

**Российская академия наук
Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка
Кафедра палеонтологии геологического факультета
Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова
Палеонтологическое общество при РАН
Секция палеонтологии Московского общества
испытателей природы
Программа фундаментальных исследований Президиума РАН
«Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2)**

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

Выпуск 4

Москва, 2015

УДК 564.5

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2 – 4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИНРАН. 2015. 138с. (53 илл., 16 фототаблиц).

В сборнике опубликованы материалы, представленные на совещании «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия». В статьях рассмотрены вопросы эволюции, филогенеза, морфогенеза и экогенеза; систематики и номенклатуры; биостратиграфии, биогеографии и тафономии; морфологии и методики исследования ископаемых и современных головоногих моллюсков. В специальном разделе кратко освещен научный вклад выдающихся русских исследователей цефалопод К.Н. Несиса, А.А. Кейзерлинга, А.О. Михальского и американского палеонтолога Дж. П. Смита.

Сборник предназначен для научных сотрудников, преподавателей ВУЗов, аспирантов, студентов старших курсов, специализирующихся по палеонтологии и зоологии беспозвоночных.

Сборник издан при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

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

Contributions to current cephalopod research: Morphology, Systematics, Evolution, Ecology and Biostratigraphy. Proceeding of conference (Moscow, 2 – 4 April, 2012); Russian Academy of Sciences, Borissiak Paleontological Institute; eds. T.B. Leonova, I.S. Barskov, V.V.Mitta.

© Коллектив авторов, 2015

© ПИН РАН, 2015

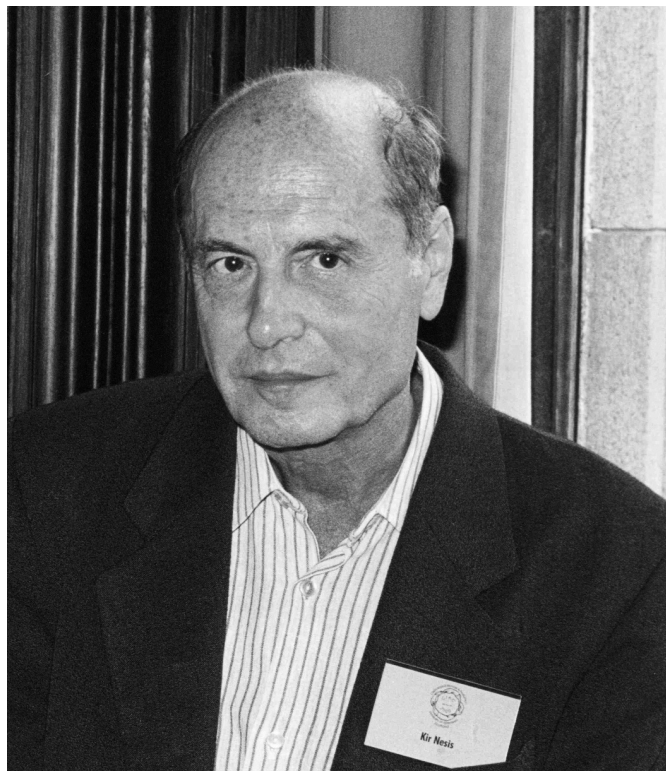
© обложка М.С. Бойко, М.П. Шерстюков

КИР НАЗИМОВИЧ НЕСИС (1934–2003) – К 80-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ

Ч.М. Нигматуллин

Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
и океанографии (АтланНИРО), Калининград

squid@atlant.baltnet.ru



Несис К.Н. г. Абердин, Шотландия, 1999

Кир родился 9 января 1934 г. в Москве в интеллигентной семье. От своих родителей он унаследовал неуемную любознательность, высокую скорость и образность мышления, замечательную память и хорошие лингвистические способности. В 1938 г. его отец архитектор был арестован и расстрелян. Его мама посвятила всю оставшуюся жизнь единственному сыну. На Кире вплоть до 1953 г. был официальный ярлык «сына врага народа». В 1951 г. после окончания школы он смог поступить лишь в Московский технический институт рыбной промышленности и хозяйства. Этот институт не считался престижным и детям «врагов народа» поступать туда позволяли. Специализировался на кафедре гидробиологии в области изучения морского бентоса под руководством выдающегося гидробиолога Н.С. Гаевской. По окончании института поступил на работу в лабораторию биологии моря По-

лярного научно-исследовательского института морского рыбного хозяйства и океанографии (ПИНРО, Мурманск), где работал в 1956–1960 и 1963–1966 гг. пройдя путь от младшего научного сотрудника до заведующего лабораторией. В эти годы он изучал фауну и экологию донной фауны Северной Атлантики и Арктики. В 1960–1963 гг. Кир учился в аспирантуре Зоологического Института АН СССР (Ленинград) под руководством выдающегося морского гидробиолога А.Ф. Гурьяновой. Кандидатскую диссертацию защитил в 1963 г. на тему «Донная фауна рыбопромысловых районов северной Атлантики и приатлантической Арктики как показатель продуктивности и режима вод». В эти годы он опубликовал 43 статьи по фаунистике, зоогеографии и экологии бентоса и стал авторитетным исследователем морского бентоса. В 1966 г. Кир вернулся в родную Москву. После непродолжительной работы в Президиуме АН СССР (1966–1967 гг.), в 1967 г. он перешел на работу в Институт океанологии АН СССР, где до конца жизни работал последовательно в должностях старшего, ведущего и главного научного сотрудника. Основной тематикой его исследований стала биология головоногих моллюсков. В 1986 г. он защитил докторскую диссертацию «Океанические головоногие моллюски: распространение, экология, эволюция». 8 января 2003 г. Кир внезапно ушел из жизни полный планов на будущее.

Кир был замечательным достойным человеком. В любом сообществе он выделялся своей особостью. Его характерными чертами были доброта, готовность прийти на помощь, терпимость, незлобивость, обязательность, демократичность, уважительность к людям, деликатность и скромность. Он был замечательный, верный друг, и его отношение к друзьям особенно ярко проявлялись, «вырываясь» наружу, когда с ними случалась беда. Он приходил на помощь неназойливо и помогал всем, чем мог. Одной из основополагающих черт его личности была обязательность, неукоснительное выполнение обещанного. Кир с большим уважением относился к интересам коллег и вообще других людей. Он был очень терпим и добр к людям, и принимал их такими, каковы они есть. В общении с учениками и соавторами Кир был очень мягок и никогда не «давил» своим авторитетом и не навязывал свою точку зрения.

В его общении с учениками и младшими коллегами полностью отсутствовали нравоучения и поучения.

Одной из важнейших и определяющих характеристик Кира была феноменальная любознательность. Она проявлялась и в его интересе к объектам исследования, людям, природе и к новым местам. Для него были присущи обширная память и энциклопедические познания во многих областях знания, чрезвычайно высокая скорость поглощения и обработки любой информации, высочайшие степени самоотдачи и концентрации на изучаемом предмете или проблеме и высокий уровень культуры во всем, что он делал. Кира часто называли «ходячей энциклопедией» и среди коллег вошло в поговорку выражение: «Кир знает все!». Делиться своими знаниями была его естественной и бескорыстной потребностью. Всех поражала его скорость чтения текстов. Она была во много раз выше обычной. Было такое ощущение, что он жил в иной системе координат с иными скоростями передачи, усвоения и переработки информации, с высокой интенсивностью внутренней жизни. Особенно ярко суть его личности натуралиста проявлялась во время подъема трала и разборки улова, или же во время разборки содержимого музейных банок с интересующими его животными. Он концентрировался, с нетерпением ожидая встречи с Новым. Такого же предельного уровня концентрация была у него и во время написания текстов. Количество сделанного им в единицу времени поражает. При этом нужно учесть, что он провел в морских экспедициях около 10 лет чистого времени своей жизни. Но и в рейсах он использовал каждую свободную минуту для работы с литературой, написания и реферирования статей.

Когда пытаешься осмыслить, все что сделал Кир как ученый, первое что бросается в глаза — это широта интересов и полнота его реализации в науке. В его архиве отсутствуют незавершенные и неопубликованные работы: все, что было написано, доводилось до публикации. В его наследии ярко проявились самые разнообразные направления научной реализации — от новаций, синтеза, глубокого анализа, описания фактов и их систематизации до блестящей популяризации. Все это естественно и целостно сочеталось в личности Кира. По-видимому, это целостное единство столь разнородных качеств и было одним из важных достоинств его личности. Все это вместе с высочайшей самодисциплиной, выдающейся памятью и нацеленностью на завершение начатой работы позволило ему сделать чрезвычайно много для одного человека. В течение 46 лет научной работы он опубликовал 480 печатных работ, в том числе 7 книг и 300 статей большого объема, посвященных синэкологии морского бентоса, биологии различных групп морских донных беспозвоночных, систематике, зоогеографии, экологии и эволюции головоногих, общим проблемам морской зоогеографии, экологии и теории эволюции. Одновременно с научной работой Кир в течение 44 лет занимался популя-

ризаторской деятельностью и опубликовал 130 научно-популярных статей в ведущих советских/российских журналах, главным образом в «Природе», и книгу, вышедшую посмертно в 2005 г. Яркий след он оставил и в реферативном журнале ВИНТИ: за 36 лет подготовил и опубликовал 30.5 тысяч рефератов статей по экологии и зоологии: реферировал в среднем 70 статей в месяц!

Большую часть жизни Кир посвятил изучению головоногих. Его выдающийся вклад в познание этой группы моллюсков и формирование парадигмы их биологии по достоинству оценен международным сообществом исследователей. За 35 лет исследований головоногих появилось 290 публикаций Кира, посвященных различным аспектам биологии этих моллюсков, включая все 7 его книг и 80 объемистых монографических статей. Он описал 29 новых таксонов головоногих — подвиды, виды, роды и семейство, 25 из них валидны и сейчас. Из наиболее важных результатов его исследований можно выделить следующее. Им были обоснованы и разработаны: макросистема современных головоногих; их экологическая классификация; схема зоогеографической зональности Мирового океана по головоногим, выделены центры видообразования, фаунистические регионы и провинции и описана история формирования современных ареалов некоторых групп головоногих на основе палеогеографических и палеоклиматических данных; схема вертикального распространения пелагических головоногих и классификация их вертикальных онтогенетических миграций; оценена общая биомасса и годовая продукция океанических головоногих, выделены основные закономерности распределения их обилия в Мировом океане; описано развитие личинок многих видов кальмаров и осьминогов и выделены основные типы раннего постэмбрионального развития головоногих; сформулированы идеи об основных направлениях адаптивной радиации головоногих, экологических механизмах их эволюции, морфологических конвергенциях и параллелизмах и предложена гипотеза о механизмах прогрессивной эволюции группы; монографически описана биология 12 семейств головоногих и нескольких десятков видов; сделаны обобщения о популяционной структуре массовых видов кальмаров; выполнены региональные сводки данных о фауне, зоогеографии и экологии головоногих ряда районов Тихого, Индийского и Атлантического океанов и системы подводных хребтов и возвышенностей открытого океана.

Кир был участником более 30 морских экспедиций в моря России и в самые различные районы Мирового океана от Арктики до Антарктики. Через его руки «прошли» представители практически всех групп головоногих моллюсков мировой фауны. Этому способствовали и его тесные дружеские связи с коллегами из всех океанических рыбохозяйственных институтов СССР: все их обширнейшие сборы были рассмотре-

ны Киром. Все это, вместе с хорошим знанием мировой литературы по группе и высокой таксономической культурой, позволило ему составить первый определитель головоногих мировой фауны (вышел в свет на русском в 1982 г. и английском в 1987 г.). Этот определитель — одно из главнейших его достижений. Никто до него и после не отважился на такую титаническую работу. Вот уже почти три десятилетия во всем мире он является стандартным руководством по знакомству с головоногими и их определению. Тогда же им был составлен и опубликован (1984 г.) полевой определитель личинок и ранней молодежи 182 видов головоногих. Логическим следствием этой работы было появление в

1985 г. его замечательной книги «Океанические головоногие: распространение, жизненные формы, эволюция» (М.: Наука). Ее содержание далеко выходит за пределы ее названия и, вместе с определителями, является по существу энциклопедией наших знаний о биологии современных головоногих. Основные идеи этой книги, особенно касающиеся зоогеографии, количественного распространения и оценки биомассы, экологической классификации и экологическим механизмам эволюции класса актуальны и сегодня.

В целом, все сделанное Киром в области изучения головоногих можно оценить, не боясь высоких слов, как научный подвиг!

KIR NAZIMOVICH NESIS (1934–2003)

Ch.M. Nigmatullin

The biography of the outstanding cephalopod researcher Kir Nesis (1934–2003), and the results of his scientific research, are presented.

К 150-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ДЖЕЙМСА ПЕРРИНА СМИТА (1864–1931)

Т.Б. Леонова

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



Джеймс Перрин Смит

В конце 2014 года исполнилось 150 лет со дня рождения одного из крупнейших американских палеонтологов Джеймса Перрина Смита. Имя Смита связано не только с изучением аммоноидей, но и с первыми глубокими исследованиями эволюционных процессов: онто-филогенетическими, морфогенетическими и биогеографическими.

Судя по сведениям из биографии (Blackwelder, 1965), один из его предков, хирург Британских вооруженных сил прибыл из Англии в 1745 г. и поселился в Вирджинии. Родители Смита принадлежали к прослойке средних землевладельцев, были хорошо образованы, особенно в вопросах классической литературы, религии и искусства. Смит родился во время гражданской войны, в связи с этим его раннее образование было домашним. После окончания школы и колледжа поступил в университет Вандербильта (1884–1887), и по окончании получил степень мастера искусств. Сначала работал преподавателем математи-

ки в высшей школе, но вскоре начал активно изучать химию, геологию и минералогию и в конце восьмидесятых приобрел квалификацию геолога и химика. Получил должность ассистента-геолога в Геологической службе Арканзаса, где успешно сотрудничал с энергичным молодым директором Дж. Браннером. Во время полевых работ (1892–1900 гг.) Смит собрал богатую коллекцию каменноугольных ископаемых, которая легла в основу одной из его наиболее важных работ (Smith, 1903). В 1890–1892 гг. при финансовой поддержке родных он поехал учиться в Германию, в Геттинген. Там он глубоко погрузился в изучение триасовых аммонитов Баварии и в 1892 г. получил степень PhD. В процессе исследования Смит часто ездил в Мюнхен для консультаций с профессором К. Циттелем, с которым сохранил связь на многие годы и даже написал главу по цефалоподам для нового издания учебника Циттеля.

После возвращения в США Смит занял должность ассист-профессора палеонтологии и минералогии в Стэнфордском ун-те в Калифорнии, где проработал почти 40 лет в должности профессора геологии и палеонтологии. Центром его исследований стали триасовые аммониты, особенно их онтогенеза, филогения, экология и миграции. Естественно, при этом он занимался стратиграфией триаса, его палеогеографией, а также корреляцией триасовых отложений Америки и Западной Европы.

В последнее десятилетие девятнадцатого века под влиянием работ Альфеуса Хайетта, пионера в области применения биогенетического закона в изучении филогении цефалопод и автора закона акселерации, Смит начал активно работать в этом направлении. В 1897 г. он опубликовал две работы по эволюции морфогенеза: «Comparative study of paleontology and phylogeny» и «The development of Glyphioceras and the phylogeny of the Glyphioceratidae». Кроме этого, в 1898–1900 г. он написал еще несколько работ по онтогенезу отдельных таксонов. Одна из его работ посвящена биогенетическому закону с точки зрения палеонтолога (Smith, 1900). Смит руководствовался законом акселерации Хайетта с поправками Копа, т.е. определял процессы ретардации как аналогичные процессам акселерации, но с обратным знаком. Он проповедывал применение «естественной» классификации, основанной на из-

учении онтогенезов на полвека раньше признанных основателей этого метода О. Шиндевольфа и В.Е. Руженцева. Возможно, некоторые исследования Смита сейчас выглядят несколько упрощенно, особенно те, где он приписывал названия конкретных аммоидных родов отдельным стадиям индивидуального развития и делал из этого соответствующие выводы. Например, отдельные онтогенетические стадии мелового рода *Schloenbachia* он описывал следующим образом: стадия девонского *Anarcestes* (2-я перегородка), стадия девонского *Tornoceras* (3-я перегородка), стадия девонского *Prionoceras* (4-я перегородка), стадия каменноугольного *Glyphioceras* (6-я перегородка) и так далее. Но в то время, на заре развития этого метода, тщательные исследования онтогенезов многочисленных таксонов приносили несомненную пользу. Именно тогда был заложен фундамент, на котором впоследствии и был построен онто-филогенетический метод изучения аммоидей.

В 1900 г. Смит лично познакомился с А. Хайеттом. Они решили написать совместный труд по всем аммонитовым родам триаса Америки. К сожалению, Хайетт умер в самом начале 1902 г. еще во время «планирования» этой монографии. Тем не менее, Смит написал ее и опубликовал под двойным авторством (Hyatt, Smith, 1905). Впоследствии он подготовил еще три больших работы по триасовым аммонитам, которые были опубликованы Геологической Службой США (Smith, 1914, 1927a, 1932, последняя - уже после смерти автора). Каждая из монографий была посвящена одному из отделов триаса. В них он описал и изобразил все известные на то время виды аммонитов из триаса Америки. Смит создал корреляционную схему стратиграфических подразделений триаса всего мира, а также классификацию триасовых аммонитов, основанную на их эволюции.

Смит — автор более 40 публикаций по палеонтологии, из них — около десятка монографий и разделов в монографиях по ископаемым головоногим. Посвящая значительное время описанию видов и родов, и разрабатывая стратиграфические последовательности мезозойских отложений, он никогда не ограничивался только этим. Ученый углубленно изучал те условия, события и изменения среды, которые обусловили эти явления. Во многих работах Смит анализирует географические, палеоклиматические изменения и миграции фаун как в триасе, так и в гораздо более широком интервале, от палеозоя до настоящего времени. Особенно подробно палеобиогеографические связи он исследовал в Тихоокеанском регионе (Smith, 1904). Много внимания уделял и проблеме границы между палеозоем и мезозоем. Одной из его значительных работ была опубликованная в Голландии монография по пермским головоногим о. Тимор (Smith, 1927b). К этому времени он был уже признан в научном сообществе как один из основных авторитетов в области изучения

аммоидей. Смит также публиковал много докладов и обзоров научных статей, чем способствовал популяризации палеонтологии.

Почти всю свою жизнь Смит был активным полевым геологом. Кроме Калифорнии, где собрал богатые коллекции аммоидей из отложений триаса, он проводил полевые работы в Арканзасе, Неваде и Айдахо. Многие его коллекции хранятся в Геологической службе США. К сожалению, в течение всей своей научной карьеры он никогда не получал адекватного финансирования для проведения исследований, как полевых, так и лабораторных (Blackwelder, 1965). По этой причине ему не удалось побывать в восточных штатах, а также в других странах. Не имея возможности посещать научные конференции, организуемые слишком далеко от Стэнфорда, он вел активную переписку со многими коллегами в США и Европе.

Профессор Смит был центром притяжения для студентов, особенно в лаборатории и при полевых исследованиях, где сумел привить своим ученикам интерес и желание работать над палеонтологическими проблемами. По отзывам коллег и студентов, Смит был не только замечательным ученым, но и очень добрым, отзывчивым, исключительно скромным, прекрасно воспитанным человеком с сильно развитым чувством собственного достоинства.

Дж. П. Смит был членом Палеонтологического об-ва США, членом Философского об-ва, в 1925 г. был избран членом Американской Академии наук, в 1928 получил золотую медаль Мэри Кларк Томпсон за исследования аммонитов.

Кроме многочисленных и очень качественных трудов по палеонтологии, имя Смита осталось и в названиях некоторых таксонов. Так, один из наиболее характерных родов пермских аммоидей *Perrinites* Böse, 1917 был назван в честь Джеймса Перрина Смита. Это название стало впоследствии и названием семейства *Perrinitidae* Miller et Furnish, 1940.

Список литературы

- Blackwelder E.* James Perrin Smith. Biograph. Memoirs. Nat. acad. of Sciences. Washington D.C. 1965. P. 293–308.
- Hyatt A., Smith J.P.* The Triassic cephalopod genera of America. U.S. Geol. Surv., Profess. Papers, 1905. V. 40. P. 1–394.
- Smith J.P.* Comparative study of paleontology and phylogeny. J. Geol. 1897. V. 5. P. 507–524.
- Smith J.P.* The development of *Glyphioceras* and the phylogeny of the *Glyphioceratidae*. Proc. Calif. Acad. Sci., 3d ser. 1897. V. 1. P. 105–129.
- Smith J.P.* The biogenetic law from the standpoint of paleontology. J. Geol., 1900. V. 8. P. 413–425.
- Smith J.P.* The Carboniferous ammonoids of America. U.S. Geol. Surv., Monogr., 1903. V. 42. P. 1–211.

Smith J.P. Periodic migrations between the Asiatic and the American coasts of the Pacific Ocean. Am. J. Sci., 1904. V. 17(4). P. 217–233.

Smith J.P. The middle Triassic marine invertebrate faunas of North America. U.S. Geol. Surv., Prof. Papers, 1914. V. 83. P. 1–254.

Smith J.P. Upper Triassic marine invertebrate faunas of North America. U.S. Geol. Surv., Profess. Papers, 1927a. V. 141. P. 1–262.

Smith J.P. Permian ammonoids of Timor // Jaarb. Mijnesen Ned. Indie. Verhand. 1927b. Bd. 1. P. 1–58.

Smith J.P. Lower Triassic ammonoids of North America. U.S. Geol. Surv., Profess. Papers, 1932. V. 176. P. 1–199.

**JAMES PERRIN SMITH (1864-1931)
(150TH ANNIVERSARY)**

T.B. Leonova

A biography and summary of the scientific contributions of the outstanding American palaeontologist James Perrin Smith are presented.

А.А. КЕЙЗЕРЛИНГ – ОДИН ИЗ ПЕРВЫХ ОТЕЧЕСТВЕННЫХ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД (К 200-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва

ira@sgm.ru



*Кейзерлинг Александр Андреевич (1815-1891).
Фототека Отдела истории геологии ГГМ РАН.*

Граф Кейзерлинг, один из выдающихся геологов, имя которого навсегда останется в науке вообще, так и в нашем Отечестве по преимуществу в списке лиц, положивших прочное основание геологии России. (Шмидт, Никитин, 1891)

Александр Андреевич Кейзерлинг (1815–1891), принадлежавший к одному из виднейших родов остзейского (прибалтийского) дворянства, родился 15 (27) августа 1815 г. на мызе Кабиллен в Курляндии (западная часть современной Латвии). Получив домашнее образование, он поступил в Берлинский университет на юридический факультет, но под влиянием А. Гумбольдта и Л. фон Буха стал изучать естественные науки

– геологию, палеонтологию и зоологию. Еще студентом А.А. Кейзерлинг вместе с И.-Г. Блазиусом (1809-1870) совершил научные экскурсии в Альпы и Карпаты, а в 1840 г. они совместно издали труд, посвященный позвоночным Европы.

С 1840 г. начинается новая страница в биографии А.А. Кейзерлинга, связанная с экспедициями по России, его геологическими и палеонтологическими исследованиями. Совместно с Блазиусом он получил приглашение принять участие в экспедиции директора департамента мануфактур и торговли барона А.К. Мейендорфа. Экспедиция, организованная по поручению правительства, ставила целью изучение промышленности и «естественных богатств внутренних губерний России» (Шмидт, Никитин, 1891, с. 3). В 1840 г. в России по приглашению Николая I начала работу международная экспедиция под руководством английского геолога Р.И. Мурчисона. Обе экспедиции работали и вместе и порознь. Кейзерлинг и Блазиус провели исследования в Вологодской, Тульской, Калужской, Смоленской, Киевской, Харьковской и Курской губерниях. По результатам работ Кейзерлинг и Блазиус в Бюллетене Императорского Московского общества испытателей природы (МОИП) опубликовали статью о распространении геологических формаций в Европейской России. За эту работу и предшествующую публикацию по зоологии А.А. Кейзерлинг в 1841 г. был удостоен степени доктора Берлинского университета. В 1840 г. он был избран действительным членом МОИП (почетный член МОИП с 1888 г.).

В 1841 г. Кейзерлинг, как чиновник особых поручений Горного ведомства, был официально включен в состав экспедиции Мурчисона. Экспедиция работала в Прибалтике, Нижнем Поволжье и Предуралье. Кейзерлинг провел также самостоятельные геологические исследования в Киргизских степях между Оренбургом и Астраханью, в том числе и на горах Большой и Малый Богдо, до того времени неизученных. Здесь он собрал остатки аммонитов и двустворчатых моллюсков, на основании которых участники экспедиции пришли к выводу, что возраст отложений, слагающих г. Б. Богдо, соответствует или близок «раковинному известняку» (триасу) (Мурчисон и др., 1849, с. 703). После окон-

чания экспедиционных работ А.А. Кейзерлинг был командирован в Англию и Францию для обработки собранных материалов и стал соавтором монографий, посвященных геологии и палеонтологии Европейской России (Murchison et al., 1845a, 1845b). В 1842 г. он вернулся в Россию и передал в дар музею Горного института привезенные из Западной Европы палеонтологические коллекции.

В 1843 г. А.А. Кейзерлинг предпринял организованную по приказу Николая I на средства Министерства финансов экспедицию в неизученные Печорский край и на Тиман. Вместе с ним в работе принимал участие П.И. Крузенштерн, отвечавший за географические наблюдения. Кейзерлинг изучал геологию этого региона и полученные им данные, призванные дополнить геологическое описание Европейской России, выполненное экспедицией Мурчисона, планировалось включить в монографию Р.И. Мурчисона, Э. де Вернейля и А.А. Кейзерлинга «Geology of Russia». Но к моменту ее опубликования результаты исследований Печорского края не были обработаны так тщательно, как хотелось бы Кейзерлингу, и его работа вышла отдельной книгой годом позже (Keyserling, 1846). В 1846 г. для ее завершения Кейзерлинг выехал в Вену, где работал с геологическими коллекциями. Здесь он выступил с докладом о своей экспедиции в Печорский край, в котором высказал актуальную и в настоящее время мысль, что «нельзя расценивать науку только с точки зрения ее практической полезности. Некоторые думают, что открытие устричной банки с живыми устрицами важнее, чем изучение ископаемых моллюсков в целом мире» (цит. по Райков, 1959, с. 627).

Первой публикацией по результатам экспедиции в Печорский край стала небольшая статья, посвященная описанию амmonoидей, собранных им из доломитовых сланцев (верхний девон) (Keyserling, 1844). Изучив имевшиеся в его распоряжении 52 экземпляра этих ископаемых, он отнес их к роду *Goniatites* и описал восемь видов, среди которых четыре новых — *G. ammon*, *G. strangulatus*, *G. bisulcatus*, *G. uchtensis*, относящихся в настоящее время к разным родам.

В вышедшей в 1846 г. монографии «Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land, im Jahre 1843» А.А. Кейзерлинг показал в Печорском крае присутствие девонских, юрских и нижнемеловых отложений. Работа сопровождается описанием ископаемых, в том числе и головоногих моллюсков. Помимо ранее опубликованного описания девонских амmonoидей, А.А. Кейзерлинг охарактеризовал здесь девять видов юрских аммонитов, в том числе среди новых — характерный для «самых нижних слоев юры» [= нижнего бата] *Ammonites Ishmae* (ныне тип рода *Arcticoceras ishmae*) и два новых вида раннемеловых (валанжинских) аммонитов — *Ammonites polyptychus* и *Am. diptychus* (ныне в роде *Polyptychites*). «Характеристики аммонитов по ясности и точности описаний,

при отсутствии многословий, могут считаться образцовыми» — так Д.Н. Соколов впоследствии отозвался об этой части работы Кейзерлинга (Соколов, 1912, с. 1).

За эту монографию А.А. Кейзерлинг был удостоен Демидовской премии. В 1848 г. его избрали членом-корреспондентом Императорской Санкт-Петербургской Академии наук по разряду физики и химии Отделения физико-математических наук. В это же время Кейзерлинг был избран в члены-корреспонденты и почетные члены многих зарубежных научных обществ, в том числе Лондонского геологического общества и Парижского геологического общества, «которые только с большим разбором и в крайне ограниченном числе даруют это звание иностранцам» (Шмидт, Никитин, 1891, с. 4).

В 1847 г. в Бюллетене Императорской Академии наук была опубликована статья Кейзерлинга, посвященная описанию цефалопод, привезенных бароном Миддендорфом из экспедиции на север России. Кейзерлинг установил здесь новые виды триасовых амmonoидей — *Ceratites Middendorffi*, *C. Hedenströmi*, *C. eumfalus*, *C. Eichwaldi*. Затем эта статья, дополненная описаниями нового вида наутилида *Nautilus subaratus* (ныне в роде *Phaedrusmocheilus*), двух видов юрских аммонитов и одного вида белемнита вошла отдельной главой в книгу Миддендорфа «Sibirische Reise» (Keyserling, 1848).

В 1843 г. А.А. Кейзерлинга назначили камер-юнкером, а годом позже он женился на дочери министра финансов Е.Ф. Канкрин. В 1850 г. он вышел в отставку и, поселившись в своем имении Райкюль в Эстляндии (ныне северная часть Эстонии), посвятил себя сельскому хозяйству, был председателем местного общества сельского хозяйства и предводителем эстляндского дворянства.

Позднее А.А. Кейзерлинг посвятил себя государственной деятельности; в 1859 г. он получил звание камергера, принимал участие в реформах, проводившихся в России в 60-х годах XIX. С 1862 по 1869 гг. Кейзерлинг был попечителем Дерптского учебного округа, а в 1868 г. был назначен гофмейстером Императорского двора. В этот период Кейзерлинг ненадолго вернулся к геологическим исследованиям и в 1860 г. вместе с викарием де Вернейлем предпринял геологическую экскурсию в Пиренеи.

В 1869 г. А.А. Кейзерлинг вышел в отставку, стал заниматься ботаникой, и в 1875 г. опубликовал работу, посвященную папоротникам рода *Adiantum*. Кейзерлинг был одним из организаторов естественноисторического музея при Литературном Эстляндском обществе в Ревеле (ныне г. Таллин). Благодаря Кейзерлингу в музее были представлены представительные коллекции ископаемых из палеозоя Прибалтики, а также коллекции местной фауны и флоры.

В 1887 г. А.А. Кейзерлинг за полувековое служение науке и отечеству был награжден императором

звездой Св. Владимира. В том же году он был избран почетным академиком Императорской Санкт-Петербургской академии наук.

Подводя итог научной деятельности А.А. Кейзерлинга, Ф. Шмидт и С.Н. Никитин писали, что он «принадлежит к такой первоклассной школе ученых, какими были Гумбольдт, Бух и Мурчисон, тесно связанный с ними как близкий ученик и друг, Кейзерлинг в своих работах разделяет с этими корифеями нашей науки необычайную точность фактического исследования, полную ясность и отчетливость изложения, отсутствие увлечения какою-либо односторонней гипотезой и полное всестороннее усвоение предмета. Все это в связи с высокой личной даровитостью было причиною, почему работы его, как единоличные, так и совместные с Мурчисоном и Вернейлем действительно легли краеугольным камнем в основе геологии России» (Шмидт, Никитин, 1891, с. 6-7).

В честь А.А. Кейзерлинга названы вид силурийских табулятоморфных кораллов *Halysites keyserlingi* Toll, 1889, род каменноугольных четырехлучевых кораллов *Keyserlingophyllum Stuckenbergl*, 1895, виды юрских двустворчатых моллюсков *Buchia keyserlingi* (Lahusen, 1888) и *Gresslya keyserlingi Zacharov*, 1974, вид позднеюрских аммонитов *Longaeviceras keyserlingi* (Sokolov, 1912), род ордовикских брахиопод *Keyserlingia Pander*, 1861 и другие.

Список литературы

- Мурчисон Р.И., Вернейль Э., Кейзерлинг А.А.* Геологическое описание Европейской России и хребта Уральского. Ч. 1. СПб, 1849. 1141 с.
- Райков Б.Е.* Александр Андреевич Кейзерлинг // В кн. Русские биологи-эволюционисты до Дарвина. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1959. Т. 4. С. 613–646.
- Соколов Д.Н.* К аммонитовой фауне печорской юры // Тр. Геол. Ком. Н. с. 1912. Вып. 76. С. 1–65.
- Шмидт Ф., Никитин С.Н.* Граф Александр Андреевич Кейзерлинг (некролог) // Изв. Геол. ком. 1891. Т. 10. № 5. С. 1–11.
- Keyserling A.* Beschreibungen einiger Goniatiten aus dem Domnikschifer // Verhandl. russ.-keiser. miner. Geselsch. 1844. S. 217–238.
- Keyserling A. v.* Geognostische Beobachtungen // Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. SPb.: 1846. S. 149–406.
- Murchison R.I., Verneuil E. de & Keyserling A. v.* The geology of Russia in Europe and the Ural mountains. Paris (Masson). Vol. I. Geology. – xvi + 700 p.; Vol. II. Troisième partie. Paléontologie 511 p.
- Keyserling A.* Beschreibung einiger von Dr. A.Th. Middendorff mitgebrachten Ceratiten des arctischen Sibiriens // Bull. cl. phys.-math. l'acad. Imp. Sci. 1847. T. V. № 11. S. 161–174.
- Keyserling A.* Fossile Mollusken // В кн. A. Th. Middendorff's Sibirische Reise. 1848. Bd. 1. Th. 1. S. 211–258.

A.A. KEYSERLING - ONE OF THE PIONEERS OF FOSSIL CEPHALOPOD RESEARCH IN RUSSIA (ON THE 200TH ANNIVERSARY OF HIS BIRTH)

I.A. Starodubtseva

A brief scientific biography of A.A. Keyserling, one of the first Russian geologists and paleontologists, and his role in the studies of Devonian, Jurassic, and Late Cretaceous ammonoids, which he collected in his 1843 expedition to the Pechora Region, are presented. A.A. Keyserling was one of the first researchers to study Triassic ammonoids brought by A.F. Middendorff from his northern Russia expedition.

МИХАЛЬСКИЙ АЛЕКСАНДР ОКТАВИАНОВИЧ (1855–1904) (К 160-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ)

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН, Москва
ira@sgm.ru



Александр Октавианович Михальский (1855-1904)

Александр Октавианович Михальский, автор первой крупной монографии, посвященной аммонитам средневожского подъяруса центральных районов Русской платформы, родился в 1855 г. в Каменец-Подольской губернии в дворянской семье. Получив среднее образование в Каменец-Подольской классической гимназии, он в 1873 г. поступил в Горный институт в Санкт-Петербурге, по окончании которого в 1878 г. был принят на службу в Горный департамент. На один год Михальский был прикомандирован к музею Горного института для обработки коллекций палеозойских и мезозойских брахиопод.

Первые самостоятельные геологические исследования А.О. Михальский провел в 1879 г. в Среднем Поволжье, где изучал залежи гудрона в Бахилово-Аскульской удельной лесной даче. В 1880 г. он приступил к геологическим исследованиям юго-западной части Келецкой губернии (Польша). Эти работы проводились здесь для поисков залежей каменной соли и

поэтому им были изучены, прежде всего, миоценовые и подстилающие их меловые отложения, как наиболее перспективные в этом отношении. Собранный Михальским богатый палеонтологический материал требовал определения и сравнения с западноевропейскими формами, и он был командирован для знакомства с палеонтологическими собраниями, хранящимися в Вене и Бреслау (ныне г. Вроцлав, Польша). Здесь Михальский познакомился с профессором Ф. Рёмером, который впоследствии отмечал его «выдающиеся способности и особенную работоспособность» (Чернышев, 1904, с. 2).

С 1882 г. деятельность А.О. Михальского неразрывно связана с Геологическим комитетом: сначала он был назначен консерватором (хранителем) геологических коллекций; в 1885 г. — избран младшим геологом, а в 1897 г., в связи с расширением штата, старшим геологом Геолкома. С 1882 по 1895 гг. по заданию Геолкома он ежегодно проводил геологические исследования в Польше: открыл на Келецком кряже девонские, триасовые и верхнеюрские отложения; изучил геологическое строение территории Буских минеральных источников и выделил здесь два водоносных горизонта; составил геологическую карту Польши, которая «целиком вошла в общую геологическую карту Европы» (Версилов, 1905, с. 134). В 1885 г. Михальский разведывал месторождение марганцевых руд в Екатеринославской губернии. Он проводил геологические исследования по проектируемой линии железной дороги Домброво — Иван-город (1881 г.), вдоль строившихся Брест-Холмской и Седлец-Малкинской железных дорог (1888 г.), занимался выяснением причин возникновения провалов Вильно-Ровенского участка Полесских железных дорог.

В 1890 г. в Трудах Геолкома вышла из печати монография Михальского «Аммониты нижнего волжского яруса». Работа основана на изучении обширной коллекции аммонитов, собранной С.Н. Никитиным в окрестностях Москвы, а посылкой к ее исследованию послужило открытие А.О. Михальским в Польше отложений с аммонитами «вигратового типа», вследствие чего «явилась настоятельная необходимость в более детальной характеристике подобных аммонитов» (Михальский, 1890, с. XI). Вместе с С.Н. Никитиным он изучал юрские отложения в окрестностях Москвы,

дополнительно собрав палеонтологический материал. Кроме того, в процессе подготовки работы Михальский ознакомился с соответствующими коллекциями, хранящимися в Горном институте, а также в Геологических кабинетах Московского и Санкт-Петербургского университетов.

В работе он привел детальные описания аммонитов из средневожских отложений (относившихся в то время к нижнему волжскому ярусу) Подмосковья, Поволжья. Изученные аммониты он отнес к двум родам — *Olcostephanus* и *Perisphinctes*. Отнесенные к тому или иному роду аммониты он объединил по ряду признаков в группы, многие из которых рассматриваются в настоящее время в ранге родов. Так, к группе *Olcostephanus virgatus* он отнес аммониты, относящиеся сейчас к роду *Virgatites* — *Ol. virgatus*, *Ol. sosia*, *Ol. Pallasi*; к группе *Perisphinctes Zarajskensis* — относящиеся ныне к роду *Zaraiskites* виды *Per. zarajskensis*, *Per. schythicus*, *Per. Quenstedti*, *Per. Tschernyschovi*, и т.д. Михальский охарактеризовал как новые, так и все известные к тому времени формы. Выделенные им виды аммонитов — *Olcostephanus acuticostatus* [= *Acuticostites acuticostatus*], *Perisphinctes Zarajskensis* [= *Zaraiskites zarajskensis*], *P. Tschernyschovi* [= *Zaraiskites tschernyschovi*], *P. Pavlovi* [= *Pavlovia pavlovi*], *Perisphinctes Nikitini* [= *Epivirgatites nikitini*], признаются современными исследователями.

Михальский привел данные по изменчивости и филогенетические таблицы по каждой группе видов. Однако его заключение о возрасте описанных аммонитов, которые он отнес к некому (нижнему мелу), оказались в корне неверными. В настоящее время эти отложения относятся к среднему подъярису волжского яруса верхней юры. Отметим, что во введении Михальский подчеркнул, что основная «цель настоящей работы — исключительно палеонтологическая и состоит главным образом в том, чтобы дать детальное описание, классифицировать и сравнить с известными уже в литературе формами некоторую часть аммонитов, встречающихся в нижних горизонтах отложений, которым придается обыкновенно название «вожских» (Михальский, 1890).

А.О. Михальский за эту монографию — свой основной труд в области палеонтологии, в 1892 г. был удостоен премии Императорского Санкт-Петербургского минералогического общества, действительным членом которого он состоял с 1879 г. В рецензии, подписанной виднейшими отечественными геологами — Г.Д. Романовским, Ф.Б. Шмидтом, А.П. Карпинским и И.И. Лагузеном, работа Михальского оценена как крупный вклад в современную палеонтологическую литературу. Эта монография, была позднее издана и на немецком языке. Оценивая эту работу А.Н. Иванов (1970, с. 115) писал, что, несмотря на неверные стратиграфические выводы, монография Михальского «должна быть признана выдающимся произведением отечественной палеонтологии. Главное в ней — био-

логические результаты, которые <...> в дальнейшем с успехом послужили для стратиграфии поздней юры».

В 1894 г. Михальский принимал участие в работе 6-й сессии Международного геологического конгресса (МГК) в Цюрихе, где был членом Совета; в 1897 г., на 7-й сессии МГК, проходившей в России, он был избран членом Организационного комитета и казначеем.

В 1896—1897 г. Михальский проводил геологические исследования в Криворожском железорудном бассейне, а с 1898 по 1901 г. — руководил детальной геологической съемкой этого района. Он дал предварительную оценку рудных залежей, установил наличие «сложной складчатости различного порядка, что легло в основу последующих представлений о геологическом строении бассейна» (Анисимов, 1969, с. 3).

Как специалист по ископаемым цефалоподам, Михальский обрабатывал аммониты, собранные Э.В. Толлем в 1893 г. в бассейне р. Анабар, и установил среди них нижнеюрские, оксфордские и нижнемеловые таксоны. Он занимался также определением юрских головоногих, собранных В.А. Наливкиным в 1897—1898 гг. в Изюмском уезде Харьковской губернии. В 1898 г. была опубликована первая из запланированной им серии статей, посвященной аммонитам «Заметки об аммонитах. I. О действительной форме параболических устьев у *Perisphinctes* и об эквивалентности параболических бугров с настоящими шипами, свойственными *Aspidoceras* и другим аммонитам». Но закончить эти работы Александр Октавианович не успел.

А.О. Михальский скончался 20 ноября (3 декабря) 1904 г. в Кракове, и там же был похоронен.

Ф.Н. Чернышев писал о А.О. Михальском: «Все, кто ближе с ним сталкивался, будь то русский, поляк или немец, одинаково выносили обаятельное впечатление кроткого, вдумчивого, готового на всякие жертвы товарища, единственно не мирившегося с ложью и несправедливостью» (Памяти..., 1904, с. 6).

Оценивая опубликованные работы А.О. Михальского, Н.И. Криштафович отметил: «Все работы А.О. в совокупности, как самые большие, так и самые маленькие по объему могут быть кратко охарактеризованы так: простое, ясное, возможно сжатое изложение, продуманность почти каждого написанного слова, богатство фактического материала, свидетельствующее о высоких качествах наблюдательности автора и отсутствие недостаточно обоснованных выводов» (Криштафович, 1905—1906, с. 127).

В честь А.О. Михальского названы виды юрских и меловых аммонитов *Pseudocosmoceras michalskii Borijsjak*, 1908; *Perisphinctes (Prososphinctes) michalskii Bukovskii*, 1877; *Polyptychites michalskii Bogoslovsky*, 1902; *Heticoceras (Chanasia) michalskii Levinski*, 1908; *Anahoplites michalskii (Semenov)*, 1899; *Zaraiskites michalskii Mitta*, 1993; род юрских аммонитов *Michalskia Ilovaisky*, 1941; вид юрских двустворчатых моллюсков *Exogyra michalskii Levinski*, 1922; вид юрских фораминифер *Paleomiliolina michalskii (Wisniowski)*, 1980).

Список литературы

Анисимов Ю.А. А.О. Михальский и изучение Криворожского железорудного бассейна // История русско-польских контактов в области геологии и географии. Тез. докл. (29 сентября – 1 октября 1969 г., г. Варшава). 1969. С. 3–4.

Версилов Н. Александр Октавианович Михальский (некролог) // Горн. журн. Т. 1. Январь. 1905. С. 133–139.

Иванов А.Н. О значении трудов А.О. Михальского для исследования онтогенеза и закономерностей эволюции мезозойский аммонитов // Отечественная палеонтология за

сто лет 1870-1970 гг. Труды XIV сессии ВПО. Л.: Наука. 1977. С. 115–123.

Криштафович Н. А.О. Михальский. Некролог // Ежегодн. по геол. и минер. России. Ново-Александрия. Т. VIII. 1905–1906. С. 125–128.

Чернышев Ф.Н. Памяти Александра Октавиановича Михальского // Изв. Геол. Ком. 1904. Т. XXIII. № 10. С. 1–6.

Михальский А. Аммониты нижнего волжского яруса // Труды Геол. Ком. 1890. Т. 8. № 2. 330 с.

ALEXANDER OKTAVIANOVICH MIKHALSKY (1855-1904) (ON THE 160TH ANNIVERSARY OF HIS BIRTH)

I.A. Starodubtseva

A brief scientific biography of A.O. Mikhalsky, the author of the first monograph on the Middle Volgian ammonites of Central Russia, is presented.

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ, ЭКОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД ГЕТЕРОХРОНИИ В ФИЛОГЕНЕЗЕ НЕАММОНОИДНЫХ ЦЕФАЛОПОД ПАЛЕОЗОЯ

И.С. Барсков

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, МГУ им. М.В. Ломоносова, Москва
is_barskov@mail.ru

Все случаи появления сходных морфологических типов раковины в родственных и неродственных группах цефалопод обычно трактовались как гомеоморфии. Однако в свете современных представлений о генетической обусловленности морфологических признаков многие из палеонтологических фактов в эволюции неаммоноидных цефалопод могут или должны трактоваться как проявление гетерохроний, причем, разного типа.

Архетип цефалопод, кардинально отделивший их от остальных моллюсков (если цефалоподы моллюски, а не самостоятельный тип, в пользу чего может быть представлено много аргументов), сводится к тому, что у них сформировался газово-жидкостный поплавок, что позволило оторваться от дна и начать осваивать новую адаптивную зону — пелагиаль. Сколько раз это произошло, один или несколько раз независимо — не тема данного сообщения. Хотя некоторые факты, которые могут рассматриваться как гетерохронии, могут свидетельствовать о втором.

Согласимся с монофилетическим происхождением цефалопод и будем рассматривать их как единый класс моллюсков. Древнейшие кембрийские и раннеордовикские цефалоподы (плектроноцериды и эллесмероцериды) обладали раковиной размером в несколько сантиметров, но уже в среднем ордовике некоторые из их потомков — эндоцериды — имели прямую раковину длиной в 4–5 или даже 8 метров (*Camerocheras*) (рис. 1). Скорее всего это проявление одного из модусов гетерохроний — аллометрии — гиперморфофаза. Этот феномен, наверное, первый в эволюции беспозвоночных случаев проявления гигантизма. В конце ордовика и в силуре после нишу гигантского размерного класса среди морских беспозвоночных заняли ракоскорпионы. Значительно позже, уже в мезозое появлялись и цефалоподы (аммониты) гигантских размеров: диаметр оборотов до 2 метров, а если обороты развернуть, так это будет подлиннее Эндоцера-сов.

Однако в историческом морфогенезе палеозойских неаммоноидных цефалопод можно проследить и другой тренд — возвращение к придонному существованию, превращение свободно плавающих форм в подвижный бентос.

Среди палеозойских цефалопод неоднократно появлялись формы, морфология раковины которых однозначно свидетельствует о бентосном образе жизни. Это небольшие короткокониические быстро расширяющиеся циртоцераконовые раковины с широким открытым устьем. Объем жилой камеры у таких форм в 3–5 раз превышает объем короткогофрагмокона, который просто физически не мог обеспечить даже пассивно взвешенное состояние. Такие формы возникли уже у плектроноцерид (род *Burenoceras*, вероятно, роды *Dakeoceras*, *Cumbertoceras*) в раннем ордовике, когда цефалоподы не только активно осваивали пелагиаль, но, не имея в это время конкурентов в этой адаптивной зоне, находили свободные ниши в бентосных местообитаниях, где они, несомненно, превосходили других обитателей бентоса в скорости передвижения (рис. 2). Намного позже в составе отряда наутилид, в норме имеющих планоспиральную раковину, по крайней мере, два раза: в среднем девоне (род *Centrolitoceras*) и нижней перми (род *Scyphoceras*) (рис. 2) появились морфологические «копии» упомянутых выше плектроноцероидных родов. Единственным отличием от их далеких раннеордовикских предков является то, что они имели раковину, скульптурированную поперечными ребрами, в отличие от гладкой раковины плектроноцерид. Возникновению поперечной скульптуры: кольчатой раковины у ортоцераконовых и циртоцераконовых (прямых и согнутых) форм и поперечных ребер у свернутых — можно дать вполне внятное адаптивное объяснение. Оно очень простое: понятно, что ёмкости (суть камеры фрагмокона) одинаковой высоты: одна с прямыми стенками (формы с гладкой раковиной) и другая со вздутыми боками (ребра), имеют разный объем, больший у последнего, то есть у ребристых форм, при прочих равных, степень плавучести выше. Формы с кольчатыми и ребристыми раковинами неоднократно и независимо появлялись в разных ветвях палеозойских цефалопод, так что ген «ребристости» экспрессировался много раз по мере требования среды. Возможно, что впоследствии это адаптивное приспособление утратило свое прямое значение, особенно у мезозойских аммонитов, оставаясь, однако, существенным таксономическим признаком.

