А. Касумзаде, С.А. Ахмедова Основные закономерности пространственно-временного распределения нижнемеловых аптихов Большого Кавказа (Азербайджан) 83

Ю.С. Репин О бореальных Phylloceratida 85

Биостратиграфия, биогеография, тафономия

И.С. Барсков О пространственном распределении неаммоноидных цефалопод в палеозое 86

В.А. Коновалова, С.В. Николаева, В.Ф. Шульга Аммоноидеи из каменноугольной угленосной формации Львовско-Волынского бассейна..... 89

О.П. Шиловский, И.С. Барсков Наутилиды среднепермского рифового комплекса Волго-Уральской области. Особенности захоронения, таксономического состава и экологии 92

О.П. Шиловский, Т.Б. Леонова Первая находка среднепермских аммоноидей с территории Марий-Эл 96

М.С. Бойко Аммоноидеи из пограничных отложений артинского и кунгурского ярусов разреза Мечетлино (Башкирия)..... 99

К.В. Борисенков Аммоноидеи бассейна реки Кобылка (Северный Урал) 102

Д.А. Рубан Динамика разнообразия триасовых и юрских аммоноидей Кавказа и трансгрессивно-регрессивные циклы.....105

Д.Б. Гуляев Эволюция и стратиграфическое значение среднеюрского бореального рода Paracadoceras (Cardioceratidae, Ammonoidea) 107

В.Г. Князев, Р.В. Кутыгин, С.В. Меледина Кадоцератины и зональная стратиграфия нижнего келловея севера Сибири 110

А.С. Алифиров Особенности таксономической идентификации аммонитов из керна скважин и биостратиграфия волжского яруса Западной Сибири..... 118

А.Ю. Березин Аммониты пограничных слоев волжского
и рязанского ярусов бассейна Суры 121

М.А. Рогов, А.Е. Игольников Аммониты рода Bochianites
из нижнего мела Панбореальной надобласти и их значение
для палеобиогеографических реконструкций 124

Морфология и методы ее изучения

Р.В. Кутыгин Методика изучения формы медиальной спирали аммоноидей 127

Д.Н. Киселев Оценка сложности лопастной линии
и функциональные аспекты формы перегородки раковин аммонитов 131

История изучения цефалопод

И.А. Стародубцева Вклад А.А. Борисяка в изучение цефалопод донецкой юры 137

Научное издание
Современные проблемы изучения головоногих моллюсков
Материалы Всероссийского совещания

Ответственные редакторы: Т.Б. Леонова, И.С. Барсков, В.В. Митта

Подписано в печать 03 марта 2009 г.
Печать офсетная, 16,5 печ. листов. Тираж 200 экз.
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии ИП Скороходова