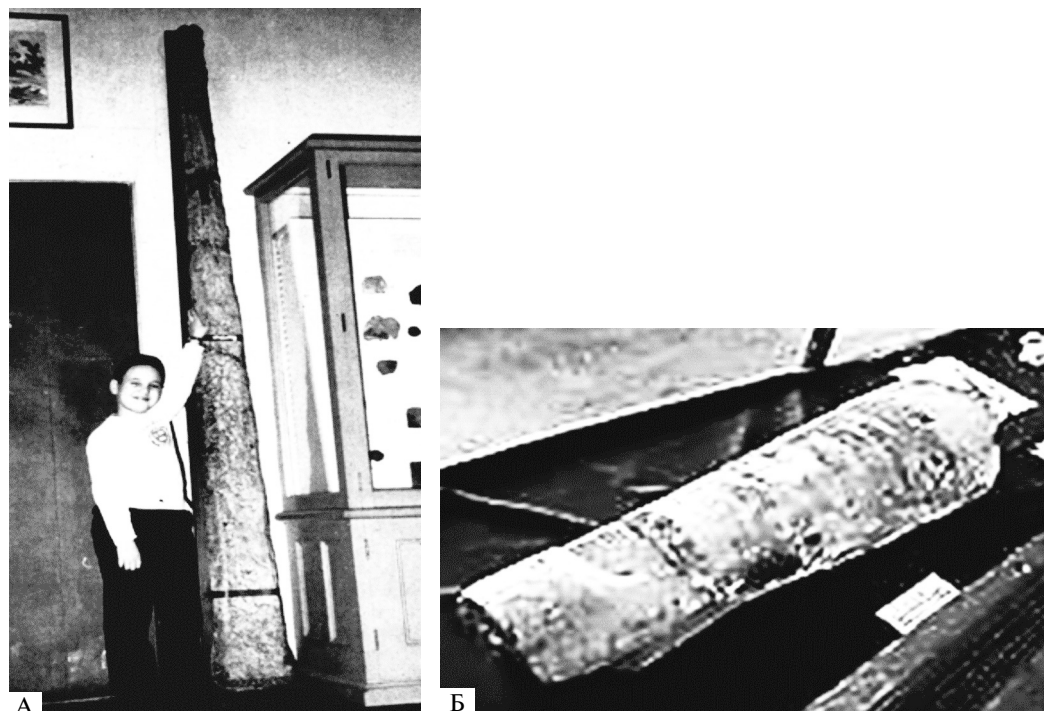


Рис. 1. Гетерохронии в эволюции неаммоидных цефалопод. Аллометрия: А – *Camerocerassp.* (Endocerida). Ордовик; *Rayonnocerasgiganteum* (Actinocerida). Ранний карбон.

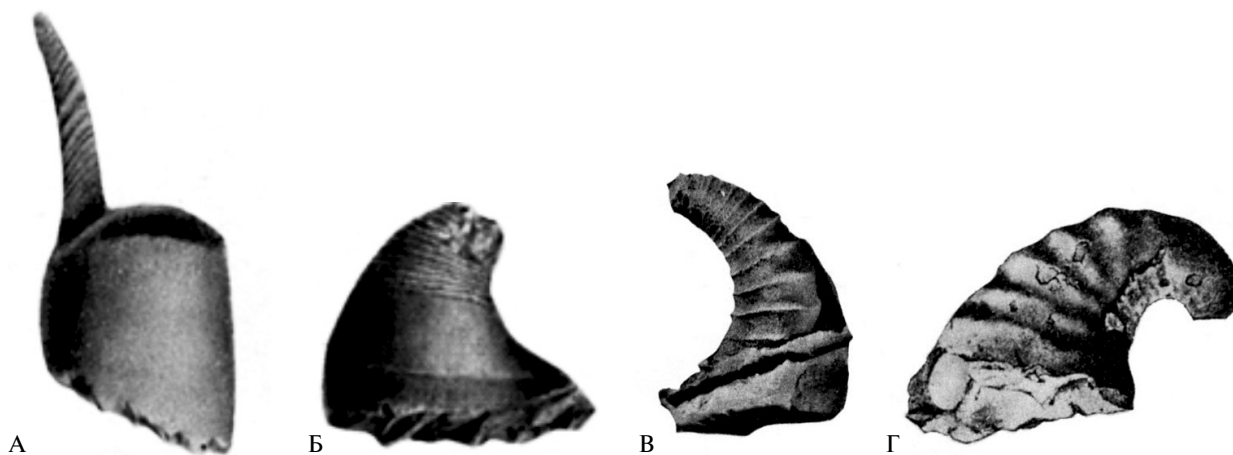


Рис. 2. Гетерохронии в эволюции неаммоидных цефалопод. Педогенез (фетализация): А – *Daikoceras* (Ellesmerocerida). Ранний ордовик; Б – *Burenoceras* (Ellesmerocerida). Ранний ордовик; В – *Centrolitoceras* (Nautilida). Средний девон; Г – *Scyphoceras* (Nautilida). Ранняя пермь.

В строении раковины предковых для остальных отрядов неаммоидных цефалопод – эллесмероцерид и плектроноцерид – встречаются практически все морфотипы, которые позже были унаследованы и реализованы другими отрядами, за исключением спирально-свернутых. Другой феномен в эволюции цефалопод, вероятно, имеющий отношение к гетерохрониям – это возникновение у них спирально свернутой раковины. У неаммоидных цефалопод на протяжении палеозоя это случилось, по меньшей мере, шесть раз, не считая аммоидей и позже внутреннераковинных (спи-

рула). Общий «адаптивный» смысл спиральности от спиральных галактик до рогов баранов – приобретение объектом компактности при сохранении относительно неограниченного роста. В случае галактик – это сохранение своего места в системе. В случае цефалопод, обладавших газово-жидкостным аппаратом плавучести, это еще и сближение центров тяжести и плавучести, что позволяло животному, находясь в состоянии безразличного равновесия, обходиться минимумом усилий для изменения плавучести и поддержания ориентированного положения в воде.

Если принять во внимание монофилетическое происхождение цефалопод и «двухрельсовую» классификацию Ф.А. Журавлёвой (1972) (а не 8-рельсовую классификацию А.А. Шевырева (2005), выделяющей две основные филетические линии (два подкласса Nautiloda и Orthoceroda), то в связи с возникновением свернутости на протяжении палеозоя можно проследить следующие тренды. Для линии, берущей свое начало от плектроноцерид, свернутые формы независимо приобретались, по меньшей мере, шесть раз. Они обособляются на разных таксономических уровнях. Тарфицериды, литутиды, баррандеоцериды (в ордовике) и наутилиды (в раннем девоне) как самостоятельные отряды и два раза на уровне отдельных родов в разных семействах Brevioceratidae и Nothoceratidae отряда онкоцерид. Причем, и среди онкоцерид (*Mitroceras*, *Foersteoceras*), и среди баррандеоцерид (семейство Lechritrochoceratidae, *Sphyradoceras*), и среди наутилид (*Hercoceras*, *Ptenoceras*) известны роды не только с планоспиральной раковиной, что для баррандеоцерид и наутилид является как бы нормой, но и с трохоидной и тортиконовой, что является нормой для гастропод. Что это? возвращение к строению общих предков с гастроподами и раннекембрийскими «моноплакофорами»? Далёкая фетализация? Экспрессия давно забытых генов?

В линии, берущей свое начало от эллесмероцерид, у которых «нормой» стала прямая или слабо экзогастрически согнутая раковина, в палеозое свернутость, и только планоспиральная, возникла всего один раз, но это привело к ошеломляющим последствиям в эволюции цефалопод. Это — появление от бактририд с согнутой раковиной в середине эмса (конец раннего девона) нового супертаксона (надотряда, подкласса по разным классификациям) Ammonoidea. У аммоноидей в палеозое никогда не возникало трохоидных и тортиконовых раковин (в конце мезозоя — да, такие были).

Первыми цефалоподами, кто свернул раковину в плоскую спираль (*цефалоподы приобрели «ген спиральности?» или унаследовали — экспрессия гена — от общего с гастроподами предка?*), что обособило их в таксон отрядного ранга, были тарфицериды, появившиеся уже в раннем ордовике и существовавшие до раннего карбона. Среди тарфицерид и среди появившихся позже баррандеоцерид осуществились практически все морфотипы свернутых раковин: гироцераконовые, совершенноэволютные, полуэволютные, полуинволютные, кроме совершенно инволютных. Это свидетельствует о том, что они занимали различные экологические ниши в пелагиали. Среди них были как формы с плотно свернутым первым оборотом, так и представители со значительным пупковым отверстием. Но что интересно: у многих родов тарфицерид и баррандеоцерид жилая камера и/или последний оборот отклоняется от спирали, раковина становится согнутой или почти прямой. Что это наследие предков с прямой раковиной? Фетализация?

Этот тренд — выпрямление раковины на взрослых оборотах особенно четко проявился в строении представителей отряда — литоцерид. Здесь в онтогенезе и филогенезе прослеживается процесс выпрямления раковины от плотно спирально свернутой раковины на ранних стадиях до полностью прямой раковины вплоть до выпадения первых спиральных оборотов. Этот морфотип существовал на протяжении ордовика.

Окончательно и закономерно процесс сворачивания раковины осуществился при обособлении в конце раннего девона от онкоцерид отряда Nautilida, что произошло практически одновременно с возникновением свернутой раковины аммоноидей. При этом, если у аммоноидей образование компактной плотно свернутой раковины на первом обороте произошло в геологическом масштабе времени практически мгновенно (на протяжении одной зоны), то у наутилид этот процесс занял огромный промежуток времени — до мезозоя (более 200 млн лет), и современный Наутилус имеет, пусть незначительное, пупковое отверстие. На протяжении этого времени наутилиды неоднократно возвращались к гироконовым и даже практически прямым раковинам.

Можно ли считать, что процесс сворачивания раковины у аммоноидей и у наутилид, как и у представителей других «свернутых» отрядов, контролировался разными группами генов?

Образование свернутой раковины и даже ее вторичное выпрямление — это разные пути совершенствования пелагического образа жизни — пелагеизация. А упомянутых выше представителей с трохоидной и тортиконовой раковинами к бентосу. Такое мнение основано по существу только на сходстве их с раковинными гастроподами, которые действительно являются бентосом и не плавают. Однако имеются весьма существенные отличия: все трохоновые и тортиконовые цефалоподы обладают **фрагмоконом**, объем которого обычно существенно превышает объем жилой камеры. Это означает, что плавучесть животного была высокой. Следовательно, они обитали в толще воды, будучи, пусть и пассивно, взвешенными. Если бы они были подвижным бентосом (типа осьминогов), им было бы незачем сохранять большой газово-жидкостный поплавок.

Еще два факта из истории палеозойских цефалопод, которые с точки зрения учения о гетерохронии, могут показаться фантастическими. Из пермских отложений Урала В.Н. Шиманским (Руженцев, Шиманский, 1954) был описан род *Dentoceras*. Основной диагностический таксономический признак: прямая гладкая жилая камера. Ни фрагмокон, ни сифон у видов, отнесенных к этому роду, не известны. Несохраниение фрагмокона автор объяснил тафономическими причинами, хотя во всех изученных местонахождениях этого возраста фрагмоконы других цефалопод, встречающихся вместе с дентоцератидами, отлично сохра-

нялись. Но если дентоцератиды окажутся цефалоподами (т.е. будут найдены доказательства того, что их мягкое тело было цефалоподового типа, а существуют представления о принципиальных различиях «цефалоподового филотипа» от «конхиферога филотипа», свойственного всем другим раковинным моллюскам), то это может стать доказательством единого (или неоднократно) происхождения цефалопод от неких (возможно, разных) моноплакофор.

Работа подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

Список литературы

Журавлева Ф.А. Девонские наutilusоидеи: Отряд Discosorida. Тр. ПИН АН СССР. Т. 134. 320 с.

Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наutilusоидеи Южного Урала. Тр. ПИН АН СССР. Т. 50. 154 с.

Шевырев А.А. Макросистема цефалопод: исторический обзор, современное состояние и нерешенные проблемы. 1. Основные особенности и общая классификация головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 2005. № 6. С. 33-42.

HETEROCHRONIES IN THE PHYLOGENY OF PALEOZOIC NONAMMONOID CEPHALOPODS

I.S. Barskov

The phylogeny of nonammonoid cephalopods is analysed for the first time, based on research on their heterochronies. Some evolutionary innovations in this group can be interpreted to result from heterochronies. The appearance of the Middle Ordovician genus *Cameroceras* (Endoceratoidea), with a shell reaching 8-10 m in length, and the Early Carboniferous *Raynoceras* (Actinoceratoidea) with a 3 meter long shell, are the most obvious examples of hypermorphosis. These were the earliest examples of gigantism in invertebrates. Another example of phylogenetic heterochrony is the appearance in nautilids (which are usually planispiral) of genera with a cap-like cyrtoconic shell: *Centrolitoceras* (Middle Devonian) and *Scyphoceras* (Early Permian). The emergence of a spirally coiled shell is probably also related to heterochrony.

ОБРАЗ ЖИЗНИ И ТИП ПИТАНИЯ ОРДОВИКСКИХ ENDOCERIDA**А.А. Мироненко**г. Москва
paleometro@gmail.com

Несмотря на значительные успехи, достигнутые в течение последних десятилетий в изучении ископаемых головоногих моллюсков, образ жизни и пищевые стратегии многих палеозойских представителей до сих пор практически не исследованы. Одной из самых малоизученных в экологическом плане групп являются ордовикские Endocerida, раковины которых отличаются характерными внутрисифонными отложениями и, как правило, крупными размерами. Их принято относить к бентосной или бенто-пелагической жизненной форме (Barskov et al. 2008) и считать активными придонными хищниками, занимавшими вершину трофической пирамиды морских экосистем (Barskov et al. 2008; Kröger & Zhang 2008). Однако эти предположения базируются в основном на аналогиях с современными Nautilida, в то время как многие особенности строения раковин эндоцерид, а также тафономические данные не берутся в расчет.

Большинство представителей эндоцерид отличается крупными размерами, значительно превышающими размеры других ордовикских цефалопод, а также очень массивными раковинами. Именно крупный размер дает основание большинству исследователей считать эндоцерид доминирующими хищниками. Однако игнорируется тот факт, что хищник должен быть в первую очередь не огромным, а активным и подвижным. Хищники становятся гигантами лишь при наличии крупных жертв, зачастую имеет место коэволюция хищника и жертвы и чем крупнее хищник, тем сильнее он экологически связан со своей жертвой. Между тем жертв, подходящих эндоцеридам по размеру, численности и широте распространения до сих пор не найдено. Большинство представителей ордовикской фауны, встречающейся вместе с эндоцеридами, значительно уступают им в размерах, а немногочисленные крупные формы не имеют такого широкого распространения.

Крупные размеры большинства эндоцерид и массивность их раковин позволяют предположить, что для этих животных (в отличие от других наутилоидей) маневренность и скорость движения не играли никакой роли. Раковина эндоцерид несомненно была ориентирована горизонтально благодаря весу эндоконов в апикальном конце, а на устье имелся вентральный вороночный синус (Балашов, 1968) — это свидетельствует о приспособлении к горизонтальному движению в воде. Однако животное в тяжелой, очень длинной и узкой раковине, лишенной стабилизаторов на апикальном конце, не могло ни плыть с более-менее высокой скоростью, ни быстро изменять направление движения. Небольшими и согнутыми ра-

ковинами в основном обладали ранние представители отряда, в дальнейшем эволюция группы шла по пути увеличения размеров и массы и выпрямления раковины. Никаких адаптаций, ведущих к увеличению маневренности, свойственных другим отрядам цефалопод (свертывание в спираль, уменьшение размера, обламывание начальной части раковины) у эндоцерид не было.

Все это ставит под сомнение гипотезу об эндоцериде как об активных хищниках, охотившихся на подвижную добычу. Можно предположить, что основой рациона эндоцерид был прикрепленный или малоподвижный бентос — брахиоподы, двустворчатые или брюхоногие моллюски. Но для питания животными, хорошо защищенными прочными раковинами, нужен мощный челюстной аппарат. Однако находки челюстей эндоцерид неизвестны, несмотря на их широкую распространенность и многочисленность. У цефалопод, основу рациона которых составляют животные с твердыми панцирями, кальцифицируются кончики челюстей, это наблюдается у наутилид и океанических аммоноидей. Кальцитовые части челюстей головоногих очень хорошо сохраняются в карбонатных осадках (к примеру, ринхолиты наутилид и аптихи аммонитов в юрских и меловых отложениях Тетической области). Полное отсутствие находок челюстей головоногих в ордовикских карбонатных породах, к которым, как правило, приурочены раковины эндоцерид, может свидетельствовать либо об отсутствии у них челюстей как таковых, либо о том, что челюсти полностью состояли из органического вещества — оба эти варианта противоречат предположению о питании раковинным бентосом.

Еще одна особенность эндоцерид — крайняя примитивность строения их широкого сифона (Barskov et al., 2008). Однако эндоцериды, обладающие крайне примитивным сифоном, были в ордовике более многочисленны и разнообразны, чем их головоногие из других отрядов, обладавшие не только более совершенным сифоном, но и более компактной маневренной раковиной. Представляется крайне маловероятным, что эндоцериды с их примитивным устройством сифона и, скорее всего, мягкого тела в целом, могли настолько успешно конкурировать с представителями других отрядов, обладавших более совершенным сифоном и более компактной маневренной раковиной. Более вероятной выглядит другая версия — эндоцериды могли занимать какую-то отдельную экологическую нишу, позволившую им выйти из зоны прямой конкуренции с остальными головоногими моллюсками.

В настоящее время в палеонтологической литературе активно обсуждается так называемая «Великая ордовикская вспышка биоразнообразия» (Great Ordovician Biodiversification Event – GOBE) в ходе которой многократно увеличилось количество и разнообразие фито- и зоопланктона (Servais et al., 2010). Это вызвало мощную диверсификацию потребителей планктона как в пелагиали, так и на дне: увеличилось количество и разнообразие фильтрующего бентоса: брахиопод, мшанок, губок (Servais et al., 2010), возникли пелагические группы цефалопод – Orthocerida и Lituitida, постоянно живущие в толще воды трилобиты, также появились крупные свободно плавающие животные-фильтраторы. Первыми нишу крупных фильтраторов освоили членистоногие – аномалокариды (Vinther et al., 2014). Их можно сравнить с современными китовыми акулами или усатыми китами – крупные потомки хищников, освоившие питание большими массами планктона. Однако в ордовике аномалокариды – фильтраторы неизвестны, зато широко распространены и многочисленны наутилоидеи. Не они ли сменили аномалокарид в этой экологической нише?

Слегка сжатые в латеральном или дорсо-вентральном направлениях раковины эндоцерид сходны с формой тела рыб-фильтраторов и китов. Среди рыб и морских млекопитающих именно фильтраторы (китовые акулы и усатые киты), а не хищники, являются рекордсменами по росту и весу. Сочетание экологического успеха при примитивной организации, крупных размеров, низкой маневренности, способности к передвижению в толще воды, приуроченности к району активного карбонатного осадконакопления позволяют предположить, что эти эндоцериды вполне могли быть не хищниками, а фильтраторами-планктонофагами, питающимися большими массами взвешенного в воде планктона. Огромные объемы кальция, откладывавшиеся в виде эндоконов в их раковинах, могли быть поглощены вместе с планктоном, ведь эти животные обитали в регионах с карбонатным осадконакоплением. В таком случае широкий примитивный сифон мог оказаться эволюционным преимуществом эндоцерид, обеспечивая ориентацию раковины и хранение излишков карбоната кальция.

Дополнительным подтверждением пелагического образа жизни эндоцерид может служить распространение их раковин в разных типах морских отложений. Недавние исследования (Kröger et al. 2009) показали, что раковины

ордовикских представителей отрядов Actinocerida, Onco- cerida и Discosorida, образ жизни которых был тесно связан с дном, встречаются преимущественно в мелководных отложениях, в то время как раковины Orthocerida, Lituitida и Tarhycerida, вероятно обитавших в толще воды, часто находят в глубоководных отложениях, в том числе в черных сланцах, формировавшихся в бескислородных условиях. При этом раковины эндоцерид демонстрируют «смешанный» вариант распространения – они встречаются и в мелководных осадках, и в глубоководных, в том числе и там, где нет ни представителей бентосных цефалопод, ни бентосной фауны как таковой. Авторы работы объясняют это высокой плавучестью и посмертным переносом раковин эндоцерид (Kröger et al. 2009), но расчеты плавучести не приводятся, а крупный размер сифона, способствующий быстрому затоплению фрагмента, и общая массивность раковин делают такой вариант маловероятным. Более вероятным выглядит другое объяснение – если эндоцериды были фильтраторами, то они жили в толще воды, поэтому их раковины часто встречаются вместе с пелагическими ортоцеридами и тарфицеридами. Но они имели донный нерест и в плане размножения были тесно связаны с мелководьями, поэтому их раковины встречаются вместе с раковинами придонных цефалопод.

Список литературы

- Балашов З.Г.* Эндоцератоидеи ордовика СССР / Изд-во Ленинградского ун-та, 1968. 277с.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Kononova V.A. et al.* Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // *Paleontol. J.* 2008. V.42. Suppl. 11. P. 1167–1284.
- Kröger B., Servais T., Zhang Y.* The origin and initial rise of pelagic cephalopods in the Ordovician // *PLoS ONE*. 2009. V.4 (9). P. e7262.
- Kröger B., Zhang Y.* Pulsed cephalopod diversification during the Ordovician // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2009. V. 273. P. 74–18.
- Servais T., Owen A. W., Harper D. A. T., Kröger B., Munnecke A.* The Great Ordovician Biodiversification Event (GOBE): the palaeoecological dimension // *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*. 2010. V. 294. P. 99–119.
- Vinther, J., Stein, M., Longrich, N.R., Harper D.A.T.* A suspension-feeding anomalocaris from the Early Cambrian // *Nature*. 2014. V. 507. P. 496–499.

ON THE HABITS AND FEEDING STRATEGY OF ORDOVICIAN ENDOCERIDA

A.A. Mironenko

Ordovician Endocerida are among the most numerous and diverse groups of nautiloids. However, their habits and habitat are almost unknown. Due to their large size they are often considered to have been active predators at the top of the food chain. Although Endocerida were adapted to horizontal movement in the water column, their shells are very massive, long, and devoid of adaptations to increase maneuverability. Their jaw apparatus remains unknown, but it is unlikely that they were adapted to durophagy. Based on these facts, and on endocerid taphonomy, as well as on the paleoecology of Ordovician marine basins, it is suggested that Endocerida were not predators, but a unique group of filter-feeding cephalopods.

НОВЫЕ НАХОДКИ КАЙНОЗОЙСКИХ КОЛЕОИДЕЙ

М. Коштяк¹, Я. Шлогль², М. Мазух¹

¹ Институт геологии и палеонтологии, Карлов Университет, Прага
martin.kostak@natur.cuni.cz; mazuch@natur.cuni.cz

² Кафедра Геологии и Палеонтологии, Университет Комениуса, Братислава
schlogl@nic.fns.uniba.sk

Сведения об ископаемых кайнозойских колеоидеях довольно скудны. Большинство существующих данных относятся к сепиидам, представленным главным образом, белосепиидами. В последние два года была изучена и описана очень интересная фауна сепиид из Египта, а недавно новые эоценовые спинулиды были описаны из Южной Моравии (Чехия). В настоящее время изучается миоценовая фауна сепиид из Центрального Паратетиса.

Недавно был описан род *Aegyptosaepia* (Košťák et al., 2013) по 17-ти экземплярам из палеоценовых отложений Египта (59.2 Ma – граница танета и зеландия). Этот новый род является таксоном, связывающим последних меловых (напр. *Ceratisepia Meyer*) и эоценовых (Belosaepiids s.l. – рис. 1) сепиид. Набор морфологических признаков этого рода мозаичен: большинство из них являются «современными» (например, белосепиидными), в особенности это касается полусферического

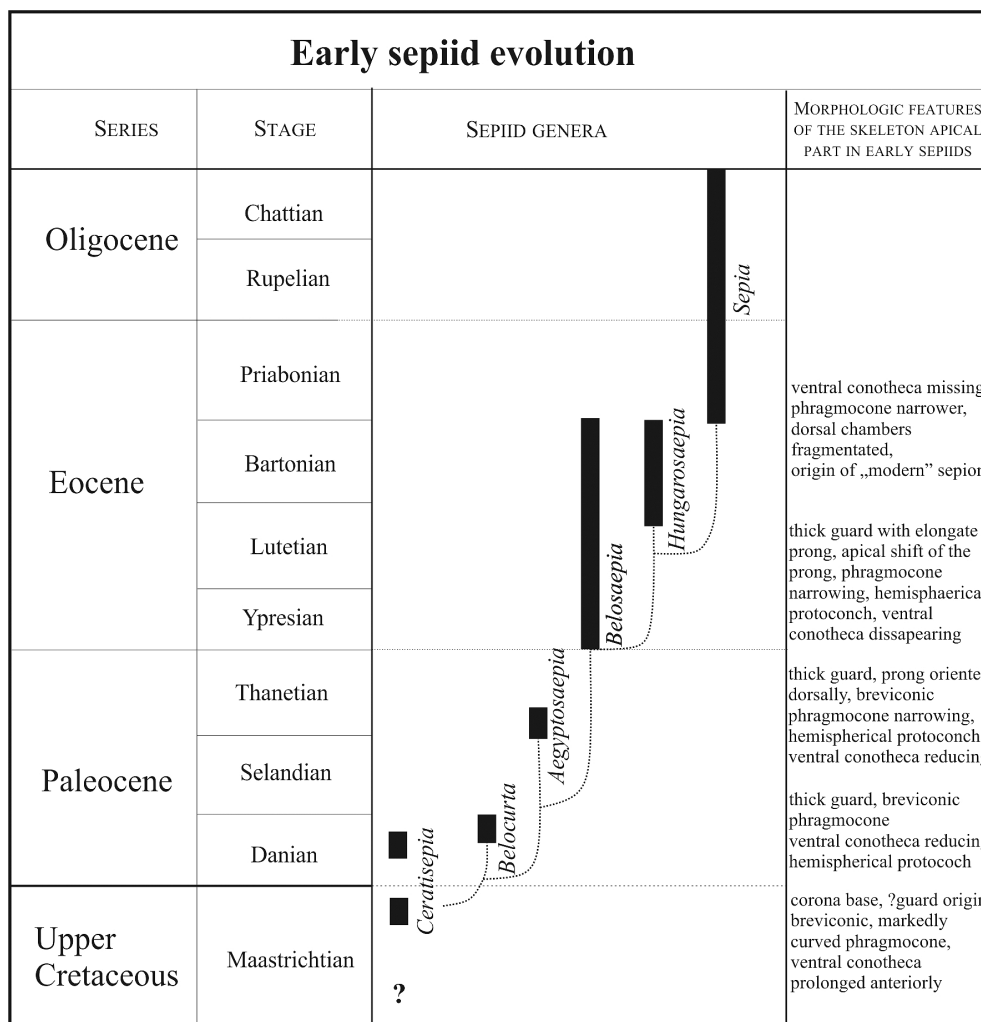


Рис. 1. Стратиграфическое распространение ранних сепиид. Показаны значительные морфологические изменения за время их существования (по Košťák et al., 2013).

фрагмокона и цекума. Этот признак является принципиальным отличием сепиид и белемнойд. Особенно интересно присутствие чехла (= арагонитовый зародышевый ростр в понимании Fuchs, 2012), покрытого слоем кальцита (= настоящий ростр) (рис. 2). Близкий минералогический состав отмечен у представителей позднемелового семейства белемнитид *Belemnitellidae* (Košťák, Wiese, 2008), что говорит о необходимости дальнейшего изучения этих признаков и сравнения их в обеих группах.

Новый род колеоидей, представляющий самую древнюю известную находку спидуриды с сильно закрученным эндогастрическим фрагмоконом, недавно был описан из эоцена Южной Моравии (Чехия). У этого таксона отмечены черты сходства с сепиидами (а, именно, косые септы), но сифон вентрально закрытый (что характерно для спидурид). Эта эоценовая находка значительно древнее миоценовых *Spirulirostra*, предков современного рода *Spirula*, а необычное сочетание морфологических признаков, вероятно, свидетельствует о ранее неизвестной эволюционной линии внутри спидурид (Fuchs, Košťák, в печ.).

Проведенная ревизия сепиид из Центрального Паратетиса и Средиземноморья показала, что в миоцене род *Sepia* s. str. был значительно более разнообразным и морфологически дифференцированным. Присутствие родственных таксонов каракатиц указывает на связь Центрального Паратетиса со Средиземноморьем в позднем бадене, хотя наличие эндемиков свидетельствует в пользу аллопатрического видообразования в Центральном Паратетисе.

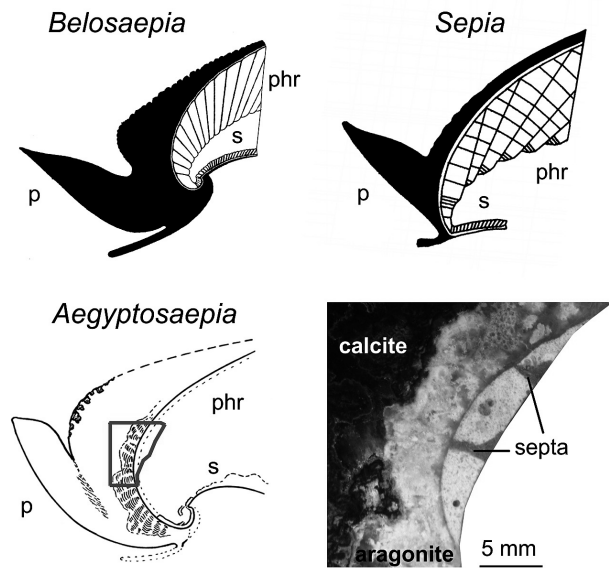


Рис. 2. Сравнение апикальных частей фрагмокона трех родов сепиид: *Belosaepia*, *Sepia* и *Aegyptosaepia*. Сокращения: phr – фрагмокон, s – сифон, р – отросток (ростроподобная структура). Минералогический состав палеоцеенового представителя *Aegyptosaepia* практически полностью идентичен биминеральному составу (кальцит и арагонит) ростра других сепиид, а также составу ростров некоторых позднемеловых белемнитид.

NEW RECORDS OF CENOZOIC COLEOID CEPHALOPODS

Martin Košťák¹, Ján Schlögl² and Martin Mazuch¹

The fossil record of the Cenozoic cephalopods is relatively scarce. The majority of this record is connected with stem-lineage of sepiid group, represented mainly by belosaepiids. During last two years, a very interesting sepiid fauna from Egypt was investigated and described. Recently, a new Eocene spirulid is described from southern Moravia (Czech Republic) and the Miocenesepeiid fauna from the Central Paratethys is investigated at present time.

Genus *Aegyptosaepia* has recently been described by Košťák et al. (2013) from the Paleocene (59.2 Ma - Thanetian/Selandian boundary) sediments of Egypt on the base of 17 specimens recorded. This new genus represents a taxon linking the latest Cretaceous (i.e. *Ceratisepia* Meyer) and Eocene sepiids (Belosaepiids s.l. – Fig. 1). It is characterized by a mosaic of morphological features with the majority

of „modern“ (i.e., belosaepiid) characters. Especially, it is the presence of a hemispherical protoconch and caecum. From this point, it significantly differentiates the sepiid stem lineage and belemnoids. Of the highest interest, it is the presence (Fig. 2) of a sheath (= aragonitic primordial rostrum *sensu* Fuchs, 2012) covered by a calcitic layer (= rostrum proper). A similar mineralogical scheme is well known in the Late Cretaceous belemnite family *Belemnitellidae* (Košťák & Wiese, 2008). Thus, a new and deep investigation of these both groups and their comparison is necessary in the future.

New coleoid genus representing the oldest record of spirulid with a markedly, endogastrically coiled phragmocone is recently described from the Eocene of southern Moravia (Czech Republic). It shows some similarities to se-

piids (i.e. oblique septa) but the siphuncle is ventrally closed (typical for Spirulida). This Eocene record significantly precedes Miocene records of *Spirulirostra* – an ancestral to Recent *Spirula*. The record with a mosaic of morphological features probably documents an unknown evolutionary lineage within spirulid cephalopods (Fuchs & Košťák, in press).

Currently, the revision of sepiids from the Central Paratethys and the Mediterranean shows significantly larger Miocene diversity and morphological disparity of the genus *Sepia* s. str. The connection to the Mediterranean during the latest Badenian is supported by the presence of related cuttlefish taxa in both areas. However, some endemic taxa suggest an allopatric speciation in the Central Paratethys.

References:

- Fuchs D. The „rostrum“- problem in coleoid terminology – an attempt to clarify inconsistencies//Géobios. 2012. V. 45. P. 29–39.
- Fuchs, D. & Košťák M. *Amphispirula* nov. gen. from the Eocene of Southern Moravia (Czech Republic): a new ancestor of the Recent deep-sea squid *Spirula*? //Journal of Systematic Palaeontology (in press).
- Košťák M., Wiese F. Lower Turonian record of belemnite *Praeaetionocamax* from NW Siberia and its palaeogeographic significance// Acta Palaeontol. Polonica. 2008. V. 53. P. 669–677.
- Košťák, M., Jagt J.W.M., Speijer R., Stassen P., Steurbaut E. New Paleocene sepiid coleoids (Cephalopoda) from Egypt – evolutionary significance and origin of the sepiid ‘rostrum’//PLOS ONE 2013. 8(11): e81180. DOI: 10.1371/journal.pone.0081180.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ СПЕРМАТОФОРОГЕНЕЗА У КОЛЕОИДНЫХ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Ч.М. Нигматуллин¹, Р.М. Сабиров²

¹ Атлантический научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (АтлантНИРО), Калининград
squid@atlant.baltnet.ru

² Казанский федеральный университет, Казань
rsab@ksu.ru

Феномен упаковки сперматозоидов в сперматофоры (СП) и их передачи самке в процессе спаривания широко распространен среди самых различных групп Metazoa, включая низших позвоночных. Наибольшей сложности строение и функционирование СП достигает у головоногих моллюсков. У всех современных колеоидных головоногих имеются весьма сложно и, в общих чертах, однотипно устроенные СП. Исключением являются осьминоги подотряда Cirrata и представители надсемейства Argonautoidea отряда Incirrata, у которых строение СП весьма специфично и они здесь не рассматриваются. В соответствии со сложно устроенными СП у головоногих имеется высокоорганизованный и многокомпонентный комплекс аксессуарных репродуктивных органов. Наряду с семенником репродуктивная система включает сперматофорный комплекс органов (СКО), который состоит из семепровода, шести сперматофорных желез (СЖ) и сперматофорного мешка (СМ). В различных СЖ последовательно формируются разные части СП. Все это определяет сложность формирования, развития и функционирования репродуктивной системы в онтогенезе этих моноциклических животных. В частности, период половой зрелости подразделяется на физиологическую (созревание семенника) и функциональную зрелость (готовность к спариванию). Последняя наступает только после формирования и накопления в СМ количества нормальных СП достаточного для спаривания.

Феномен СП головоногих всесторонне изучается уже почти 300 лет, на эту тему имеется более 160 публикаций и накопилось большое количество физиологических, биохимических и, особенно, морфологических данных о СП большинства групп головоногих (обзоры: Mann, 1984; Mangold, 1989). Однако все эти работы были основаны на изучении СП у зрелых самцов. Неполовозрелый период, включая и стадию физиологической зрелости, не рассматривался вовсе. Как правило, они не затрагивали и особенностей изменения функционирования репродуктивной системы

и формирования СП в течение достаточно продолжительного половозрелого периода.

Цель данного сообщения – краткое описание основных результатов изучения формирования СП в онтогенезе колеоидных головоногих. Нами были исследованы 45 видов миопсидных (Loliginidae) и эгопсидных (Ommastrephidae, Thysanoteuthidae, Gonatidae, Enopteuthidae, Onychoteuthidae, Psychroteuthidae) кальмаров, каракатиц (Sepiidae, Sepiolidae) и осьминогов семейства Octopodidae. Были изучены 12200 репродуктивных систем самцов, у 140 000 СП была измерена общая длина. Наиболее детальному морфологическому и морфометрическому анализу было подвергнуто 1050 СКО и 9000 СП. Наше исследование было основано на оригинальном онтогенетическом подходе. Методом подбора онтогенетических линий изучался по возможности весь онтогенез от периода формирования репродуктивной системы до конца функционально половозрелого периода и выбойного состояния. У каждого самца параллельно проводились детальные промеры основных функционально важных частей репродуктивной системы (семенник и все отделы СЖ); вскрытие их протоков и фиксация наличия и состояния формирующихся СП; подсчет количества и морфометрический анализ СП по порциям из разных отделов СМ. Принималось, что в пенисе (то есть на выходе) находятся наиболее «старые» СП (сформированные на начальном этапе нормального сперматофорогенеза, или того периода, когда были сформированы самые ранние еще не «выметанные» СП), в середине СМ – СП «среднего возраста» и в фундусе (т.е. в задней части мешка куда поступают только что сформировавшиеся СП из СЖ) – самые «молодые» СП. Этот методический подход дает возможность понимания особенностей развития и функционирования репродуктивной системы как целого в онтогенезе самцов головоногих.

Использование этой методологии позволило выявить новый феномен в репродуктивной биологии головоногих – пробного или наладочного сперматофо-

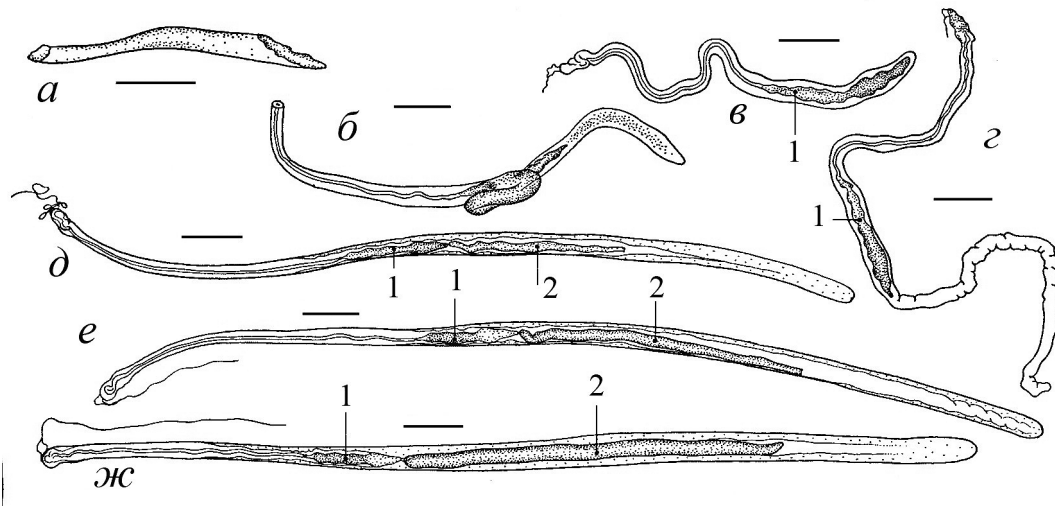


Рис. 1. Продукция пробного (а-е), нормального (ж) и остаточного (е) сперматофорогенеза у самцов крылорукого кальмара *Sthenoteuthis pteropus* (Ommastrephidae). а-г – сперматофороподобные образования в порядке последовательности формирования с усложнением их строения; д – псевдосперматофор; е – квазисперматофор; ж – нормальный сперматофор. 1 – цементное тело; 2 – семенной резервуар. Шкала 1 мм.

рогенеза в неполовозрелый период от II до V-1 стадии зрелости (рис. 1).

Задолго до созревания семенника (образование сперматоцитов 2 порядка и сперматид) на II стадии зрелости начинается функционирование СЖ с формированием сперматофороподобных образований (СО) без спермы. Это сначала скрученные в клубок полые трубки, и далее изогнутые трубки с бесформенным содержимым. С началом активного сперматогенеза на III стадии зрелости в СМ появляются неправильной формы трубки (зачастую скрученные) с различным эйякуляторным аппаратом и плохо выраженным цементным тельцем. Во второй половине этой стадии зрелости появляются СО по форме приближающиеся к нормальной – трубки с изогнутыми концами и хорошо выраженными эйякуляторной трубкой и цементным тельцем, но без семенного резервуара. Все эти СО находят в сперматофорных мешках только до начала поступления нормальных СП т.е. до стадии V-1. С созреванием семенника в IV стадии зрелости в СЖ формируются квазисперматофоры (КСП), которые имеют облик нормальных СП с наличием всех внутренних его частей, в том числе и семенного резервуара. Но последний имеет малые размеры и содержит железистый матрикс без спермиев. В последующем на стадии физиологического созревания (V-1) формируются КСП со спермой. Эти КСП отличаются от нормальных СП небольшими общими размерами и малыми размерами семенных резервуаров и весьма низкой концентрацией в них спермы. Вся пробная продукция СО и КСП не хранится в СМ, а выводится наружу через пенис. Лишь у функционально созревающих самцов можно встретить единичные КСП со спермой, что может служить

маркером отсутствия первого спаривания. У кальмара *Illex argentinus* число продуцируемых СО около 30-45, КСП – около 50-60 и в том числе КСП со спермой – до 20. Количество продуцируемых нормальных СП у этого вида в зависимости от размеров зрелых самцов – 300-1600. С полным созреванием семенника и поступлением в СЖ полновесного «потока» спермы в начале стадии зрелости V-2 начинается формирование нормальных СП с характерными для данного вида размерами семенных резервуаров и высокой концентрацией спермы. Они хранятся и накапливаются в СМ вплоть до спаривания. Однако в процессе спариваний расходуется небольшая часть имеющихся СП, и к тому же идет постоянное пополнение СП за счет их продуцирования. Поэтому у зрелых самцов присутствует значительное количество СП, которое у видов с высокой продукцией СП обычно заполняет более половины объема мешка. В зависимости от характера аллометрического роста IV отдела СЖ, где формируется наружная оболочка СП, у разных видов головоногих в процессе половозрелой части онтогенеза происходит формирование или почти одноразмерных СП, или с небольшим или же со значительным увеличением их размеров. Нормальное продуцирование СП заканчивается с началом дегенерации семенника. СЖ формируют остаточную продукцию сходную с КСП со спермой по размерам СП, их семенных резервуаров и концентрации спермы. Вскоре функционирование репродуктивной системы прекращается, и самцы погибают.

Таким образом, в онтогенезе изученных колеоид выделяются три периода сперматофорогенеза: а) **наладочный (пробный)** с формированием постепенно усложняющихся пробных СП и их удалением из

СМ; б) эргонтический (нормальный) с формированием нормальных СП, используемых для передачи самкам; в) остаточный (сенильный) в конце онтогенеза с дегенерацией семенника и угасания функционирования репродуктивной системы формируются мелкие КСП с низкой концентрацией спермы.

Пробное функционирование СЖ происходит параллельно созреванию семенника с выработкой постепенно усложняющейся продукции, вовлечением все большего количества частей «конвейера» СКО, увеличением точности, производительности и надежности их работы. По существу это своеобразная «наладка» работоспособности всей репродуктивной системы и организма в целом, и к началу функционального созревания работоспособность всей системы достигает оптимального уровня. Между развитием и функционированием семенника и СЖ имеются хорошо выраженные эргонтические корреляции, с опережением развития последних для приведения их в работоспособное состояние. После созревания семенника и подачи полного потока спермы в СЖ, они сразу же включаются в активное продуцирование нормальных

СП с блокировкой их выброса через пенис. Феномен пробных СП возможно объяснить лишь с точки зрения конечной цели системогенеза репродуктивного аппарата как единой функциональной системы – эффективной упаковки сперматозоидов в нормальные СП с минимизацией их потерь. В историческом аспекте появление в онтогенезе головоногих наладочного сперматофорогенеза – гетерохрония, связанная с усложнением строения СП и СКО и повышением цены сперматозоидов. Судя по данным о строении репродуктивной системы и СП у *Nautilus* (Mann, 1984), эта гетерохрония произошла еще у наружнераковинных головоногих.

Список литературы

Mangold K. Reproduction, croissance et durée de vie. P.P. Grassé (ed.). *Traité de Zoologie. Anatomie, systématique, biologie.* T. V. Fasc. 4. Céphalopodes. Paris. 1989. P. 493–552.

Mann T. Spermatofores: Development, Structure, Biochemical Attributes and Role in the Transfer of Spermatozoa. *Zoophysiology*, Vol. 15. Berlin: Springer Verlag. 1984. 217 p.

ONTOGENETIC TRENDS IN SPERMATOPHORE FORMATION IN COLEOID CEPHALOPODS

Ch.M. Nigmatullin, R.M. Sabirov

The ontogenetic trends in morphology and morphometry of spermatofores (SP) and spermatophoric glands were studied, using an original methodology, in 45 species of different groups of Coleoidea. Three ontogenetic periods in spermatoforogenesis were revealed: (a) tentative with formation of false SP and quasi-SP with low or no sperm content; (b) ergonomic, normal with formation and accumulation of normal SP; (c) residual, senile with formation of false small SP with low sperm content.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ АРХАИЧНЫХ ГОЛОВОНОГИХ (*VAMPYROTEUTHIS INFERNALIS* И *NAUTILUS* SPP.)

В. Лаптиховский¹, Х. Ховинг²

¹ Pakefield Rd., Lowestoft, Suffolk, NR33 0HT, U.K.
vladimir.laptikhovsky@cefas.co.uk

² Helmholtz Centre for Ocean Research Kiel, Düsternbrooker Weg 20,
24105 Kiel; Germany

Все изученные современные колеоидные головоногие моллюски являются семельпарными (Rocha et al., 2001). Независимо от типа нереста, его продолжительности и числа выметываемых кладок, гонада самки, однажды достигнув зрелого состояния, никогда не возвращается в исходное после откладки порции яиц. Этим колеоидеи отличаются от итеропарных костистых рыб, у которых в период между нерестовыми сезонами наиболее продвинутые ооциты обычно «застывают» на ранних стадиях вителлогенеза вплоть до следующего периода созревания. В отличие от этих рыб, в яичнике взрослых кальмаров, осьминогов и каракатиц всегда присутствуют ооциты последних стадий оогенеза. Единственным возможным исключением является антарктический кальмар *Kondakovia longimana*, но гипотеза об его итеропарности основана на находке единственной зрелой самки (Laptikhovsky et al., 2013).

Современные архаичные головоногие — наутилоидеи (*Nautilus* spp. и, вероятно, *Allonautilus* spp.) и вампироморфа *Vampyroteuthis infernalis*, имеют совершенно иную репродуктивную стратегию. Исследование репродуктивных систем шести особей *Nautilus macromphalus* из Музея Естественной Истории Лондона и 46 особей *V. infernalis* из Музея Естественной Истории Санта — Барбары показало, что в интервале между нерестами гонада у представителей обоих таксонов возвращается в состояние «отдыха» с наиболее продвинутыми ооцитами, находящимися в стадии сложного фолликула (*Vampyroteuthis*) или формирования этого фолликула (*Nautilus*). Именно на этом этапе оогенеза резервный фонд хранится для последующих нерестовых периодов и из него впоследствии формируются новые порции яиц, в которых в процессе созревания накапливается желток. Размножение наутилусов сезонное. Сезонный характер имеют как спаривание, так и цикл развития гонады, хотя в аквариальных условиях период размножения может быть растянутым, если не круглогодичным (Haven, 1977; Saunders, Landman, 1987; Carlsson et al., 1992; Arnold, 2010). Потенциальная плодовитость составляет около сотни яиц (*N. macromphalus*), и каждая самка откладывает в год

несколько яиц (порция, развивающая в яичнике, состоит из 5—10 ооцитов). Наличие сезонности нереста, возможно, отчасти обусловлено огромным размером ооцитов (около 25—30 мм — наибольшие среди современных головоногих), требующим длительного накопления желтка.

Яйца вампиротеутисов — одни из самых крупных среди изученных пелагических головоногих (4 мм), но все же намного меньше, чем у наутилусов. Половозрелые нерестящиеся особи могут быть пойманы в районе Калифорнии в любой сезон, что говорит о круглогодичности нереста. Порция яиц для вымета очень мала, и относительные размеры гонады взрослых особей (около 1% массы тела) — наименьшие среди изученных головоногих. Соотношение между потенциальной плодовитостью и размером кладки позволяет предположить, что вампиротеутис может нереститься несколько десятков раз.

Таким образом, оба архаичных таксона головоногих, доживших до современности, характеризуются максимально возможными размерами яиц среди характерного для данной экологической группы диапазона, и итеропарией гонады с полициклическим нерестом. Возможно, этот тип размножения и соответствующая К-стратегия являются анцестральными для головоногих в целом. С другой стороны, ярко выраженная К-стратегия сама по себе могла быть причиной длительного существования этих таксонов.

Список литературы

Arnold J.M. Reproduction and embryology of *Nautilus*. In: Saunders W. H., Landman N. H. (eds) // *Nautilus. The biology and paleobiology of a living fossil*. Reprint with additions. Topics in geobiology. 2010. V. 6. P. 353—372.

Carlson B.A., Awai M., Arnold J.M. Hatching and early growth of *Nautilus belauensis* and implications on the distribution of the genus *Nautilus*. In: Richmond R.D. (ed) Proc. 7th Int. Coral Reef Symp. Univ. Guam Mar. Lab., Guam 1. 1992. P. 587—592.

Haven N. The Reproductive Biology of *Nautilus pompilius* in the Philippines // Mar. Biol. 1977. V. 42. P. 177—184.

Laptikhovsky V., Collins M.A., Arkhipkin A. First case of possible iteroparity among coleoid cephalopods: the giant warty squid *Kondakovia longimana* // Journal of Molluscan Studies. 2013. V. 79. P. 270–272.

Martin A.W., Catala-Stucki I., Ward P.D. The growth rate and reproductive behavior of *Nautilus macromphalus* // N. Jb. Geol. Palaeont. Abh. 1978. Bd.156.P. 207–225.

Rocha F., Guerra Á., González Á.F. A review of reproductive strategies in cephalopods // Biological Reviews. 2001. V. 76. P. 291–304.

Saunders W.B., Landman N.H. (Eds) *Nautilus: The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*, 1987. V. XXV. New York, Plenum Press. 632 pp.

REPRODUCTIVE STRATEGIES OF ARCHAIC CEPHALOPODS (*VAMPYROTEUTHIS INFERNALIS* AND *NAUTILUS* SPP.)

V. Laptikhovsky and H.J.T. Hoving

A study of the reproductive systems of *Nautilus macromphalus* and *Vampyroteuthis infernalis* demonstrated that in both species, the ovary returns to a “resting” condition between spawning events. During this period, the most advanced oocytes in *Nautilus* are at the stage of formation of the follicle, whereas in *Vampyroteuthis* they are at the “complex” follicle stage. This type of oogenesis was never previously found in cephalopod molluscs, although it is common in fishes and gastropods.

ЭВОЛЮЦИЯ АММОНОИДЕЙ СЕМЕЙСТВ TSVETKOVITIDAE И NATHORSTITIDAE СРЕДНЕГО ТРИАСА БОРЕАЛЬНОЙ ОБЛАСТИ

А.Г. Константинов

Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск
KonstantinovAG@ipgg.sbras.ru

В сообществах аммоноидей ладинского яруса Бореальной области доминирующей группой являются представители семейства *Nathorstiidae* Spath, 1951. Они широко распространены на территории Северо-Востока Азии (Попов, 1961; Архипов, 1974; Бычков, 1982; Дагис, Константинов, 1997) и известны также на Свальбарде (Корчинская, 1972; 2000), в Арктической Канаде (Tozer, 1961; 1994) и на Земле Франца-Иосифа (Корчинская, 1985). Широкое распространение и высокие темпы эволюции натгорститид обусловили их ведущую роль в биостратиграфическом расчленении ладинского яруса бореальных регионов (Дагис, Константинов, 1995).

Натгорститиды обладают значительной возрастной изменчивостью основных структур раковины, и, при принципиально различной морфологии ранних оборотов у отдельных родов и видов, имеют сравнительно близкую форму раковины и очертания лопастной линии во взрослом состоянии. Ревизия группы, предпринятая как на основе изучения обширной коллекции натгорститид из разрезов Северо-Востока Азии, так и на знакомстве с канадскими и свальбардскими оригиналами, позволила уточнить объемы видов и родов с учетом совокупности признаков и их индивидуального морфогенеза (Дагис, Константинов, 1997). В составе аммоноидей, относимых к натгорститидам, были установлены две группы исключительно бореальных родов. Первая группа, выделенная в семейство *Tsvetkovitidae* Dagys et Konstantinov, 1997, объединяет формы с продолжительной офиоконовой ранней стадией роста и взрослым обычно тонким оксиконом или дискоконом, лопастной линией с псевдоадвентивными элементами, и включает три хронологически последовательных рода: *Intornites* (анизий) → *Eonathorstites* (ладин, зона *oleshkoi*) → *Tsvetkovites* (ладин, зоны *constantis* и *neraensis*). Вторая группа, собственно *Nathorstiidae* s. str., являющаяся несомненным потомком цветковитид, характеризуется субсфероконовой или субпахиконовой раковиной с приостренной вентральной стороной, лопастной линией без псевдоадвентивных элементов, также объединяет три последовательных рода: *Indigirites* (зона *krugi*) → *Nathorstites* (зоны *maclearni*, *macconnelli* и *lindstroemi*) → *Stolleyites* (зона *tenuis*). Однако выявленные филогенетические связи семейств и родов цветковитид и нат-

горститид не были подкреплены анализом изменения в онтогенезе отдельных признаков у последовательных родов и видов. Целью данной работы является восполнить этот пробел и выявить основные тенденции развития рассматриваемой группы аммоноидей с учетом новых данных по самым молодым натгорститидам с территории Северо-Востока Азии.

В индивидуальном морфогенезе форма раковины у *Tsvetkovitidae* менялась от эволютной на первых 4–5.5 оборотах до инволютной оксиконовой с копьевидным сечением оборотов, приостренной вентральной стороной и очень узким умбиликусом на 6–7 оборотах. В ряду *Intornites navadanus* (Hyatt et Smith) → *Eonathorstites oleshkoi* (Archipov) → *Tsvetkovites constantis* (Archipov) → *T. neraensis* (Popov) происходит увеличение продолжительности ранней офиоконовой стадии роста от 4-х до 5.5 оборотов, постепенно увеличивается относительная ширина оборотов: у молодых *I. navadanus* раковина офиоконовая умеренной толщины, у *E. oleshkoi* – вздутая офиоконовая, у рода *Tsvetkovites* – кидиконовая. В соответствии с этим в этом ряду наблюдается также постепенное увеличение относительной ширины оборотов у взрослых форм. Скульптура цветковитид представлена редкими простыми радиальными ребрами, приумбиликальными складками и бугорками, развитыми на 1.5–5-ом оборотах, и обособленным вентральным килем на 3-ем–6-ом оборотах. Если ребра, складки и бугорки сглаживаются, исчезают и замещаются с ростом двусинусными струйками при различном диаметре раковины у разных форм в пределах одного вида, то вентральный киль у молодых цветковитид (*T. neraensis*) наблюдается на более поздних оборотах (на 5–6-ом оборотах), чем у более ранних представителей семейства – родов *Intornites*, *Eonathorstites* (на 3-ем–5-ом оборотах). Лопастная линия цветковитид с многочисленными сильно зазубренными лопастями, с обособлением крупных центральных зубцов в основании некоторых лопастей, от которых зубчики высоко поднимаются на стенки седел. Характерно наличие псевдоадвентивных элементов, а также увеличение в онтогенезе глубины первой умбиликальной лопасти относительно боковой. Вершины седел заостренные филлоидные или овальные. В онтогенезе умбиликальные лопасти с четными индексами перехо-

дят после образования лопасти U^1 на внешнюю сторону оборота, с нечетными – на внутреннюю (Константинов, 1991; Вавилов, 1992), минимальная формула лопастной линии (V_1V_1) $LU^1U^2U^4U^6U^8$: $U^7U^5U^3I(D_1D_1)$. Максимальное число лопастей на внешней стороне оборота, не считая вентральной, 6 у *I. nevadanus*, 10 у *E. oleshkoi* и 9 у рода *Tsvetkovites*. Филлоидность, заостренность седел возрастают также от *I. nevadanus* к *E. oleshkoi* и несколько снижаются у *Tsvetkovites*, но в этой линии наиболее отчетливо проявляется более позднее появление псевдоадвентивных черт в онтогенезе. Так, лопасть U^1 становится глубже боковой у *E. oleshkoi* при 5.5 оборотах, у *T. neraensis* – с 8-го оборота. Таким образом, в эволюции цветковитид происходит некоторое замедление, ретардация, выражающаяся от предков к потомкам в увеличении продолжительности ранней офиоконовой стадии раковины, в смещении вентрального киля на более поздние обороты, в более позднем появлении псевдоадвентивных элементов лопастной линии. Реализация этой тенденции сопровождалась возрастанием относительной ширины оборотов.

В фазу *krugi*, вероятно, от последних представителей рода *Tsvetkovites* отделились первые натгорститиды, род *Indigirites*, имеющие, в отличие от предкового семейства более короткую офиоконовую стадию роста (первые 3.5 оборота), сменяющуюся с ростом субпахиконовой или субсфероконовой раковинной с приостренной вентральной стороной без обособленного киля, лопастную линию без псевдоадвентивных элементов. С появлением рода *Indigirites* в филологии *Indigirites krugi* (Popow) → *Nathorstites maclearni* Tozer → *N. macconnelli* (Whiteaves) → *N. lindstroemi* (Boehm) наступило заметное замедление развития в морфогенезе основных структур раковины. Это выразилось, с одной стороны, в потере у потомков конечных стадий развития предков, а именно в “выдвигании” вздутых кадиконических раковин средних стадий роста *I. krugi* на взрослые стадии роста у *N. lindstroemi*; с другой стороны, в постепенном упрощении лопастной линии, что хорошо заметно по исчезновению заостренности, филлоидности седел, уменьшению степени зазубренности лопастей. Так, если у *I. krugi* все лопасти во внешней части оборота зазубрены в основаниях, а седла V/L и L/U^1 имеют заостренные вершины, то у *N. lindstroemi* лопасти вблизи умбиликального шва не зазубрены, а седла с овальными вершинами. Таким образом, увеличение относительной ширины оборотов и замедление развития в онтогенезе, наметившееся у цветковитид, достигло своей кульминации у натгорститид *N. lindstroemi*, обладавших вздутой субсфероконовой раковинной и наиболее простой лопастной линией.

С появлением рода *Stolleyites*, отделившегося от *Nathorstites* и унаследовавшего от предкового рода приумбиликальную депрессию на средних стадиях роста, происходит уменьшение относительной ширины обо-

ротов. Вместе с тем, лопастная линия у *S. tenuis* близка таковой *N. lindstroemi*. Самые молодые натгорститиды *Stolleyites terminalis* Konstantinov sp. nov. ex MS обнаружены в верхней части зоны *Stolleyites tenuis* в Северном Приохотье. Они обладают гладкой тонкой раковинной уже на ранних стадиях роста, взрослая же раковина у этого вида оксиконовая уплощенная с полностью объемлющими оборотами копьевидного сечения и замкнутым умбиликусом. В отличие от *S. tenuis*, у нового вида все лопасти зазубрены в основаниях. Такие признаки можно трактовать, по-видимому, как ускорение в развитии в линии *S. tenuis* → *S. terminalis* и “возврат” к морфологии предковых форм на заключительном этапе эволюции семейства. Натгорститиды, по-видимому, были слепой ветвью, не давшей потомков, и вымерли в конце ладинского века.

Работа выполнена при поддержке программ РАН № 23 и 28.

Список литературы

- Архипов Ю.В. Стратиграфия триасовых отложений Восточной Якутии. Якутск: Кн. из-во, 1974. 270 с.
- Бычков Ю.М. Натгорститы Северо-Востока СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Магадан: Кн. изд-во, 1982. № 26. С. 26–37.
- Вавилов М.Н. Стратиграфия и аммоноидеи среднетриасовых отложений Северо-Восточной Азии. М.: Недра, 1992. 234 с.
- Дагис А.С., Константинов А.Г. Новая зональная схема ладинского яруса Северо-Востока Азии // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1995. Т. 3. № 3. С. 121–127.
- Дагис А.С., Константинов А.Г. Ревизия *Nathorstidae* (Аммоноидея) Северо-Востока Азии // Палеонтол. журн. 1997. № 5. С. 41–49.
- Константинов А.Г. Биостратиграфия и аммоноидеи верхнего анизия севера Сибири. Новосибирск: Наука. СО РАН, 1991. 160 с.
- Корчинская М.В. Распространение натгорститов в триасовых отложениях Свальбарда // Мезозойские отложения Свальбарда. Л.: НИИГА, 1972. С. 64–74.
- Корчинская М.В. Фаунистическая характеристика триасовых отложений Земли Франца-Иосифа // Стратиграфия и палеонтология мезозойских осадочных бассейнов Севера СССР. Л.: Севморгеология, 1985. С. 16–27.
- Корчинская М.В. К вопросу о биостратиграфии ладинского яруса Свальбарда // Стратиграфия и фауна палеозоя и мезозоя Арктики. СПб.: ВНИИОкеангеология, 2000. С. 73–84.
- Попов Ю.Н. Триасовые аммоноидеи Северо-Востока СССР. М.: Госгеолтехиздат, 1961. 179 с.
- Tozer E.T. Triassic stratigraphy and faunas, Queen Elisabeth Islands, Arctic Archipelago // Mem. Geol. Surv. Canada. 1961. № 316. P. 1–116.
- Tozer E.T. Canadian Triassic Ammonoid faunas // Bull. Geol. Surv. Canada. 1994. № 467. P. 1–663.

**EVOLUTION OF THE BOREAL MIDDLE TRIASSIC AMMONOID FAMILIES
TSVETKOVITIDAE AND NATHORSTITIDAE**

A.G. Konstantinov

Analysis of changes in the ontogeny of major characters in successive genera and species in the Middle Triassic families Tsvetkovitidae and Nathorstitidae of the Boreal Realm allowed the recognition that the major trends in the evolution of these families was retardation in descendants, expressed as a slowing down of the development of major shell structures compared with their *ancestors* (increased duration of the ophioconic stage, simplification of the suture, increase in the relative width of whorls, etc.). However, acceleration, and a return to normal adult morphology is recorded at the final stage in the evolution of Nathorstitidae, coinciding with the appearance of the genus *Stolleyites* and, particularly, *S. terminalis* Konstantinov sp. nov. ex MS.

К ФИЛОГЕНИИ СРЕДНЕЮРСКИХ ARCTOCERPHALITINAE И CADOCERATINAE (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

В.В. Митта

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

Древнейшие среднеюрские представители семейства *Cardioceratidae* Hyatt подразделяются обычно (Callomon, 1985) на подсемейства *Arctocerphalitinae* Meledina (байос-бат) и *Cadoceratinae* Hyatt (бат-келловей) и являются важнейшей группой аммоноидей для биостратиграфии этого интервала геологического времени, особенно для бореальных и суббореальных районов.

Преимущественно бореальное подсем. *Arctocerphalitinae* представлено родами *Arctocerphalites* Spath и *Arcticoceras* Spath, связанными отношениями «предок-потомок», соответственно. Оба рода характеризуются узкопупковыми раковинами субовального сечения, со сходной скульптурой, сглаживающейся на жилой камере, и различаются, главным образом, укрупнением раковины в ходе филогенеза. Отметим, что для последних представителей *Arcticoceras* (*A. cranocephaloide* Callomon et Birkelund, средний бат) характерно уменьшение размеров раковины, заметное укорочение жилой камеры и наличие выраженных ребер на жилой камере. Параллельно этой филологии развивался род *Greencephalites* Repin, возникший в позднем байосе бореальных районов одновременно с *Arctocerphalites* в результате дивергенции рода *Cranocephalites* Spath. Для *Greencephalites* характерны кадиконические раковины с низким сечением оборотов и сравнительно более широким пупком; рельефная и даже грубая скульптура, в т.ч. на жилой камере. Последние представители гринцефалитов известны также из среднего бата (Митта, Альсен, 2013).

Практически одновременно с исчезновением арктоцефалитов и гринцефалитов в Арктике (Callomon, 1993) появляется род *Cadoceras* Fischer, в последующем расширивший свой ареал до суббореальных и даже перитетических и районов. Первые представители этого рода (*C. calyx* Spath, *C. apertum* Callomon et Birkelund) имеют кадиконовую раковину с широким низким сечением и рельефную на фрагмокоме скульптуру, сглаживающуюся на длинной жилой камере. Отметим, что род *Cadoceras* является типовым уже для подсем. *Cadoceratinae*. К этому подсемейству относится обычно и род *Paracadoceras* Stöckmaу, распространенный в верхнем бате и, возможно, в самых низах келловей. Паракадоцерасы характеризуются относительно меньшими размерами раковины и жилой камеры, более высоким сечением оборотов, обычно менее грубой скульптурой,

часто выраженной и на относительно короткой жилой камере (*P. efimovi* Mitta, *P. nageli* Mitta, *P. keuppi* Mitta). Перечисленные представители *Cadoceras* и *Paracadoceras* известны из верхнего бата Русской платформы (Mitta, 2005).

Эволюция рода *Cadoceras* продолжается и в фазу *Elatmae* нижнего келловей — *C. frearsi* (d'Orbigny) → *C. falsum* Voronetz → *C. elatmae* (Nikitin) → *C. tschernyschevi* Sokolov. Все эти виды имеют крупную раковину с более или менее низким сечением оборотов и умеренно широким пупком, длинную (до одного оборота) жилую камеру, хорошо выраженную скульптуру. Но уже у вида *C. tschernyschevi* на жилой камере ребра редуцируются до изогнутых умбиликальных бугорков. Следующее звено этой филологии, *C. stupachenkoi* Mitta, характеризуется, в дополнение к дальнейшей редукции вентральных ребер на жилой камере, увеличением высоты сечения и заметным сужением пупка на жилой камере — так, что та полностью перекрывает предшествующий оборот фрагмокона. Это начало нового тренда, выражающегося в дальнейшем сужении пупка, постепенном превращении кадиконовой раковины в пахиконовую и субоксиконовую (род *Cadochamousetia* Mitta: *C. surense* (Nikitin) → *C. subpatruus* (Nikitin)), и далее в оксиконовую, с редуцированной скульптурой, сохраняющейся в виде вентральных «зубчиков» (род *Chamousetia* R. Douvillé: *C. stuckenbergi* (Lahusen), *C. buckmani* Callomon et Wright). На последнем виде, имеющем жилую камеру не более 0.6 оборота, эта ветвь заканчивается (Mitta, 1999).

Аналогичная короткая ветвь кардиоцератид с субоксиконовой раковинной и ребристостью, на последних оборотах представленной лишь в вентролатеральной части (род *Eckhardites* Mitta: *E. menzeli* (Mönnig) → *E. pavlowi* (Smorodina) → *E. dietli* Mitta) появляется и раньше, в низах нижнего келловей (Митта, 2009). Происхождение этого рода неясно; жилая камера занимает до 0.6 оборота.

В верхах нижнего и в среднем келловее суббореальных и бореальных районов широко распространены кадоцератины, относимые отечественными исследователями к роду *Rondiceras* Troitzkaу. Раковины этого рода представлены крупными кадиконами и сфероконнами с длинной жилой камерой. Видовые различия проявляются преимущественно в вариациях сечения оборотов и пупковой воронки, степени рельефности

ребер на внутренних оборотах. Основным трендом развития этой группы видов является постепенное утончение скульптуры, начиная с молодых оборотов. Эта филолиния представлена последовательными видами *R. sokolovi* Kiselev → *R. geerzense* Behrendsen → *R. tcheffkini* (d'Opbigny) → *R. milashevici* (Nikitin) → *R. stenolobum* (von Keyserling emend. Nikitin) (Митта, 2000). Дериватом последнего вида, согласно Д.Н. Киселеву (2005), является *Longaeviceras alpha* Kiselev из верхов среднего келловея, раковины которого показывают отчетливую тенденцию к повышению высоты оборотов и сужению пупка. Видимо, от *L. alpha* и происходит следующая (позднекелловейская) итерация кадоцератин, завершающаяся узкопупковыми оксиконовыми раковинами: «*Cadoceras*» *allae* Kiselev → «*C.*» *patruum* (Eichwald) → «*Chamousetia*» *funifera* (Phillips). Последний вид обозначен как тип рода *Funiferites* Kiselev et al., 2003, в свою очередь являющегося, по-видимому, младшим синонимом рода *Platyhamousetia* Repin, 2002.

Остальные позднекелловейские кардиоцератиды (*Quenstedtoceras* Hyatt и близкородственные роды), вероятно, лучше относить к подсем. *Cardioceratinae* Simeiradzki (или использовать для них название *Quenstedtoceratinae* Meledina).

Завершая обзор, обозначим некоторые выводы исследований.

1. Стратиграфическая последовательность *Cranoccephalites* → *Arctoccephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras* отражает филогенез этой группы, а род *Greencephalites* является предковым по отношению к роду *Cadoceras*. Соответственно, предлагается перевести род *Paracadoceras* в подсем. *Arctoccephalitinae*, а род *Greencephalites* рассматривать в составе подсем. *Cadoceratinae*.

2. На протяжении келловейского века от основной «кадиконовой» линии эволюции *Cadoceratinae* троекратно отходят тупиковые ветви, приводящие к образованию форм с оксиконовыми раковинами с короткой жилой камерой и редуцированной латеральной скульптурой. Каждая из итераций представлена всего несколькими видами. Предлагается вторую раннекелловейскую итерацию *stupachenkoi* → *surense* → *subpatruus* → *stuckenbergi* → *buckmani* объединить под приоритетным названием *Chamousetia* R. Douvillé, 1912; название *Cadochamousetia* Mita, 1999 становится младшим субъективным синонимом.

3. Типы видов *Ammonites sublaeve* J. Sowerby из терминальной зоны нижнего келловея, и *Stephanoceras Milashevici* Nikitin из базальной зоны среднего келловея, являющихся типовыми для родов *Cadoceras* и *Rondiceras* соответственно, очень близки по своим морфологическим признакам. Ранее считалось, что для *Rondiceras* в целом характерно сглаживание скульптуры на фрагмоконе; что не подтвердилось при изучении больших выборок раннекелловейских видов, относимых к этому роду. При определении объема *Cadoceras*

отечественные исследователи ориентировались на очень ограниченное число опубликованных изображений типа этого рода, представленных экземплярами с рельефной скульптурой фрагмокона. Изучение английских топотипов *C. sublaeve* выявило широкую изменчивость этого признака. По-видимому, этим и объясняется то, что зарубежные исследователи так и не приняли родовое название *Rondiceras*, несмотря на 60 лет, прошедшие со времени установления этого рода.

Автору этого сообщения долго не удавалось заполнить hiatus между последовательностью видов, относимых к *Cadoceras* и *Rondiceras*, для подзоны *Subpatruus* (см. Митта, 2000, с. 37, рис. 4), хотя находки фрагментов кадиконов кадоцератин были нередки в горизонте *stuckenbergi*. Лишь несколько лет назад удалось найти аммониты, позволяющие описать новый вид «рондичесера», переходный от вздутых морф «*Cadoceras*» *stupachenkoi* к несомненному «*Rondiceras*». Находка этого «недостающего звена», и выявленный постепенный ряд изменчивости в этой филолинии, вкупе с возможностью изучить английский материал, позволяют отказаться от родового названия *Rondiceras* Troizkaia, 1955, с переводом его в ранг младшего субъективного синонима приоритетного названия *Cadoceras* Fischer, 1882.

4. Некоторыми исследователями среднекелловейский *Stephanoceras stenolobum* (von Keyserling, 1846) sensu Nikitin, 1881 рассматривается в роде *Longaeviceras*. Этот вид по своим признакам достаточно близок к предковому *milashevici*, и после упразднения родового названия *Rondiceras* его предлагается понимать как терминальный вид рода *Cadoceras*. Для «оксиконовой» средне-позднекелловейской итерации *alpha* → *allae* → *patruum* → *funifera* следует закрепить название *Platyhamousetia*. В дальнейшем, в позднем келловее, кардиоцератиды продолжают как собственно *Longaeviceras* и их дериват *Quenstedtoceras* (подсем. *Cardioceratinae*).

5. Изменения в системе макроконхов ранних кардиоцератид, предложенные выше, влекут и изменения в номенклатуре микроконховых таксонов. Для микроконхов *Arctoccephalitinae* (по крайней мере, для *Arcticoceras* и *Paracadoceras*) может применяться название *Costacadoceras* Rawson, 1982. Для *Cadoceras* и *Chamousetia* — приоритетное название *Pseudocadoceras* Buckman, 1918; при этом *Novocadoceras* Sasonov, 1965 становится его младшим синонимом. Для остальных арктоцефалитин и кадоцератин особые родовые/подродовые названия не предложены.

Филогенетические взаимоотношения изученных родов арктоцефалитин и кадоцератин в обобщенном виде представлены на рис. 1.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», подпрограмма 2.

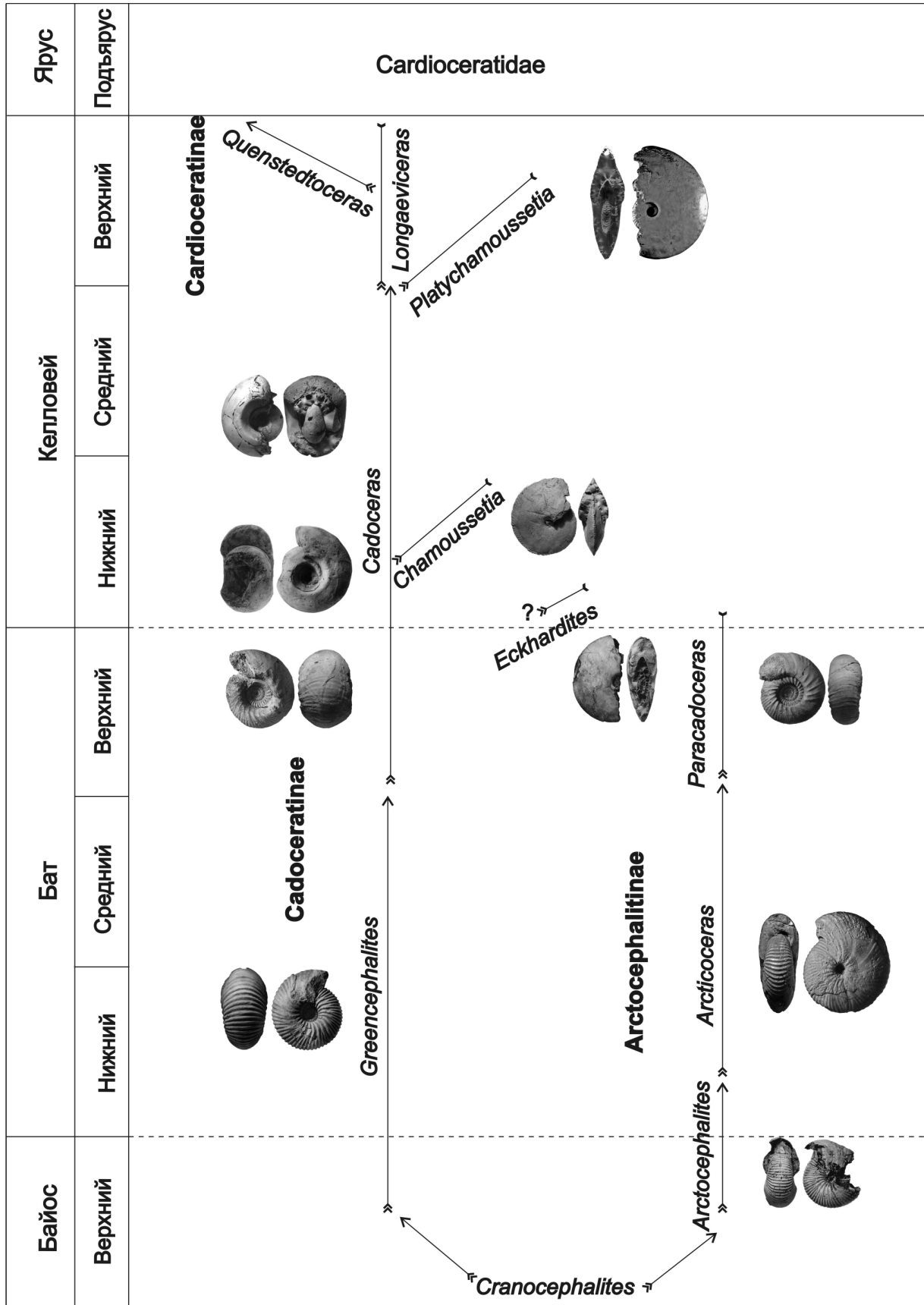


Рис. 1. Схема филогенетических взаимоотношений Arctocephalitinae и Cadoceratinae, в обобщенном виде.

Список литературы

Киселев Д.Н. Параллельные биогоризонты келлового Европейской России по кардиоцератидам и их роль в корреляции келловейских шал Бореальной и Суббореальной провинций // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН, 2005. С. 119–127.

Mumma B.V. Аммониты и биостратиграфия нижнего келлового Русской платформы // Бюллетень КФ ВНИГНИ. № 3. 2000. 144 с.

Mumma B.V. Род *Eckhardites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в нижнем келловее суббореальной юры // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 47–53.

Mumma B.V., Альсен П. Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Тюмень: ЗапСибНИИГГ; Екатеринбург: ИздатНаукаСервис, 2013. С. 149–151.

Callomon J.H. The evolution of the Jurassic Ammonite Family Cardioceratidae // Spec. Pap. Paleont. 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.

Mitta V.V. The genus *Cadochamousetia* in the phylogeny of the Jurassic Cardioceratidae (Ammonoidea) // F.Oloriz & F.J.Rodriguez-Tovar (eds.). Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods // New-York: Kluwer Academic – Plenum Publishers, 1999. P. 125–136.

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

ON THE PHYLOGENY OF THE MIDDLE JURASSIC ARCTOCEPHALITINAE AND CADOCERATINAE (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA)

V.V. Mitta

The phylogeny of the Middle Jurassic Cardioceratidae has been reconstructed based on the study of shell morphogenesis, ornamentation and stratigraphic distribution. The lineage *Cranocephalites* → *Arctocephalites* → *Arcticoceras* → *Paracadoceras* is assigned to the subfamily Arctocephalitinae (Upper Bajocian--Lowermost Callovian). The subfamily Cadoceratinae includes the lineage *Greencephalites* → *Cadoceras* → *Longaeviceras*; and its lateral offshoots *Chamousetia* and *Platyochamousetia*. It is proposed that the generic names *Rondiceras* and *Cadochamousetia* are junior synonyms of *Cadoceras* and *Chamousetia*, respectively.

НЕОЭНДЕМИЧНАЯ РАННЕКЕЛЛОВЕЙСКАЯ ВОСТОЧНО-ЕВРОПЕЙСКАЯ ФИЛОЛИНИЯ АММОНИТОВ ПОДСЕМЕЙСТВА MACROCEPHALITINAE (SPHAEROCERATIDAE) И РЕВИЗИЯ ЕЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЯ *MACROCEPHALITES MULTICOSTATUS* (PARYSHEV)

Д. Б. Гуляев

Комиссия по юрской системе МСК России, Ярославль
dgulyaev@rambler.ru

Аммониты тетического подсем. Macrocephalitinæ распространились на территорию суббореального Восточно-Европейского морского бассейна в самом начале келловея (Гуляев, 2001; Гуляев, Рогов, 2009 и др.). Здесь они хотя и оставались сравнительно малочисленными, но проникли до самой северной части акватории и даже сформировали своеобразную филетическую линию (рис. 1): *Macrocephalites jacquoti* (Douville) → *M. cf./aff. jacquoti* (transient) → *M. multicostatus* (Paryshev) [= *M. menzeli* (Mönnig), *M. prosekensis* Gulyaev] → *M. pavlowi* Smorodina [= *M. dietli* (Mitta)].

В.В. Митта (Mitta, 1999; Митта, 2000, 2009 и др.) объединяет представителей этой филолинии в род *Eckhardites* Mitta, который считает потомком *Arcticoceras* Spath и относит к высокобореальному подсем. Arctocerotitinae (Cardioceratidae). Таким взглядом, однако, противоречит целый ряд обстоятельств: (1) полное отсутствие переходных форм между *Arcticoceras* и *Eckhardites* на протяжении среднего и позднего бата при явной близости *Eckhardites* к позднебатским *Macrocephalites* gr. *triangularis-jacquoti*; (2) наибольшая “концентрация” представителей *Eckhardites* в южной части Восточно-Европейского бассейна и лишь единичные их находки в высоких широтах; (3) выраженность диморфизма у *Eckhardites* аналогична *Macrocephalites* и сильно отличается от таковой у кардиоцератид; (4) у *Eckhardites* по сравнению с батско-келловейскими кардиоцератидами вентральная лопасть удлинена, а вторая боковая укорочена относительно первой боковой, что характерно, в частности, для *M. triangularis* Spath (Datta et al., 1996); (5) представители *Eckhardites* имеют тонкую высококодифференцированную (прогрессивный признак) очень постепенно сглаживающуюся в онтогенезе скульптуру, аналоги которой отсутствуют у современных им и более ранних кардиоцератид, зато обычны для *Macrocephalites*. Таким образом, *Eckhardites* целесообразно рассматривать в качестве подрода *Macrocephalites* и остается лишь определить с его видовым составом, в частности, с принадлежностью к нему позднебатских форм *M. gr. triangularis-jacquoti*.

Предпосылкой для широкого расселения и не-оэндемизма дискоконовых *Macrocephalites* в Восточно-Европейском бассейне явился, по-видимому, дефицит таких биоморф в олиготаксонном аммонитовом сообществе, где резко преобладали представители бореального сем. Cardioceratidae с кадиконовой (макроконхи) и инволютно-серпентиконовой (микроконхи) раковинной. В ходе эволюции неоэндемичных Восточно-Европейских *Macrocephalites* наблюдается постепенное сужение вентральной стороны и редукция скульптуры. Данная филолиния просуществовала лишь в течение фазы Elatmae и начала фазы Subpatruus и завершилась, когда преадаптированные к суббореальным условиям кардиоцератиды сформировали морфологически сходную раковину у *Cadochamoussetia*. Расселению *M. (Eckhardites)* в бассейны Западной Европы и Тетис, по-видимому, препятствовала конкуренция со стороны близкородственных макроцефалитин.

Первый член филолинии *M. jacquoti* характерен для самого начала келловея как Западно- так и Восточно-Европейской палеобиогеографических провинций. В обеих биохоремах этот вид может составлять более трети в комплексах аммонитов низов зоны Nerveyi и нижней части зоны Elatmae, соответственно. Однако пути эволюции его вероятных непосредственных потомков в Западно- и Восточно-Европейском бассейнах расходятся. На западе — это *M. verus* Buckman, отличающийся несколько более грубой и дольше сохраняющейся в онтогенезе скульптурой, на востоке — *M. multicostatus* (табл. I) с более тонкой раньше сглаживающейся в онтогенезе скульптурой и более узкой вентральной стороной. Типовой материал этого вида происходит из биогоризонта *P. elatmae* окрестностей г. Канева, Украина (Парышев, 1977; Гуляев, Ипполитов, 2013; см. табл. I, фиг. 3, 7). В Восточно-Европейском бассейне доля *M. multicostatus* в комплексах аммонитов биогоризонта *P. elatmae* составляет 8–14% в юго-западной части и 3–6% в центральной части (рис. 1), тогда как *M. verus* встречается значительно реже. В то же время в Западной Европе *M. verus* количественно часто составляет более половины аммонитов в комплексах

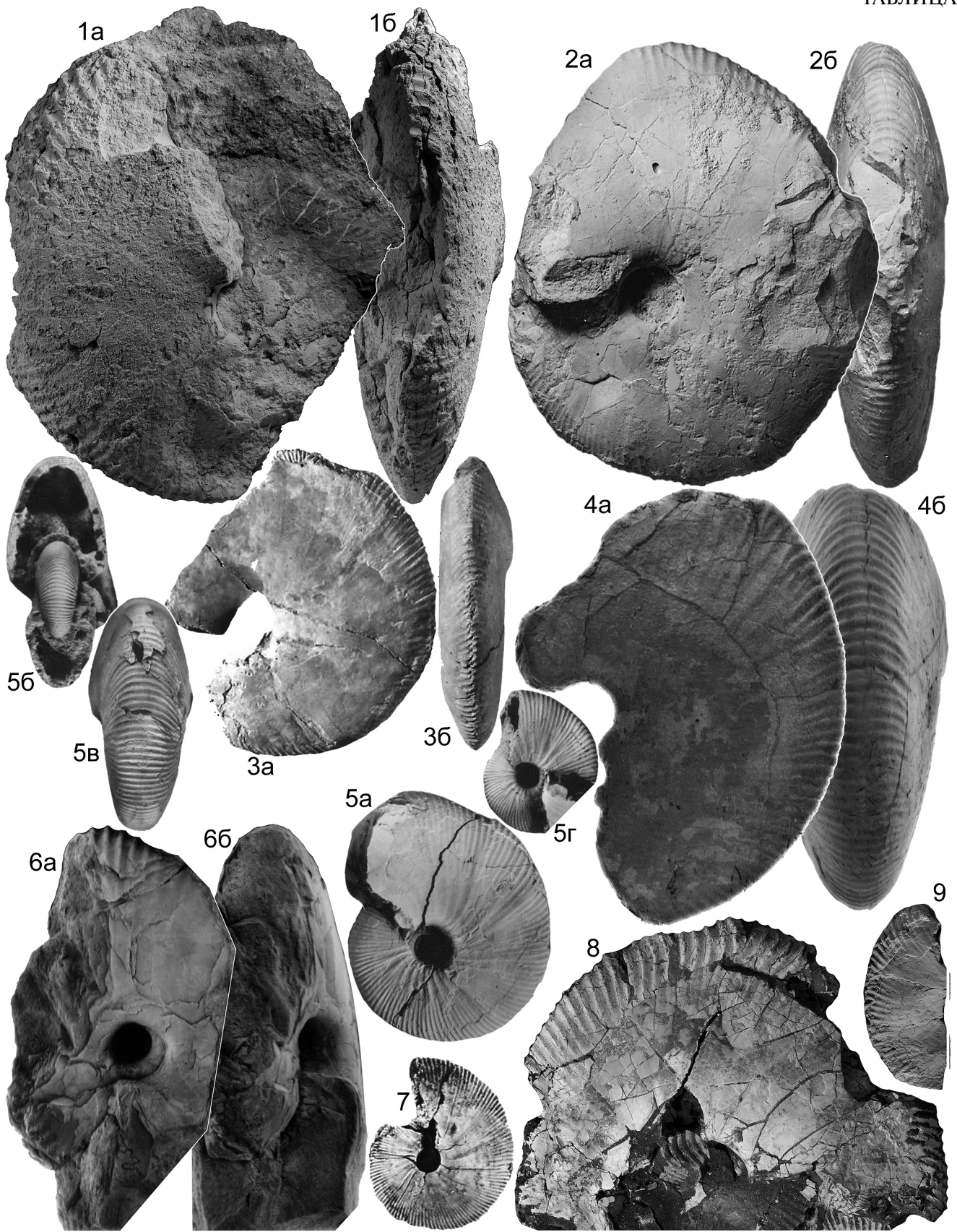


Таблица 1.

Фиг. 1–9: *Macrocephalites multicosatus* (Paryshev) (все изображения в натуральную величину). 1. Экз. № JHC-2277 (Геол. музей Копенгагенского ун-та, колл. Дж. Кэлломона, обозначен на этикетке как “*Chamoussetia*”); Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Juraelv; зона Apertum, биогеоризонт *P. cf. breve* (fauna 28); фотографии любезно предоставлены П. Альсеном. 2. Слепок голотипа *Chamoussetia menzeli* Mönnig, 1995 (репродукция из: Митта, 2009, табл. 7, фиг. 3); Нижняя Саксония, г. Хильдесхайм; зона Herveyi, биогеоризонт «*C. suevicum*» – *M. hoyeri*. 3. Голотип *Chamoussetia multicosata* Paryshev, экз. № 1774/28 (Институт геол. наук НАН Украины, г. Киев: Парышев, 1977, табл. 1, фиг. 1), раковина сдвлена; Черкасская обл., г. Канев, Костянецкий яр; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 4. Экз. № 5/84 (колл. А.В. Гужова); Курская обл., Железногорский р-н, Михайловский рудник; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 5. Голотип *Macrocephalites prosekensis* Gulyaev (Гуляев, 2001, nom. nov. pro *M. ex gr. jacquoti* в Гуляев, 1999); Нижегородская обл., Лысковский р-н, карьер у с. Просек; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 6. Экз. № 8/1403 (колл. автора; изображен ранее как *M. prosekensis* в Гуляев, 2007, табл. 4, фиг. 4); Коми, Усть-Цилемский р-н, Чуркинская Шелья на р. Пижме; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 7. Паратип *Ch. multicosata* Paryshev, экз. № 1774/27 (Институт геол. наук НАН Украины, г. Киев; см. Парышев, 1977, табл. 1, фиг. 2), раковина сдвлена; Черкасская обл., Каневский р-н, ст. Хмельная, Кленовый яр; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 8. Экз. № 369/934 (Нац. научно-природоведч. музей НАН Украины, г. Киев, колл. К.М. Феофилактова); Черкасская обл., г. Канев, Костянецкий яр; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*. 9. Экз. № K/1761 (колл. автора); Черкасская обл., г. Канев, Костянецкий яр; зона Elatmae, биогеоризонт *P. elatmae*.

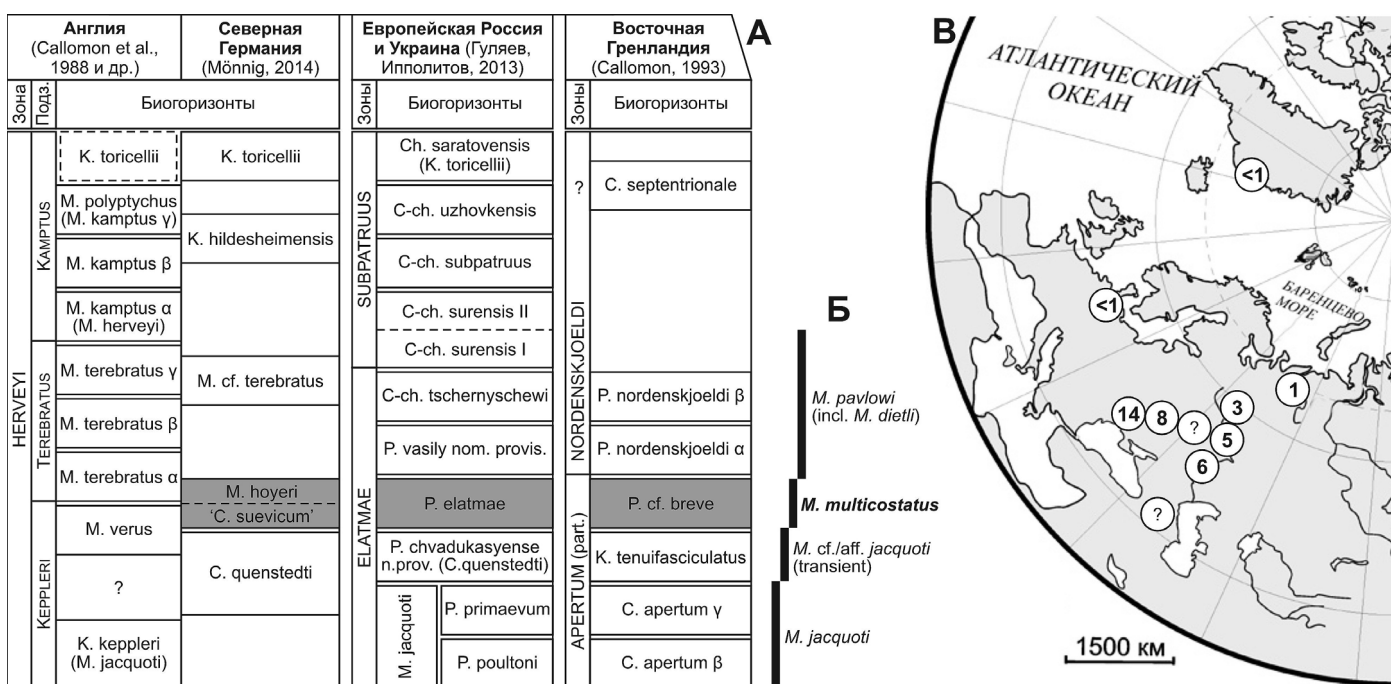


Рис. 1. А – сопоставление инфразональных шкал нижней части келловея Западной и Восточной Европы и Восточной Гренландии, серым отмечены биогеоризонты с *Macrocephalites multicosatus*. Б – филолиния неоэндемичных представителей *Macrocephalites* в нижнем келлоеве Восточной Европы. В – распространение *M. multicosatus* (показано кружками по регионам), цифрами обозначена количественная доля (%) данного вида в комплексах аммонитов.

одноименного биогеоризонта и его стратиграфических эквивалентов (Callomon et al., 1988; Mönnig, 2014; и др.). Единичные представители *M. multicosatus* встречаются в этом регионе лишь на севере Германии (Mönnig, 2014), единственный опубликованный экземпляр первоначально описан как *Chamoussetia menzeli* Mönnig, 1995 (табл. 1, фиг. 2). Синонимом *M. multicosatus* так же, по видимому, является *M. prosekensis* Gulyaev, 2001, первоначально описанный из биогеоризонта *elatmae* Среднего Поволжья (табл. 1, фиг. 5). Единичные представители этого вида встречаются в том же биогеоризонте бассейна р. Печоры (Гуляев, 2007; см. табл. 1, фиг. 6). Более того, они проникли даже в Восточно-Гренландскую про-

винцию Арктической палеобиогеографической области: экземпляр *M. multicosatus* выявлен благодаря М.А. Рогову (ГИН РАН) в коллекции Дж. Кэлломона (Копенгаген) из биогеоризонта *P. cf. breve* Земли Джеймсона (табл. 1, фиг. 1). Этот аммонит является единственным известным представителем Macrocephalitinae, найденным в Арктике. Вероятно, к *M. multicosatus* (или к *M. pavlowi*) относится аммонит из келловея Северного Кавказа (р. Чегем) из сборов В.П. Ренгартена (1913 г.), хранящийся в ЦНИГР музее (Санкт-Петербург) в колл. П.К. Чихачева под № 41/2523. Ранее он был описан без изображения как “*Chamoussetia galdryna* d’Orb.” (Чихачев, 1933, с. 19). Узкий стратиграфический интервал,

широкое географическое распространение и хорошая опознаваемость делают *M. multicostatus* превосходным репером для широкой и точной межрегиональной корреляции (рис. 1).

Последний элемент рассматриваемой филолии *M. pavlowi* (incl. *M. dietli*) отличается еще большей редукцией скульптуры и сужением вентральной стороны вплоть до ее приострения на ранних оборотах (Гуляев, 1999; Митта, 2009 и др.). Такое приострение является, по-видимому, уникальным случаем среди макроцефалитин и родственных им групп сфероцератид.

Автор признателен В.П. Гриценко (ННПМ НАН Украины, г. Киев), А.В. Гужову (ПИН РАН, г. Москва) и П. Альсену (Геол. служба Дании и Гренландии, г. Копенгаген) за предоставление материала.

Список литературы

- Гуляев Д.Б. Макроцефалитины и говерлицератины (Ammonoidea) зоны Elatmae и стратиграфия нижнего келловоя центральных районов Русской платформы // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. СПб.: ВНИГРИ, 1999. С. 63–85.
- Гуляев Д.Б. Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата – нижнего келловоя Центральной России // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2001. Т. 9. № 1. С. 68–96.
- Гуляев Д.Б. Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловоя опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, бассейн Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Ярославль: изд-во ЯГПУ, 2007. С. 49–58.
- Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. Детальная биостратиграфия нижнего келловоя района Каневских дислокаций (Черкасская обл., Украина) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург: “ИздатНаукаСервис”, 2013. С. 65–72.
- Гуляев Д.Б., Рогов М.А. Макроцефалиты (Sphaeroceratidae, Ammonoidea) в раннем келловее Восточно-Европейского суббореального морского бассейна // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 72–74.
- Mumma B.B. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловоя Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. №3. 144 с.
- Mumma B.B. Род *Eckhardites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в нижнем келловее суббореальной юры // Палеонтол. журн. 2009. № 1. С. 47–53.
- Парышев А.В. О новых нижнекелловейских аммонитах Среднего Приднепровья // Палеонтол. сборник. № 14. 1977. С. 70–76.
- Чихачев П.К. Аммоноидеи келловейских отложений Северного Кавказа // Тр. Всесоюз. геол.-разв. объедин. НКТП СССР. Вып. 104. 1933. 41 с.
- Callomon J.H. The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bull. geol. Soc. Denmark. V. 40. 1993. P. 83–113.
- Callomon J.H., Dietl G., Page K.N. On the ammonite faunal horizons and standard zonations of the Lower Callovian Stage in Europe // 2-nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy. Lisboa. 1988. P. 359–376.
- Datta K., Bhaumik D., Jana S.K., Bardhan S. Age, ontogeny and dimorphism of *Macrocephalites triangularis* Spath – the oldest *Macrocephalites* ammonite from Kutch, India // Journ. Geol. Soc. India. V. 47. 1996. P. 447–458.
- Mitta V.V. The genus *Cadochamousetia* in the phylogeny of the Jurassic Cardioceratidae (Ammonoidea) // Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods. N.-Y.: Kluwer Academic/Plenum Publ. 1999. P. 125–136.
- Mönnig E. Der Macrocephalen Oolith von Hildesheim // Mitt. Roemer-Museum Hildesheim. N. F. Hft. 5. 1995. 77 S.
- Mönnig E. The stratigraphy of the Bathonian-Callovian boundary (Middle Jurassic) in Northern Germany // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. Bd. 274. Hft. 2-3. 2014. P. 271–290.

ON THE NEO-ENDEMIC EARLY CALLOVIAN EASTERN EUROPEAN LINEAGE OF AMMONITES OF THE SUBFAMILY MACROCEPHALITINAE (SPHAEROCERATIDAE) AND REVISION OF ITS REPRESENTATIVE *MACROCEPHALITES MULTICOSTATUS* (PARYSHEV)

D.B. Gulyaev

At the beginning of the Callovian, Tethyan macrocephalites migrated into the subboreal East European basin, where they formed a neo-endemic short-lived lineage: *Macrocephalites jacquoti* → *M. cf./aff. jacquoti* (transient) → *M. multicostatus* → *M. pavlowi*. Successive representatives of this lineage show progressive gradual reduction of ribbing and narrowing of the venter. *M. multicostatus*, the most widespread species, expands beyond the East European paleobiogeographic province to Northern Germany and East Greenland, and is an excellent marker for broad interregional correlation.

СРЕДНЕКЕЛЛОВЕЙСКИЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИИ СИБИРСКИХ КАРДИОЦЕРАТИД

В.Г. Князев¹, С.В. Меледина², А.С. Алифиров², Р.В. Кутыгин¹

¹ Институт геологии алмазов и благородных металлов СО РАН, Якутск

² Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск
AlifirovAS@ipgg.sbras.ru

В среднем келловее Сибири распространены исключительно роды из семейства Cardioceratae — *Cadoceras*, *Rondiceras*, *Stenocadoceras*, *Longaeviceras* и микроконховый род *Pseudocadoceras*. Для всех родов (кроме последнего) характерны раковины, сходные на взрослых стадиях (до 2.5 оборотов) — гладкие кадиконы и сфероконы, тогда как на средних и внутренних оборотах форма раковины и скульптура существенно различаются. Это затрудняет родовую диагностику на дефинитивной стадии и требует анализа морфологии раковины предыдущих стадий. Недоучет онтогенетических преобразований раковины приводит к ошибочным определениям родовой и видовой принадлежности, что негативно сказывается на стратиграфических построениях. Для уточнения родовых и видовых диагнозов потребовалось провести изучение онтогенеза формы и скульптуры представителей ниже — и среднекелловейских сибирских кардиоцератид.

Установлены три филетических тренда. Первый — группа видов *Rondiceras tscheffkini* — *R. milaschevici* → *R. stenolobum* (emend. Nikitin), корни которой прослеживаются в раннем келловее в группе *Cadoceras sublaeve* (*C. emelianzevi*, *C. septentrionale*, *C. septentrionale* var. *latidorsata*). Второй тренд — группа видов *C. wosnessenskii* → *C. nikolajevi*, дающая начало роду *Stenocadoceras*, истоки которой среди раннекелловейских *C. frearsi* → *C. subtenuicostatum*. Намечена также линия *C. arcticoides* → *L. stenolobum* (emend. Kiselev).

Существующие разногласия в понимании диагноза вида *C. sublaeve* обусловлены отсутствием сведений о характере внутренних оборотов (Spath, 1932; Page, 1988 MS; и др.). В качестве типового вида рода *Cadoceras* предложен небольшой экземпляр, изображенный С. Бакменом в (Treatise..., 1957, фиг. 368, 3) и представляющий собой раковину с грубой ребристостью. Однако вызывало сомнение морфологическое соответствие мелкого экземпляра внутреннему обороту крупного. Представления о диагностических признаках *Cadoceras* s. str. в справочниках и монографиях составлено именно по более древним представителям рода. Особенности морфологии внутренних оборотов раковины у *C. sublaeve* из английских разрезов проиллюстрированы изображениями раз-

норазмерных раковин этого вида, приведенных К. Пейджем (Page, 1988 MS). Жилая камера и предшествующий полуоборот (табл. I, фиг. 1, 2) представлены гладкой кадиконической раковиной. При $D = 60$ мм раковина (табл. I, фиг. 3) представлена кадиконном с типичной для рода *Cadoceras* скульптурой (прямые, слабонаклоненные вперед двураздельные ребра). Вид *C. sublaeve*, принятый за тип рода *Cadoceras* (зона *calloviense*), представляет собой позднюю модификацию рода *Cadoceras* s. l., переходную к роду *Rondiceras* и существенно отличается от более древних сородичей.

Впервые наиболее полные сведения о характере внутренних оборотов этого вида приведены Н.М. Сибирцевым (1887), изобразившим крупные раковины и их средние обороты из разреза нижнего келловее у д. Исад на р. Волге. Разрез был переописан В.В. Митта (2000), который переопределил крупный упомянутый аммонит в *Rondiceras sokolovi* (Kiselev). По характеру морфологии средних оборотов рассматриваемый вид несомненно относится к роду *Cadoceras* и наиболее близок к виду *C. sublaeve*, если изображенные Сибирцевым внутренние обороты действительно принадлежат крупному экземпляру. Этот вид, как и *Rondiceras geerzense* и *R. tscheffkini*, характеризуют, по Митта, верхнюю зону нижнего келловее. Нам представляется, что все перечисленные виды по морфологическим характеристикам тяготеют к *C. sublaeve*.

В сибирских разрезах появление рода *Rondiceras* приурочено к границе нижнего и среднего келловее, что подтверждается его появлением выше слоев с *Cadoceras durum* и совместным нахождением с *C. arcticoides* Kiselev, характерной формой для зоны *jason* на Русской платформе (Киселев, Меледина, 2004), впервые установленного в разрезе о-ва Бол. Бегичев.

Диагностические признаки рода *Rondiceras* (табл. II, фиг. 1-3; табл. III, фиг. 3-4) проявляются уже при $D = 10$ мм, где раковины имеют сублинзовидную форму и тонкую, частую, слабо дугообразную скульптуру, которая сглаживается в направлении от умбо. Часты вставные ребра (к.в. 3). На стадии гладкой раковины, которая длится более 2.5 оборотов, представители этого рода практически неотличимы от соразмерных *Cadoceras* ex gr. *sublaeve*.

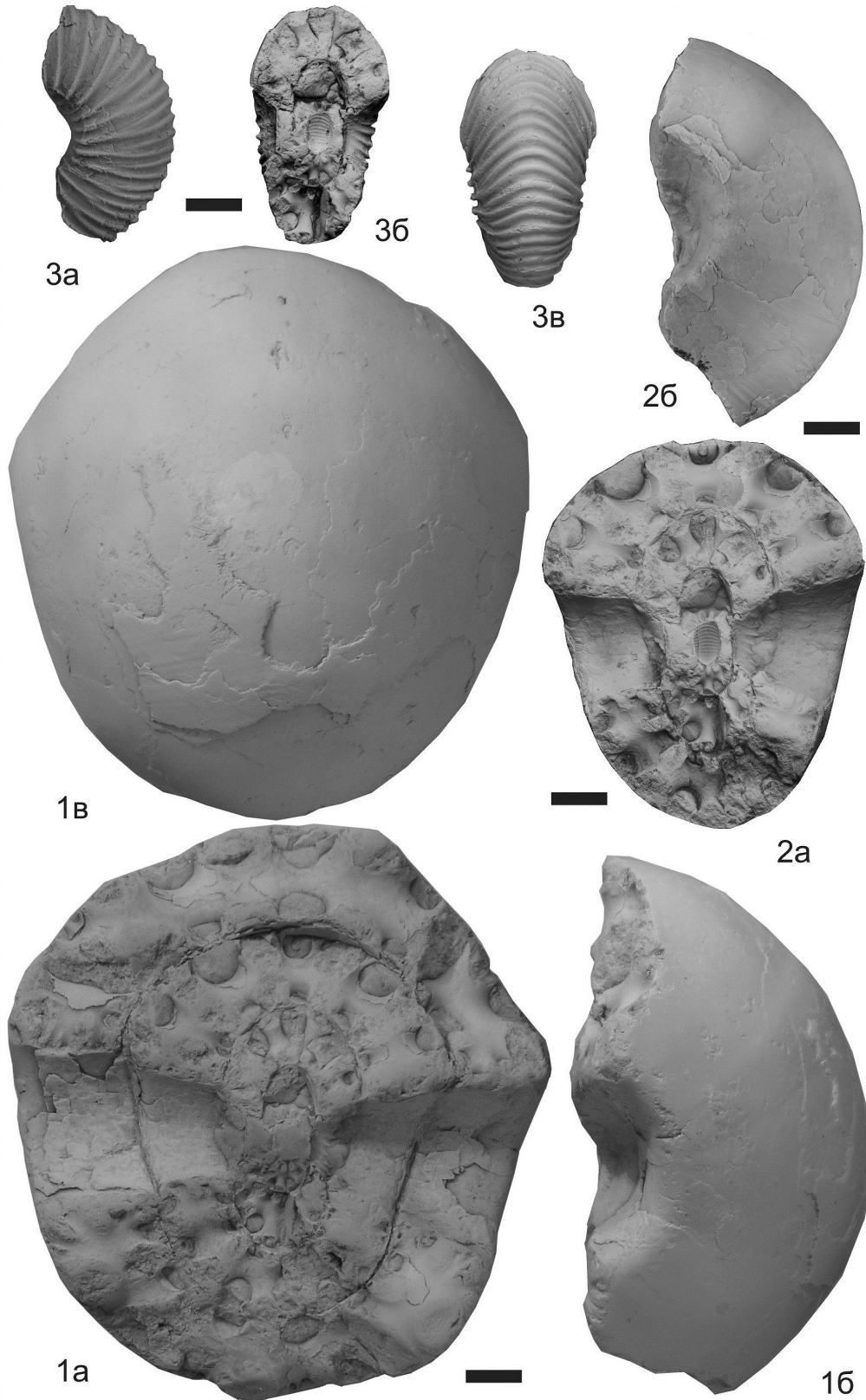


Таблица I.

Фиг. 1–3. *Cadoceras cf. sublaeve* (Sowerby), экз. № 503-5-27. 1 – внешний оборот: 1а – поперечное сечение, 1б – вид сбоку, 1в – с вентральной стороны; 2 – средний оборот: 2а – поперечное сечение, 2б – вид сбоку; 3 – внутренний оборот: 3а – вид сбоку, 3б – поперечное сечение, 3в – с вентральной стороны. О-в Бол. Бегичев, обн. 503, сл. 5, 1,5 м выше подошвы; нижний келловей, слои с *Cadoceras cf. sublaeve*. Сборы В.Г. Князева.

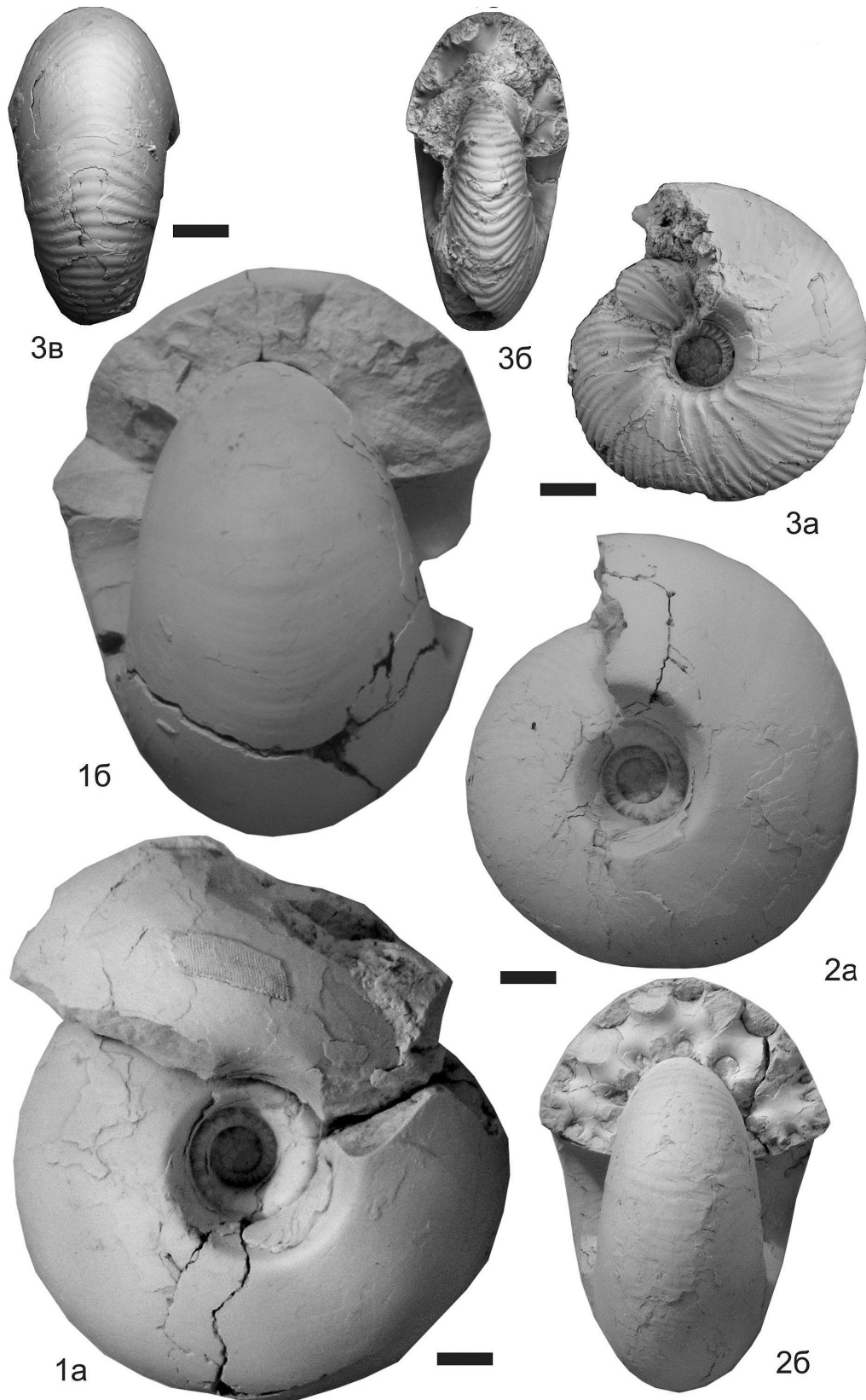


Таблица II.

Фиг. 1-3. *Rondiceras stenolobum* (Nikitin), экз. № 489-299. 1 – внешний оборот: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья; 2 – средний оборот: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья; 3 – внутренний оборот: 3а – сбоку, 3б – со стороны устья, 3в – с вентральной стороны. Р. Чернохребетная, обн. 4, сл. 1; средний келловей, зона *Rondiceras stenolobum*. Сборы С.В. Мелединой.

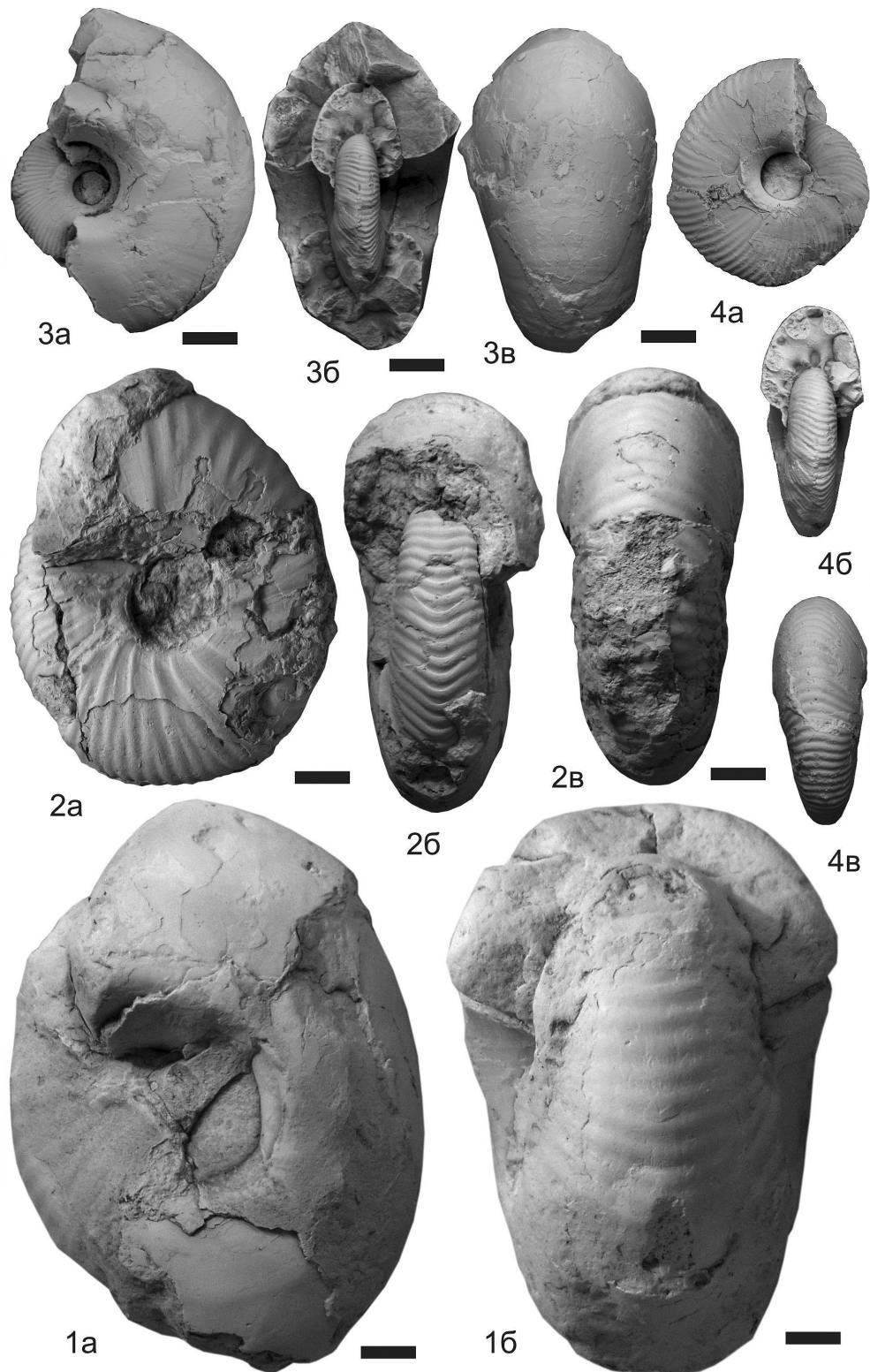


Таблица III.

Фиг. 1-2. *Longaeviceras stenolobum* (Keyserling emend. Kiselev, 2006), экз. № 177/670. 1 – внешний оборот: 1а – сбоку, 1б – со стороны устья; 2 – без внешнего оборота: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья, 2в – с вентральной стороны. О-в Бол. Бегичев, обн. 503, сл. 8, 2.5 м ниже кровли; средний келловей, зона *Rondiceras stenolobum*, слои с *Longaeviceras stenolobum*. Сборы В.Г. Князева.

Фиг. 3-4. *Rondiceras milashevici* (Nikitin), экз. № 489-302. 3 – внешний оборот: 3а – сбоку, 3б – со стороны устья, 3в – с вентральной стороны; 4 – без внешнего оборота: 4а – сбоку, 4б – со стороны устья, 4в – с вентральной стороны. О-в Бол. Бегичев, обн. 503, сл. 7; средний келловей, зона *Rondiceras milashevici*. Сборы С.В. Мелединой.

Остановимся на вопросе использования видового названия *stenolobum* у келловейских кардицератид. Впервые это название было использовано А.А. Кейзерлингом (Keyserling, 1846) для обозначения *Ammonites tschekkini* var. *stenolobum*. Позднее этот вариант был переведен в ранг вида *Stephanoceras stenolobum* (Nikitin, 1885) и затем в *Cadoceras stenolobum* (Бодылевский, 1960). Поскольку первоначально название было присвоено варианту вида *Cadoceras tschekkini*, а последний был переведен Е.Н. Троицкой в 1955 году в род *Rondiceras*, видовое название *stenolobum* П.А. Герасимовым, В.В. Митта и Ю.С. Репиным использовалось для обозначения вида рода *Rondiceras*. Следует отметить, что изображение типового экземпляра *R. stenolobum* не приведено ни в первой работе, ни в последующих.

В 2006 году Д.Н. Киселев опубликовал фотографию экземпляра из колл. Кейзелинга из Музея Горного института в Санкт-Петербурге, который, по утверждению Киселева, соответствует описанию и местонахождению экземпляра, предложенного В.И. Бодылевским (1960) в качестве лектотипа вида «*Cadoceras*» *stenolobum*, но так и не изображенным. Если это так, то следует признать, что лектотип *stenolobum* весьма отличается по своим морфологическим особенностям от *Rondiceras tschekkini*: у рассматриваемого экземпляра при Д 45–50 мм более рельефные и долго сохраняющиеся ребра; кадиконическая форма раковины характеризуется более широкой умбональной воронкой с более пологими, чем у *tschekkini* стенками. Совершенно обоснованно этот экземпляр отнесен Киселевым к роду *Longaeviceras*. В Сибири, на о-ве Бол. Бегичев в среднем келловее найдены аммониты, тождественные приведенному Киселевым (табл. III, фиг. 1–2).

В то же время экземпляры, приведенные в работах Бодылевского, Митта, Репина под названием *Rondiceras stenolobum*, несомненно сходны с изображением этого вида в работах С.Н. Никитина. Для них характерны слабо рельефные дугообразные ребра на средних оборотах (Д 50–70 мм), сглаживающиеся в направлении от умбонального перегиба; гладкие кадиконические обороты на фрагмоне и жилой камере; умеренно узкая умбональная воронка.

Впервые опубликованное под названием *stenolobum* изображение экземпляра из коллекции Кейзерлинга всеми авторами приводилось в качестве лектотипа как для *Rondiceras stenolobum*, так и для *Longaeviceras stenolobum*. Этот экземпляр не является типовым для «*Cadoceras*» (= *Rondiceras*) *stenolobum* (Nikitin, 1881, 1885). А именно на этого автора ориентируются современные исследователи при определении данного вида. Вслед за Киселевым (2006), изображенный им экземпляр из коллекции Кейзерлинга мы рассматриваем в качестве лектотипа вида *Longaeviceras stenolobum* (Keyserling emend. Kiselev). Типовой экземпляр для *Rondiceras*

«*Cadoceras*» *stenolobum* следует искать в коллекциях Никитина.

Номенклатурные изменения должны коснуться и других видов с названием *stenolobum*. Речь пойдет об экземпляре, определенном как *Cadoceras stenolobum*, который Д.Н. Соколов (1912, табл. 1, фиг. 4) предлагал рассматривать в качестве лектотипа названного вида. Бодылевский (1960) отверг это предложение, справедливо отнеся указанный экземпляр к роду *Longaeviceras*, но сохранил данное Соколовым название и его авторство. Этой же точки зрения придерживались С.В. Меледина и В.В. Митта. Таким образом, вновь получается два одинаковых видовых названия: *L. stenolobum* (Keyserling emend. Kiselev) и *L. stenolobum* (Sok.). Во избежание номенклатурной путаницы Киселев заменил видовое название соколовского экземпляра на *L. lahuseni* (Bodylevsky).

Таким образом, имеется вид *Longaeviceras stenolobum* (Keyserling) emend. Kiselev, 2006; вид *Rondiceras stenolobum* Nikitin, 1881 (лектотип не назначен) и *Longaeviceras lahuseni* (Bodylevsky) (бывший *L. stenolobum* Sok.). В среднем келловее Сибири установлены все перечисленные виды.

Работа выполнена при поддержке программ Президиума РАН №№ 28 и 23, а также гранта РФФИ № 14-05-31026.

Список литературы

- Бодылевский В.И. Келловейские аммониты Северной Сибири // Зап. Горн. ин-та. 1960. Т. 37. С. 49–82.
- Киселев Д.Н. Аммониты и биостратиграфия келловейских отложений (река Сысола у села Вотча, Русская платформа) // Новости палеонтол. и стратигр. 2006. Вып. 9. С. 47–69. Прил. к журн. «Геология и геофизика», т. 47.
- Киселев Д.Н., Меледина С.В. Аммонитовые комплексы и био-горизонты подзоны *Kosmoceras jason* (средний келловей) на Русской платформе // Новости палеонтол. и стратигр. 2004. Вып. 6-7. С. 157–175 (Прил. к журн. «Геология и геофизика», т. 45).
- Митта В.В. Аммониты и биостратиграфия нижнего келловейя Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. 2000. № 3. 144 с.
- Сибирцев Н.М. Заметка о юрских образованиях в северной части Нижегородской губернии (Макарьевском, Семеновском и Балахинском уездах) // Зап. СПб Минер. о-ва, 1986. Сер. 2. Ч. XXIII. С. 72–81.
- Соколов Д.Н. К аммонитовой фауне Печорской юры // Тр. Геол. Ком. 1912. Н. с. Вып. 76. СПб. 65 с.
- Arkell W.J. Jurassic ammonitina // Treatise on invertebrate paleontol. 1957. Pt. L. Mollusca. New-York-Lawrence, Kansas. P. 232–344.
- Keyserling A. Geognostische Beobachtungen. Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. St. Petersburg. 1846. S. 149–406.

Nikitin S. Der Jura der Umgegend von Elatma // Nouv. Mem. Soc. Natur. Moscou. 1881. T. 14. Livr. 2. Moscou. S. 83–133.

Nikitin S. Der Jura der Umgegend von Elatma // Nouv. Mem. Soc. Natur. Moscou. 1885. Bd. 15. Hf. 2. S. 43–66.

Page K.N. A stratigraphical revision for the English Lower Callovian. PhD thesis. 1988 (unpubl.).

Spath L.F. The invertebrate faunas of the Bathonian–Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // Medd. Greenland. 1932. Vol. 87. N 7. 47 p.

THE MIDDLE CALLOVIAN EVOLUTION OF THE SIBERIAN CARDIOCERATIDAE

V.G. Knyazev, S.V. Meledina, A.S. Alifirov and R.V. Kutugin

The genera *Cadoceras*, *Rondiceras*, *Stenocadoceras* and *Longaeviceras* have similar adult shells (from 2 to 2.5 last whorls) – smooth cadicoines and sphaerocones. The shell shape and ribbing are significantly different in the inner whorls. Taxonomic features of the lower and middle Callovian Cardioceratidae are studied during ontogeny. It is found that generic characters are revealed even at $D = 10$ mm, whereas specific ones appear at $D > 30$ mm. Three lineages are distinguished among the Middle Callovian Siberian Cardioceratidae: 1 – *Rondiceras* (*R. tscheffkini* – *R. milashevici* → *R. stenolobum* (emend. Nikitin) derived from lower Callovian *Cadoceras sublaevi* group (*C. emelianzevi*, *C. septentrionale*, *C. septentrionale* var. *latidorsata*); 2 – lower Callovian *C. frearsi* → *C. subtenuicostatum* gave rise to the middle Callovian species *C. wosnessenskii* → *C. nikolajevi*, which was the ancestor for *Stenocadoceras*; 3 – *C. arcticoides* → *L. stenolobum* (emend. Kiselev).

«LILLIPUT EFFECT» И ЭВОЛЮЦИЯ ПОЗДНЕЮРСКИХ БОРЕАЛЬНЫХ АММОНИТОВ

М.А. Рогов

Геологический институт РАН, Москва, russianjurassic@gmail.com

Lilliput effect — термин, предложенный А. Урбанеком (Urbanek, 1993) для сравнительно часто наблюдающегося в пост-кризисные временные интервалы сочетания очень низкого таксономического разнообразия, высокого обилия (массовой встречаемости) и уменьшения размеров организмов (карликовости). Первоначально Lilliput effect был продемонстрирован на примере граптолитов (Urbanek, 1993), но в дальнейшем широкое распространение данного явления было выявлено при изучении большинства крупных вымираний для самых разных таксономических групп (Twitchett, 2006). Следует отметить, что при этом речь может идти как об уменьшении размеров организмов, переживших вымирание, так и о появлении новых «карликовых» форм.

В эволюции аммоноидей неоднократно отмечались эпизоды «миниатюризации», с которыми часто связано появление новых таксонов надвидового ранга (Guex, 2001, 2006; Landman et al., 1991). Бореальные аммониты в этом отношении сравнительно мало изучены, но и здесь подобные примеры известны — например, периодическое уменьшение размеров, маркирующее появление новых родов, весьма характерно для эволюции оксфорд-кимериджских кардиоцератид (Вержбовский, Рогов, 2013).

Проявления Lilliput effect у аммонитов пока изучены в недостаточной степени, в последние годы его присутствие отмечалось преимущественно у раннеюрских (Morten, Twitchett, 2009) и поздне меловых таксонов (Harriss, 2008; Jagt-Yazykova, 2011), и лишь однажды — у позднеюрских (средневожских) аммонитов (Rogov, 2014). В данной работе я постараюсь обобщить имеющиеся к настоящему времени данные о проявлении Lilliput effect у бореальных позднеюрских аммонитов.

В пределах всей Панбореальной надобласти четко фиксируется миниатюризация поздних *Cardioceras* в фазу *Tenuiserratum* среднего оксфорда (Рогов, Вержбовский, 2013), где количественно резко преобладают находки микроконхов, но при этом резкого возрастания численности мелкокоразмерных аммонитов не наблюдается, и, по крайней мере, в некоторых районах регулярно встречаются макроконхи.

Следующим хорошо выраженным событием, проявившимся также у кардиоцератид, стало появление в начале кимериджа (фаза *Bauhini*) мелкокоразмерных *Plasmatites* на фоне резкого уменьшения количества сравнительно крупных представителей семейства

(последних *Amoeboceras* (*Prionodoceras*?)). При этом, во всяком случае, в некоторых частях своего ареала, *Plasmatites* встречались в значительных количествах, и число находок кардиоцератид в одних и тех же разрезах в зоне *Bauhini* местами заметно больше, чем в ниже- и вышележащих отложениях. Как и для более древних кардиоцератид, для начала кимериджа отмечаются более крупные размеры раковин в высоких широтах по сравнению с низкими (Вержбовский, Рогов, 2013).

Незадолго до вымирания кардиоцератид в конце фазы *Eudoxus* и начале фазы *Autissiodorensis* последние представители данного семейства (род *Nannocardioceras*) характеризовались очень мелкими размерами (чаще всего диаметр взрослых раковин не превышал 1.5 см, а у *Nannocardioceras anglicum* (Salfeld) — 0.5 см). Эти аммониты образовывали массовые скопления, отмечающиеся по всему ареалу рода — от Англии, где они образуют маркирующие “Nannocardioceras Bands”, Центральной Польши и Среднего Поволжья до севера Средней Сибири (р. Боярка). При этом ранние *N. anglicum* в основном приурочены к прослоям битуминозных сланцев и сланцеватых глин с высоким содержанием *Sorg.*, а последние представители рода *N. volgae* (Pavlow) встречаются, как правило, в глинах и алевролитах (рис. 1, А). Следует отметить, что для биогоризонта *volgae* Среднего Поволжья сравнительно небольшие размеры раковины характерны и для представителей других семейств аммонитов, а находки макроконхов виргатитид и аулакостефанид здесь существенно более редки, чем в ниже- и вышележащих отложениях (Rogov, 2010). В биогоризонтах *anglicum* и *volgae* аммониты рода *Nannocardioceras* резко преобладают по числу находок по сравнению с другими таксонами, и таксономическое разнообразие здесь в целом несколько ниже, чем в соседних биогоризонтах. Следует отметить, что интервале между данными биогоризонтами в большинстве суббореальных разрезов исчезают аспидоцератиды, а в эволюции аулакостефанид отмечается появление нового морфотипа у макроконхов (*Aulacostephanus autissiodorensis* (Cotteau)). Эти эпизоды массового распространения *Nannocardioceras* отвечают признакам Lilliput effect, хотя не исключено, что они имеют различную природу. Более древний эпизод распространения *N. anglicum* (Salf.), приуроченных к отложениям с высокими значениями C_{org} , может быть связан со стрессовыми условиями среды, вызванными пониженным содержанием кислорода в толще воды, тогда как эпизод, с которым связаны многочисленные находки *N. volgae*, отвеча-

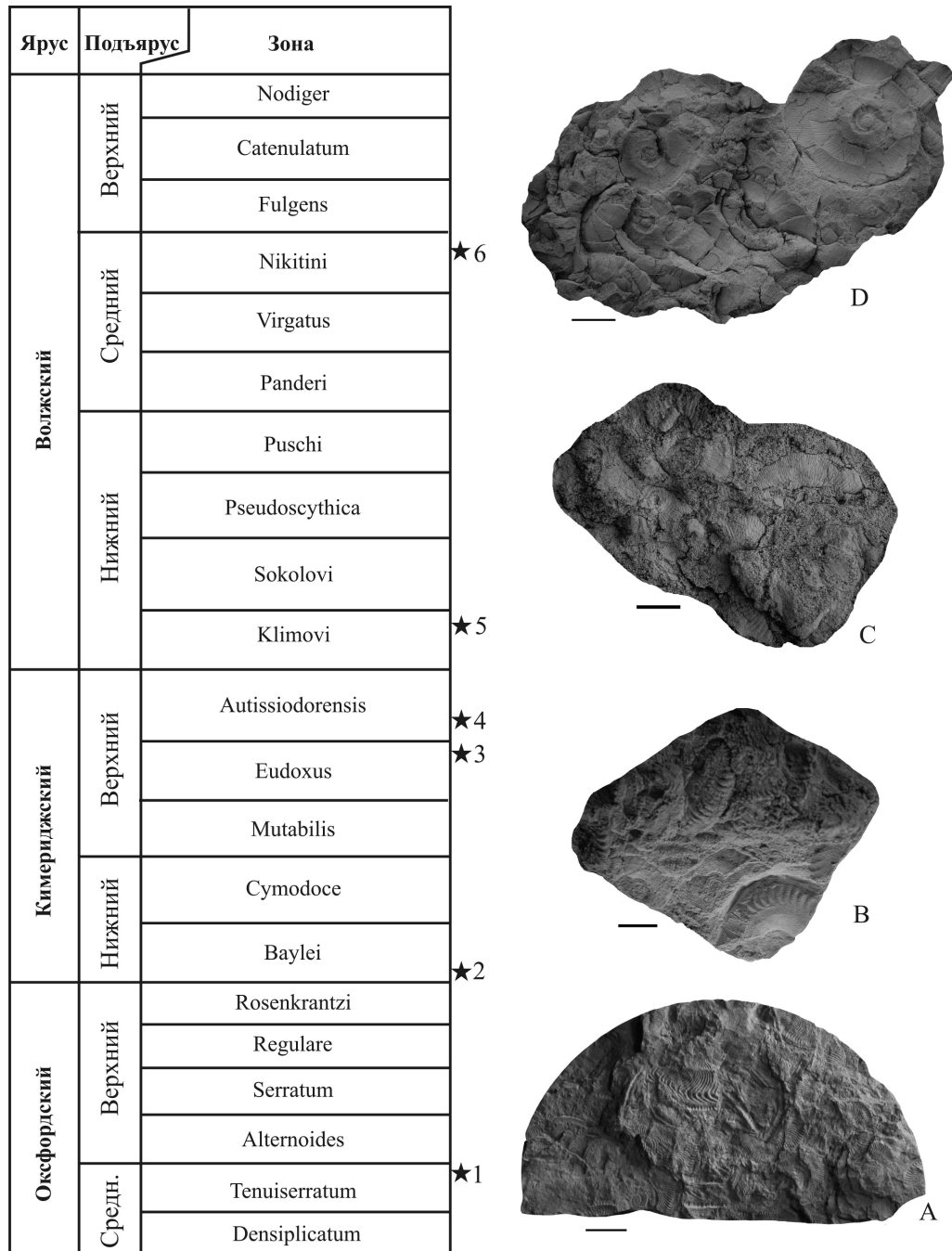


Рис. 1. Стратиграфические уровни верхней юры, на которых фиксируются массовые находки мелкогазмерных раковин аммонитов (слева, отмечены звёздочками и обозначены цифрами 1-6), и типичные скопления таких аммонитов (справа): А – *Nannocardioceras volgae* (Pavlow), Центральная Польша, скв. Z-10-52 Nowostawy, гл. 122,2 м (MUZ PIG 929.II.125), верхний кимеридж, зона Autissiodorensis, биогоризонт *volgae*; В – *Paralingulaticeras (Rogoviceras) elimovi* (Rogov), Нижегородская обл. (?), у д. Степной Тургай, сборы А.Н. Розанова, 1926, ГГМ РАН, обр. № 304, нижневолжский подъярус, зона Klimovi, биогоризонт *elimovi*; С-Д – *Kachpurites* sp. nov., средневолжский подъярус, зона и подзона Nikitini (С – ГИН МК4097, Карамышевская наб., сл. 3; D – ГИН Г5в-10, Городищи, сл. 5в).

ет пост-кризисному интервалу перестройки сообществ аммонитов в начале фазы Autissiodorensis.

В начале волжского века (фаза Klimovi, гемера *elimovi*) отмечается кратковременный интервал массового распространения миниатюрных *Paralingulaticeras*

(*Rogoviceras) elimovi* (Rogov), отличающихся от типичных тетических *P. (Paralingulaticeras)* примерно вдвое меньшими размерами и отсутствием вендролатеральных бугорков. При этом во всех местонахождениях находки этих аммонитов преобладают (составляя 60% и

более от всех находок аммонитов, см. Rogov, 2010; рис. 1, В). Однако, появление данного таксона-иммигранта не связано с какими-то заметными изменениями таксономического состава комплексов аммонитов или их разнообразия. Принимая во внимание сравнительно небольшие размеры других аммонитов тетического происхождения, населявших ранневолжское Среднерусское море (*Neochetoceras*, *Schaireria*) можно предположить, что размер этих форм связан в первую очередь с их реакцией не нетипичные условия среды (так же, как и карликовость кардиоцератид позднего оксфорда-раннего кимериджа Центральной Польши, см. Matyja, Wierzbowski, 2000), а высокая плотность популяции может быть объяснена отсутствием здесь эндемичных аммонитов, обладавших близкой морфологией раковины.

Наиболее показательный пример массовых находок карликовых аммонитов, по всем критериям отвечающий Lilliput effect, отмечается в терминальной части средневолжского подъяруса. В этом временном интервале по всей Панбореальной надобласти фиксируется резкая перестройка аммонитовых сообществ, выраженная в резко уменьшении размеров раковины, редукции скульптуры, изменении особенностей строения лопастной линии и сокращении таксономического разнообразия (Rogov, 2013). В Среднерусском море в этой время появляются древнейшие представители рода *Kachpurites*, среди которых резко преобладали микроконхи диаметром 2-3 см (рис. 1, А-В). Во всех разрезах, где встречаются эти аммониты (Сюндюково, Кашпир, Городищи, Карамышевская наб., Кунцево, Глебово) вне зависимости от фаций они образуют ракушняки, встречаясь в огромном количестве; только, возможно, самые древние находки этого вида (встречающиеся в разрезах Городищи и Кашпир ниже массовых скоплений) не образуют скоплений. Эти кашпуритесы также характеризуются эволютным навиванием раковины, простой скульптурой и лопастной линией — признаками, которые часто сопутствуют резким эволюционным перестройкам у аммонитов (Guex, 2001, 2006).

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 15-05-06183.

Список литературы

- Вержбовский А., Рогов М.А.* Биостратиграфия и аммониты среднего оксфорда — нижней части кимериджа севера Средней Сибири // Геология и геофизика. 2013. Т. 54. № 9. С. 1381–1403.
- Harries P.J.* How Small did things get? The ‘Lilliput Effect’ in Ammonites across the Cenomanian-Turonian (Late Cretaceous) Mass Extinction // Joint Meet. Geol. Soc. America, Soil Sci. Soc. America, American Soc. Agronomy, Crop Sci. Soc. America, Gulf Coast Assoc. Geol. Soc. with Gulf Coast Sect. SEPM. 2008. Pap. No. 318-5. 1 p.
- Guex J.* Environmental stress and atavism in ammonoid evolution // *Eclogae Geol. Helv.* 2001. V. 94. P. 321–328.
- Guex J.* Reinitialization of evolutionary clocks during sublethal environmental stress in some invertebrates // *Earth & Planetary Sci. Lett.* 2006. V. 242. P. 240–253.
- Jagt-Yazykova E.A.* Palaeobiogeographical and palaeobiological aspects of mid- and Late Cretaceous ammonite evolution and bio-events in the Russian Pacific // *Scr. Geol.* 2011. V. 143. P. 15–121.
- Landman N.H., Dommergues J.L., Marchand D.* The complex nature of progenetic species - examples from Mesozoic ammonites // *Lethaia.* 1991. V. 24. P. 409–421.
- Matyja B.A., Wierzbowski A.* (2000) Biological response of ammonites to changing environmental conditions: an example of Boreal Amoeboceras invasions into Submediterranean Province during Late Oxfordian // *Acta geol. Pol.* V. 50. P. 45–54.
- Morten S.D., Twitchett R.J.* Fluctuations in the body size of marine invertebrates through the Pliensbachian–Toarcian extinction event // *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* 2009. V. 284. P. 29–38.
- Rogov M.A.* A precise ammonite biostratigraphy through the Kimmeridgian-Volgian boundary beds in the Gorodischi section (Middle Volga area, Russia), and the base of the Volgian Stage in its type area // *Volum. Jurassica.* 2010. V.VIII. P. 103–130.
- Rogov M.A.* The end-Jurassic extinction // *Extinction. Grzimek’s Animal Life Encyclopedia.* Detroit: Gale/Cengage Learning. 2013. P. 487–495.
- Rogov M.A.* Quantitative and qualitative aspects of changes in shell size through the evolution of Volgian ammonites in the Russian Sea: Cope’s rule, Lilliput effect, dimorphism, and polymorphism // *Beringeria.* 2014. Spec. iss. 8. P. 171–173.
- Urbanek A.* Biotic crises in the history of Upper Silurian graptoloids: a palaeobiological model // *Historic. Biol.* 1993. V. 7. № 1. P. 29–50.

THE “LILLIPUT EFFECT” AND THE EVOLUTION OF LATE JURASSIC BOREAL AMMONITES

M.A. Rogov

Examples of the “Lilliput effect” in Late Jurassic Boreal ammonite faunas are discussed. Six well-recognized intervals, characterized by mass occurrences of dwarf ammonites, can be traced in the Boreal succession, but the nature of these events and their geographical distribution are inconstant. Some events exactly match a typical Lilliput effect (especially the latest Mid Volgian mass occurrence of *Kachpurites*), i.e. could be considered as post-extinction and reflecting community reorganization, while others (mass occurrence of *Paralingulaticeras*) may instead show the reaction of a single-species population to environmental stress.

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ И НОМЕНКЛАТУРЫ ЦЕФАЛОПОД

О ТИПОВЫХ СЕРИЯХ *NAUTILUS POMPILIUS* LINNAEUS, 1758 И *SPIRULA SPIRULA* (LINNAEUS, 1758)

С.В. Николаева

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
44svnikol@mail.ru

Наутилус и спинула входят в число самых широко известных и изображаемых видов моллюсков, особенно наутилус, который прочно вошел в популярную культуру и является хрестоматийным образцом совершенства дизайна природы. Однако типовые серии этих видов до сих пор не были детально изучены, и точного ответа на вопрос, что же представляют собой номенклатурные типы наутилуса и спинулы, нет. В то же время, такой ответ необходим для ревизии родов *Nautilus* и *Spirula* и для включения видов рода *Nautilus* в списки СИТЕС (Ограничения международной торговли видами фауны и флоры). В соответствии со статьей 72.4.1 Кодекса зоологической номенклатуры (2004), типовая серия номинального таксона видовой группы состоит из всех экземпляров, включенных автором в новый номинальный таксон (либо непосредственно, либо с помощью библиографической ссылки). При этом для номинального вида или подвида, установленное до 2000 г., любая информация, опубликованная или неопубликованная, может приниматься во внимание при определении того, какие экземпляры входят в состав типовой серии. Типовые серии наутилуса и спинулы включают экземпляры, хранящиеся в Линнеевском обществе Лондона (Великобритания), в Музее Университета Уппсалы (Швеция), а также все экземпляры, изображенные в изданиях, на которые К. Линней сослался в 1758 году, в 10-м издании «Systema Naturae». Линней не обозначал голотипы, эта концепция, как известно, появилась много позже, поэтому все его экземпляры являются или синтипами или голотипами по монотипии.

Nautilus pompilius Linnaeus, 1758

Нам удалось установить, что до сегодняшнего дня сохранился один экземпляр *Nautilus pompilius* в Линнеевском обществе Лондона, а также четыре экземпляра в Уппсале, которые, вероятно, были известны Линнею при подготовке 10-го издания «Systema Naturae» (1758) и которые он включал в концепцию вида, хотя ни один из этих экземпляров им в первоописании не поименован. Возможные синтипы, на изображения которых сослался Линней, теоретически могут также находиться в музеях естественной истории Амстердама, Осло, Флоренции, Пизы, и в

Палаццо Питти во Флоренции. В Линнеевском обществе Лондона имеется один экземпляр, который, возможно, близок к К. Линнею, но так же вероятно и то, что был добавлен в коллекцию после 1758 года либо самим Линнеем, либо его сыном, либо основателем Линнеевского Общества Дж.Э. Смитом, который выкупил коллекцию Линнея и переправил ее в Англию. Этот вопрос не имеет ответа, поскольку нет документальных свидетельств о происхождении образца, а старые этикетки утрачены (Dance, 1967). Обсуждаемый экземпляр — раковина молодого наутилуса, 5 см в диаметре (рис. 1), с ровно обрезанным устьевым краем и с умбиликом, не закрытым пробкой, что характерно для молодых *Nautilus pompilius* (у других видов рода, кроме *Nautilus belauensis*, умбилик может быть открытым на всех стадиях роста). Четыре экземпляра в музее Уппсалы представляют две возрастные стадии. Две раковины молодые, с открытым умбиликом, одна взрослая, с хорошо сохранившимся устьем и закрытым умбиликом, а четвертая тоже взрослая, но со снятым периостракумом, отколотым устьем и с гравировкой. Все они происходят из коллекций, с которыми работал Линней в 1750-е годы, хотя раковина с гравировкой не совсем соответствует описаниям каталогов уппсальских коллекций 1804 и 1957 гг. (Thunberg, 1804; Holm, 1957). В отношении целой взрослой раковины тоже нет ясности, поскольку доподлинно неизвестно, работал ли с ней Линней до 1758 года (эта раковина впервые упомянута в его работе 1764 г.). Часть уппсальского материала, с которым работал Линней, в 1825 г. передал на хранение в музей университета Осло, но эти образцы сейчас или полностью утрачены, или перевезены в недоступные хранилища. В первоописании *Nautilus pompilius* указано 10 библиографических ссылок на более ранние работы, следовательно, экземпляры, изображенные в этих работах, тоже синтипы. Проведенные нами исследования не помогли установить их достоверное наличие в музеях мира, но это не означает, что они полностью утрачены. Особый интерес представляют рисунки в монографии Георга Эберхарда Румфиуса (Rumphius, 1705, pl. 17, figs. A, B, C). Бытует мнение М. Хауса (House, 1987), что Линней обозначил типом «экземпляр», изображенный Румфиусом (1705) в его



Рис. 1. *Nautilus pompilius* Linnaeus, 1758. Синтип в Линнеевском обществе Лондона. С разрешения Линнеевского общества. Copyright © LinneanSociety, London.

посмертной книге «D'Ambonische Rariteitkamer», однако такой лектотип считается недействительным, поскольку нам удалось установить, что на рисунке Румфиуса изображен не один, а три экземпляра, что не разрешается Кодексом. Следовательно, обозначение типа, сделанное Хаусом, непригодно. Таким же образом можно оценить и все другие ссылки на «тип» Румфиуса. Известно, что типовые коллекции Румфиуса в основном сгорели при пожаре на Амбоне (Индонезия) в 1687 г., поэтому в его посмертной книге 1705 г. рисунки делались с образцов из коллекций голландских любителей естественной истории. Также известно, что в 1682 г. (до пожара) Румфиус продал Козимо III Медичи, герцогу Тосканы, более 360 экземпляров своей коллекции (Rumphius, 1705). Поиски экземпляров наutilusов Румфиуса во дворце Медичи (Палаццо Питти, Флоренция) и в музее Естественной истории Флоренции, где находятся почти все естественно-исторические объекты из коллекции Медичи, не увенчались успехом, но был обнаружен один экземпляр наutilusа в коллекции Николло Гуальтери (придворного врача Медичи), в музее естественной истории Пизы. Возможно, это один из экземпляров Румфиуса, но он не изображен в его работе и на него нет ссылки в первоописании Линнея. Рисунки на таблице Румфиуса выполнены Питером Рюйтерем (архив королевской библиотеки Гааги) и Марией Сибиллой Мериан (Санкт-Петербургский филиал архива Российской академии наук). Местонахождение экземпляров неизвестно, хотя, вероятнее всего, они принадлежали редакторам посмертного тома Румфиуса Хендрику д'Акеи Симону Шейнфуту, коллекции



Рис. 2. *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758). Синтип в Линнеевском обществе Лондона. С разрешения Линнеевского общества. Copyright © LinneanSociety, London. Масштабная линейка 2 см.

которых были посмертно распроданы с аукциона. Таким образом, поскольку голотип *Nautilus pompilius* не обозначен при первоописании, а известное выделение лектотипа признано непригодным, можно либо выделить лектотип из числа существующих синтипов (которые в основном неадекватны или сомнительны), либо продолжить поиски валидного установления лектотипа в старой литературе, либо установить неотип через заявку в Комиссию по Зоологической Номенклатуре. Последний вариант наиболее предпочтителен, поскольку позволит выбрать в качестве неотипа экземпляр, соответствующий историческому и современному определению вида с известным географическим ареалом и изученным геномом.

***Spirula spirula* (Linnaeus, 1758)**

В Линнеевском обществе Лондона хранятся восемь синтипов вида *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758). Эти экземпляры были переданы в коллекцию тогда же, когда и наutilus (см. выше). При этом в Уппсале остались экземпляры, упомянутые в шведских каталогах, и, вероятно, известные Линнею. Впервые вид описан как *Nautilus spirula*, но сейчас относится к роду *Spirula* Lamarck, 1799, который по решению Комиссии по Зоологической номенклатуре (Решение 315, 1954 г.) признан валидным. В первоописании вида указаны восемь библиографических ссылок, а синтипы иллюстрированные в них, могут храниться в музеях Рима, Флоренции, Пизы и Гданьска. В настоящее время специалистами ведется поиск подходящего экземпляра для выделения лектотипа (это будет крупная раковина с сохранившимся протоконхом, которую предполагается изучить методом компьютерной томографии).

Список литературы

Dance S.P. Report on the Linnaean shell collection // Proceedings of the Linnean Society of London. 1967. V. 178. No. 1. P. 1–24.

Holm Å. Specimina Linnaeana. I Uppsala bevaradezoologiskasamlin garfrån Linnéstid// Uppsala UniversitetsÅrsskrift, 1957. V. 6. 68 pp.

House M. Geographic Distribution of Nautilus Shells //Nautilus. The biology and Paleobiology of a living fossil. New York: Plenum Press, 1987. P. 53–64.

Linnaeus C. Systema Naturae. Ed. 10. Holmiae: Salvii, 1758. Vol. 1. 824 pp.

Rumphius G.E. D'Amboinscherariteitkamer, behelzendeenebeschryvinge van allerhande zoo weekealshardeschalvisschen, teweetenraare...Eilandengevondenworden. Amsterdam: François Halma, 1705. [xxviii], 340 [43] pp. 60 pls.

Thunberg C.P. Museum Naturalium Academiae Upsaliensis. Pars 23-24 (1897–1804 Catalogue). Uppsala: Edman, 1804. 24 s.

**THE TYPE SERIES OF *NAUTILUS POMPILIUS* LINNAEUS,
1758 AND *SPIRULA SPIRULA* (LINNAEUS, 1758)**

S.V. Nikolaeva

The type series of *Nautilus pompilius* Linnaeus, 1758 and *Spirula spirula* (Linnaeus, 1758) include specimens in the collections of the Linnean Society of London, Uppsala University museum, as well as all specimens cited by bibliographic references in the original description of Linnaeus (1758). All surviving original specimens of *Nautilus pompilius* are of uncertain provenance and are mostly juveniles, and the original figured material is mostly lost or damaged, warranting a neotype designation. In contrast, syntypes of *Spirula spirula* include several specimens suitable for lectotype designation.

О КОЛЛЕКЦИЯХ АММОНИТОВ К МОНОГРАФИЯМ Д.И. ИЛОВАЙСКОГО

В.В. Митта

Палеонтологический институт им. А.А. Борисьяка РАН, Москва
mitta@paleo.ru

Выдающийся исследователь аммонитов и био-стратиграфии юры Давыд Иванович Иловайский (1878–1935) – яркий представитель павловской (московской) геологической школы (Стародубцева и др., 2004). Иловайский оставил после себя всего несколько публикаций по юрским аммонитам, но и в настоящее время они востребованы исследователями, занимающимися оксфордом Центральной России, верхним кимериджем и нижней волгой Оренбуржья, средней волгой Приполярного Урала.

Оригиналы к первой работе, подготовленной Иловайским в основном в студенческие годы (Povaisky, 1903), хранятся в настоящее время в ГГМ им. Вернадского РАН. Судьба оригиналов к двум последующим монографиям оказалась сложной.

Публикация результатов изучения аммонитов средневожского подъяруса Приполярного Урала, собранных Иловайским во время экспедиций 1902 и 1904 гг., задержалась на длительное время в связи с Первой мировой войной и революциями. Монография издавалась в течение трех лет, и к каждой опубликованной части на следующем этапе добавлялась очередная (Иловайский, 1915; 1916; 1917а; 1917б) (подробнее историю издания см. Стародубцева, Митта, 2009, 2011). Тем не менее, работа осталась незавершенной – ко второй части палеонтологического раздела были отпечатаны только фототаблицы с изображениями аммонитов.

При изучении средневожских дорсопланитин Н.П. Михайлов (1962, с. 3; 1966, с. 5) пользовался как рабочей коллекцией Д.И. Иловайского, хранившейся до того в Палеонтологическом институте АН СССР, так и оригиналами ко второй части его монографии¹ (Иловайский, 1917б), полученными от С.Д. Иловайской. Михайлов указывает, что среди этих коллекций не оказалось оригиналов к первой, самой важной части монографии (Иловайский, 1917а). Это привело его к выводу об утрате номенклатурных типов, и Михайлов (1962; 1966), наряду с обозначением лектотипов видов по работе Иловайского, выделил уже на собственном материале и неотипы. Это противоречит требованиям

и рекомендациям Международного кодекса зоологической номенклатуры.

При ревизии коллекций юрских аммонитов, хранящихся при лаборатории моллюсков ПИН РАН, нами были обнаружены лотки с оригиналами к работе Иловайского (1917а), сохранившимися в полном порядке и надлежащим образом этикетированные. На табл. 1, фиг. 1, 2 приведены фотографии двух оригиналов, являющихся лектотипами типовых видов родов *Pavlovia* и *Strajevskya*.

Трагичнее оказалась судьба оригиналов к монографии, посвященной преимущественно оренбургской юре (Иловайский, Флоренский, 1941). Палеонтологическая часть этой изданной уже после кончины Д.И. Иловайского работы содержит четыре главы: по аммонитам кимериджа (написанной совместно с К.П. Флоренским), ветлянского горизонта [= нижевожского подъяруса в современном понимании], нижнего вожского яруса [= средневожского подъяруса] и подготовленную Флоренским главу по аммонитам келловея. Часть оригиналов к этой работе, как следует из предисловия А.Л. Яншина, оказалась утерянной еще при подготовке рукописи к печати. Оставшиеся экземпляры, по-видимому, были доступны для изучения в 60-е гг. XX века (Михайлов, 1964, с. 8).

Несколько лет назад автору сообщения совместно с М.С. Бойко при разборе старых коллекций цефалопод, хранившихся после их транспортировки в современное здание ПИН РАН в подвальных помещениях института, удалось обнаружить и опознать среди других материалов следующие оригиналы к работе Иловайского и Флоренского (1941) (сохранены оригинальная нумерация и номенклатура):

– табл. I, фиг. 3: *Divisosphinctes sublacertosus* Povaisky et Florensky, экз. № 229/430, лектотип², обозначен здесь (см. табл. I, фиг. 3);

– табл. III, фиг. 6: *Divisosphinctes fallax* Povaisky et Florensky, экз. № 229/434 (слепок);

– табл. III, фиг. 7: *Divisosphinctes fallax* Povaisky et Florensky, экз. без номера;

¹ Часть этих коллекций в 90-е гг. XX в. наряду с некоторыми оригиналами к монографии Н.П. Михайлова (1966) была передана из ГИН РАН в Коллекционный фонд ВНИГНИ (см. Митта, Павлова, 1998).

² Это единственный изображенный экземпляр типовой серии, и, по признанию авторов вида, «наиболее крупный и наилучше сохранившийся» (Иловайский, Флоренский, 1941, с. 42).

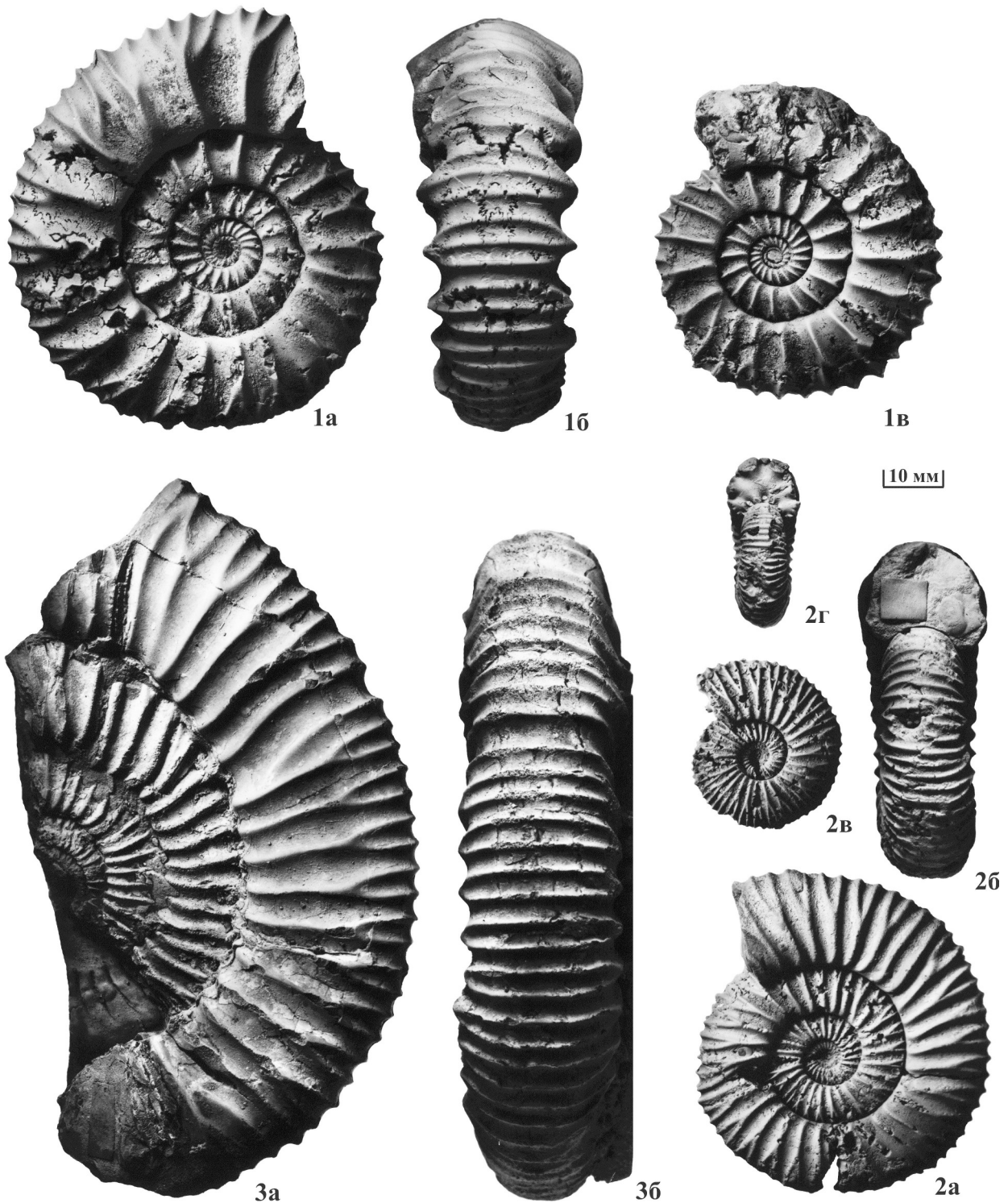


Таблица I.

Фиг. 1. *Strajevskia strajevskyi* (Повайский), лектотип № 229/108, ПИН РАН: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны, 1в – внутренние обороты сбоку.

Фиг. 2. *Pavlovia iatriensis* Повайский, лектотип № 229/1, ПИН РАН: 2а – сбоку, 2б – со стороны устья, 2в – внутренние обороты сбоку, 1г – со стороны устья.

Фиг. 3. *Sarmatisphinctes sublacertosus* (Повайский et Florensky), лектотип № 229/430, ПИН РАН: 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны.

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», подпрограмма 2.

Список литературы

Иловайский Д.И. Ляпинский край. Очерк географии его и геологии. М.: Типограф. А.И. Мамонтова, 1915. 59 с.

Иловайский Д.И. Верхнеюрские аммониты Ляпинского края // Работы геол. отд. имп. о-ва любит. естествозн. антропол. и этногр. Раб. 1. Вып. 1. М.: типография А.И. Мамонтова, 1916. 59 с.

Иловайский Д.И. Верхнеюрские аммониты Ляпинского края // Работы геол. отд. имп. о-ва любит. естествозн. антропол. и этногр. Раб. 1. Т. 1. М.: типография А.И. Мамонтова, 1917а. 180 с.

Иловайский Д.И. Верхнеюрские аммониты Ляпинского края // Работы геол. отд. имп. о-ва любит. естествозн. антропол. и этногр. Раб. 1. Т. 2 (атлас). М.: типография А.И. Мамонтова, 1917б. С. 1–V + 15 табл.

Иловайский Д.И., Флоренский К.П. Верхнеюрские аммониты бассейнов рек Урала и Илека // Матер. к позн. геол. строения СССР. Нов. сер. Вып. 1(5). М.: МОИП, 1941. 196 с.

Митта В.В., Павлова Л.А. О поступлениях в коллекционный фонд ВНИГНИ // Бюлл. КФ ВНИГНИ. № 1. 1998. С. 71–72.

Михайлов Н. П. *Pavlovia* и родственные группы аммонитов // Бюл. МОИП. Отд. геол. 1962. Т. 37. Вып. 6. С. 3–30.

Михайлов Н.П. Бореальные позднеюрские (нижневолжские) аммониты (*Virgatosphinctinae*). М.: Наука, 1964. С. 7–88 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 107).

Михайлов Н.П. Бореальные юрские аммониты (*Dorsoplanitinae*) и зональное расчленение волжского яруса. М.: Наука, 1966. 117 с. (Тр. ГИН АН СССР, вып. 151).

Стародубцева И.А., Бессуднова З.А., Пухонто С.К. и др. Павловская геологическая школа. М.: Наука, 2004. 211 с.

Стародубцева И.А., Митта В.В. Экспедиция Д.И. Иловайского на Северный Урал (1902 г.) и ее результаты // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Саратов: Наука, 2009. С. 229–230.

Стародубцева И.А., Митта В.В. Экспедиции Д.И. Иловайского на Северный Урал в 1902 и 1904 гг. // История наук о Земле. Вып. 4. М.: ИИЕТ РАН, 2011. С. 252–259.

Ilovaisky D. L'Oxfordien et le Séquanien des gouvernements de Moscou et de Riasan // Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou. Sér. n. V. 17. 1903. P. 222–292.



Рис. 1. *Ilovaiskyia klimovi* Ilovaisky, лектотип № 229/1412, ПИН РАН.

– табл. V, фиг. 11: *Aulacostephanus cf. kirghisensis* d'Orbigny, экз. № 229/532;

– табл. XVII, фиг. 35: *Ilovaiskyia ianschini* Ilovaisky, экз. № 229/542, паралектотип;

– табл. XIX, фиг. 36: *Ilovaiskyia cf. ianschini* Ilovaisky, экз. № 229/437;

– табл. XX, фиг. 39, 39а: *Ilovaiskyia schaschkovae* Ilovaisky, экз. № 229/445, паралектотип;

– табл. XXI, фиг. 40: *Ilovaiskyia klimovi* Ilovaisky, экз. № 229/1412, лектотип, обозначен в Михайлов, 1964;

– табл. XXIII, фиг. 43: *Virgatites (Paravirgatites) scythicus* var. *diprosopa*, синтип № 229/438.

Аммониты, завернутые в полуистлевшую бумагу, были найдены без этикеток среди других палеонтологических образцов. В результате сверки с монографией Иловайского и Флоренского оригиналы были атрибутированы и переданы в отдел научного хранения ПИН РАН, где доступны для изучения.

ON AMMONITE COLLECTIONS DESCRIBED IN THE MONOGRAPHS OF D.I. ILOVAISKY

V.V. Mitta

Original material described in D.I. Ilovaisky's monograph of 1917, and presumed lost, has been rediscovered in the collections of the Paleontological Institute in Moscow. In addition, original specimens described by D.I. Ilovaisky and K.P. Florensky (1941) were found. Some types specimens are reillustrated.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ ПРИЗНАКОВ КОНЕЧНОГО РОСТА В МОРФОГЕНЕЗЕ АММОНИТОВ ПОДСЕМЕЙСТВА DORSOPLANITINAE ARKELL, 1950 И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Д.Н. Киселев

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

Аммониты подсемейства Dorsoplanitinae имеют важнейшее значение для стратиграфии средневожского подъяруса в пределах всей Бореальной надобласти (включая Европейскую Россию, Приполярный Урал и арктические территории) и эквивалентного ему портланда Англии и Северо-Западной Франции. Однако в систематике этих аммонитов существует много неопределенностей, которые существенно затрудняют диагностику таксонов как видового, так и родового ранга. К таким проблематичным родам (или, в отдельных трактовках, подродам), чья диагностика является в той или иной степени условной, относятся *Titanites* Buckm., *Galbanites* Buckm., *Briareites* Buckm., *Gigantites* Buckm., *Trophonites* Buckm., *Glottoptychinites* Buckm., *Pleuromegalites* Buckm., *Hippostratites* Buckm., *Polymegalites* Buckm., *Kerberites* Buckm., *Crendonites* Buckm., *Paracraspedites* Swinnerton и другие таксоны, характерные для портланда; *Epivirgatites*, Spath, *Lomonossovella* Povaisky, *Biplicioceras* Ivanov, описанные, в основном, в средневожском подъярусе Европейской России, и *Taimyrosphinctes* Mesezh., типичные для Северной Сибири. Кроме обычных сложностей диагностики: номенклатурные причины, дефицит комплексного изучения, проблема параллелизмов, для дорзопланитин характерна и достаточно специфическая особенность, способствующая ошибкам в систематике - трудность выделения морфологических типов, различающихся по времени появления признаков конечного роста в морфогенезе на конечной жилой камере.

У средневожских и портландских дорзопланитин признаки конечной жилой камеры (КЖК) выражены весьма слабо, поэтому морфологическая разница между зрелой (средние и поздние обороты) и позднезрелой (где формируется КЖК) стадиями развития проявлена очень слабо или не заметна вообще. В связи с этим в диагностике данных аммонитов есть своя устоявшаяся специфика.

Во-первых, конечный диаметр не рассматривается как диагностический признак в этой группе, поэтому в ней не принято выделять диморфные пары наподобие микро- и макроконхов. Вследствие этого признаки раковин небольшого, среднего и крупного диаметра могут считаться в одинаковой мере диагностичными для определения вида или рода. Данная практика особенно характерна при определении вожских аммонитов, например

Epivirgatites и *Lomonossovella* (Иванов и др., 1987; Митта, 1993, и др.), нежели портландских. Между тем, в других семействах, где диморфизм хорошо выражен, микро- и макроконхи, как правило, относятся к разным родам и это является важным эмпирическим правилом в систематике аммонитов (за исключением тех случаев, когда авторы придерживаются гипотезы полового диморфизма для объяснения природы микро- и макроконхов).

Во-вторых, среди дорзопланитин характерны формы с очень крупным диаметром раковины, от 0.3 до 0.9 м, которые предложено относить к особому морфологическому типу – мегаконхам (Иванов, 1975). Под мегаконхами А.Н. Иванов понимал вариации вида, которые, в отличие от обычных макроконхов, не останавливаются в росте на стадии зрелости, а продолжают свой рост даже и в истинно старческую фазу, когда появляются т.н. «реверсивные» признаки. По работам Иванова не понятно, какое таксономическое значение он придавал признакам этой стадии. Судя по приводимым примерам (*Epivirgatites*, *Lomonossovella* и *Paracraspedites*), он считал стадию мегаконха необязательной в развитии дорзопланитин, у которых онтогенез, в силу непонятных причин, мог быть завершен как на стадии макроконха, так и мегаконха. Это привносит много неясностей в диагностику дорзопланитин, особенно если учесть, что все средневожские виды выделены по номенклатурным типам с небольшим конечным диаметром раковины, в то время как морфогенез внутренних оборотов вожских мегаконхов в литературе практически не описан. У портландских дорзопланитин обратная ситуация: большинство номенклатурных типов представлено мегаконхами, и так же не существует ни одной публикации, где был бы описан их морфогенез.

В этой связи мы не можем достоверно судить, насколько сильно отличаются портландские дорзопланитины от части средневожских, поскольку методическая основа диагностики данных таксонов и их сравнения является в значительной мере неопределенной и не позволяет оценить истинное разнообразие этой группы. Та или иная модель систематики дорзопланитин скорее опирается на презумпции, чем на аргументацию. Одна из концепций подразумевает возможность существования общих родов или видов в портланде и средней волге, другая эту возможность отрицает.

Морфогенез конечной жилой камеры

У дорзопланитин КЖК и конечный оборот (КО) действительно слабо отличаются от предшествующих оборотов, поэтому их распознавание затруднено настолько, что выделение КЖК у данной группы как самостоятельной стадии морфогенеза проблематично. Решить этот вопрос можно лишь количественными методами изучения «сенильных» признаков, с помощью которых можно доказать присутствие или отсутствие КЖК при разном диаметре раковины. В качестве таких признаков было выбрано два: разворот спирали и параметр замедления роста. Остальные признаки не изучались в силу объективной трудности фиксации наблюдений, связанной с недостатком материала, или по причине слабой выраженности этого признака.

А. Разворот спирали. Резкий разворот спирали на КЖК хорошо виден и свойственен многим семействам аммонитов, например космоцератидам и кардиоцератидам. У многих перисфинктацей и, в частности, дорзопланитин, этот признак визуально плохо заметен или не заметен вообще. Поэтому при поверхностном изучении трудно судить, существует разворот спирали или нет. Чтобы решить эту задачу, был измерен показатель ширины умбиликальной спирали всех оборотов, видимых с боковой стороны раковины. На каждом обороте проводилось 6 измерений диаметра пупка в точках, отстоящих друг от друга через 60 градусов. Измерения производились от последнего оборота к внутренним, и, соответственно, число измеренных оборотов зависит от сохранности образца.

У волжских дорзопланитин (рис. 1), резкий перегиб на кривой роста спирали отсутствует, однако заметен плавный перегиб, после которого наблюдается ускоренное разворачивание спирали. Это дает основание считать фазу ускоренного разворачивания как терминальную, примерно соответствующую позднеспелой стадии развития. Точную границу этой фазы можно определить по положению критической точки перегиба кривой, которая может быть вычислена по пересечению линий тренда двух ее участков, находящихся по обе стороны перегиба. Положение критической точки может занимать различное место, но оно всегда находится внутри оборота, предшествующего конечному. В крайнем случае она находится перед началом конечного оборота, но никогда не переходит эту границу, и, тем более, не находится внутри КЖК. Последняя, как правило, не превышает длину конечного оборота. Таким образом, фаза разворачивания спирали превышает длину КЖК.

В целом, признаки завершения онтогенеза у дорзопланитин начинаются на предпоследнем обороте. Эта закономерность свойственна в одинаковой степени макроконхам (рис. 1а) и мегаконхам (рис. 1б), причем как у волжских, так и у портландских дорзопланитин.

Б. Замедление роста раковины. Относительная скорость роста раковины аммонитов обычно измеряется по межсептальному расстоянию или, реже, по ширине

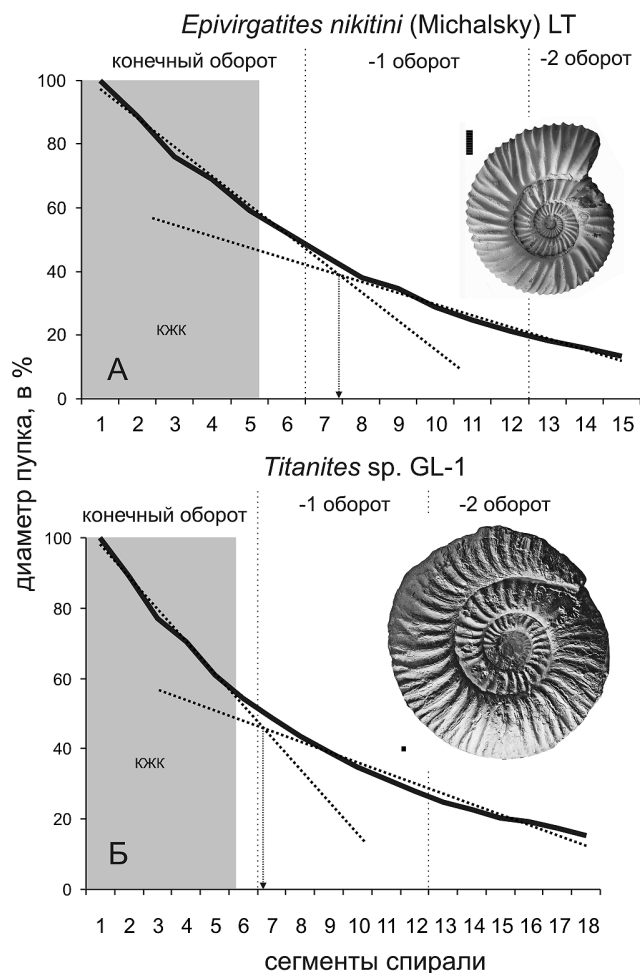


Рис. 1. Изменение умбиликального диаметра в онтогенезе средневолжских (зона Nikitini) макро- и мегаконховых дорзопланитин. А – *Epivirgatites nikitini* (Michalsky), лектотип (пос. Кашпир), Б – *Titanites sp.*, экз. № GL-1 (с. Глебово). Значения умбиликального диаметра даны в процентах по отношению к максимальному Ду. Отсчет номеров сегментов спирали производится от устья в сторону протоконха. Жирной пунктирной линией обозначены линии тренда двух участков кривой, дающие на пересечении критическую точку (она указана стрелочкой). Серой заливкой показана область конечной жилой камеры (КЖК). Значение масштабной линейки рядом с изображениями раковин равно 1 см.

струек нарастания. В данном исследовании предлагается измерять этот параметр по межреберному расстоянию или плотности первичных ребер, основываясь на допущении, что ребра у аммонитов, за редким исключением, откладываются через равные промежутки времени.

В качестве параметра, характеризующего межреберное расстояние, в данной работе применяется показатель плотности скульптуры (ППС) – длина промежутка между 10 первичными ребрами, измеренная в области пупкового перегиба. ППС измеряется как в метрических единицах (миллиметрах), так и в угловых (градусах). Первый способ дает картину абсолютной динамики роста, второй – относительной, характери-

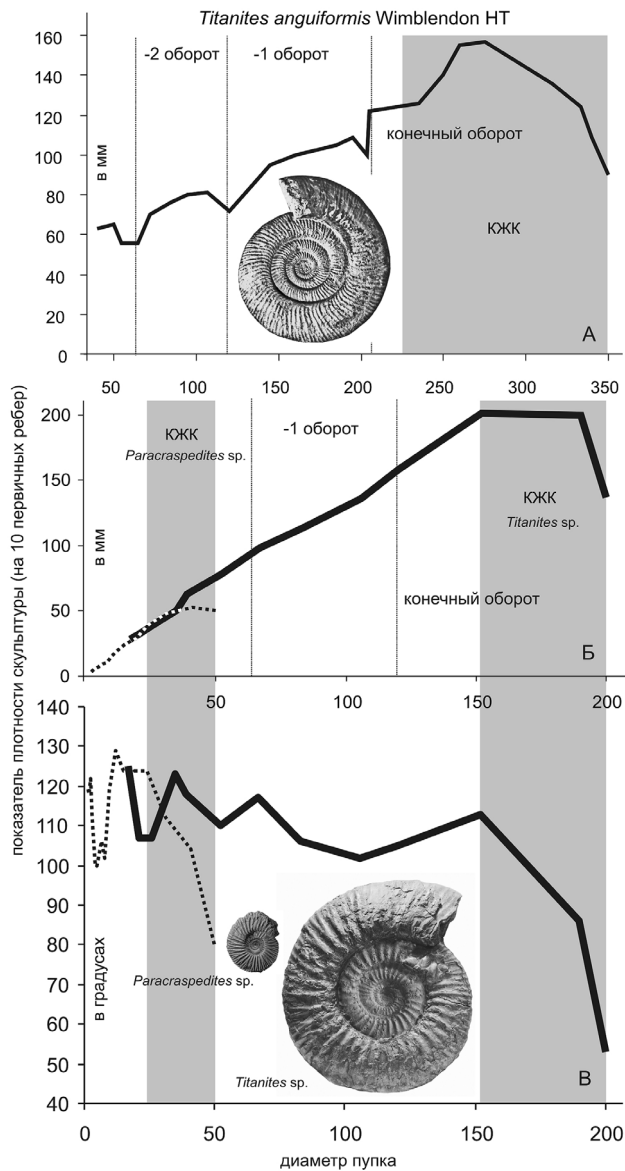


Рис. 2. Изменение показателя плотности скульптуры (ППС) в онтогенезе трех видов дорзопланитин в миллиметрах (А, Б) и в градусах (В). Все измерения ППС соотнесены с диаметром пупка, который является, в данном случае, возрастным параметром. А – мегаконх *Titanites anguiformis* Wimblendon, голотип, средний портланд, зона Anguiformis; Б, В – мегаконх *Titanites sp.* (обозначен жирной сплошной линией) и макроконх *Paracraspedites sp.* (обозначен пунктирной линией) – оба из разреза у с. Глебово, зоны Nikitini.

зующей темпы роста (рис. 2). Результаты этих измерений можно свести к следующему:

1. У большинства дорзопланитин наблюдается заметное и прогрессирующее понижение ППС в конце морфогенеза, что позволяет фиксировать терминальную фазу онтогенеза, после которой рост прекращается полностью. На основании этой закономерности мы можем уверенно выделять конечный оборот у дорзопланитин.

2. Снижение темпов роста начинается примерно в средней части конечного оборота, где фиксируется мак-

симальное ППС за весь онтогенез, после чего этот показатель прогрессирующе уменьшается. Обычный интервал замедления роста включает зону 20-30 последних ребер перед устьем, как у волжских, так и у портландских дорзопланитин. То же самое свойственно макро- и мегаконхам. Рекордное значение этого интервала наблюдается у мегаконха *Titanites anguiformis* – 60 конечных ребер.

3. Конечный оборот одинаково четко выделяется как у макроконхов (рис. 2, *Paracraspedites sp.*), так и у мегаконхов (рис. 2, *Titanites anguiformis* и *Titanites sp.*). Это свидетельствует о том, что мегаконхи принципиально не отличаются от макроконхов. Данное наблюдение несколько противоречит идее А.Н. Иванова (1975), согласно которой мегаконхи росли постоянно, с одной и той же интенсивностью в течение всей жизни. Напротив, представленные данные позволяют считать, что мегаконхи определенно формировали нормальную КЖК, после чего рост прекращался. У мегаконхов это происходило лишь при более крупном размере, чем у макроконхов.

Терминальное замедление роста, выраженное в ППС, нередко сопровождается финальным сближением перегородок на фрагмоне непосредственно перед началом КЖК. В частности, это можно наблюдать на лектотипе *Epivirgatites nikitini* (Mich.), что позволяет установить у него конечный оборот. При конечном диаметре около 70 мм лектотип соответствует макроконху. Поэтому данный вид следует понимать как макроконховый мелкоразмерный таксон, несмотря на то, что в литературе нередко вид понимается гораздо шире, вплоть до включения в синонимику мегаконховых таксонов (Иванов и др., 1987).

Диморфизм и систематика дорзопланитин

Портландские и средневолжские дорзопланитины отчетливо подразделяются на две морфологические группы, резко отличающиеся по конечным размерам (рис. 3). Это позволяет установить среди аммонитов данного подсемейства диморфизм, который в известном смысле может быть соотнесен с делением аммонитов на микроконхи (мелкораковинные формы) и макроконхи (крупнораковинные формы). Первая попытка выделить диморфные группы у портландских аммонитов принадлежит Б. Уимблдону (Wimbleton, 1974), который относил *Titanites* к макроконхам, а *Kerberites* и *Crendonites* к микроконхам. При широком понимании концепции микро- и макроконхового диморфизма это решение достаточно обоснованно, между тем, в узком смысле, этот тип диморфизма к дорзопланитинам не применим, поскольку истинные микроконхи у них отсутствуют. Согласно авторской трактовке (Callomon, 1955), конечное устье микроконхов имеет сложную форму, благодаря выступающим структурам – ушкам или вентральному роstrу. У дорзопланитин такой апертуры нет, форма устья простая в обеих морфологических группах. Разница между ними состоит, прежде всего, в конечных размерах, которые устанавливаются по присутствию сенильных признаков на конечном обороте.

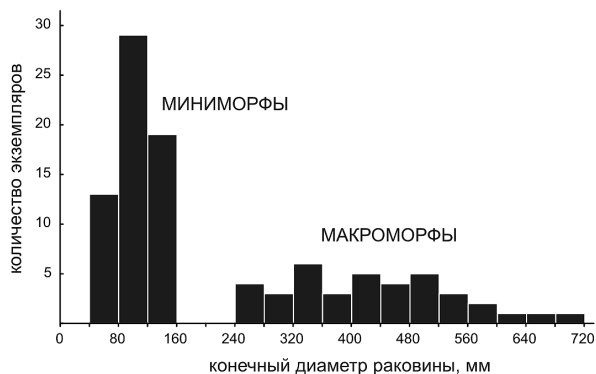


Рис. 3. Распределение волжских (зона Nikitini) дорзопланитин по конечному диаметру раковины. Выборка состоит из 97 образцов с КЖК, среди которых есть все возможные номенклатурные типы, топотипы и экземпляры из различных коллекций.

Мелкоразмерные формы уступают крупноразмерным по конечному диаметру в 2–9 раз. По всему комплексу признаков первая группа относится к макроконхам в трактовке Дж. Калломона, а вторая – к мегаконхам А.Н. Иванова. В данном случае макроконхи дорзопланитин аналогичны микроконхам других аммонитовых семейств, а мегаконхи аналогичны макроконхам. Налицо два проявления диморфизма, сущность которого и в том и в другом случае одинакова. Чтобы не возникло путаницы в понимании разнообразия этих нюансов, предлагается все мелкоразмерные группы называть *миниморфами*, а крупноразмерные – *макроморфами*. Соответственно, диморфизм у аммонитов может быть представлен в следующем виде:

аммониты	миниморфы	макроморфы
Dorsoplanitinae	макроконхи	мегаконхи
Cardioceratidae, Kosmoceratidae и др.	микроконхи и миниконхи	макроконхи

Миниморфы и макроморфы – это дискретные группы, независимо от биологической природы диморфизма, поэтому принадлежность к той или иной диморфной группе представляется важным таксономическим признаком.

К макроморфам относятся следующие роды, чьи типовые виды по номенклатурным типам относятся

к мегаконхам: *Titanites*, *Galbanites*, *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Pleuromegalites*, *Hippostratites*, *Polymegalites*.

Миниморфными являются роды, чьи типовые виды по номенклатурным типам относятся к макроконхам: *Kerberites*, *Crendonites*, *Paracraspedites*, *Neopavlovia*, *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Biplicioceras* и *Taimyrosphinctes* (частично).

Характерно, что у средневожских дорзопланитин на сегодняшний день выделены только микроморфные таксоны, несмотря на то, что мегаконхи встречаются довольно часто в разрезах зоны Nikitini Европейской России (в первую очередь в стратотипических разрезах волжского яруса). Детальное изучение волжских макроморфов, показало, что они очень близки или идентичны португальским титаноидным родам, т.е. *Titanites sensu lato*. Данная тема будет более подробно изложена в отдельной публикации.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 15-05-03149а.

Список литературы

Иванов А.Н. Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Сб. науч. тр. Ярославль: ЯПИ. 1975. С. 5-57.

Иванов А. Н., Баранов В. Н., Муравин Е. С. Памятники природы в изучении летописи Земли (с. Глебово и его окрестности). Ярославль. 1987. 84 с.

Mumma В. В. Аммониты и зональная стратиграфия средневожских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз. 1993. 132 с.

Callomon J.H. The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the Callovian stage // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. Biol. Sci. 1955. V. 239. P. 215-264.

Wimbledon W.B. The Stratigraphy and Ammonite Faunas of the Portland Stone of England and Northern France. PhD thesis, unpublished. 1974. 252 p.

TAXONOMIC VALUE OF THE FINAL SIGNS OF GROWTH IN THE MORPHOGENESIS OF THE AMMONITE SUBFAMILY DORSOPLANITINAE ARKELL, 1950 AND ITS CONTRIBUTION TO THE FAMILY SYSTEMATICS

D.N. Kiselev

A new approach to the systematics of the ammonite subfamily Dorsoplanitinae is proposed. Data on late shell ontogeny of ammonites allow demarcation of dimorphic groups: macroconchs and megaconchs. Microconchs are absent in Dorsoplanitinae, but the type of dimorphism in this group of ammonites is not fundamentally different from other families with macroconchs and microconchs. To denote this unity, a more general systematic concept where dimorphic groups are called minimorphs and macromorphs is proposed. The genera *Titanites*, *Galbanites*, *Briareites*, *Gigantites*, *Trophonites*, *Glottoptychinites*, *Pleuromegalites*, *Hippostratites*, and *Polymegalites* are macromorphs. The other group, minimorphs, include the genera *Kerberites*, *Crendonites*, *Paracraspedites*, *Neopavlovia*, *Epivirgatites*, *Lomonossovella*, *Biplicioceras* and *Taimyrosphinctes* (partially).

НЕКОТОРЫЕ ВЕРХНЕГОТЕРИВСКИЕ АММОНИТЫ ЦЕНТРАЛЬНЫХ ОБЛАСТЕЙ РУССКОЙ ПЛИТЫ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ МУЗЕЯ ИМ. В.И. ВЕРНАДСКОГО

Е.Ю. Барабошкин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва
ejbaraboshkin@mail.ru

Позднеготеривское время на Русской плите (РП) охарактеризовалось обширной трансгрессией, приведшей к формированию огромного моря-пролива, глубоководная часть которого располагалась на территории современного Среднего Поволжья. Находки аммонитов из песчаных фаций западного борта этого бассейна известны достаточно давно, хотя очень редки. Г.А. Траутшольд (Trautschold, 1862) изобразил фрагмент неокотского аммонита, найденного И.Б. Ауэрбахом на Воробьевых горах и названного им *Crioceras spinosum* Auerbach. Аммонит, вероятно, не сохранился, но можно предположить что это обломок позднеготеривского *Emericiceras*.

Позже А.П. Павлов (Pavlow, 1890) описал аммонитов из песчаников Воробьевых гор: *Olcostephanus discofalcatus* Lahusen, *O. progrediens* Lahusen, *O. Decheni* Roemer, *Crioceras (Ancyloceras) matheroni* d'Orbigny. Три первые формы обосновывают присутствие неокома (готерива), а последний аммонит, хотя и характерен для апта, был отнесен к «самым высоким подразделениям неокома».

Разрез верхнего готерива Воробьевых (позже – Ленинских) гор изучался многими исследователями. И.Г. Сазонова и Н.Т. Сазонов (1967) привели его описание, сообщив, что он представляет собой «песок серый, разнотернистый, косослоистый, глинистый с прослоями песчаника разнотернистого с окатанной галькой кремня. С.А. Добров указывает на присутствие в этом слое кусков древесины. По-видимому, из этого же слоя А.П. Павловым собрана фауна: *Speetonicerias discofalcatus* Lah., *Simbirskites decheni* Roem., *Crioceras matheroni* d'Orb. Нами здесь найден обломок *Speetonicerias* sp. Мощность 2,5 м» (Сазонова, Сазонов, 1967, с. 94). Слой подстилается и перекрывается песками без фауны, отнесенными Сазоновой и Сазоновым к верхнему готериву и нижнему баррему соответственно. Возраст находки «*Crioceras matheroni*» предполагается ими позднеготеривским.

Ревизия коллекции А.П. Павлова (№№ VI и ГГМ-0053-43, ГГМ-0053-73), хранящейся в музее им. В.И. Вернадского, была проведена автором в 2011 г.

Olcostephanus discofalcatus Lah. (Pavlow, 1890, pl. VI, fig. 1a-b; здесь, табл. I, фиг. 3a-в), переопределен как *Craspedodiscus intergerinus* Glasunova, поскольку имеет

округло-прямоугольное сечение и более широкое умбо, отличные от оригинального рисунка, и меньшее количество ребер в пучках. Вид *C. intergerinus* А.Е. Глазунова (1973) отнесла предположительно к зоне *Simbirskites decheni* (= *Craspedodiscus discofalcatus*), посчитав, что он является переходным между *C. progredicus* Lah. и *C. speetonensis*. В 2000 г. у метрооста на Воробьевых горах была пробурена скважина, вскрывшая толщу бурых и белых песков. Аммонитов встречено не было, но петромагнитное изучение показало, что в ней присутствует уникальная для РП петромагнитная аномалия, связанная с магнитными сульфидами (Guzhikov et al., 2003). В разрезах Поволжья эта аномалия приходится на пограничный интервал зон *speetonensis* и *discofalcatus*, что позволяет идентифицировать его в данном разрезе.

Olcostephanus progrediens Lah. (Pavlow, 1890, pl. VI, fig. 5a-b) не сохранился.

Olcostephanus Decheni Roem. (Pavlow, 1890, pl. VI, fig. 3) является обломком юного экземпляра (табл. I, фиг. 2a-б) и действительно близок к *Simbirskites decheni*, что не противоречит мнению предшественников (Глазунова, 1973).

Olcostephanus Decheni Roem. (Pavlow, 1890, pl. VI, fig. 4) происходит из коллекции Московской Сельскохозяйственной Академии, где, возможно, и хранится.

Crioceras (Ancyloceras) matheroni d'Orb. (Pavlow, 1890, pl. VI, fig. 3) представляется наиболее интересным образцом. Предыдущие исследователи, включая автора, не сомневались в правильности определения, что предполагало присутствие нижнего апта в разрезе Воробьевых гор. Однако находка позднеготеривского *Emericiceras woekeneri* (v. Koenen), имеющего схожую морфологию ранних оборотов, навела на мысль о том, что экземпляр, изображенный Павловым (табл. I, фиг. 5a-б), также относится к виду *woekeneri* (Барабошкин и др., 2010).

В коллекции музея имеется еще два любопытных образца.

1. Обломок крупного *Craspedodiscus* sp. (табл. I, фиг. 1a-б) из района с. Татарово (рис. 1). По всей видимости, эта форма под именем *Simbirskites cf. discofalcatus* упоминается в краткой заметке Павлова (1898) о неокоте Московской губернии. Сохранность не позволяет установить видовую принадлежность.

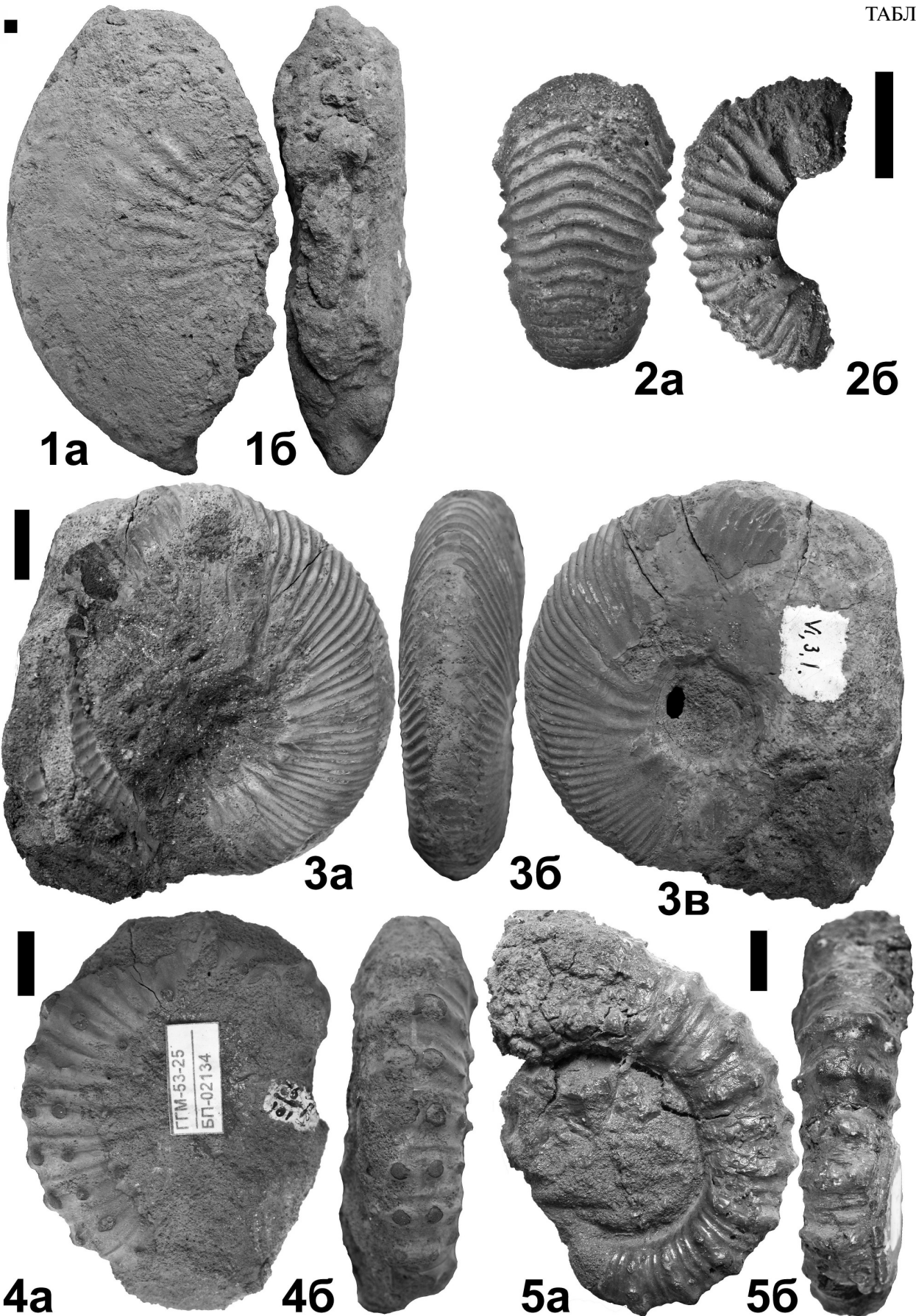


Таблица I

Фиг. 1. *Craspedodiscus* sp. экз. № ГГМ-53-43/БП-02152: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; с. Татарово; верхний готерив. Предположительно сборы Н.Н. Боголюбова.

Фиг. 2. *Simbirskites decheni* Roemer, экз. № VI - 3/3: 2а – с вентральной стороны, 2б – сбоку.

Фиг. 3. *Craspedodiscus intergerinus* Glasunova, экз. № ГГМ-0053-73/БП-02312: 3а, 3в – сбоку, 3б – с вентральной стороны; Воробьевы горы; верхний готерив.

Фиг. 4. *Paracrioceras?* sp., экз. № ГГМ-53-25/БП-02134: 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; Московская область, Дмитровский р-н; ? верхний готерив.

Фиг. 5. *Emericiceras woekeneri* (v. Koenen), экз. № ГГМ-0053-43/БП-02313: 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны; Воробьевы горы, верхний готерив.

Шкала масштабной линейки 1 см.

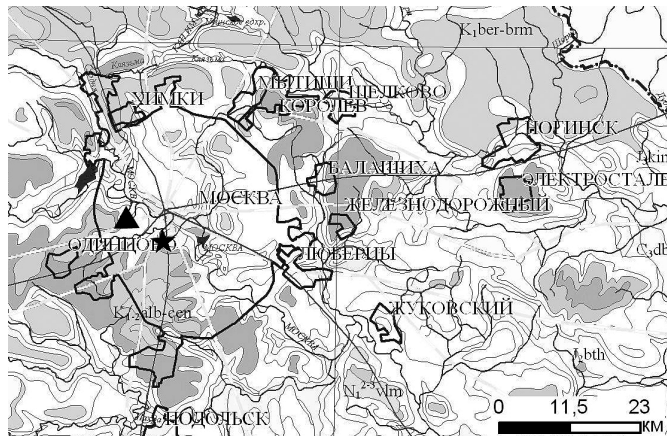


Рис. 1. Схема расположения местонахождений верхнеготеривских аммонитов в г. Москва: звездочка – Воробьевы горы, треугольник – бывш. с. Татарово.

2. Фрагмент *Paracrioceras?* sp. (табл. I, фиг. 4а-б) из Дмитровского района Московской области. Нельзя исключить, что это «*Crioceras* cf. *woekeneri* Коен.», определенный Д.И. Иловайским, и найденный П.М. Гусевой у д. Пятаковой на р. Воре (ныне – Ногинский р-н) (Даньшин, 1947). Образец нуждается в препарации, поскольку не очевидно даже то, что он является гетероморфным аммонитом.

Список литературы

Барабоскин Е.Ю., Ефимов В.В., Михайлова И.А. Первая находка гетероморфного аммонита в верхнем готериве Поволжья // Меловая система России и ближнего зарубежья: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Мат-лы V Всеросс. Совещ. Ульяновск: Издат. Центр УлГУ, 2010. С. 67–70.

Глазунова А.Е. Палеонтологическое обоснование стратиграфического расчленения меловых отложений Поволжья. Нижний мел. М.: Недра, 1973. 324 с.

Даньшин Б.М. Геологическое строение и полезные ископаемые Москвы и ее окрестностей (пригородная зона). Естественно-историческое изучение Москвы и московской области. М.: МОИП, 1947. 308 с.

Павлов А.П. Новые данные о неокомских отложениях Московской губернии // Проток. засед. МОИП. 1898. № 4 - 6 С. 20–21.

Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т. Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время. М.: Недра, 1967. 260 с. (Тр. ВНИГНИ, вып. 62).

Guzhikov A. Yu., Baraboshkin E. J., Birbina A. V. New paleomagnetic data for the Hauterivian - Aptian deposits of the Middle Volga region: A possibility of global correlation and dating of time-shifting of stratigraphic boundaries // Russ. Journ. Earth Sci. Vol. 5. 2003. № 6. P. 401–430.

Pavlow A. P. Le neocomien des montagnes de Worobiowo // Bul. Soc. Imp. Nat. Moscou. N. S. T. VI. 1890. P. 173–186.

Trautschold H. Ueber die Kreide-Ablagerungen im Gouvernement Moskau // Bul. Soc. Imp. Nat. Moscou. N. S. T. 34. 1862 (1961). № 4. S. 432–457.

SOME UPPER HAUTERIVIAN AMMONITES FROM THE CENTRAL REGIONS OF THE RUSSIAN PLATFORM IN THE COLLECTION OF THE VERNADSKY STATE GEOLOGICAL MUSEUM

E. Yu. Baraboshkin

A revision of the “Neocomian” ammonites described by A.P. Pavlow (1890), has confirmed the presence of the Upper Hauterivian in the Vorobiovy gory succession in Moscow. *Craspedodiscus intergerinus* Glas., *Simbirskites decheni* Roem. and *Emericiceras woekeneri* (v. Koenen) (instead of *Crioceras (Ancyloceras) matheroni* d’Orb.) were identified. Upper Hauterivian *Craspedodiscus* sp. and *Paracrioceras?* sp. from the Moscow Region were briefly discussed for the first time.

MEGATEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA) НИЖНЕЙ–СРЕДНЕЙ ЮРЫ СЕВЕРНОЙ И ВОСТОЧНОЙ РОССИИ: ТАКСОНОМИЯ И НОМЕНКЛАТУРА

О.С. Дзюба¹, Р. Вайс²

¹Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН, Новосибирск
dzyubaos@ipgg.sbras.ru

²Национальный музей естественной истории, Люксембург
rweis@mnhn.lu

Megateuthididae — одно из семейств подотряда Belemnitina отряда Belemnitida (Coleoidea), остатки которого многочисленны в разрезах нижней и средней юры Северного полушария (Европа, Передняя, Северная и Восточная Азия, Северная Америка) и редко встречаются в Южном полушарии (Аргентина, предположительно — западная Антарктида, Новая Зеландия, Новая Каледония). Ростры этого семейства узнаваемы по конической, цилиндро-конической, реже субцилиндрической форме и более или менее развитым спинно-боковым привершинным бороздам, иногда в сочетании с брюшной привершинной бороздой. Для ювенильных ростров наиболее характерны коническая или цилиндро-коническая формы. Осевая линия гониолинейного, либо слабо выраженного циртолинейного типа. Некоторые виды имеют эпиростр. В составе семейства нами принимаются следующие роды: *Megateuthis*, *Acrocoelites*, *Arcobelus*, *Brevibelus*, *Cuspiteuthis*, *Dactyloteuthis*, *Eocylindroteuthis*, *Homaloteuthis*, *Odontobelus*, *Parabrachybelus*, *Paramegateuthis*, *Rarobelus* и *Simpsonibelus* (информацию о синонимах см. Dzyuba et al., 2015).

Нижне-среднеюрские белемниты севера и востока России изучались А.П. Павловым, Г.Я. Крымгольцем, И.И. Тучковым, В.А. Густомесовым, В.П. Кириасовым, З.Д. Москаленко, в последнее время — О.С. Дзюба, но прежде всего наши представления об этих белемнитах основаны на работах Н.С. Воронец, В.Н. Сакса и Т.И. Нальняевой. До сих пор во многих отечественных публикациях названия таксонов традиционно принимаются в соответствии с системой белемнитов, предложенной В.Н. Саксом и Т.И. Нальняевой (1975). Однако за последние десятилетия номенклатура и систематика белемнитов существенно изменились. В настоящей работе мы рассмотрим наиболее важные изменения, затронувшие семейство Megateuthididae Sachs et Nalnjaeva, 1967, в хронологическом порядке.

Мегатеутидиды, будучи изначально выделенными в качестве подсемейства «Megateuthinae» в составе обширного семейства «Passaloteuthididae» (ныне — Passaloteuthididae), впервые возведены в ранг семейства В.А. Густомесовым (1977), однако окончательно закреп-

пились в этом ранге после публикации В. Риграфа и др. (Riegraf et al., 1998). П. Дойль (Doyle, 1990) исправил основу «teuth» в оригинальном научном названии подсемейства на лингвистически корректную «teuthid».

В.А. Густомесовым (1977) предложено новое родовое название *Praepachyteuthis*, которое, однако, рассматривается нами как субъективный синоним *Acrocoelites* Lissajous, 1915 (Dzyuba et al., 2015).

В. Риграфом (Riegraf, 1980) опубликовано четыре новых названия таксонов родовой группы. Так, в роде *Acrocoelites* им выделен подрод *Toarcibelus*, который является объективным синонимом *Praepachyteuthis* Gustomesov, 1977. Еще один установленный таксон — *Parabrachybelus* (в первоописании — моновидовой подрод в роде *Brachybelus* Naef, 1922) — принят нами в ранге рода. Родовое название *Youngibelus* в последнее время трактуется как субъективный синоним *Cuspiteuthis* Abel, 1916 (Riegraf et al., 1998). Наконец, род *Eocylindroteuthis*, обычно принимаемый вслед за его автором в составе Cylindroteuthididae, по внутреннему устройству ростра резко отличается от представителей последнего, на что было обращено внимание при обосновании его принадлежности к Megateuthididae (Дзюба, 2011). На территории России *Parabrachybelus*, *Cuspiteuthis* и *Eocylindroteuthis* не установлены.

Для *Brachybelus* Naef, 1922 — младшего омонима *Brachybelus* Stål, 1869 (Insecta) — предложено новое замещающее название *Brevibelus* (Doyle, 1992). Установлено, что сибирские и дальневосточные представители *Brachybelus*+*Clastoteuthis*+*Nannobelus* sensu Sachs et Nalnjaeva (т.е. фактически все северно- и восточно-российские *Nannobelinae* sensu Sachs et Nalnjaeva), являющиеся компонентами единой бореальной группы тоар-раннеааленских белемнитов, существенно отличаются как от тоар-байосского рода *Brevibelus* (Megateuthididae), так и от синемюр-плинсбахских родов *Coeloteuthis* (= *Clastoteuthis*) и *Nannobelus* (Passaloteuthididae), обитавших в более южных, преимущественно европейских морях (Doyle, 1994). Различие, прежде всего, заключается в сильном сжатии с боков бореальных таксонов. П. Дойль отнес вышеупомянутую группу белем-

нитов к “Megateuthidinae”, предложив использовать для нее объединяющее название *Arcobelus* Sachs, 1967 – по названию подрода, обособленному его автором в роде “*Brachybelus*”. При этом *Arcobelus* был повышен Дойлем в ранге до рода.

Род *Mesoteuthis* Lissajous, 1915, включенный Саксом и Нальняевой в систему “Megateuthinae”, вслед за Дойлем (Doyle, 1992) рассматривается нами как субъективный синоним *Megateuthis* Bayle, 1878. По нашему мнению, находки *Mesoteuthis* на территории России принадлежат разным родам – *Megateuthis*, *Acrocoelites*, *Odontobelus* и *Rarobelus*.

Небольшая группа западно-европейских белемнитов (тоар–ранний аален) с слегка веретеновидным ростром на всех стадиях его развития выделена в новый род *Simpsonibelus* Doyle, 1992. На территории России этот таксон пока не установлен.

Следует согласиться с Дойлем в том, что представители *Dactylotheuthis* Bayle, 1878, определенные в Сибири, не принадлежат этому роду (Doyle, 1994). Во-первых, здесь не найдены типичные формы. Во-вторых, род имел ограниченный ареал обитания даже в европейских морях, и севернее Южной Англии его находки не известны.

Род *Odontobelus* Naef, 1922, рассматривавшийся Саксом и Нальняевой как синоним *Acrocoelites* Lissajous, 1915 и более широко известный в качестве подрода рода *Acrocoelites*, недавно вновь повышен в ранге до рода (Dzyuba et al., 2015).

Для *Orthobelus* Nalnjaeva, 1970, являющегося младшим омонимом *Orthobelus* Stål, 1869 (Insecta), предложено новое замещающее название *Rarobelus* Nalnjaeva, 2015 (Dzyuba et al., 2015). Этот род, выделенный Т.И. Нальняевой в составе “Passaloteuthinae”, впоследствии был отнесен к Megateuthididae (Riegraf et al., 1998).

В.Н. Сакс и Т.И. Нальняева включили в состав “Megateuthinae” еще три рода, которые в настоящее время занимают иное положение в системе белемнитов – *Holcobelus* (Holcobelidae), *Pseudohastites* (Passaloteuthididae) и *Salpingoteuthis* (Salpingoteuthididae). Все эти таксоны на севере и востоке России отсутствуют, включая *Holcobelus*, определения которого отсюда известны. Недавно установлено, что семейство Holcobelidae принадлежит подотряду Pachybelemnopseina, тогда как сибирские и дальневосточные “*Holcobelus*” – это, скорее всего, представители подотряда Belemnitina и нуждаются в более детальном исследовании (Weis et al., 2012).

Нами проведена ревизия всех определений Megateuthididae с территории севера и востока России. Можно считать доказанным присутствие здесь следующих родов: *Megateuthis* (только тихоокеанское побережье), *Acrocoelites*, *Arcobelus*, *Paramegateuthis* и *Rarobelus* (рис. 1). По-видимому, встречается также и *Odontobelus* (*O. rostriformis* (= *brevirostris*), *O. subrostriformis*, *O. omolomensis* и предположительно «*O.*» *janenschii*).

Первые представители Megateuthididae (редкие *Acrocoelites*) появились в плинсбахе в западно-европейских морях. В раннем тоаре начиналось глобальное расселение семейства, сопровождавшееся значительным ростом родового разнообразия. В это время в морях Арктики и северо-западной Палеоокеании появились *Acrocoelites*, *Arcobelus*, *Odontobelus* и *Rarobelus*. В позднем тоаре в дальневосточные и северо-восточные моря, вероятно, с юга проникли *Megateuthis*. Семейство просуществовало до начала батского века (*Paramegateuthis*).

Работа выполнена при поддержке программ 23 и 28 Президиума РАН.

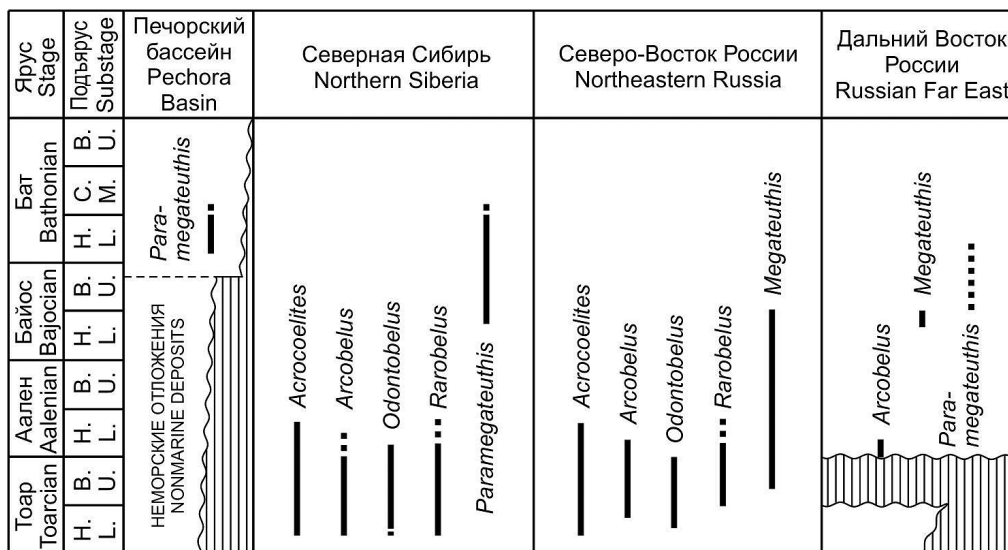


Рис. 1. Стратиграфическое распространение родов мегатеутидид на севере и востоке России.

Список литературы

- Густомесов В.А. К ревизии юрских белемнитов // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1977. Т. 52. Вып. 2. С. 103–117.
- Дзюба О.С. Подсемейства в составе Cyllindroteuthididae (Belemnitida) // Новости палеонтологии и стратиграфии. 2011. Вып. 16–17. Прил. к журналу “Геология и геофизика”. Т. 52. С. 103–108.
- Сакс В.Н., Нальняева Т.И. Ранне- и среднеюрские белемниты севера СССР. Megateuthinae и Pseudodicoelitinae. М.: Наука, 1975. 192 с.
- Doyle P. The British Toarcian (Lower Jurassic) belemnites. Pt 1. Palaeont. Soc. (Monogr.), 1990. P. 1–49. Pt 2. Palaeont. Soc. (Monographs), 1992. P. 50–79.
- Doyle P. Aspects of the distribution of early Jurassic belemnites // Proceed. 3rd Pergola Int. Symp. Palaeopelagos, Spec. Publ. 1994. V. 1. P. 109–120.
- Dzyuba O.S., Weis R., Nalnjaeva T.I., Riegraf W. Rarobelus nom. nov. from the Boreal Toarcian–Aalenian and its systematic position (Belemnitida, Belemnitina, Megateuthididae) // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. 2015. Vol. 275/3. P. 305–315.
- Riegraf W. Revision der Belemniten des Schwäbischen Jura. Teil 7 // Palaeontogr. 1980. Abt. A. Bd. 169. P. 128–206.
- Riegraf W., Janssen N.M.M., Schmitt-Riegraf C. Cephalopoda dibranchiata fossiles (Coleoidea) II / Westphal F. (Ed.). Fossilium Catalogus I: Animalia. Pars 135. Leiden: Backhuys Publishers, 1998. 512 p.
- Weis R., Mariotti N., Riegraf W. The belemnite family Holcobelidae (Coleoidea) in the European Jurassic: systematics, biostratigraphy, palaeobiogeography and evolutionary trends // Palaeodiversity. 2012. V. 5. P. 13–49.

MEGATEUTHIDIDAE (BELEMNITIDA) FROM THE LOWER–MIDDLE JURASSIC OF NORTHERN AND EASTERN RUSSIA: TAXONOMY AND NOMENCLATURE

O.S. Dzyuba and R. Weis

Major changes in the taxonomy and nomenclature of Megateuthididae Sachs et Nalnjaeva, 1967 are discussed in historical order. According to the revised data, the northern and eastern Russian megateuthidid belemnites are represented by the genera *Megateuthis* (Pacific coast only), *Acrocoelites*, *Arcobelus*, *Odontobelus*, *Paramegateuthis* and *Rarobelus*.

БИОСТРАТИГРАФИЯ, БИОГЕОГРАФИЯ, ТАФНОМИЯ ЦЕФАЛОПОД**ОСНОВНЫЕ ЧЕРТЫ БИОГЕОГРАФИЧЕСКОГО
РАСПРОСТРАНЕНИЯ НЕАММОНОИДНЫХ
ЦЕФАЛОПОД В ПАЛЕОЗОЕ****И.С. Барсков**

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Палеонтологический институт имени А.А. Борисяка РАН, Москва
is_barskov@mail.ru

Введение

Неаммоноидные наружнораковинные цефалоподы составляли в палеозое один из существенных компонентов пелагической биоты. Впервые они в составе одного рода *Plectronoceras* были описаны из серии Чаншань Северного Китая (Маньчжурия), соответствующих франконскому ярусу Североамериканской стратиграфической шкалы. На уровне тремплейнского яруса Североамериканской шкалы цефалоподы известны не менее чем из 15 местонахождений в Китае, где они представлены более чем 30 родами (Chen, Teichert, 1983). Три-четыре позднекембрийских рода известны из Северной Америки и Казахстана. Все известные местонахождения располагались в пределах тропического пояса кембрия. По существующим данным все кембрийские роды, в том числе представители двух отрядов *Yanhocerida* и *Protactinocera*, вымерли вблизи границы с ранним ордовиком. Поэтому остается загадкой одновременное появление в начале раннего ордовика сразу восьми отрядов и еще трех отрядов в середине ордовика. Всего из палеозоя описано около 700 родов из 13–15 отрядов. Целью данной работы является выявление различий в таксономическом составе сообществ цефалопод в различных бассейнах на протяжении определенных отрезков геологического времени.

Материал и методы

Для подсчета числа родов в составе основных групп по районам использовались материалы, обнаруженные в крупнейших мировых сводках (Основы палеонтологии (1962), Treatise..., 1964, база данных Дж. Сепкоски (Sepkoski, 2002), палеонтологическая база данных (www.paleodb.org)). Для сравнительного анализа выбраны следующие временные интервалы: ранний ордовик, средний–верхний ордовик, ранний силур, поздний силур, ранний девон, средний девон, поздний девон, ранняя пермь, поздняя пермь. К сожалению, использована старая геохронологическая шкала, так как в настоящее время нет возможности датировать огромные старые сборы в терминах современной шкалы для ордовика, силура и перми.

Результаты и обсуждение

В раннем ордовике (рис. 1) основную роль играли представители четырех отрядов (*Ellesmerocerida*, *Endocerida*, *Tarphycerida*, *Orthocerida*). Выделяется шесть районов распространения цефалопод. В Северной Америке: 1) район Аппалачей (описано около 50 родов) и 2) север США и Канада, так называемая «Арктическая фауна» (более 60 родов). В раннем ордовике распространение «Арктической» (в современных координатах) фауны было приурочено к тропическому поясу. Аппалачский район располагался значительно южнее. В это время различия по таксономическому составу невелики, несмотря на значительную разобоченность по широте, что может объясняться выровненностью кимата и/или наличием постоянной связи между бассейнами. Сообщество цефалопод в обоих бассейнах примерно на 50% состояло из представителей отряда *Ellesmerocerida*, на 25–30% - *Tarphycerida*, на 15–19% - *Endocerida*, незначительное число родов составляли представители *Orthocerida*. Резко отличается от описанных сообществ таксономическая структура фауны Средней Сибири (21 род). Отсюда описаны лишь представители эллесмероцерид и эндоцерид (примерно 50% на 50%), тарфицериды и ортоцериды не известны. Столь же своеобразен таксономический состав сообщества Балтийского бассейна (12 родов). Отсюда также не известны ортоцериды, а эллесмероцериды, эндоцериды и тарфицериды присутствуют в равных пропорциях. Причины этих различий лежат повидимому в разобщенности континентальных блоков, на которых располагались эти эпиконтинентальные бассейны, и, возможно в особенностях палеоокеанологической обстановки и распределении океанических течений. Китайское сообщество также весьма специфично. Преобладание эллесмероцерид здесь вполне объяснимо: этот район был, начиная с кембрия, центром происхождения этого отряда. Также как и в Сибири, здесь отсутствуют тарфицериды, но присутствуют ортоцериды, неизвестные в сибирском сообществе. В раннеордовикских фаунах Австралии (31 род), как

и в Северо-Американских фаунах, присутствуют все группы цефалопод, основная часть сообщества (более 50%) представлена элесмероцеридами, и большую долю в сообществе составляли эндоцериды. Можно было бы объяснить отмеченные различия разницей в степени изученности цефалопод в разных районах. Действительно, можно предположить, что с этим связано несовпадение в таксономической структуре, например, Североамериканских фаун (более 60 родов) и фауны Балтийского бассейна (12 родов). Однако, несмотря на многовековую историю изучения раннеордовикских цефалопод в этих регионах и на то, что появляются новые данные, принципиально таксономический состав сообществ не меняется.

Средний и поздний ордовик (рис. 2) – время максимального таксономического разнообразия и максимального распространения неаммоноидных цефалопод (более 70 родов). В это время существовали 12 из 18 отрядов, иногда их объединяют в 5 самостоятельных подклассов (Шевырев, 2006). В среднем и позднем ордовике таких существенных различий между основными районами, как в раннем ордовике, не было (рис. 2). Хотя, имеются примечательные особенности в преобладании некоторых групп в каждом из сообществ. Так, важно проследить различия в распространении отрядных таксонов с разным строением и разной шириной сифона. Этим признакам К. Тейхерт (Teichert, 1933) придавал даже таксономическое значение, выделяя группы *Euryisiphonata* (широкосифонные) и *Stenopisiphonata* (узкосифонные). К группе с широким сифоном относятся представители отрядов *Actinocerida*, *Discosorida*, *Endocerida*, для второй наиболее характерны *Oncocerida* и *Orthocerida*. Если исходить из того, что в современной фауне представители с массивной карбонатной раковинной приурочены преимущественно к низким (приэкваториальным) широтам, то по распространению таких форм можно оценить относительное широтное положение и ископаемых сообществ. Анализ распространения средне- и позднеордовикских широкосифонных представителей с массивными внутрисифонными и камерными отложениями показывает, что такие формы действительно чаще встречаются в низких широтах северного полушария (рис. 3). Это сообщества «Арктической» фауны Северной Америки, Сибири, Китая и Австралии, тогда как фауны Аппалачей и Балтии, приуроченные к более высоким широтам южного полушария, содержат меньше родов с широким сифоном и с отложениями внутри сифона. Другие особенности в распространения цефалопод в каждом сообществе можно видеть на рис 2.

Силур. После глобальных оледенения и регрессии разнообразие цефалопод восстанавливалось медленно, и адекватный анализ сообществ раннего силура не представляется возможным. **Среднесилурийские** фауны (поздний венлок-лудлов) были существенно разнообразнее и широко распространены (данные по

Китаю и Австралии крайне ограничены). Наиболее известны фауны «богемского типа», которые рассматриваются как перигондванские (Gnoli, 2002). Сообщества венлока и лудлова Северной Америки, а также Чехии, Сицилии, севера Африки, Кавказа, распространенные в низких широтах южного полушария, отличаются от более высокоширотных сообществ северного полушария (Казахстан, Сибирь) преобладанием онкоцерид и дискосорид, тогда как в последних доминирующую роль играли ортоцериды и актиноцериды, составлявшие более половины таксоценов. Как и в ордовике, в силуре распространение цефалопод, по видимому, в значительной степени контролировалось климатическими факторами.

Девон. В раннем девоне адекватно могут быть сопоставлены три региональные группы сообществ. Они значительно различаются таксономическим составом. В Западноевропейском сообществе (38 родов) преобладали представители онкоцерид; в сообществе раннего девона, известном с севера России (21 род) – ортоцериды, в Австралийском сообществе (21 род) – дискосориды и не известны наутилиды. Характерно, что в раннем девоне представители нового отряда *Nautilida*, впервые появившегося в конце раннего девона, были наиболее разнообразны в сообществе севера России, возможно, что этот бассейн был центром возникновения отряда. **Средний девон** (рис. 4). В среднем девоне ситуация в географическом распространении неаммоноидных цефалопод кардинально изменилась. Это связано, в первую очередь, с появлением наутилид и радиацией новой конкурентной группы – аммоноидей. Четыре основных сообщества могут быть выделены и проанализированы: Североамериканское (49 родов), Западноевропейское (38 родов), севера России (8 родов) и Среднеуральское (7 родов). Возможно, что сравнение не совсем корректно, так как описанное разнообразие неаммоноидных цефалопод в первых двух районах существенно превышает разнообразие в двух последних. Тем не менее, такое сравнение имеет смысл. Североамериканское и Западноевропейское сообщества сходны тем, что в их таксоценое более 50% в первом и около 2/3 во втором представлены онкоцеридами и дискосоридами. В известных фаунах северного полушария от 50% до 70% представлены ортоцеридами. Если верно высказанное выше представление о том, что появление наутилид в раннем девоне (эмс) было приурочено к средним широтам северного полушария, то их распространение в середине девона в низкие широты южного полушария отражает тенденцию экологического предпочтения представителей этого отряда к обитанию в тепловодных условиях. В дальнейшей своей истории вплоть до настоящего времени наутилиды тяготели к обитанию в тепловодных бассейнах, часто в рифовых обстановках. Распространение неаммоноидных цефалопод в конце девона рассматривалось ранее (Barskov, 2005). Основным выводом из этого было

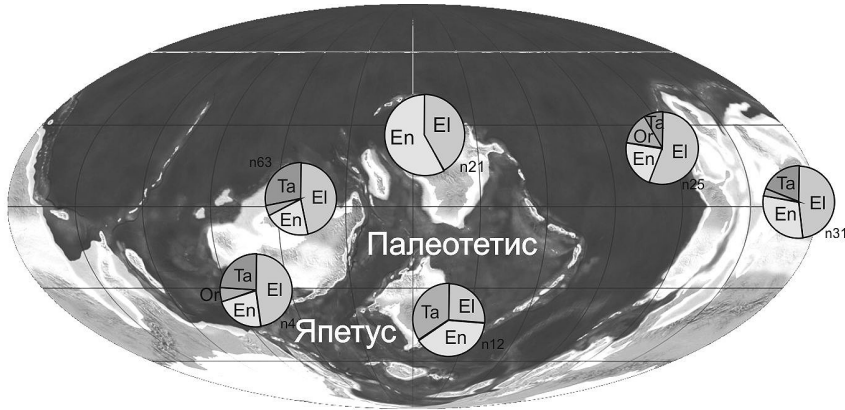


Рис. 1. Распространение неаммоноидных цефалопод в раннем ордовике. Принятые обозначения AC-Actinocerida, DI- Discosorida, EL-Ellesmerocerida, EN-Endocerida, NA-Nautilida, TA-Tarphycerida.

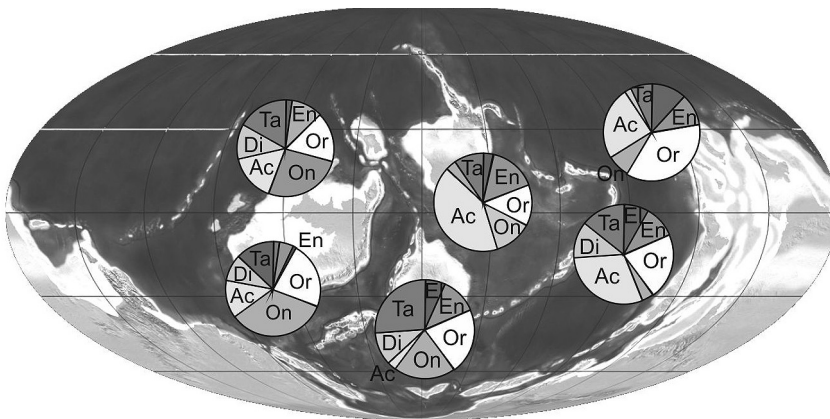


Рис. 2. Распространение неаммоноидных цефалопод в среднем-позднем ордовике. Обозначения те же что на рис. 1.

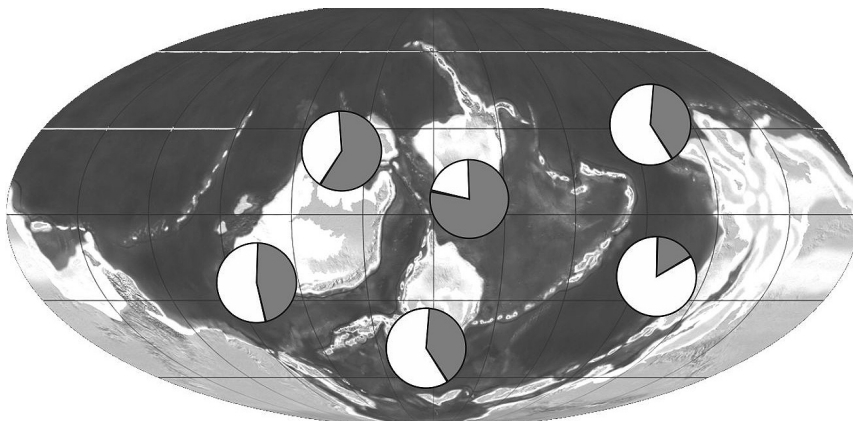


Рис. 3. Соотношение тепловодных (серые сектора) и холодноводных форм (белые сектора), отражающее их положение на палеоширотах ордовика.

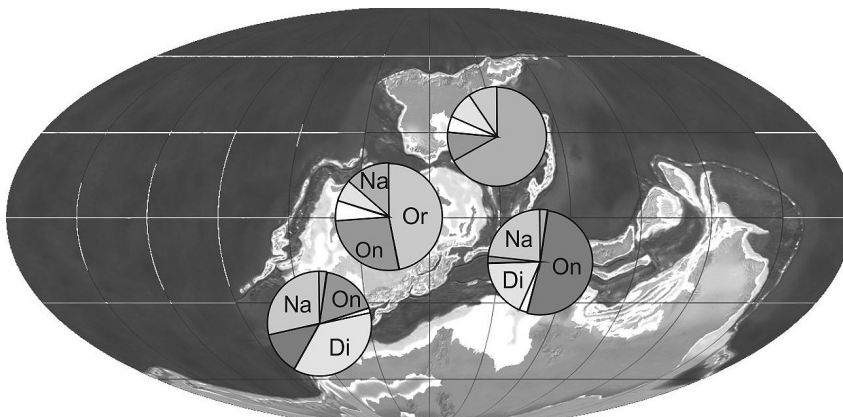


Рис. 4. Распространение неаммоноидных цефалопод в среднем девоне. Обозначения те же что на рис. 1.

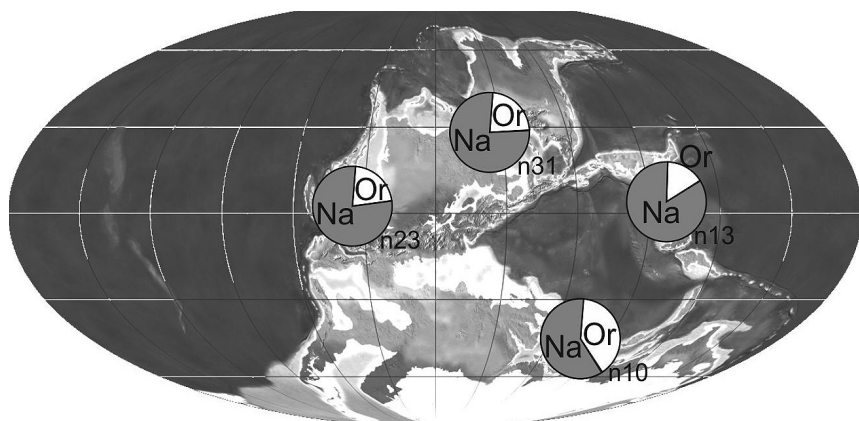


Рис. 5. Распространение неаммоидных цефалопод в ранней перми. Хорошо видна приуроченность наутилид к низким широтам. Обозначения те же что на рис. 1.

то, что главную роль в их распространении играли экологические факторы, вероятно, это применимо и к более ранним девонским фаунам. После массового вымирания в конце девона, когда исчезли практически все древние отряды неаммоидных цефалопод, существовали лишь доминирующие наутилиды и сохранившиеся от вымирания ортоцериды. В их распространении в **ранней перми** отчетливо прослеживается зависимость от климата (рис. 5), что подтверждает выдвинутый выше тезис о приуроченности наутилид к тепловодным обстановкам.

Выводы. В раннем палеозое (ордовик-силур) основную роль в биогеографическом распространении неаммоидных цефалопод играли климатический фактор и палеотектоническая обстановка. С девона в биогеографии цефалопод важное значение приобрели особенности экологической специализации различных групп. В конце палеозоя при обеднении таксоцены неаммоидных цефалопод в их распространении главным была приуроченность к климатическим зонам.

Работа подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

Список литературы

Основы палеонтологии. Моллюски. Головоногие 1. 1962. М.: Изд. АН СССР. 438 с.

Barskov I.S. Distribution of Non-Ammonoid Cephalopods in the Famienian (Late Devonian) // *Paleont. zhourn.* 2005. V. 39. Suppl. 5. P. S. 519–526.

Chen Jun-yuan, Teichert C. Cambrian cephalopods // *Geology.* 1983. V. II. P. 647–650.

Gnoli M. Northern Gondwanian Siluro-Devonian Paleogeography assessed by Cephalopods // *Palaeontologia Electronica.* 2002. V. 5(2). 19 p. http://palaeoelectronica.org/paleo_2002_2/gondwana/issue2.

Sepkoski J.J. A compendium of fossil marine animal genera. *Bulletins of American Paleontology.* 2002. V. 363. 560 p.

Teichert C. Der bau der actinoceroideen Cephalopoden // *Palaeontographica.* 1933. Abt A. Bd. 78. P. 111–230.

Treatise on Invertebrate Paleontology. Part K. Mollusca 3. 519 pp.

Интернет ресурс: Paleontological Data Base // www.paleodb.org.

MAJOR FEATURES OF NONAMMONOID CEPHALOPOD BIOGEOGRAPHY IN THE PALEOZOIC

I.S. Barskov

The analysis of distributional patterns of nonammonoid cephalopods in the Paleozoic shows that they were dependent on several major factors, which changed with time. In the Ordovician and Silurian, the distribution of these cephalopods was mainly influenced by climate. In the Devonian, with the emergence of ammonoids, a new competitive group, the distribution was affected by ecology and paleotectonics. At the end of the Paleozoic, in the newly developed basins of Pangea and Neo-Tethys, where the diversity significantly dropped and the assemblages were dominated by Nautilida, the distribution was controlled by both climate and paleotectonics.

ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ПОЗДНЕСИЛУРИЙСКИХ ЦЕФАЛОПОД ПРИБАЛТИКИ

Г.Н. Киселев

Санкт-Петербургский гос. Университет, Санкт-Петербург
genkiselev@yandex.ru

В силурийских отложениях Прибалтики (Эстония, Литва, Калининградская область РФ) головоногие моллюски менее многочисленны, чем кораллы и брахиоподы, но более разнообразны, чем двустворчатые или брюхоногие. Они представлены 29 видами и 14 формами в открытой номенклатуре, 29 родами, 17 семействами и 5 отрядами (Киселев и др., 1990). Состав таксоценов изменяется в зависимости от обстановок — от мелководных до глубоководно-шельфовых и склоновых (Киселев, 1990). В составе верхнесилурийских комплексов Прибалтики присутствуют таксоны, известные в других регионах и из более поздних отложений (лохковского яруса нижнего девона). Ниже приводятся комплексы цефалопод из верхнего силура о-ва Сааремаа и Южной Прибалтики.

Верхний силур. Лудловский ярус. Подъярус горсти — нижняя часть лудфорда. Паадлаский горизонт. **Паадлаский комплекс** включает 11 таксонов из них пять (*Dawsonoceras barrandei* Horny, *Kionoceras studenitcense* Bal., *Cyrtocycloceras nitidum* (Barr.), *Plagiostomoceras* sp., *Kionoceras* sp.) известны из раннесилурийских комплексов. Для данного интервала разреза характерно присутствие шести впервые появившихся таксонов: *Eushantungoceras pseudoimbricatum* (Barr.), *Eridites paadlense* Kis., *Temperoceras kunkoyense* Sal., *Metastromatoceras* sp., *Protophragmoceras* sp., «*Gomphoceras*» sp.. Род *Eushantungoceras* является одним из наиболее характерных представителей актиноцеридеэ того времени (Барсков, 1989; Киселев, 2000). Типовой вид рода известен из формации Копанина в Баррандиене Чехии, коновского горизонта Подолии (Украина) и гердьюсского надгоризонта Урала. Этот комплекс известен из паадлаской свиты в карьерах Когоула и Химмисте на о-ве Сааремаа. В слоях Саувере совместно с цефалоподами встречаются табуляты: *Thecia swinderniana*, *Favosites kogulaensis*, *F. forbesi*, *F. subgothlandicus*, *Syringopora schmidtii*; брахиоподы: *Didymothyris didyma*, *D. biohermica*, *Protochonetes striatellus* *Salopina conservatrix*; двустворки: *Pioniaprisca*; телодонты: *Phebolepis ornata*, *Thelodus* sp.; конодонты: *Ozarkodina confluens*, *O. excavataexcavata*, *Oulodus siluricus*. По данным Р. Эйнасто (Kaljo, Nestor, 1990) из пачки Удавере известен большой комплекс телодонтов: *Phebolepis* sp., *Thelodus laevis*, *T. carinatus*, *Phebolepis elegans*, *Trematespis mammilata*, *Tr. milleri*, *Dartmuthia gemmifera* и др.

Комплекс цефалопод заметно изменяется в пагеяйской свите Литвы (Саладжюс, 1966), где на уровне

митувской пачки наряду с *Temperoceras kunkoyense* Sal. появляются другие местные таксоны *Podolicoceras learpense* Sal.

Подъярус лудфорд (верхняя часть). Курессаареский горизонт. Курессаареский комплекс описан Г.Н. Киселевым (Киселев и др., 1990) и включает 7 видов, и происходят по данным Т. Мярс и Р. Эйнасто (Kaljo, Nestor, 1990) из кудьяпских слоев курессаареской свиты на окраине г. Курессааре в направлении цементного завода. Наиболее диагностичными являются *Temperoceras kunkoyense* Sal., *Kionoceras* sp., *Dawsonoceras* ex gr. *annulatum* (Sow.), *Plagiostomoceras* sp., которые переходят из нижележащих отложений и отсутствуют в вышележащих. Совместно с головоногими, согласно материалам Т. Мярс и Р. Эйнасто (Kaljo, Nestor, 1990), встречаются брахиоподы *Delthyris elevata*, трилобиты *Calymene flabellata*, *Proetuskures saarensis*, строматопоры *Densastroma astroites*, конодонты *Ozarkodina eosteinhornensis*, *O. aff. snajdri*, *O. confluens*, *Oulodus elegans*, остатки позвоночных: *Thelodus parvidens*, *T. sculptilis*, *T. admirabilis*, *Nostolepis striata*, *Comphonhus sandelensis*.

В нерисских слоях Литвы Киселевым (Киселев и др., 1990) на этом уровне определены *Plagiostomoceras* sp., *Kionoceras* sp.

Пржидольский ярус. Каугатумаский горизонт. **Каугатумаский комплекс.** В составе комплекса 8 видов, из которых шесть (*Eushantungoceras uralicum* Bal., *Orthodochmioceras saaremense* Kis., *Podolicoceras balticum* Kis., *P. brevis* (Teichert), *Bohemites aculeatus* (Barr.), *Coralloceras? lithuanica* Sal.) характеризуют нижнюю часть комплекса (Киселев и др., 1990). Доминируют местные виды. Комплекс наиболее характерен для верхней части эйгуских и лыоских слоев каугатумаской свиты (Каугатума клиф, о. Сааремаа), описанных Р. Эйнасто (Kaljo, Nestor, 1990).

Совместно с цефалоподами встречаются колонии табуляты *Syringopora blanda*; трилобиты *Proetus nieszkowskii*, *Calymenes chmidtii*, *C. kaugatumensis*, *C. dnestroviana*, *Acastedayiana*, *Eophacops helmuti*, остатки позвоночных *Nostolepis striata*, *Gomphonhus sandelensis*, *Thelodus parvidens*, хитинозои *Angochitina ancyrea*, *Eisenackitina lagenomorpha*, *E. filifera*.

Охесаареский горизонт. Охесаареский комплекс. Комплекс включает 13 видов, здесь впервые появляются пять: *Podolicoceras excentricum* Kis., *Palaeospyroceras* sp., *Armenocerina danica* (Teichert), *A. conica* Kis., *Temp-*

eroceras volkovense (Kis.). Доминируют восемь местных видов. Три вида относятся к роду *Podolicoceras*, представители которого совместно с *Temperoceras volkovense* Kis. известны также из верхней части дзвенигородского горизонта и тайновских слоев борщовского горизонта (лохковский ярус, нижний девон) Подолии (Цегельнюк и др., 1983). Совместно с цефалоподами встречаются, по данным Нестора (Kaljo, Nestor, 1990), брахиоподы *Delthyris magna*, *D. elevata*, *Homoeospira baylei*, *Mironorhynchus orbigny*, *Isortis ovatis*, *Dalejina hybrida*, *Shalera dzwinogorodensis*, *Collarothyris collare*, двустворки *Cardiola interrupta*, *Palaeopecten danbyi*, трилобиты *Calymenecan spicua*, *C. soervensis*, *Acasteda uiana*, табуляты *Favosites forbesi*, *F. pseudoforbesi*, остракоды *Frostiella piculata*, *Cytherellina magna*, *Orcofabella arguta*, *Juviella piltenensis*, *Nodibeyrichia protuberans*, позвоночные *Nostolepis striata*, *Gomphonchus sandelensis*, *Tolypelopsis undulata*, *Tylodus deltooides*, конодонты *Ozarkodina confluens*, *Oz. eosteinhornensis remsheidensis*, *Oz. confluensnasutus*, *Ouloduselegans*, хитинозои *Eisenackitina lagenomorpha*, *E. filifera*, *Urochitina verrucosa*, *Ancyrochitina ancyrea*, *Sphaerochitina sphaerocephala*, *Fundochitina* sp., тентакулиты *Tentaculites scalaris*, *Lowchidiumina ecuale* и др. Данный комплекс наиболее характерен для охесаареской свиты (Охесааре Клифф, о. Сааремаа).

Тенденция обновления состава цефалопод наиболее характерна для охесаареского времени, когда появляются новые местные виды, а также виды, известные из дзвенигородского горизонта (лохковский ярус нижнего девона) Подолии: *Temperoceras volkovense* (Kis.), *Podolicoceras balticum* Kis., *P. brevis* Sal., *P. excentricum* Kis., *P. sp.*, *Bohemites ?aculeatus* Sal., *Palaeospyroceras* sp., *Armenocerina conica* Kis., *Armenocerina danica* (Teichert), *Coralloceras lithuanica* Sal., *Eushantugoceras* sp. Большинство местных новых видов имеют близкое сходство с видами из дзвенигородского горизонта Подолии (*Podolicoceras*), верхнего силура Китая (*armenocerina*, *Palaeospyroceras*) и из пржидольских слоев Баррандиена Чехии (*Bohemites*, *Temperoceras*). Представители псевдоцератид охесаареского комплекса известны из отложений пограничного силурийско-нижнедевонского интервала в Подолии (Украина) (верхи скальско-го основание борщовского горизонтов, ниже и выше

граптолитовой зоны “*uniformis*”). В баррандиене (Чехия) близкие виды происходят из формации Пржидоли (пржидольский ярус) и основания лохковского яруса нижнего девона.

Изученный состав охесаареского комплекса головоногих моллюсков из разрезов о-ва Сааремаа свидетельствует о необходимости дальнейших более тщательных исследований с использованием дополнительного полевого и музейного материала. Эти работы предполагается осуществить совместно с эстонскими коллегами в соответствии с договором об учебно-научном сотрудничестве между Санкт-Петербургским государственным университетом и Тартуским университетом.

Список литературы

- Барсков И.С. Мофогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: 1989. 160 с.
- Киселев Г.Н., Сеницына И.Н., Исакар М.А., Миронова М.Г., Саладжюс В.Ю. Атлас моллюсков верхнего ордовика и силура северо-запада Восточно-Европейской платформы. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1990. 77 с.
- Киселев Г.Н. Ревизия позднеордовикских и силурийских цефалопод Прибалтики из коллекций Э. Эйхвальда // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол. 1991. Т.66. Вып. 4. С.85-95.
- Киселев Г.Н. Динамика разнообразия и закономерности распространения силурийских цефалопод Северной Евразии // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 7: геология, география, 2000, вып. 4. № 31. С. 8-17.
- Саладжюс В.Ю. Фауна моллюсков силурийских отложений Южной Прибалтики // Палеонтология и стратиграфия Прибалтики и Белоруссии. Сб. науч. трудов, I/VI. Вильнюс: «Минтис», 1966. С.31-73.
- Цегельнюк П. Д., Гриценко В. П., Константиненко Л.И. и др. (сост.) Силур Подолии: Путеводитель экскурсии. Киев: Наукова Думка, 1983. 234 с.
- Kaljo D., Nestor H. (Eds.) An excursion Guidebook. Excursion guide. Localities. Tallinn, 1990. 200p.
- Kiselev G. Silurian cephalopods. Field meeting Estonia. An excursion Guidebook. Biostratigraphy /Eds. D. Kaljo, H. Nestor. Tallinn, 1990. P. 66-67. Pl.6.

TAXONOMIC DIVERSITY OF THE LATE SILURIAN CEPHALOPODS OF THE BALTIC REGION

G.N. Kiselev

Assemblages of orthocerid, pseudorthocerid and actinocerid cephalopods of the Upper Silurian of the Baltic area are described and revised. A high generic and specific diversity of non-ammonoid cephalopods is shown to have been established in the Baltic region by the Late Silurian. A summary of previous results is given and new correlations are presented.

НОВЫЕ ДАННЫЕ ПО ПОЗДНЕВИЗЕЙСКИМ АММОНОИДЕЯМ УРАЛА

С.В. Николаева, В.А. Коновалова

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
44svnikol@mail.ru, konovalovavera@mail.ru

В шкале карбона России для визейского яруса приняты аммоноидные генозоны, выделенные В.Е. Руженцевым и М.Ф. Богословской (1971) (Постановления..., 2010). Аммоноидеи генозоны *Beurichoceras*–*Goniatites* изучались на Урале с 1960-х гг. Однако возможности использования этой генозоны, характеризующей большую часть визе, практически исчерпаны. С момента ее выделения прошло более 40 лет, за это время значительно изменилось понимание ее объема и содержания, а также были разработаны детальные аммоноидные зональные шкалы для различных регионов, сопоставление с которыми генозоны *Beurichoceras* – *Goniatites* крайне затруднено. Неясным также является положение нижней границы этой генозоны в российских разрезах. Предположительно эта граница соответствует основанию английской генозоны В (*Beurichoceras*) или основанию зоны *E. nasutus* (см. Кузина, Яцков, 1999; Riley, 1996; Korn et al., 2012 и др.), однако отложения данного интервала на территории нашей страны достоверно не охарактеризованы аммоноидеями. Верхняя часть генозоны в последнее время была выделена в самостоятельную генозону *Goniatites* и зону *Goniatites altus* (Николаева, 2013).

В западном мегарегионе Южного Урала аммоноидеи генозоны *Beurichoceras*–*Goniatites* известны из двух местонахождений:

(1) В овраге Кзыл-Шин в Актюбинской обл. (Руженцев, 1966; Богословская, 1966) в одном маломощном слое известняка найдены *Beurichoceras tardum*, *Goniatites crenifalcatum*, *Arcanoceras praecox* и др. Руженцев (1966) датировал эту фауну поздним визе, поскольку на это указывают все таксоны, кроме *Beurichoceras*, который обычно встречается в более древних отложениях. Недавно из верхнего визе Северной Африки были описаны новые представители рода *Sudeticeras*, широко распространенного в верхнем визе, по лопастной линии и скульптуре очень близкие к *B. tardum* (Korn, Ebbighausen, 2008). Не исключено, что *B. tardum* из Кзыл-Шина также относится к этому роду.

(2) На правом берегу р. Сакмары (Оренбургская обл.) возле дер. Новосамарская Руженцев, (1966) и Богословская (1966) описали похожий комплекс из глыбы известняка. В этом комплексе отсутствует *Beurichoceras* и присутствует *Lusitanoceras orientalis*, поэтому нет сомнений в его поздневизейском возрасте (Nikolaeva, Konovalova, 2005).

В восточном мегарегионе Южного Урала (разрез Верхняя Кардаилловка) комплекс с *Goniatites* найден в конденсированном разрезе карбонатов с прослоями туфов (Николаева, 2013). Как и на р. Сакмаре, он не содержит представителей *Beurichoceras*, а поздневизейский возраст комплекса подтвержден находками конодонтов *Gnathodus bilineatus* (Пазухин и др., 2010 и др.). В верхах верхнего визе в кардаилловском разрезе выделена зона *Goniatites altus* (часть генозоны *Goniatites*), характеризующаяся эволюционно продвинутыми видами рода *Goniatites* (*G. sphaeroides*, *G. crenifalcatum*, *G. altus*), а также *Neogoniatites* sp., *Arcanoceras* sp., *Irinoceras* sp. Поскольку ни один из найденных в зоне *Goniatites altus* видов не встречается за пределами Урала, корреляция проводилась по косвенным признакам (форме раковины, уровню развития лопастной линии и скульптуры). Сравнение морфологии раковины и лопастной линии кардаилловских представителей *Goniatites* с видами из других регионов показало, что зона *G. altus* близка по возрасту к зонам *G. spirifer* – *Arnsbergites falcatus* Рейнского Массива, зонам *G. deceptus* и *G. eganensis* Юты и Невады (Korn, Titus, 2011) и горизонту GI-2 в пограничных отложениях асбия и бригантия Анти-Атласа Марокко (Klug et al., 2006; Korn, Ebbighausen, 2008).

Еще один поздневизейский комплекс, включающий *Lusitanoceras kusinae*, *L. nadotense*, *Goniatites olysia*, *Kazakhoceras hawkinsi*, *Epicanites* sp. и *Girtyoceras* sp., был описан из разреза верхнего визе на р. Большая Надота, на западном склоне Приполярного Урала (Korn in Skompski et al., 2001; Коновалова, 2004). Так же, как и в сакмарском комплексе, в нем совместно найдены *Lusitanoceras* и *Goniatites*, представленные эндемичными видами. Поскольку в Западной Европе и Северной Африке *Lusitanoceras* появляется позже *Goniatites*, Д. Корн (см. Skompski et al., 2001), предположил, что представители *Goniatites* в этом комплексе – продвинутые и представляют заключительные стадии эволюции этого рода, а фауна характеризует терминальное визе (выше зон *G. spirifer* – *Arnsbergites falcatus*).

Как можно заметить, заключения о возрасте комплексов основываются на анализе эволюционных стадий в развитии семейства *Goniatitidae*, что является общепринятым методом биостратиграфии верхневизейских отложений с аммоноидеями.

Геохронологическая последовательность и эволюция морфологических черт в семействе *Goniatiti-*

ярус	Южный Урал, Средняя Азия (Руженцев, Богословская, 1971)		Великобритания (см. Riley, 1987; 1996)		Германия, Рейнские сланцевые горы (см. Korn, 2012)	Северная Африка, Португалия геозоны (см. Korn et al., 2012)	Северная Африка (Korn, Ebbinghausen, 2008, Korn et al., 2010 и др.)	Приполярный Урал	Южный Урал (предлагаемые зоны)									
									геозоны	зоны								
серпуховский	Uralopronorites-Cravenoceras	Nm1b1	намор (част.) пендлэйский	leion	намор (част.)	horni	Tumulites - Cravenoceras	Tumulites - Cravenoceras	Uralopronorites-Cravenoceras	D. carinatus								
											medusa							
визейский	Hypergoniatites-Ferganoceras	Nm1a2	визе	бригантский	верхнее визе С	novalis	Lusitanoceras - Lyrogoniatites	torridum	аммоноидеи не известны	Hypergoniatites-Ferganoceras	D. parafalcatoides							
												chalicum						
						liethensis												
						eisenbergensis												
	Nm1a1																	
	Beyrichoceras-Goniatites	?			асбийский	верхнее визе В	poststriatum	Arnsbergites - Neoglyphioceras	gerberi	слои с Goniatites olysya	Goniatites	G. altus						
							suerlandense											
							rotundum											
							spirale											
							sphaericostriatus											
							falcatus											
Merocanites - Ammonellipsites			холкерский	верхнее визе А	fimbriatus	Goniatites - Eoglyphioceras	stenumbilicatus	аммоноидеи не известны										
					crenistria		evelinae											
					moorei		rodioni											
					hudsoni		tympanus											
					nasutus													
турнейский			арундский	нижнее визе	Bollandites - Bollandoceras	Bollandites - Bollandoceras	upper Bollandoceras	Bollandites - Bollandoceras	Bollandites - Bollandoceras	Bollandites - Bollandoceras								
							lower Bollandoceras											
			чэдский		Fascipericyclus - Ammonellipsites	Fascipericyclus - Ammonellipsites	Ammonellipsites-Merocanites	Fascipericyclus - Ammonellipsites	Fascipericyclus - Ammonellipsites									
			турне		Ammonellipsites kochi	Fascipericyclus - Ammonellipsites	Helicocyclus - Ouauofilalites	Fascipericyclus - Ammonellipsites	Fascipericyclus - Ammonellipsites									

Рис. 1. Корреляция визейских аммоноидных зон.

dae хорошо изучены. Самыми древними видами рода *Goniatites* считаются *G. hudsoni* из нижнего асбья (зоны В2 Великобритании и Goc2 Германии) и близкие ему виды без продольной скульптуры и с низким медиальным седлом. У более продвинутого вида *G. crenistria* из верхнего асбья (зоны P1a Великобритании и Goc3 Германии) ventральная лопасть более широкая, а медиальное седло выше. В середине позднего визе появились виды с еще более развитой ventральной лопастью и продольной скульптурой, такие как *G. spirifer* из зоны Gofstr Германии. Затем, в верхах верхнего визе (зона P1b Великобритании, Gofβa Германии, зона *G. altus* Урала) появились виды с фалькатоидной скульптурой, например, *Arnsbergites falcatus*, *G. crenifalcatus*, *G. altus*. Примерно в то же время или несколько позднее в семействе *Goniatitidae* возник род *Lusitanoceras* с развернутыми начальными оборотами (Nikolaeva, Konovalova, 2005). Его представители получили широкое распространение в верхнем бригантии (зоны P2A Великобритании, Goy1 Германии, геозона *Lusitanoceras - Lyrogoniatites* Северной Африки и Португалии). От

продвинутых представителей рода *Goniatites* в самом конце позднего визе (геофаза *Hypergoniatites - Ferganoceras*) произошел род *Dombarites*, существовавший до конца раннего серпухова. Другие характерные таксоны этого времени — платигониатитиды (*Platygoniatites*), ферганоцератиды (*Ferganoceras*), первые кравеноцератиды (*Lyrogoniatites*), известные в терминальном визе многих районов, недавно найдены нами и в восточном мегарегионе Южного Урала. Учитывая, что все этапы развития гониатитид прослеживаются на Урале, можно предполагать в будущем более дробное разделение геозоны *Goniatites*, хотя пока для этого недостаточно материала.

В верхнем визе Западной Европы аналоги верхней части нашей зоны *Goniatites altus* (выше уровня *Goniatites spirifer* в Германии и выше зоны P1a в Великобритании) выделяются в геозоны *Arnsbergites - Neoglyphioceras* и *Lusitanoceras - Lyrogoniatites* (Korn et al., 2012). Отсутствие рода *Arnsbergites* в Америке и в Урало-Среднеазиатском регионе, при том, что *Neoglyphioceras* в наших разрезах на этом уровне не встречается

ся, не позволяет нам выделять генозону *Arnsbergites* – *Neoglyphioceras*. Вопрос о выделении генозоны *Lusitanoceras* – *Lyrogoniatites* или ее возрастных аналогов на Урале также остается открытым. Хотя представители *Lusitanoceras* встречаются на Урале (р. Сакмара, Приполярный Урал), особенности распространения этого рода на данной территории требуют дополнительного изучения. Поэтому в конденсированном разрезе Верхняя Кардаилловка непосредственно над зоной *Goniatites altus* мы в настоящее время выделяем генозону *Hypergoniatites* – *Ferganoceras*, имея в виду, что, возможно, часть пограничных отложений между этими зонами может в будущем быть выделена в самостоятельную генозону.

Генозона *Hypergoniatites* – *Ferganoceras* попадает и в визейский, и в серпуховский ярусы, поскольку внутри нее проводится нижняя граница серпухова, определяемая по конодону *Lochriea zieglerti* (Пазухин и др., 2010 и др.). Эта генозона была впервые выделена в западном мегарегионе Южного Урала (Руженцев и Богословская, 1971), где она состоит из двух видовых зон – *Pachyloceras cloudi* (Nm1a1) и *Dombarigloria miranda* (Nm1a2). Комплекс восточного мегарегиона (разрез Верхняя Кардаилловка) гораздо беднее домбарского, и домбарские зоны здесь пока выделить невозможно. Однако можно сравнить выделяемые здесь комплексы с домбарскими и оценить их возраст. Из всего огромного домбарского комплекса поздневизейских аммоноидей в кардаилловском разрезе найдены только *Neogoniatites milleri*, *Dombarites parafalcatoides*, *Lyrogoniatites sp.*, *Ferganoceras sp.*, *Prolecanites librovitchi*. Эти виды встречаются здесь в зоне *Dombarites parafalcatoides*, а на Домбаре – по всему разрезу генозоны. Поэтому зона *Dombarites parafalcatoides* может соответствовать как домбарской зоне *P. cloudi*, так и зоне *Dombarigloria miranda*, при этом не исключена возможность, что интервал разреза с комплексом *D. parafalcatoides* соответствует обеим домбарским зонам. Эти отложения коррелируются с одноименной зоной в Южном и Среднем Тянь-Шане, определяются и на Новой Земле (Кузина, Яцков, 1999). За пределами Урала и Тянь-Шаня синхроничные фауны известны в Анти-Атласе, Кантабрийских горах, в Синьцзяне и Тибете. В Субвариссийском бассейне (Британские о-ва, Германия) корреляция этой генозоны условна, поскольку единственным общим родом является *Lyrogoniatites*.

Таким образом, в восточном мегарегионе Южного Урала в непрерывной последовательности установлены генозоны *Goniatites* и *Hypergoniatites-Ferganoceras*, которые коррелируются с подразделениям верхнего визе и серпухова западного склона Урала и Западной Европы, Новой Земли и Китая. Генозона *Goniatites* пригодна для биостратиграфии карбона на Урале, и должна быть введена в общую шкалу карбона России вместо верхней половины генозоны *Beugchoceras-Goniatites*.

Работа подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН

«Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2) и гранта РФФИ 14-05-00774.

Список литературы

- Богословская М. Ф.* Род *Goniatites* и его представители на Южном Урале // Палеонтол. журн. 1966. № 1. С. 38–46.
- Коновалова В. А.* Особенности распространения визейских аммоноидей на Приполярном Урале // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, 2004. Вып. 6. С. 119–124.
- Кузина Л.Ф., Яцков С.В.* Нижне- и среднекаменноугольные аммоноидеи Новой Земли // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1999. Т. 275. 144 с.
- Николаева С.В.* Новые визейские и серпуховские аммоноидеи из разреза Верхняя Кардаилловка, Восточный склон Южного Урала // Палеонтол. журн. 2013. № 4. С. 39–50.
- Пазухин В. Н., Кулагина Е.И., Николаева С.В. и др.* Серпуховский ярус в разрезе Верхняя Кардаилловка // Стратигр. геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 2. С. 1–19.
- Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. 2010. Вып. 39. 89 с.
- Руженцев В.Е.* Визейские аммоноидеи на Южном Урале // Палеонтол. журн. 1966. № 1. С. 47–59.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Раннеамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т. 133. 382 с.
- Klug C., Döring S., Korn D., Ebbighausen V.* The Viséan sedimentary succession at the Gara el Itima (Anti-Atlas, Morocco) and its ammonoid faunas // Fossil Rec., 2006. V.1. P. 3–60.
- Korn D., Ebbighausen V.* The Early Carboniferous (Mississippian) ammonoids from the Chebket el Hamra (Jerada Basin, Morocco) // Fossil Rec., 2008, V. 11, № 2, P. 83–156.
- Korn D., Titus A.L.* The ammonoid faunas from the Goniatites Zone (Middle Mississippian) ammonoids of the Antler Foreland Basin (Nevada, Utah) // Bull. Geosci. 2011. V. 86. № 1. P. 107–196.
- Korn D., Titus A.L., Ebbighausen V., Mapes R.H., Sudar M.N.* Early carboniferous (Mississippian) ammonoid biogeography // Geobios, 2012. V. 45. P. 67–77.
- Nikolaeva S.V., Konvalova V.A.* Genus *Lusitanoceras* and its role in the Evolution of Goniatitaceans // Paleontol. Journ. 2005. V. 39. Suppl. 5. P. 558–572.
- Riley N.J.* Mid-Dinantian ammonoids from the Craven Basin, north-west England // Palaeontol. Assoc. London. Spec. Pap. Palaeontol. 1996. № 53. 87 p.
- Skompski S., Paszkowski M., Krobicki M. et al.* Depositional setting of the Devonian/Carboniferous biohermal Bol'shaya Nadota carbonate complex, Subpolar Urals // Acta Geol. Polon. 2001. V. 51. № 3. P. 217–235.

NEW DATA ON LATE VISÉAN AMMONOIDS FROM THE URALS

S.V. Nikolaeva and V.A. Konovalova

New studies of Upper Viséan ammonoids from the Urals suggest that the existing ammonoid zonation for this interval, including the *Beyrichoceras-Goniatites* Genozone, should be reconsidered. The present state and prospects for subdivision of the Upper Viséan succession based on the phylogenetic succession of the family Goniatitidae are reviewed.

АММОНОИДЕИ КАРБОНА ЗИЛАЙРСКОГО СИНКЛИНОРИЯ

С.В. Николаева¹, Е.И. Кулагина², Е.Н. Горожанина²¹ Палеонтологический институт РАН, Москва
44svnikol@mail.ru² Институт геологии Уфимского научного центра РАН, Уфа
kulagina@ufaras.ru

В конце раннего карбона аммоноидеи были широко распространены в глубоководных зонах Палеоуральского океана. Богатая фауна аммоноидей известна из нижнего карбона Зилайрского синклинория, который представлял в то время окраину палеозойского континента Лавруссия (Пучков, 2010). Аммоноидеи этого региона многочисленны и хорошо изучены (Руженцев, Богословская, 1971; 1978 и др.), но их экологическая приуроченность и условия обитания исследованы недостаточно. Эта фауна сравнима с сообществами Западного Казахстана и Тянь-Шаня, но значительно отличается от европейских и американских высоким разнообразием и степенью эндемизма.

Анализ условий осадконакопления местонахождений серпуховских и башкирских аммоноидей из бухарчинской свиты (разрезы Мурадымово, Кугарчи, Богдановка и Большой Ускалык), показал, что можно выделить несколько типов сообществ, соответствующих разным фациям и обстановкам, и таким образом охарактеризовать экологическую приуроченность аммоноидей. Своеобразие бухарчинских аммоноидей, вероятно, связана с особенностями осадконакопления в глубоководном трого недалеко от карбонатной платформы, населенной разнообразными бентосными организмами (рис. 1). Бухарчинская свита (от серпухова до сюранского горизонта нижнего башкира включительно) представлена мощной толщей ритмичного переслаивания органогенно-обломочных известняков и пакстоунов, тонкослоистых вакстоунов и кремнистых мадстоунов с прослоями полимиктовых песчаников и песчанистых пакстоунов с градационной слоистостью. Эти черты литологии предполагают глубину осадконакопления ниже базиса штормовых волн, но выше уровня карбонатной компенсации – 200–1000 м (мезопелагическая зона); предполагаемые аналоги – Южно-Китайское море у о. Тайвань и море Тимор у северо-запада Австралии.

В серпуховском веке аммоноидеи Зилайрского синклинория были разнообразны, но немногочисленны по сравнению с более южными районами, где находилась основная область их распространения (Домбарские холмы, Кия, Алимбет). В самом конце серпуховского века их разнообразие и численность еще более сократились, но в начале башкира вос-

становились и превысили прежний уровень к концу богдановского времени (конец генофазы *Homoceras-Hudsonoceras*). Спад разнообразия в конце серпухова был, как считается, следствием кратковременной, но крупномасштабной регрессии в северном полушарии, связанной со значительным Гондванским оледенением. Регрессия повлекла за собой вымирание большинства раннекаменноугольных семейств аммоноидей (Ramsbottom, Saunders, 1985 и др.). Последующее восстановление и увеличение разнообразия связано со значительным затоплением и заселением новых участков акватории.

В южной части Зилайрского синклинория (Богдановка, Кугарчи, Ускалык, Куруил) нижняя (серпуховская) часть бухарчинской свиты сложена глинистыми карбонатами со слоями глубоководных аргиллитов и алевролитов, иногда с прослоями известняков и известняковой брекчии, в то время как верхняя часть свиты в основном известняковая с кремнистыми прослоями. В верхней части сюранского подъяруса наблюдается много прослоев спонголитов. Это свидетельствует о еще более глубоководных условиях, вдаль от карбонатных платформ. В разрезах Богдановка и Большой Ускалык наблюдается переход от фаций глубокого шельфа к бассейновым фациям, в которых одновременно растет разнообразие аммоноидей. В серпуховском веке отмечаются многочисленные агатицератиды, делепиноцератиды, файеттвиллиды, гиртиоцератиды, которые почти полностью исчезают к началу богдановского времени (ранний башкир). Из серпуховских таксонов уцелели только немногие диморфоцератиды, глафиритиды, стеноглафиритиды и агатицератиды, но в начале башкира от стеноглафиритид отделилось новое семейство *Homoceratidae*, быстрая радиация которого связана с раннебашкирской трансгрессией. Уровень трансгрессии в разрезе распознается по слоям с массовыми захоронениями аммоноидей рода *Ramosites* (рамозитиды), что не отмечено ни в каком другом регионе мира, а непосредственно выше него встречены ранние гомоцератиды, представленные в основном ювенильными и молодыми раковинами.

Севернее, в районе Мурадымово, свита содержит значительно больше карбонатов (Kulagina et al., 2014). Кроме аммоноидей, здесь встречены форамии-

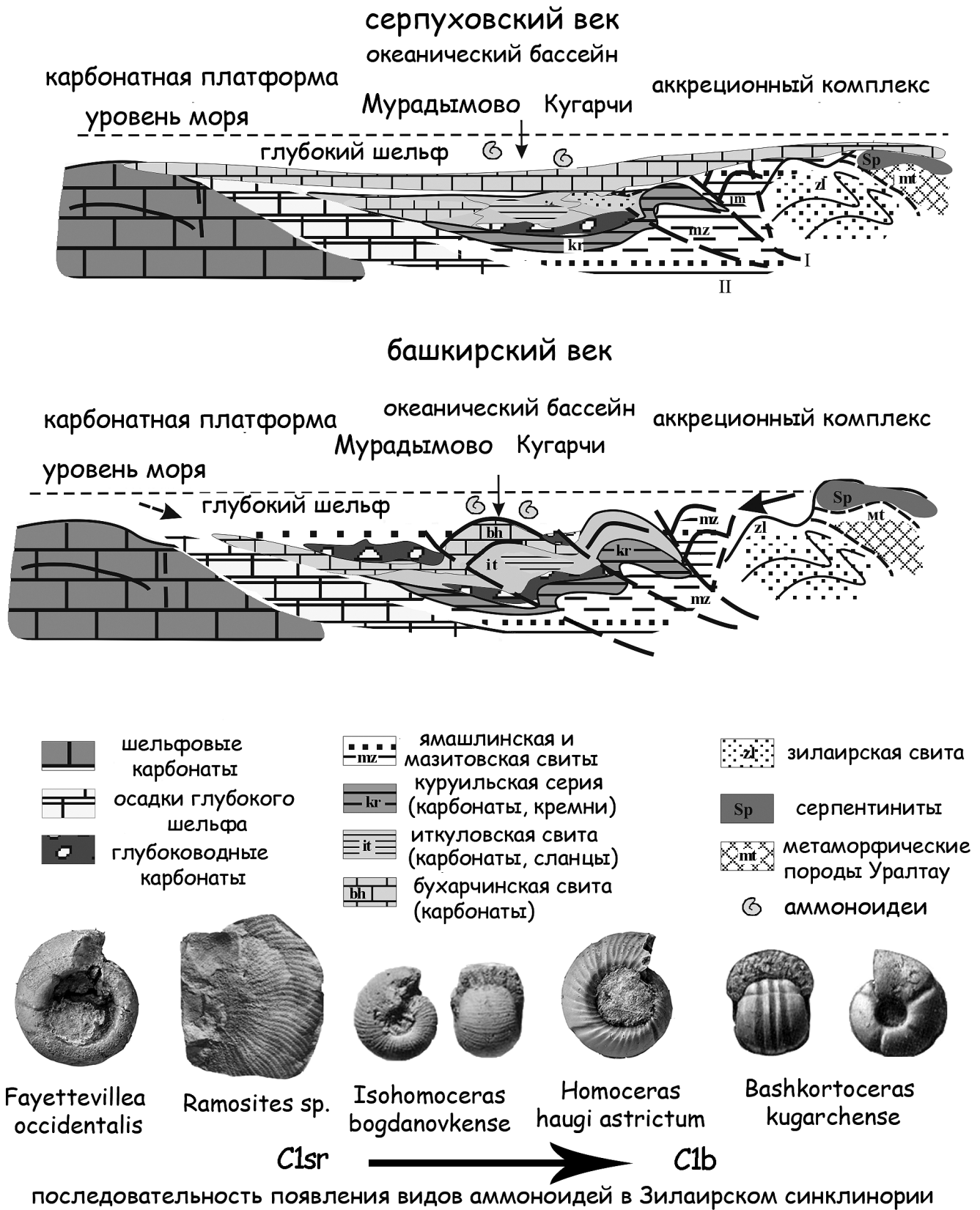


Рис. 1. Модель осадконакопления на Южном Урале в серпуховском и башкирском веках (по Горожаниной, Пазухину, 2007, с изменениями). Показаны характерные виды аммоноидей.

ниферы, остракоды, конодонты, спиккулы губок, протоконхи гастропод, криноидеи. Единичные мелкие брахиоподы и водоросли присутствуют только в редких прослоях обломочных известняков и, вероятно, привнесены из более мелководных зон. В серпуховских отложениях обнаружены аммоноидеи генозоны *Fayettevillea-Delepinoceras*, но их разнообразие ниже, чем в южной части синклинория (в основном роды *Fayettevillea* и *Proshumardites*). К середине богдановского века произошло углубление бассейна, и условия осадконакопления сменились склоновыми и бассейновыми, что подтверждается присутствием глубоководного сообщества остракод, идиогаптоидеидево-деклиногаптоидеидево-биофагии конодонтов и обедненного комплекса эврифашиальных фораминифер — мелких эндотир, *Eostaffella*, *Plectostaffella*, архедисид. Углубление бассейна способствовало диверсификации аммоноидей. Присутствуют характерные слои с *Ramosites* sp. Хотя в низах богдановского горизонта не обнаружены ранние гомоцератиды, но в линзах органогенно-обломочных известняков в толщах пакстоунов верхней части богдановского горизонта встречены многочисленные *Isohomoceras* sp., *Ramosites ramosus*, *Homoceras haugi* H. *as-trictum*, Anthracoceratidae). Эти аммоноидеи населяли бассейн дистального шельфа с импульсной седиментацией (сильные штормы, подводные оползни и обвалы) в бассейне дистального шельфа.

Сравнение фаун аммоноидей южных и северных районов Зилаирского синклинория показало, что более богатые комплексы встречаются в южных районах, особенно в серпуховских отложениях. Это согласуется с литологическими характеристиками пород юга синклинория, указывающими на их более глубоководный характер. Проведенное исследование показало несостоятельность интерпретаций серпуховских и баш-

кирских аммоноидей Южного Урала, как обитателей исключительно мелководных карбонатных бассейнов (Westermann, 1996).

Работа поддержана Программой Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2) и грантом РФФИ 14-05-00774.

Список литературы

- Горожанина Е.Н., Пазухин В.Н.* Этапы активизации геодинамических процессов в позднедевонское—среднекаменноугольное время на западном борту Зилаирского мегасинклинория и их датирование по фауне конодонтов // Геол. сборник № 6. Информационные мат-лы. Уфа: Институт геологии, 2007. P. 56–64.
- Пучков В.Н.* Геология Урала и Приуралья (актуальные вопросы стратиграфии, тектоники, геодинамики и металлогении). Уфа: ДизайнПолиграфСервис, 2010. 280 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1971. Т.133. 382 с.
- Руженцев В.Е., Богословская М.Ф.* Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т.167. 336 с.
- Kulagina E.I., Nikolaeva S.V., Pazukhin V.I., Kochetova N.N.* Biostratigraphy and lithostratigraphy of the Mid-Carboniferous boundary beds in the Muradymovo section (South Urals, Russia) // Geol. Magazine. 2014. V. 151. No. 2. P. 269–298.
- Ramsbottom W.H.C., Saunders W.B.* Evolution and Evolutionary Biostratigraphy of Carboniferous Ammonoids // Journal of Paleontology. Vol. 59. No. 1. P. 123–139.
- Westermann G.* Ammonoid life and habitat // *Ammonoid Paleobiology*, Landman, N.H., Tanabe, K., Davis, R.A. (Eds.). New York, London: Plenum Press, 1996. P. 607–707.

CARBONIFEROUS AMMONOIDS OF THE ZILAIR SYNCLINORIUM (SOUTH URALS)

S.V. Nikolaeva, E.I. Kulagina and E.N. Gorozhanina

The ammonoid fauna of the Lower Carboniferous Bukharcha Formation in the Zilair Synclinorium (South Urals) is studied. Several types of communities affiliated to specific facies are recognized, increasing understanding of the ecological affinities of ammonoids.

КОРРЕЛЯЦИЯ АССЕЛЬСКО-САКМАРСКИХ ОТЛОЖЕНИЙ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ ПО АММОНОИДЕЯМ

Р.В. Кутыгин

Институт геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ) СО РАН, Якутск
rkutygin@mail.ru

Проведение границы карбона–перми, обособление ассельского и сакмарского ярусов и корреляция опорных разрезов нижней части пермских отложений между Верхоянским и Омолонским регионами остаются одними из наиболее сложных проблем в стратиграфии пермской системы Северо-Востока Азии. Не теряет актуальности задача установления здесь нижней границы перми, которую в последнее десятилетие нами с немалой долей условности принято проводить в Верхоянье в основании хорокытского горизонта, а в Омолонском регионе – в подошве мунугуджакского надгоризонта (Решения..., 2009).

Единственным обоснованием совмещения в Верхоянье границы кыгылтасского и хорокытского горизонтов с каменноугольно-пермским рубежом является находка раковины *Prouddenites?* sp. в подошве хорокытского горизонта и одноименной свиты стратотипа (Западное Верхоянье, р. Дьеленджа в районе устья руч. Хорокыт), сделанная В.Н. Андриановым в 1960 г. Нижняя часть хорокытского горизонта аммоноидеями больше нигде не характеризуется, отсутствуют находки этой группы фауны и в других частях Северо-Востока Азии, что, вероятно, обусловлено продолжавшимся со второй половины позднего карбона до ассельского века включительно крупным кризисом в развитии аммоноидного сообщества Верхояно-Омолонских акваторий (Kutygin, 2006). Выделяя слои с *Prouddenites?* sp. в нижней части хорокытского горизонта, следует признать то, что за пределами стратотипа хорокытской свиты возрастные аналоги этих слоев определяются с помощью брахиопод и по литологическим особенностям отложений. В основании хорокытского горизонта повсеместно в Верхоянье возникает новый богатый брахиоподовый комплекс, основным элементом которого является вид *Jakutoproductus verkhojanicus* (Клец, 2005). Для проведения нижней границы пермской системы в регионе появление в разрезе вида *J. verkhojanicus* является четким, хоть и косвенным, признаком, однако синхронизация этого уровня с зональной брахиоподовой шкалой Омолонского региона до сих пор носит спорный характер (Решения..., 2009). Придерживаясь мнения, что рубеж карбона и перми в бассейнах Верхоянской пассивной континентальной окраины выражался сменой позднекыгылтасской регрессии эчийской трансгрессией (Будников и др., 2003), то до-

полнительным критерием определения нижней границы перми в Верхоянье является выделение осадков, относимых к инициальной фазе эчийско-хабахского трансгрессивно-регрессивного этапа. В данном случае каменноугольно-пермский седиментационный рубеж в типовых разрезах Западного Верхоянья характеризуется сменой дельтовых песчаников верхней части кыгылтасской свиты, содержащих прослой континентально-прибрежных осадков с остатками ископаемой флоры, алевролитами и алевропесчаниками нижнехорокытской подсвиты с обильными комплексами морских беспозвоночных.

Становление пермского сообщества аммоноидей Верхоянья, происходившее в начале второй половины хорокытского времени, связано с возникновением разнообразных представителей рода *Bulunites*, быстро освоивших северо- и западнорыбные акватории. Появление в разрезе *Bulunites mezhvilki* определяет хороший биостратиграфический рубеж внутри хорокытского горизонта, прослеживаемый в Усть-Ленской, Куранахской и Бараинской структурно-фациальных подзонах Верхоянья. Сопутствующими руководящими формами верхнехорокытского интервала являются также брахиоподы *Jakutoproductus verkhojanicus*, *Anidanthus boikowi*, *Quinquenella pseudobrama* и двустворки *Myophossa subarbitrata* и *Sanguinolites lukjanovae*. Вероятно, возрастным аналогом верхней части хорокытского горизонта в Омолонском регионе являются слои, содержащие аммоноидей *Kolymoglyphyrites lazarevi* и *Uraloceras margaritae* (кыринский комплекс). Косвенным обоснованием синхронности существования хорокытского и кыринского комплекса является присутствие в обоих архаичных, унаследованных от каменноугольных аммоноидей форм (булуниты и колымоглафириты). Кроме этого немаловажным доводом в пользу того, что кыринский комплекс древнее аркачанского (содержащего *Uraloceras subsimense*) является морфологическая близость *U. margaritae* к вероятному предку – позднеассельскому виду *Paragastrioceras sterlitamakense* (Кутыгин, Ганелин, 2011), тогда как вид *Uraloceras subsimense* является более молодой формой, отделившейся от сакмарского *U. simense*.

В период усиления эчийской трансгрессии на рубеже хорокытского и эчийского времени в Верхоянских акваториях произошли резкие изменения так-

МСШ		ВЕРХОЯНЬЕ				ОМОЛОНСКИЙ МАССИВ					
Ярус	Подъярус	Горизонт	Слой с аммоноидеями	Низовье р. Лены, Кубалахский разрез (Макошин, Кутыгин, 2014)	Аркачан-Эчийское междуречье (Макошин, Кутыгин, 2013)	Р. Дьеленджа (стратотип хорокытской свиты) (Кутыгин и др., 2010)	Приустьевая часть р. Дьеленджи (Кутыгин и др., 2010)	Горизонт	Слой с аммоноидеями	Р. Мунугуджак (стратотип мунугуджакской свиты) (Кутыгин, Ганелин 2011, 2013)	
Ассельский - сакмарский	Верхнесакмарский	Эчийский (нижняя часть)	Uraloceras omlonense	Пачка 4 (нижняя половина)	Эчийская свита (нижн. часть)	Эчийская свита (нижняя часть)	Эчийская свита (нижняя часть)	Огонёрский	Uraloceras omlonense	Верхняя часть	
				Пачка 3							U. sp.
	Нижнеассельский - нижнесакмарский	Хорокытский	Bulunites mezhvilki	Proudde-nites? sp.	Пачка 2	Хорокытская свита	Хорокытская свита	Хорокытская свита (верхняя часть)	Орочский	Kolymoglyphyrites lazarevi	Средняя и нижняя части
					Пачка 1						
Ассельский - сакмарский	Верхнесакмарский	Эчийский (нижняя часть)	Uraloceras omlonense	Пачка 3	Эчийская свита (нижн. часть)	Эчийская свита (нижняя часть)	Эчийская свита (нижняя часть)	Огонёрский	Uraloceras omlonense	Верхняя часть	
				Пачка 2							U. subsimense
Ассельский - сакмарский	Нижнеассельский - нижнесакмарский	Хорокытский	Proudde-nites? sp.	Пачка 1	Хорокытская свита	Хорокытская свита	Хорокытская свита (верхняя часть)	Орочский	Kolymoglyphyrites lazarevi	Средняя и нижняя части	
				Пачки 1-2							B. mezhvilki, M. sp.

Рис. 1. Схема сопоставления основных разрезов ассельско-сакмарских отложений Верхоянья и Омолонского массива. Названия родов: A. - *Andrianovia*, Ag. - *Agathiceras*, B. - *Bulunites*, K. - *Kolymoglyphyrites*, M. - *Metapronorites*, N. - *Neoshumardites*, U. - *Uraloceras*.

сономического состава аммоидного сообщества, в котором на смену булунитам пришли сакмарские представители родов *Uraloceras* (*U. subsimense*) и *Andrianovia* (*A. bogoslovskyi*). Граница слоев с *B. mezhvilki* и слоев с *U. subsimense* в биостратиграфическом отношении очень контрастная. Этот уровень является не только основным критерием для проведения в регионе границы хорокытского и эчийского горизонтов, но и хорошим индикатором диахронности границы одноименных свит. В зависимости от фациальных условий формирования в разных подзонах пограничные части этих геологических тел относят либо к хорокытской, либо к эчийской свитам (рис. 1). В Омолонском регионе в возрастных аналогах нижней части эчийского горизонта встречен относительно богатый, но географически узко локализованный огонёрский комплекс, содержащий *Uraloceras omlonense*, *U. kolydense*, *Neoshumardites munugudzhensis*, *N. nassichuki* и *Bulunites gracilis* (Кутыгин, Ганелин, 2013). Форма лопастной линии омолонских неошумардитов характеризуется очень близкими к сакмарским сомоголитам и андриановиям чертами, что, наряду со скульптурными

особенностями, послужило обоснованием дотрицепсового (позднесакмарского) возраста видов *N. munugudzhensis* и *N. nassichuki*. Омолонские неошумардиты в морфогенетическом отношении занимают промежуточное положение между представителями рода *Andrianovia*, известными только в нижней половине слоев с *U. subsimense* и видом *Neoshumardites triceps*, знаменующем в Верхоянье рубеж сакмарского и артинского веков. находка *U. omlonense* в верхней половине слоев с *U. subsimense* (в первоначальном понимании) (Кутыгин и др., 2010) позволила выделить в Верхоянье самостоятельные слои с *U. omlonense*, которые в межрегиональной зональной шкале Северо-Востока Азии могут рассматриваться в качестве зоны omlonense. Из вышеизложенного следует, что *U. omlonense* является древнейшим пермских видом аммоидей, позволяющим проводить прямую корреляцию вмещающих отложений Верхоянья и Омолонского региона.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ (гранты 13-05-00520 и 14-05-00217) и Программы Президиума РАН № 23 (Арктика).

Список литературы

Будников И.В., Гриненко В.С., Клец А.Г., Кутыгин Р.В., Сивчиков В.Е. Модель формирования верхнепалеозойских отложений востока Сибирской платформы и ее складчатого обрамления (закономерности осадконакопления, районирование, корреляция) // Отечественная геология. 2003. № 6. С. 86–92.

Клец А.Г. Верхний палеозой окраинных морей Ангариды. Новосибирск: Гео, 2005. 241с.

Кутыгин Р.В., Будников И.В., Бяков А.С., Горяев С.К., Макошин В.И., Перегудов Л.Г. Новые данные о стратиграфическом взаимоотношении брахиопод рода *Jakutoproductus* и иноцерамоподобных двустворок в нижней перми Западного Верхоянья // Отечественная геология. 2010. № 5. С. 97–104.

Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Кыринский комплекс // Палеонтологический журнал. 2011. № 3. С. 14–24.

Кутыгин Р.В., Ганелин В.Г. Пермские аммоноидеи Колымо-Омолонского региона. Огонёрский комплекс // Палеонтологический журнал. 2013. № 1. С. 3–10.

Макошин В.И., Кутыгин Р.В. Биостратиграфия и брахиоподы ассельско-артинских отложений Аркачан-Эчийского междуречья (Западное Верхоянье) // Отечественная геология. 2013. № 5. С. 46–51.

Макошин В.И., Кутыгин Р.В. Биостратиграфия и брахиоподы ассельско-сакмарских отложений Кубалахского разреза (низовье р. Лена) // Отечественная геология. 2014. № 4. С. 17–21.

Решения Третьего межведомственного регионального стратиграфического совещания по докембрию, палеозою и мезозою Северо-Востока России (Санкт-Петербург, 2002) / Ред. Т.Н.Корень, Г.В.Котляр. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ, 2009. 268 с.+CD-диск.

Kutygin R.V. Permian ammonoid associations of the Verkhoyansk Region, Northeast Russia // Journal of Asian Earth Sciences. 2006. Vol. 26, issues 3-4. P. 243–257.

AMMONOID-BASED CORRELATION OF ASSELIAN-SAKMARIAN BEDS IN NORTHEASTERN ASIA

R.V. Kutygin

Problems in the Lower Permian correlations of Northeastern Asia are briefly summarized. It is established that the Asselian-Sakmarian ammonoid assemblages of the Verkhoyansk Region and the Omolon Massif were highly endemic, which complicates direct correlations between these regions. The oldest taxa in common was *Uraloceras omolonense* Bogoslovskaya et Boiko, the appearance of which in the sections of Northeastern Asia allows recognition of the *Uraloceras omolonense* Zone.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О МЕТАЛЕГОЦЕРАТИДАХ ЗАПАДНОЙ АВСТРАЛИИ

Т.Б. Леонова

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

Несколько лет назад австралийские геологи Мэт Диксон и Дэвид Хэйг обнаружили несколько образцов металегоцератид в отложениях формации Калитарра бассейна Кэрнервон Западной Австралии, по указанию авторов сборов сакмарского-раннеартинского возраста. В нижнепермских отложениях этого региона подсемейство *Metalegoceratinae* представлено наиболее полно: из пяти родов, входящих в его состав, здесь известны четыре. Из отложений, относимых к сакмарскому ярусу Западной Австралии, были описаны многочисленные *Juresanites jacksoni* (Etheridge, 1907), *Metalegoceras kayi* Glenister, Windle et Furnish, 1973 и *M. striatum* Teichert, 1942. Здесь также найдены представители рода *Pseudoschistoceras* Teichert, 1944, который известен кроме Западной Австралии только на о. Тимор. Типовой вид *P. simile* Teichert, 1944 был описан из артинско-кунгурских отложений Западной Австралии (формация Булгаду Шейл), но также имеются сведения о его находках в нижнеартинских отложениях бассейна Кэрнервон (Glenister et al., 1983).

Три образца из изученной коллекции, представленные ювенильными раковинами, возможно, принадлежат роду *Pseudoschistoceras*. Такое заключение можно сделать на основании основных параметров формы раковины. Некоторое затруднение при отнесении образцов к роду *Pseudoschistoceras* возникает при сравнении лопастных линий, т.к. для последнего на взрослых стадиях она насчитывает 16 лопастей, девять из которых — наружные. Формула лопастной линии $(V_1V_1)LU_2(U_{1,2}U_{1,1};U_{1,2})U_3ID$. Поскольку размеры изученных образцов очень малы (см. таблицу измерений), судить о сформированной лопастной линии невозможно. На имеющихся образцах на внешней части оборота отчетливо видны всего семь лопастей: вентральная, наружная боковая и вторая умбиликальная; на умбиликальной стенке расположена еще одна маленькая лопасть. Формула наружной части лопастной линии: $(V_1V_1)LU_2U_1$. Признаков повторного деления умбиликальной лопасти U_1 на данной стадии не наблюдается. Здесь следует отметить, что при сходных размерах у предкового рода *Metalegoceras* лопастная линия находится на стадии *Juresanites* $(V_1V_1)L(U_2U_1;U_3)ID$ — т.е. процесс деления умбиликальной лопасти происходит не на ранних стадиях развития, а смещен к поздним. К сожалению, сейчас имеется слишком мало данных

об особенностях начального развития представителей *Pseudoschistoceras*. Неизвестно, на какой стадии онтогенеза происходит процесс повторного деления умбиликальной лопасти. Есть данные, что у некоторых видов (*P. gigas* (Smith, 1927)) даже во взрослом состоянии дополнительные умбиликальные лопасти $U_{1,2}$ находятся в зачаточном состоянии (Glenister, Furnish 1961; Glenister et al., 1983).

Нельзя исключить возможности, что изученные образцы принадлежат новому роду. Привлекает внимание необычайно большая ширина вентральной лопасти. Ширина каждой из ветвей вентральной лопасти близка к ширине боковой, даже может превышать ее. Для *Metalegoceras* характерны узкие ветви вентральной лопасти, которые обычно составляют не более 1/2 ширины боковой. Исключение составляют *M. sp. nov.* (Glenister et Furnish, 1961); *M. australe* (Smith, 1927) и *M. clarkei* Miller, 1936. Эти виды по ряду признаков должны быть выведены из состава рода. У *Pseudoschistoceras* ветви вентральной лопасти несколько шире, чем у *Metalegoceras*, но обычно они не превышают 2/3 от ширины наружной боковой (Glenister et al., 1983) или даже 1/2

Таблица 1.

	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д
<i>Pseudoschistoceras?</i> sp.1 №130836	16.9	10.3	8.2?	2.0	0.61	0.48?	0.12
<i>Pseudoschistoceras?</i> sp.1 №130837	9.4	4.9	6.0	1.8	0.52	0.64	0.19
<i>Pseudoschistoceras?</i> sp.2 №130838	9.1	4.0	5.3	2.7	0.44	0.58	0.30
<i>Ps. simile</i> 21327*	63				0.40	0.49	0.35
<i>Ps. simile</i> 21328*	62				0.37	0.48	0.35
<i>Ps. simile</i> 21329*	53				0.38	0.49	0.36
<i>Ps. gigas</i> Smith, pl. 6, fig. 2-4	81				0.38	0.50	0.37/ 0.43
<i>Ps. gigas</i> Smith, pl. 6, fig. 5-7	19				0.47	0.63	0.26/ 0.34

* — измерения *P. simile* приведены по Glenister, Furnish (1961).

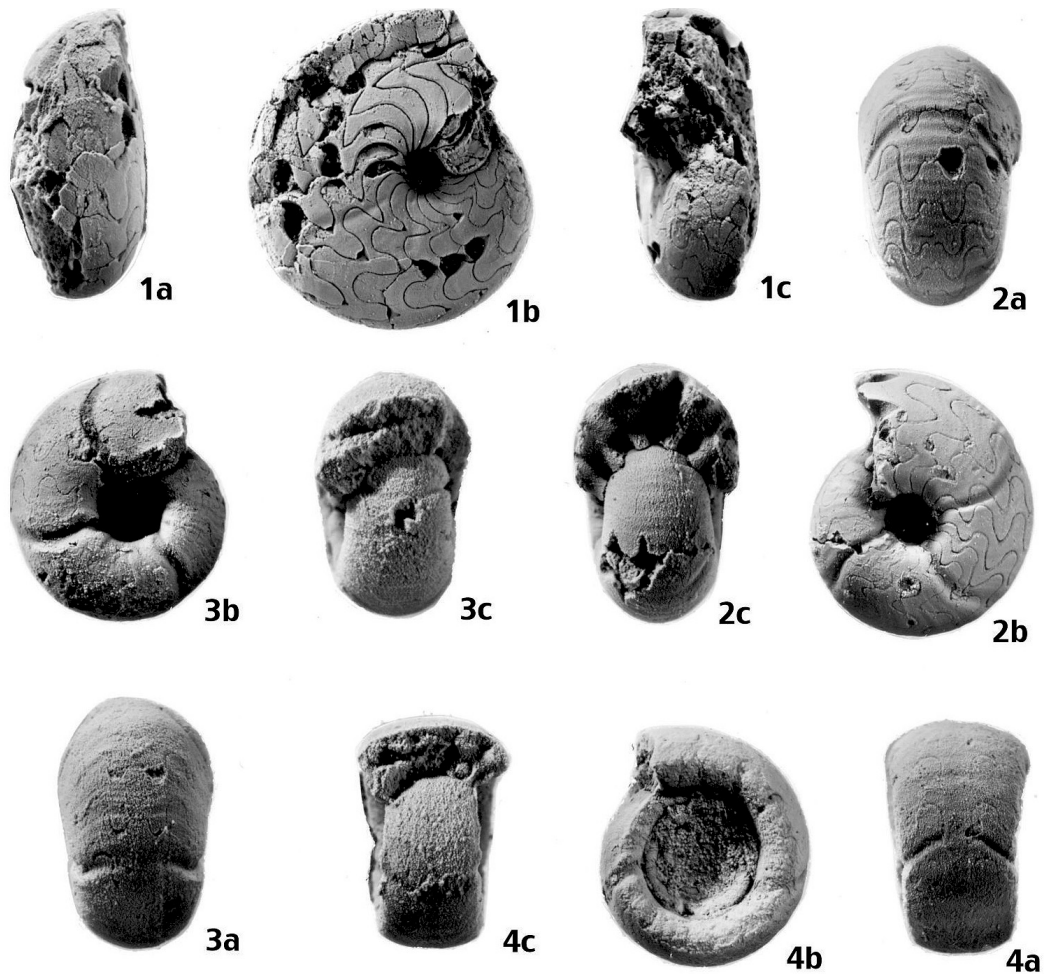


Рис. 1. *Pseudoshistoceras*? sp.1: 1a,b,c—экз. UWA №130836, (x 3); 2a,b,c—экз. UWA №130837, (x4.5); 3a,b,c—*Pseudoshistoceras*? sp.2, экз. UWA №130838, (x4.5); 4a,b,c—*Metalegoceras* sp., UWA № 130839, (x4.5); нижняя пермь, формация Калитарра, Зап. Австралия (UWA — университет Западной Австралии).

(Teichert, 1944). Недостаточность материала (три ювенильные раковины) не позволяет делать более определенных выводов. На сегодняшний день мы условно относим эти экземпляры к роду *Pseudoschistoceras*.

По форме раковины и относительным размерам умбилика имеющиеся образцы можно отнести к двум различным видам: *Pseudoshistoceras*? sp.1 (рис. 1, фиг. 1, 2) и *Pseudoshistoceras*? sp.2 (рис. 1, фиг. 3). Основные параметры раковин даны в таблице 1.

***Pseudoshistoceras*? sp.1. Описание.** Раковина дисконовая, с узкой округленной вентральной, уплощенными боковыми сторонами и узким, глубоким умбиликом. Латерально-умбиликальный перегиб хорошо выражен, умбиликальные стенки крутые.

Поверхность раковины гладкая, на ядре видны пережимы (четыре на оборот), образующие на вентральной стороне широкий и пологий выступ (рис. 1, фиг. 1, 2)

Наружная часть лопастной линии состоит из вентральной, двух боковых и умбиликальной лопасти (рис. 2 а, б). Вентральная лопасть умеренно широкая и глубокая (соотношение ширины и высоты лопасти равно 0.79). Каждая из ветвей вентральной лопасти по ширине превосходит наружную боковую (отношение 1.25). Они разделены высоким (0.76 глубины лопасти) медиальным седлом. Стенки ветвей вентральной лопасти умеренно выпуклые, основание приостренное. Боковая лопасть по форме близка к ветви вентральной,

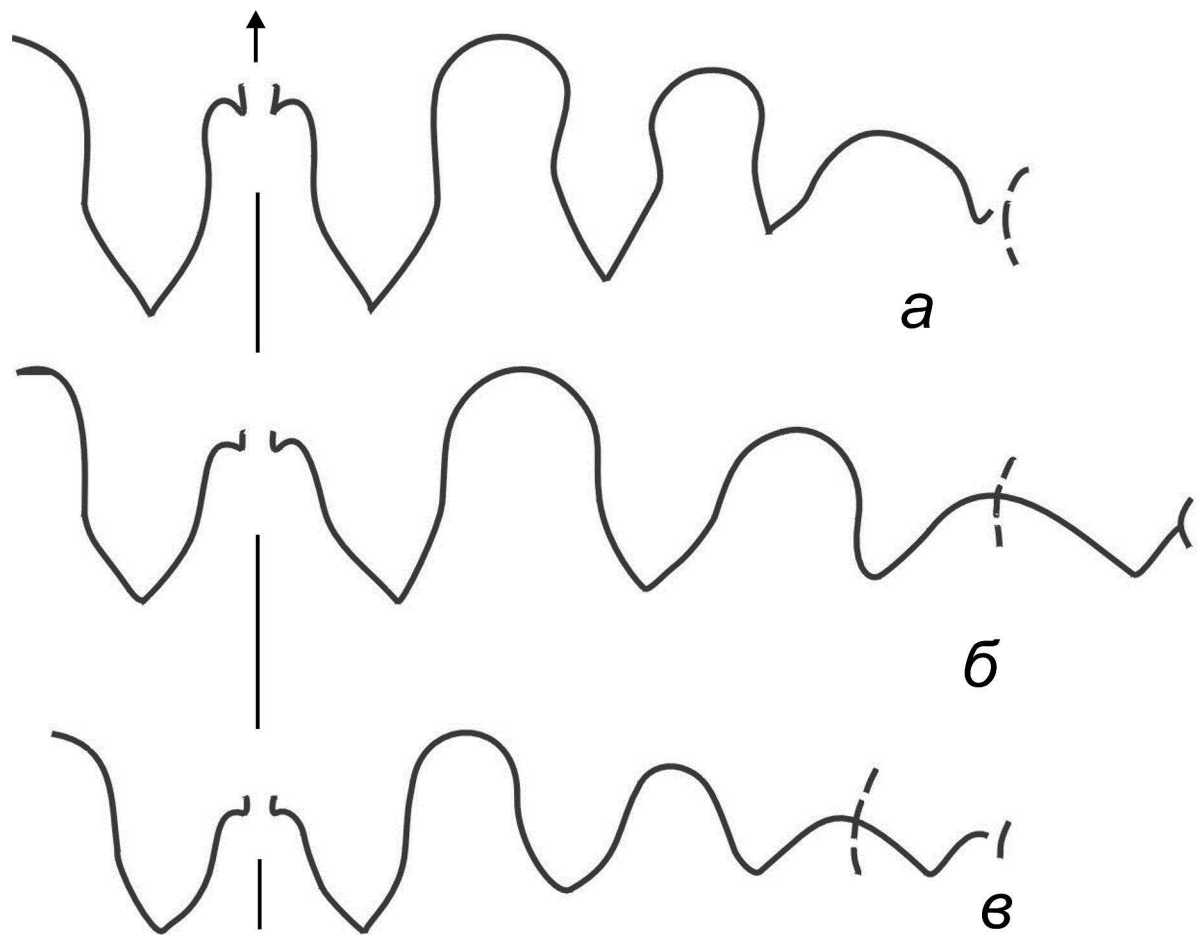


Рис. 2. Лопастные линии: а, б – *Pseudoshistoceras?* sp.1, а–экз. UWAN№130836, Д=16 мм, (x10); б – экз. UWAN№130837, Д=9 мм, (x18); в–*Pseudoshistoceras?* sp.2 экз. UWAN№130838, Д=8,5 мм, (x16); нижняя пермь, формация Калитарра, Зап. Австралия.

но меньше ее по ширине и глубине (0.8 и 0.9 соответственно). Вторая боковая лопасть (по происхождению умбиликальная) почти вдвое меньше первой боковой, узкая, асимметричная, с приостренным основанием.

Сравнение. Имеющиеся в наличии экземпляры трудно сравнивать с известными видами рода из-за очень мелких размеров. Данных об австралийском *Pseudoschistoceras simile* на таких ранних стадиях не имеется. От *P. gigas* при сравнимых размерах отличается большей высотой, меньшей шириной раковины и значительно меньшим умбиликом (см. таблицу). Сравнение с *P.?* sp.2 дано при описании последнего.

Материал. 2 экз. из формации Калитарра, Овраг Мертвецов, Зап. Австралия.

***Pseudoshistoceras?* sp.2. Описание.** Раковина пахи-коновая, с умеренно широкой округленной вентральной стороной и узкими, слегка выпуклыми боковыми

сторонами. Умбилик умеренно узкий, ступенчатый, глубокий. Латерально-умбиликальный перегиб хорошо выражен, умбиликальные стенки отвесные. На поверхности внутреннего ядра видны поперечные ребрышки. Они прямо пересекают боковую сторону, а на вентральной образуют заметный выступ. Такую же форму имеют и пережимы (четыре на оборот) (рис. 1, фиг. 3).

Наружная часть лопастной линии состоит из вентральной, двух боковых и умбиликальной лопасти (рис. 2, в). Вентральная лопасть широкая, неглубокая (соотношение ширины и высоты лопасти равно 1.54). Каждая из ветвей вентральной лопасти по ширине немного меньше наружной боковой (отношение 0.85). Они разделены невысоким (0.55 глубины лопасти) медиальным седлом. Стенки ветвей вентральной лопасти умеренно выпуклые, основания округленно-при-

остренные. Боковая лопасть по форме близка к ветви вентральной, но больше ее по ширине (1.2) и меньше по глубине (0.8). Вторая боковая лопасть (по происхождению умбиликальная) почти вдвое меньше первой боковой, широкая, асимметричная, с округленным основанием.

Сравнение. При сравнении экземпляров близких размеров отмечено, что от *P.?* sp.1 отличается формой раковины, параметрами сечения оборота: меньшей относительной высотой (0.44 против 0.52) и шириной (0.58 против 0.64) и значительно большей шириной умбилика (0.30 против 0.19). Кроме этого, на ядре *P.?* sp.2 имеется поперечная скульптура. Основное отличие в строении лопастной линии состоит в том, что каждая из ветвей вентральной лопасти (V_1) несколько уже наружной боковой (L), а у *P.?* sp.1 — наоборот, ширина $V_1 > L$ даже на юношеском экземпляре.

Материал. 1 экз. из формации Калитарра, Овраг Мертвецов, Зап. Австралия.

Работа подготовлена при финансовой поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

Список литературы

Glenister B.F., Furnish W.M. The Permian ammonoids of Australia // J. Paleontol. 1961. V. 35. № 4. P. 673–736.

Glenister B.F., Glenister L.M., Skwarko S.K. Lower Permian Cephalopods from Western Irian Java, Indonesia // Geol. Research. Paleontol. Ser. 1983. № 4. P. 74–85.

Smith J.P. Permian ammonoids of Timor // Jaarb. Mijnwesen Ned. Indië. Verhandl. 1927. Bd. 1. P. 1–58.

Teichert C. Permian ammonoids from Western Australia // J. Paleontol. 1942. V.16. № 2. P. 221–232.

Teichert C. Two new ammonoids from the Permian of Western Australia // J. Paleontol. 1944. V. 18. № 1. P. 83–89.

NEW DATA ON METALEGOCERATIDS OF WESTERN AUSTRALIA

T.B. Leonova

New Early Permian Metalegoceratidae are described from the Carnarvon Basin of Western Australia. They are tentatively assigned to the genus *Pseudohistoceras* based on similarity of the shell morphology at similar sizes. The new species differ from other known metalegoceratids in the wider ventral lobe.

НОВЫЕ НАХОДКИ РАННЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ НА ПАЙ-ХОЕ

К.В. Борисенков

Всероссийский геологический институт (ВСЕГЕИ), Санкт-Петербург
borissenkov@mail.ru

Место нахождения пермских аммоноидей на Пай-Хое единичны. За более чем 50-летнюю историю активного изучения пермских отложений здесь было обнаружено буквально несколько раковин (Канев, Калашников, 1990). В этой связи большой интерес представляют сборы, выполненные в ходе геологосъемочных работ в период 2009–2013 гг. сотрудниками Карской партии ЗАО «Поляргео» П.П. Пискуном и С.В. Пешковым из отложений лиурьягинской свиты и сотасенской толщи, на северо-восточном склоне Пай-Хоя. Стратиграфическое положение находок показано на рис. 1, параметры раковин в табл. 2.

В сотасенской толще найдены две раковины: в среднем каньоне среднего течения р. Талотаяха (Карская) и в верхнем течении р. Хубтъяхоця. Наиболее древняя – *Waagenina subinterrupta* (Krotow, 1885) из основания толщи, представлена только жилой камерой сравнительно крупных размеров (табл. 1, фиг. 4). Другая находка – крупная раковина *Paragastrioceras cf. subjosse* Bogoslovskaya et Shkolin, 1998 у которой также сохранилась только жилая камера, но все же с нечетким очертанием последней перегородки (табл. 1, фиг. 5). Указанные формы характерны для комплекса аммоноидей из чернореченской свиты Северного Урала,

Система	ПЕРМСКАЯ				Приполярный Урал		Пай-Хой			Северо-Восток России														
	Ярус	Горизонт	р.Кожим		Юго-западный склон	Северо-восточный склон		Центральное Верхоянье																
Артгинский	Кунгурский	Иренский	Соликамский	Кожимрудницкая свита	о.Вайгач <i>Epijuresanites vaigachensis</i>	Лекворкутская свита	Табьоская свита	<i>Epijuresanites primarius</i>	Тумаринская серия (нижняя часть)	Такамытская свита	<i>Tumaroceras kashirzevi</i> , <i>Baraioceras stepanovi</i> <i>Epijuresanites</i>													
												Филипповский	Кожимская свита	Талатинская свита	Лиурьягинская свита	<i>Tumaroceras dignum</i> <i>Tumaroceras dignum</i> <i>Tumaroceras volkodavi</i> <i>Paragastrioceras aff.kungurensis</i>	Тумаринская серия (нижняя часть)	Орольская свита	<i>Tumaroceras yakutorum</i> , <i>T.volkodavi</i> , <i>Paratumaroceras ruzhencevi</i> , и др.					
																				Саранинский	Чернореченская свита	Сотасенская толща	<i>Paragastrioceras cf. subjosse</i>	Хабахская свита
Саргинский	Косынская свита	Бельювская свита	<i>Sakmarites vulgaris</i> , <i>Paragastrioceras kojimense</i> , <i>P.subjosse</i> , <i>P.varium</i> , <i>Uraloceras unicum</i> , <i>U.popowi</i> , <i>U.subinvolutum</i> , <i>Waagenina subinterrupta</i>	<i>Artinskia artensis</i> , <i>Paragastrioceras alimbeti</i> , <i>Waagenina subinterrupta</i> , <i>Kargalites</i>																				

Рис. 1. Стратиграфическое положение новых находок аммоноидей на корреляционной схеме артгинско-кунгурских отложений Приполярного Урала, Пай-Хоя и Центрального Верхоянья.

ТАБЛИЦА I

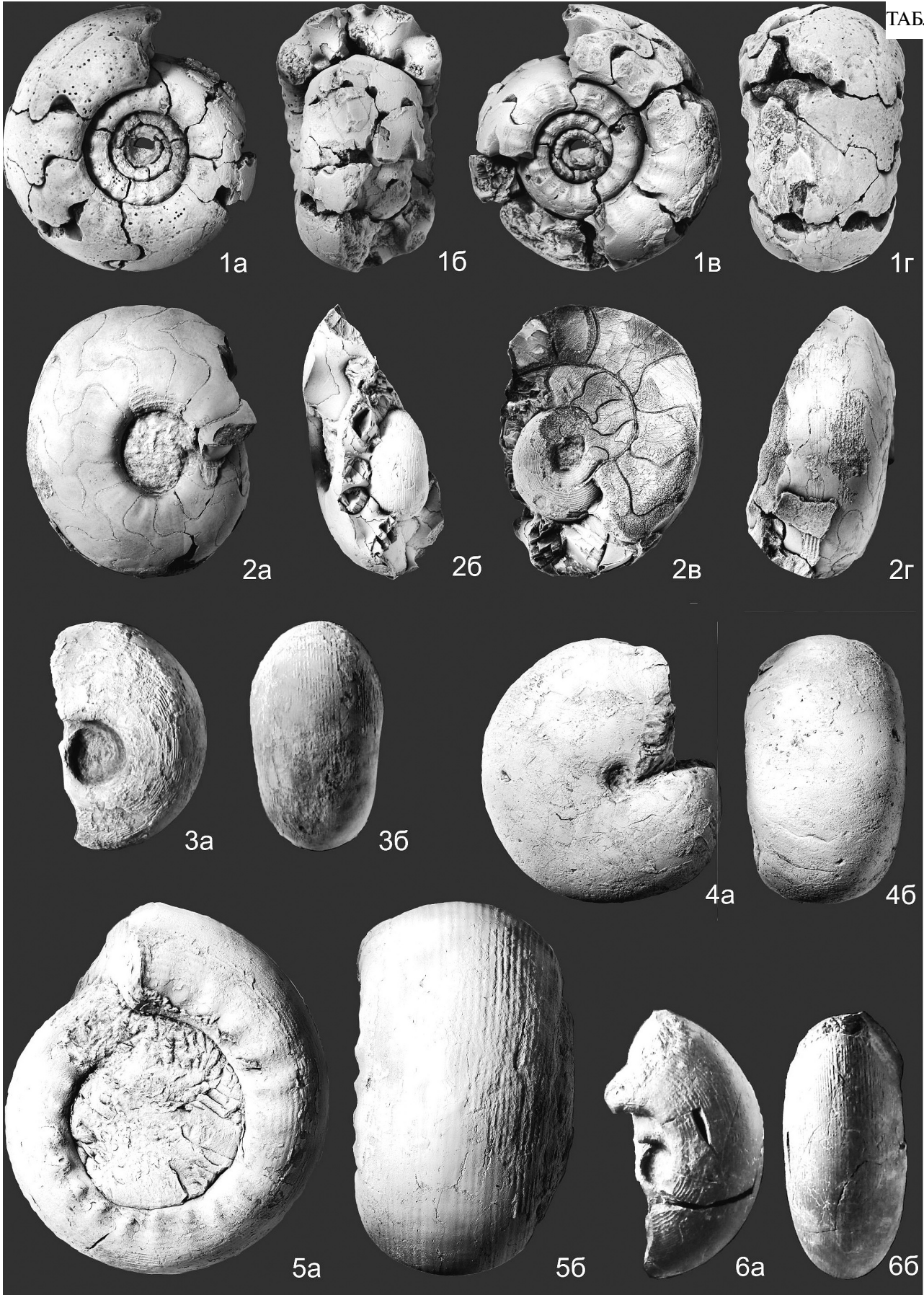


Таблица I

Фиг. 1. *Paragastrioceras* aff. *kungurensis* Mirskaya, 1948; ЦНИГР музей экз. № 1/13260 (x1): 1а – сбоку, 1б – с устья, 1в – сбоку, 1г – с вентральной стороны; Пай-Хой, среднее течение р. Саяха лиурьягинская свита.

Фиг. 2. *Tumaroceras dignum* Bogoslovskaya, 1998; ЦНИГР музей экз. № 2/13260 (x1): 2а – сбоку, 2б – с устья, 2в – сбоку, 2г – с вентральной стороны; Пай-Хой, р. Хальмерьяха, правый приток р. Талотаяха (Карская), лиурьягинская свита.

Фиг. 3, 6. *Tumaroceras volkodavi* Andrianov, 1985; ЦНИГР музей экз. № 3/13260 (x1): 3а – внутренний оборот сбоку, 3б – внутренний оборот с вентральной стороны, (x0.7) 6а – внешний оборот с вентральной стороны, 6б – внешний оборот сбоку (x1); Пай-Хой, среднее течение р. Саяха, лиурьягинская свита.

Фиг. 4. *Waagenina subinterrupta* (Krotow, 1885); ЦНИГР музей экз. № 4/13260 (x1): 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; Пай-Хой, средний каньон в среднем течение р. Талотаяха (Карская), основание сотасенской толщи.

Фиг. 5. *Paragastrioceras* cf. *subjosse* Bogoslovskaya et Shkolin, 1998; ЦНИГР музей экз. № 5/13260 (x0.7): 5а – сбоку, 5б – с вентральной стороны; Пай-Хой, верхнее течение р. Хубтъяхакоца, сотасенская толщина.

Табл. 2. Размеры в мм и отношения раковин пермских аммоноидей Пай-Хоя

Вид (экз.)	№ оборота	Д	В	Ш	Ду	Ш/Д	В\Д	У/Д
<i>Paragastrioceras</i> aff. <i>kungurensis</i> (№ 1/13260)	10	49.75	15.2	31.1	20.9	0.63	0.31	0.42
<i>Tumaroceras dignum</i> (№ 2/13260)	?4-5	50.75	34.2	21.6	14.9	0.67	0.43	0.29
<i>T. volkodavi</i> (3/13260)	?	42.2	17.6	23.8	11.4	0.56	0.42	0.27
<i>T. volkodavi</i> (3/13260)	?	30.8	12.5	18.5	9.05	0.60	0.41	0.29
<i>Waagenina subinterrupta</i> (4/13260)	?	49.8	23.0	30.5	5.6	0.61	0.46	0.11
<i>Paragastrioceras</i> cf. <i>subjosse</i> (5/13260)	?	96.6	53.1	26.4	49.7	0.55	0.27	0.51

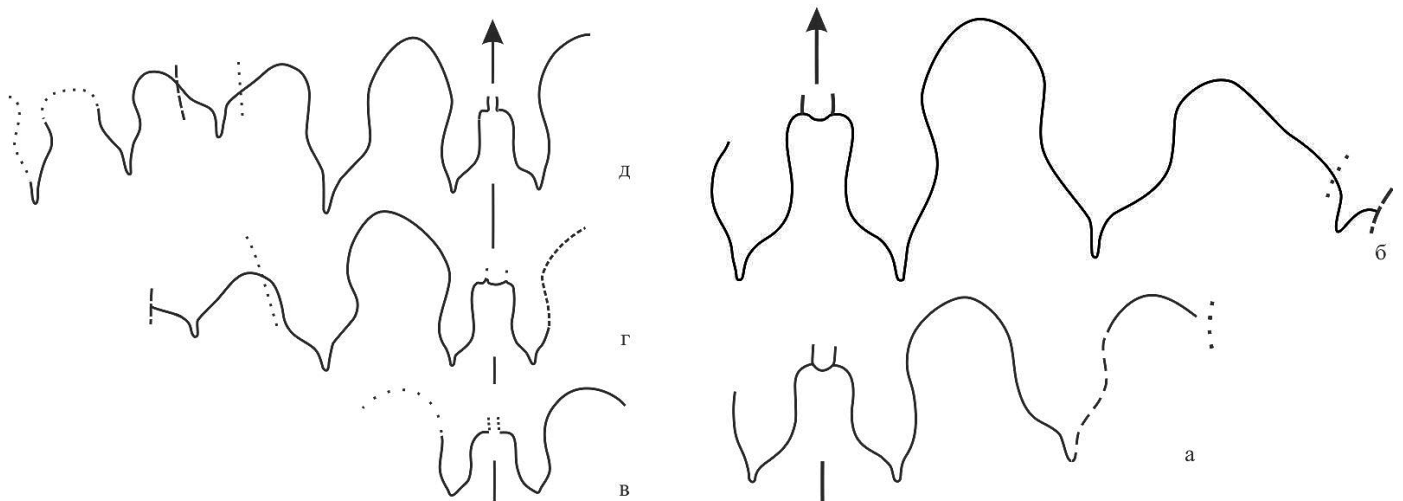


Рис. 2 Лопастные линии пермских аммоноидей Пай-Хоя.

а – *Tumaroceras volkodavi* Andrianov, 1985; экз. ЦНИГР музей № 3/13260: при Ш=21мм (x2.5), Пай-Хой, среднее течение р. Саяха, лиурьягинская свита.

б – *Tumaroceras dignum* Bogoslovskaya, 1997; экз. ЦНИГР музей № 2/13260: при Ш=34мм (x2), Пай-Хой, р. Хальмерьяха, правый приток р. Талотаяха (Карская), лиурьягинская свита.

в-д – *Paragastrioceras* aff. *kungurensis* Mirskaya, 1948; экз. ЦНИГР музей № 1/13260: в – при Ш=8,1 мм (x2); г – при Ш=22мм (x2); д – при Д = 49.7мм, Ш = 31мм (x2). Восточный Пай-Хой, среднее течение р. Саяха, лиурьягинская свита.

возраст которого можно ограничить саргинско-саранинским временем.

Наиболее интересные находки сделаны в вышележащей лиурьягинской свите, выделенной сравнительно недавно из состава талатинской свиты. Распространение последней ограничено теперь только юго-западным склоном Пай-Хоя. Эти стратонты рассматриваются как возрастные аналоги (рис. 1).

В средней части лиурьягинской свиты на р.Хальмерьяха, правом притоке р. Талотаяха (Карская) найдена раковина *Tumaroceras dignum* Bogoslovskaya, 1997 (табл. 1, фиг. 2). Ранее этот вид был представлен только голотипом посредственной сохранности из кровли свиты (тогда - талатинской) (Богословская, 1997) Примерно в этом же стратиграфическом интервале, в среднем течении р.Саяха обнаружен другой представитель рода - *T.volkodavi* Andrianov, 1985 (табл. 1, фиг. 3, 6), до этого не известный за пределами Верхоянского региона. Лопастные линии показаны на рис. 2. Родовая принадлежность указанных находок не вызывает сомнений, но определение видов, представленных либо одним голотипом, либо всего несколькими экземплярами, конечно, не может быть бесспорным. Тем не менее, при любом номенклатурном решении, сделанные находки позволяют уверенно сопоставлять лиурьягинскую свиту Пай-Хоя с нижней частью тумаринской серии Верхоянья, содержащую сходный, но более представительный комплекс аммоноидей (рис. 1).

Кроме представителей рода *Tumaroceras* в лиурьягинской свите была найдена (вероятнее всего, в нижней части свиты) весьма своеобразная раковина *Paragastrioceras* aff. *kungurensis* Mirskaya, 1948 (табл. 1, фиг. 1). Ранее этот вид был представлен только голотипом из иренского горизонта Среднего Урала (Бо-

гословская, 1976). Последнее время его включали в состав рода *Baraioceras*, распространенного в верхней части тумаринской серии Верхоянья (Богословская, Школин, 1998). Новая находка позволяет предложить другую схему и рассматривать среднеуральский и пайхойский виды в составе нового рода, переходного от *Paragastrioceras* к *Baraioceras*. Новый таксон отличается от указанных родов параметрами раковины и вентральной лопасти. Кроме того он занимает, вероятно, иное стратиграфическое положение. Более высокое, чем у *Paragastrioceras*, верхний предел распространения которого ограничивается, возможно, саранинским горизонтом; и более низкое, чем у *Baraioceras*, т.е. соответствует объему филипповского и иренского горизонтов. Этот интервал отвечает генозоне *Tumaroceras*, характеристика которой получила после настоящих находок более полное обоснование.

Список литературы

- Богословская М.Ф. Кунгурские аммоноидеи Среднего Предуралья // Палеонтол. журн. 1976. №4. С. 43–50.
- Богословская М.Ф. Аммоноидеи из пермских отложений Пай-Хоя и острова Вайгач // Палеонтол. журн. 1997. №6. С. 23–28.
- Богословская М.Ф., Школин А.А. Аммоноидеи // Биота востока европейской части России на рубеже ранней и поздней перми. Матер. Междунар. симпоз. «Верхнепермские стратотипы Поволжья». М.: ГЕОС, 1998. С. 147-155, 245-252.
- Канев Г.П., Калашиников Н.В. Корреляция разрезов пограничных отложений нижней и верхней перми Пай-Хоя. В кн.: Н.П. Юшкин, В.А. Дедов (ред.) Минерально-сырьевые ресурсы Европейского Северо-Востока СССР. 1. Тр. Всесоюз. XI конф. КомиАССР. Сыктывкар: 1990. С. 196–201.

NEW OCCURRENCES OF THE EARLY PERMIAN AMMONOIDS IN PAI-KHOY

K.V. Borisenkov

New ammonoid occurrences in the Artinskian-Kungurian of Pai-Khoi include *Waagenina subinterrupta* and *Paragastrioceras* cf. *subjosse* from the Sotasen Series (Sargian-Saranian) and *Tumaroceras dignum* and *T. volkodavi* from the Liur-Yaga Formation. In addition, the Liur-Yaga Formation yielded *Paragastrioceras* aff. *kungurensis*. This allows the Liur-Yaga Formation to be correlated with the Filippovian and Irenian Horizons.

О ПОЗДНЕТРИАСОВЫХ АММОНОИДЕЯХ ИРАНА

Ю.С. Репин

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ), Санкт-Петербург
repinys.spb@mail.ru

Материалом для данной статьи послужила коллекция аммоноидей, собранная автором в 1981-1984 гг. на угольном месторождении Парваде, расположенном на востоке Центрального Ирана. Коллекция происходит из свит Хоуз-Хан (севат) и Кадир (рэт) верхнего триаса. Описанная коллекция хранится в музее ВНИГРИ (Санкт-Петербург) под № 837.

ОТРЯД CERATIDA NYATT, 1884
НАДСЕМЕЙСТВО
CLYDONITOIDEA MOJSISOVICS, 1879

СЕМЕЙСТВО TIBETITIDAE NYATT, 1900
Род *Iranotibetites* Repin, gen.nov.

На з в а н и е. От Иран и рода *Tibetites*.

Т и п о в о й в и д. *Iranotibetites ventroplanus* Repin, sp. nov.; верхний триас, рэт, свита Кадир Центрального Ирана.

Д и а г н о з. Раковины среднего размера, довольно вздутые, поперечное сечение от округлого до округленно-прямоугольного. Умбо узкое, с крутыми стенками. Скульптура в виде прямых одиночных ребер, сопровождаемых единичными вставными. Кроме того, на ребрах развиты мелкие бугорки, образующие 3-4 ряда в верхней части боковых сторон. Лопастная линия субаммонитовая?

В и д о в о й с о с т а в. Кроме типового вида, *Iranotibetites robustus* sp. nov.

С р а в н е н и е. От наиболее близкого *Anatibetites Mojsisovics* (Treatise..., 1957, L 165. Fig. 196.4) отличается вздутыми оборотами и сохранением ребристости на жилой камере.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Рэтский ярус Центрального Ирана.

Iranotibetites ventroplanus Repin, sp. nov.

Табл. I, фиг. 2, 3, 4, 5

На з в а н и е. От *venter* (лат.) — брюхо и *planus* (лат.) — плоский.

Г о л о т и п. Музей ВНИГРИ, Санкт-Петербург, экз. 837/27; Центральный Иран, угольное месторождение Парваде; свита Кадир, рэтский ярус.

О п и с а н и е. Раковины среднего размера (до 50 мм в диаметре), округленно-прямоугольные обороты умеренно объемлют предыдущие и умеренно нарастают в высоту. Уплощенная вентральная сторона соединяется с боковыми через угловатый перегиб. Боковые

стороны слабовыпуклые, с наибольшей толщиной в средней части, соединяются с умеренно узким умбо крутым перегибом.

Скульптура в виде одиночных приостренных ребер, образующих слабый выступ в средней части боковых сторон. На вентральной стороне ребра теряют приостренность, но несколько увеличиваются по ширине, как бы расплываясь, и пересекают вентральную сторону не прерываясь. Основные ребра сопровождаются единичными вставными, которые формируются в верхней части боковых сторон. На ребрах развиты мелкие бугорки, составляющие три ряда, где вентрально-боковой ряд представлен настоящими *clavi*.

На голотипе (табл. I, фиг. 2а) наблюдается финальное сближение перегородок, что позволяет представить характер жилой камеры достигающей здесь около половины оборота. На жилой камере сохраняется (в несколько ослабленном виде) ребристость.

Размеры в мм и отношения.

Экз. №	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Д/У	к.р.*
Голотип 837/27	50	23	18	14	0.46	0.36	0.28	3.8
837/29	37	16	11	8	0.43	0.30	0.22	4.3

*к.р. — коэффициент ребристости (отношение числа первичных ребер к величине диаметра в см)

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центральный Иран, Табасский район, рэтский ярус.

М а т е р и а л. Около 10 неполных ядер и фрагментов из одного слоя на угольном месторождении Парваде.

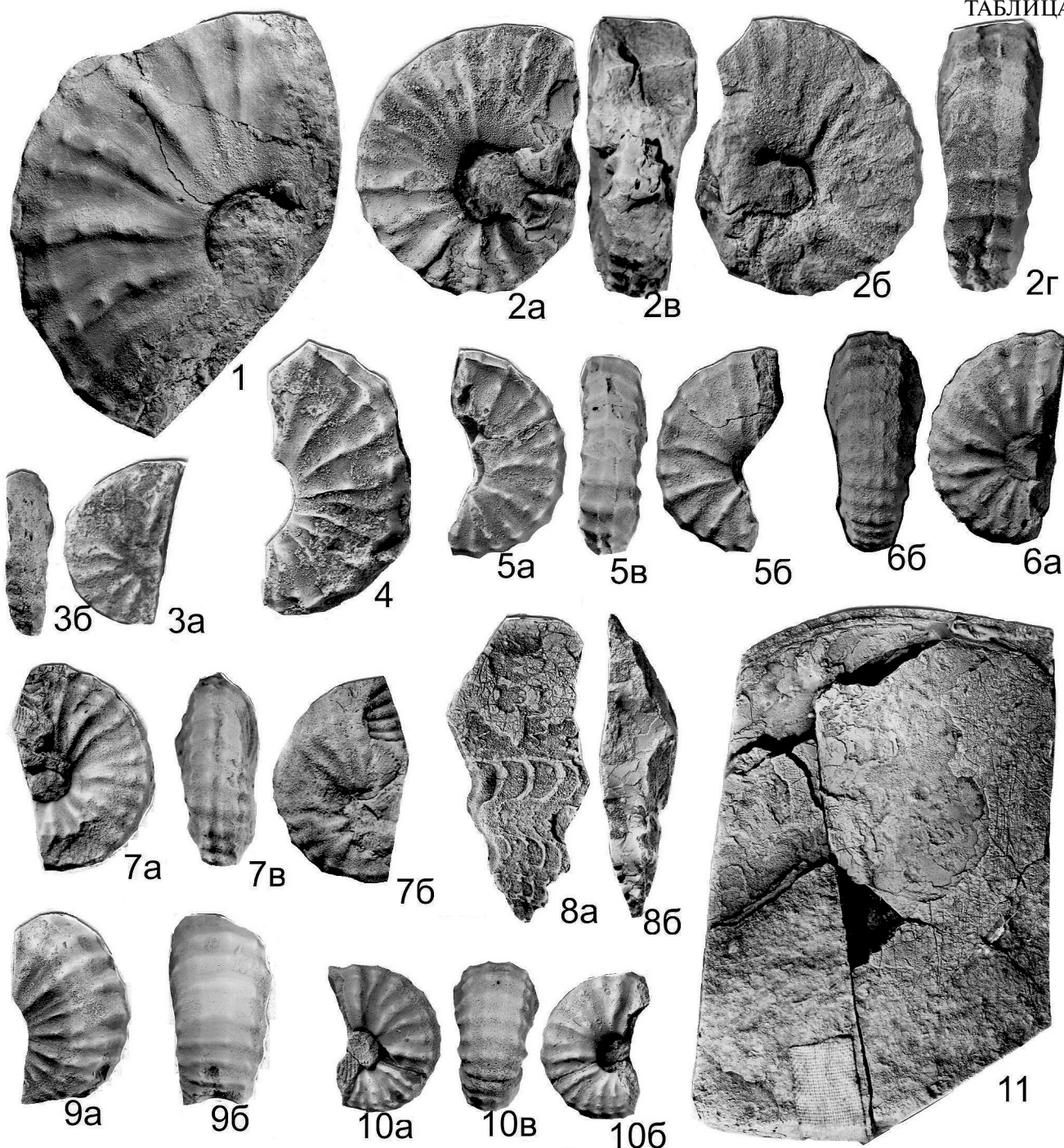
Iranotibetites robustus Repin, sp. nov.

Табл. I, фиг. 1, 6, 7, 9, 10.

На з в а н и е: *robustus* (лат.) — мощный.

Г о л о т и п. Музей ВНИГРИ, Санкт-Петербург, экз. 837/36; Центральный Иран, угольное месторождение Парваде; свита Кадир, рэтский ярус.

О п и с а н и е. Раковины вздутые среднего размера, сечение оборотов округлое, с примерно равными высотой и шириной. Пупок умеренно узкий с вертикальными стенками. Скульптура состоит из первичных ребер, чередующихся со вставными ребрами, которые появляются в средней части оборота. Другим характерным скульптурным элементом являются бугорки, составляющие 3-4 ряда на каждой стороне раковины. Из них проявлены наиболее отчетливо вентральный, вентрально-боковой и боковой ряды.



Фиг. 1, 6, 7, 9, 10. *Iranotibetites robustus* Repin, gen et sp. nov.

1 – экз. ВНИГРИ № 837/31, сбоку; 6 – экз. 837/36, голотип, 6а – сбоку, 6б – с вентральной стороны; 7 – экз. ВНИГРИ № 837/37, 7а – сбоку, 7б – сбоку, 7в – с вентральной стороны; 9 – экз. ВНИГРИ № 837/30, 9а – сбоку, 9б – с вентральной стороны; 10 – экз. ВНИГРИ № 837/33, 10а – сбоку, 10б – сбоку, 10в – с вентральной стороны.

Все – Центральный Иран, угольное месторождение Парваде; свита Кадир, рэт.

Фиг. 2, 3, 4, 5. *Iranotibetites ventroplanus* Repin, gen. et sp. nov.

2 – экз. ВНИГРИ № 837/27, голотип; 2а – сбоку, 2б – сбоку, 2в – с устья, 2г – с вентральной стороны; 3 – экз. ВНИГРИ № 837/28, 3а – сбоку, 3б – с вентральной стороны; 4 – экз. ВНИГРИ № 837/38, сбоку; 5 – экз. ВНИГРИ № 837/29, 5а – сбоку, 5б – сбоку, 5в – с вентральной стороны. Все – Центральный Иран, угольное месторождение Парваде; свита Кадир, рэт.

Фиг. 8, 11. *Dronovites*? cf. *pamiricus* Shevurev

8 – экз. ВНИГРИ № 837/34, 8а – сбоку, 8б – поперечное сечение; 11 – экз. ВНИГРИ № 837/39, сбоку; оба – Центральный Иран, угольное месторождение Парваде, свита Хоуз-Хан, верхний норий.

Все изображения даны в натуральную величину.

Размеры в мм и отношения.

Экз.№	Д	В	Ш	Ду	В/Д	Ш/Д	Ду/Д	к.р.
Голотип 837/36	39	19	18	8	0.49	0.48	0.20	3.6
837/33	29	12	14	6.5	0.41	0.48	0.22	2.9

С р а в н е н и е. От типового вида отличается более вздутой формой раковины с оборотами, имеющими округлую форму поперечного сечения с равными высотой и шириной.

Р а с п р о с т р а н е н и е. Центральный Иран, Табасский район; рэтский ярус.

М а т е р и а л. Пять ядер удовлетворительной сохранности из одного слоя с типом рода *Iranites* на угольном месторождении Парваде.

НАДСЕМЕЙСТВО

TRACHYCERATOIDEA HAUG, 1984

СЕМЕЙСТВО

DRONOVITIDAE SHEVYREV, 1990

Под Dronovites Shevyrev, 1990

Dronovites? cf. *pamiricus* Shevyrev, 1990

Табл. I, фиг. 8, 11

О п и с а н и е. Раковина крупная (до 100мм в диаметре), линзовидная, сильно уплощенная, с маленьким умбо. Поверхность раковины гладкая. Лопастная линия (табл. I, фиг. 8а) цератитовая.

С р а в н е н и е. Среди известных поздне триасовых видов наибольшее сходство имеет с *Dronovites pamiricus* (Шевырев, 1990, с.126, табл. 3, фиг. 2, рис. 41, 42).

Р а с п р о с т р а н е н и е. Верхний триас, верхний норий (севат) Центрального Ирана.

М а т е р и а л. Три фрагмента раковин из свиты Хоуз-Хан на угольном месторождении Парваде.

Список литературы

Шевырев А.А. Аммоноидеи и хроностратиграфия триаса. М.: Наука. 1990, 179 с.

Arkell W., Kummel B., Wright C. Mesozoic Ammonoidea in "Treatise on Invertebrate Paleontology". Pt. L. Mollusca. V.4. 1957. 490 p.

UPPER TRIASSIC AMMONOIDS FROM IRAN

Yu. S. Repin

The new genus *Iranotibetites* and two new species *I. ventroplanus*, *I. robustus* are described from the Upper Triassic of Central Iran.

ХАРАКТЕРНЫЕ ЧЕРТЫ ИСТОРИИ РАННЕЮРСКОЙ АРКТИЧЕСКОЙ АММОНОИДНОЙ БИОТЫ

Ю.С. Репин

Всероссийский нефтяной научно-исследовательский геологоразведочный институт (ВНИГРИ), Санкт-Петербург
repinys.spb@mail.ru

Раннеюрская аммоноидная биота Северо-Восточной Азии является ядром Арктической биохоремы. В развитии аммоноидной биоты СВ Азии устанавливаются определенные этапность и цикличность. Этапность в истории аммоноидей отражает мировой ход развития этой группы, индивидуальность которому придают особенности климатического и палеогеографического плана, принадлежность к специфической (Арктической) биохореме, к региону, испытывающему в юре прогрессирующую континентализацию. В течение ранней юры в акватории СВ Азии существовали представители последовательного ряда семейств, образующие этапность аналогичную таковой в Северо-Западной Европе: *Psiloceratidae*, *Schlotheimiidae*, *Arietitidae*, *Amaltheidae*, *Dactylioceratidae*, *Hildoceratidae*. Ниже приводится позонная последовательность родовых и подродовых таксонов, где жирным шрифтом выделены эндемики (номера зон соответствуют их нумерации на рис. 1).

Геттанг: 1. *Tilmanni* – аммоноидей нет; 2. *Primum* – *Primapsiloceras* Repin; 3. *Planorbis* – *Psiloceras* Hyatt, *Lenopsiloceras* Repin, *Transpsiloceras* Guex, *Pleuropsiloceras* Guex, *Platyphylloceras* Repin, *Kolymophylloceras* Repin; 4. *Liassicus* – *Waehneroceras* Hyatt, *Lamites* Repin; 5. *Angulata* – *Schlotheimia* Bayle.

Синемюр: 6. *Libratus* – *Arietites* Waagen, *Turomchites* Repin; 7. *Siverti* – *Coroniceras* Hyatt; 8. *Kolymicum* – *Angulaticeras* (*Gydanoceras* Repin).

Плинсбах: 9–12 – *Stokesi*, *Talrosei*, *Viligaensis*; *Extremus* – *Amaltheus* (*Amaltheus*) de Monfort; 10, 11 – *Amaltheus* (*Nordamaltheus* Repin).

Тоар: 13. *Antiquum* – *Tiloniceras* Buckman, *Lioceratoides* Spath, *Coeloceras* Hyatt, *Dactylioceras* Hyatt, *Arctomercaticeras* Repin, *Platyphylloceras* Repin; 14. *Elegantulum* – *Eleganticeras* Buckman, *Phylloceras* Suess; 15. *Serpentinum* – *Harpoceras* Waagen, *Cleviceras* Howarth, *Hildaites* Buckman, *Phylloceras* Suess; 16. *Commune* – *Dactylioceras* Hyatt, *Hildaites* Buckman, *Harpoceras* Waagen, *Phylloceras* Suess; 17. *Braunianus* – *Zugodactylites* Buckman, *Catacoeloceras* Buckman, *Pseudolioceras* Buckman, *Frechiella* Prinz, *Tokurites* Repin, *Phylloceras* Suess; 18. *Spinatum* – *Peronoceras* Hyatt, *Collina* Bonarelli, *Pseudolioceras* Buckman; 19–22. *Rosenkrantzi*, *Danilovi*, *Paracompactile*, *Replicatum* – *Pseudolioceras* Buckman.

При рассмотрении этапности с позиции геобиосферной истории намечаются циклы, границы

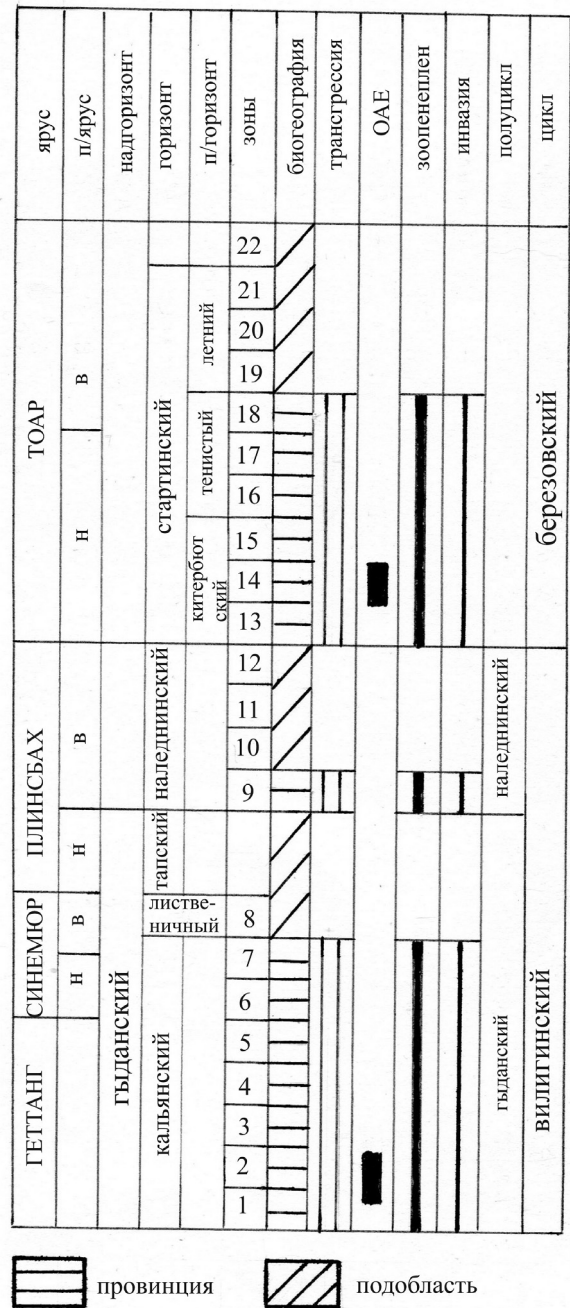


Рис. 1. Тренд истории аммоноидной биоты Северо-Востока Азии.

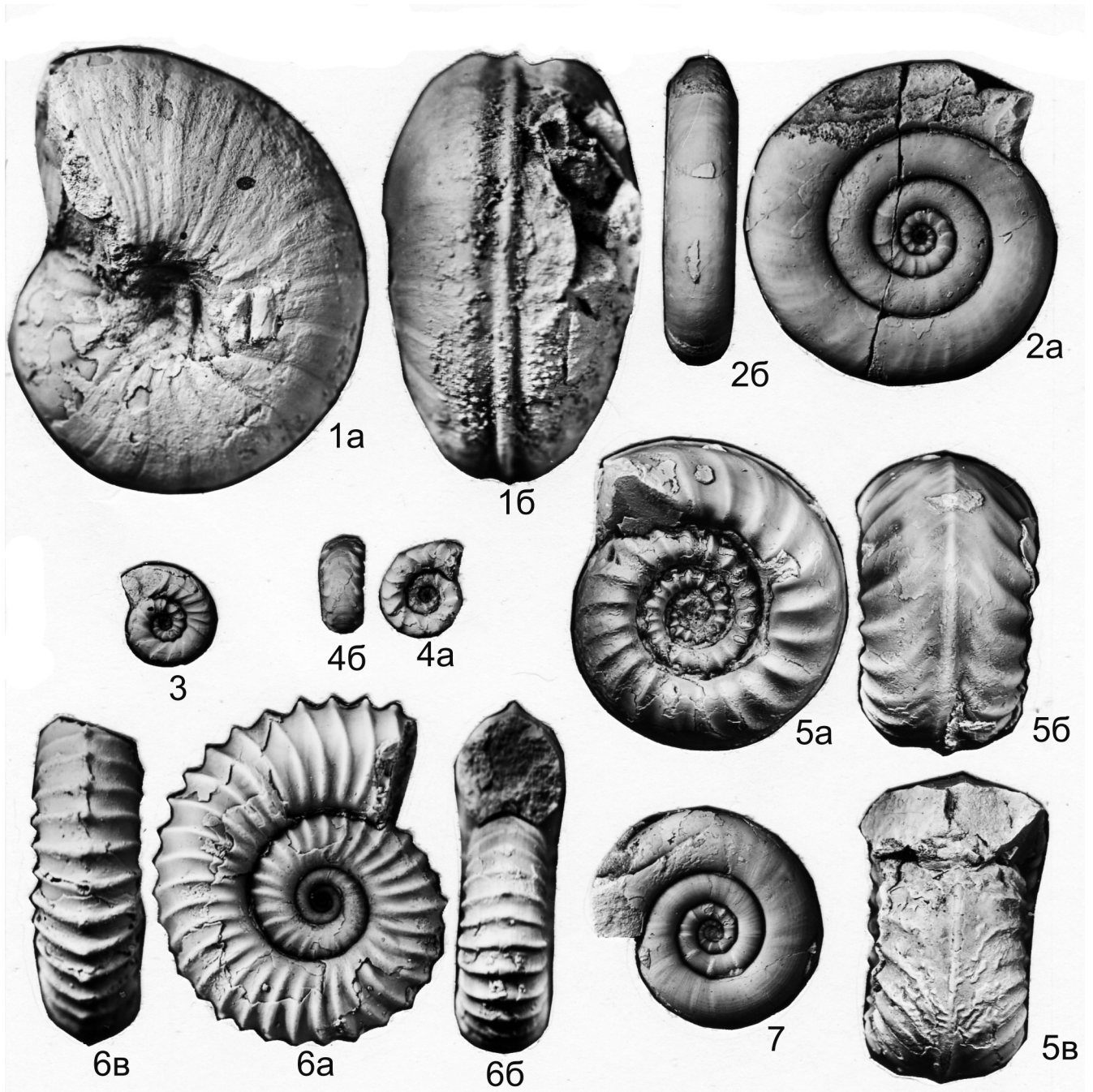


Таблица 1.

Арктические эндемики, генетически связанные с таксонами Тетис (все изображения даны в натуральную величину, кроме особо отмеченных).

Фиг. 1. *Frechiella tokurensis* Repin, голотип № 843/1, x4; р. Токур-Юрях; тоар, зона *Zugodactylites braunianus*.

Фиг. 2-4, 7. *Pleuropsiloceras viligense* (Chudoley et Polubotko): 2 – экз. № 400/173, 3 – экз. № 400/511, 4 – экз. № 400/512, 7 – экз. № 400/177; все – р. Вилига; геттанг, зона *Psiloceras planorbis*.

Фиг. 5. *Arctomercaticeras costatum* Repin, голотип № 1266/57; верховье р. Левый Кедон; тоар, зона *Tiltoniceas antiquum*.

Фиг. 6. *Tokurites inopinatus* Repin, голотип № 843/77, x4; р. Токур-Юрях; тоар, зона *Zugodactylites braunianus*.

которых определяются глобальными геосистемными перестройками (рис. 1). В начальную фазу цикла, совпадающую с трансгрессией и обусловленную ею, сглаживаются физико-географические и климатические различия и устанавливаются широкие связи с окружающими бассейнами. С этой фазой обычно сопряжен климатический оптимум, когда формировались условия теплого или субтропического гумидного климата, возникающего вследствие ОАЕ, что определяет широкие инвазии и формирование зоопенеплена. В конечную фазу происходит усиление климатической контрастности, ослабление связей с соседними акваториями. В аммонитовых сообществах оно сопровождается обеднением систематического состава и развитием длительно существующих эндемичных ветвей.

Вилигинский цикл состоит из двух слабо выраженных неравномерных полуциклов. Гыданский полуцикл (геттанг-плинсбах) характеризуется длительной трансгрессивной фазой и короткой фазой ослабления связей (зона Kolymicum), когда существовал эндемичный подрод *Gydanoceras*. Подобная обстановка сохранилась и в раннем плинсбахе. Наледнинский полуцикл (поздний плинсбах) начинается геологически мгновенным распространением *Amaltheus stokesi* по всему Панбореальному поясу. В дальнейшем в условиях изоляции формируется азиатская ветвь, отчетливо параллельная европейской ветви Amaltheidae.

Березовский цикл (тоар-бат). Начальная фаза характеризуется инвазией ряда западно-европейских таксонов, формирующих на фоне пониженного разнообразия гомологичную последовательность. В интервале Rosenkrantzi – Replicatum существует единственный род *Pseudolioceras*, сопровождаемый редкими *Phylloceras*.

Миграция аммоноидей происходила из Западной Европы (через «испанский коридор») или из Восточной Тетис и Палеооцифики. Непосредственная связь Западно-Европейского бассейна с Арктическим отсутствовала, так как пролив Викингов сформировался только в конце средней юры.

Изначальная диверсификация путей миграции (заселение из разных бассейнов) представляет «миграционную пахифилию». В целом аммоноидной биоте СВ Азии присущи пониженное разнообразие и значительный эндемизм. Для второй фазы цикла (момент изоляции) характерен параллелизм в развитии сестринских филогенетических ветвей (*Amaltheus*, *Pseudolioceras*), формирование викарирующих видов. Родовой эндемизм возникает в моменты инвазии (табл. 1), когда в наш бассейн проникают таксоны генетически связанные с теплолюбивыми формами (Тетис и др.), но приобретающие признаки адекватные среде обитания. Подобный эндемизм не связан с изоляцией, а свидетельствует об устойчивых связях и с позиции биогеографии выглядит как «ложный эндемизм».

CHARACTERISTIC FEATURES OF THE LOWER JURASSIC ARCTIC AMMONOID BIOTA

Yu. S. Repin

Stages, cycles and endemic history of the ammonoid biota of Northeastern Asia are discussed.

АММОНИТЫ РОДА *BULLATIMORPHITES* (TULITIDAE) ИЗ НИЖНЕГО КЕЛЛОВЕЯ РАЙОНА КАНЕВСКИХ ДИСЛОКАЦИЙ, ЦЕНТРАЛЬНАЯ УКРАИНА

Д.Б. Гуляев

Комиссия по юрской системе МСК России, Ярославль
dgulyaev@rambler.ru

Семейство Tulitidae было широко распространено в бате и раннем келловее тетических и перитетических морских бассейнов. Представители терминального рода *Bullatimorphites* Bockman этого семейства в начале келловее проникли из района Западного Средиземноморья даже в Андскую палеобиогеографическую провинцию Восточной Пацифики. В то же время в Восточно-Европейской суббореальной провинции тулитиды до сих пор не отмечались.

В неопубликованной диссертации А.В. Парышева (1968) описаны и изображены как представители Cardioceratidae два необычных деформированных аммонита из зоны “*Macrocerhalites macrocerhalus*” нижнего келловее окрестностей г. Канева (Украина, Черкасская обл.) (табл. I). Их исходная сфероконическая форма с очень узким пупком и закругленным пупковым перегибом, широкие пологие неотчетливо парные ребра с низкой точкой ветвления, усилива-

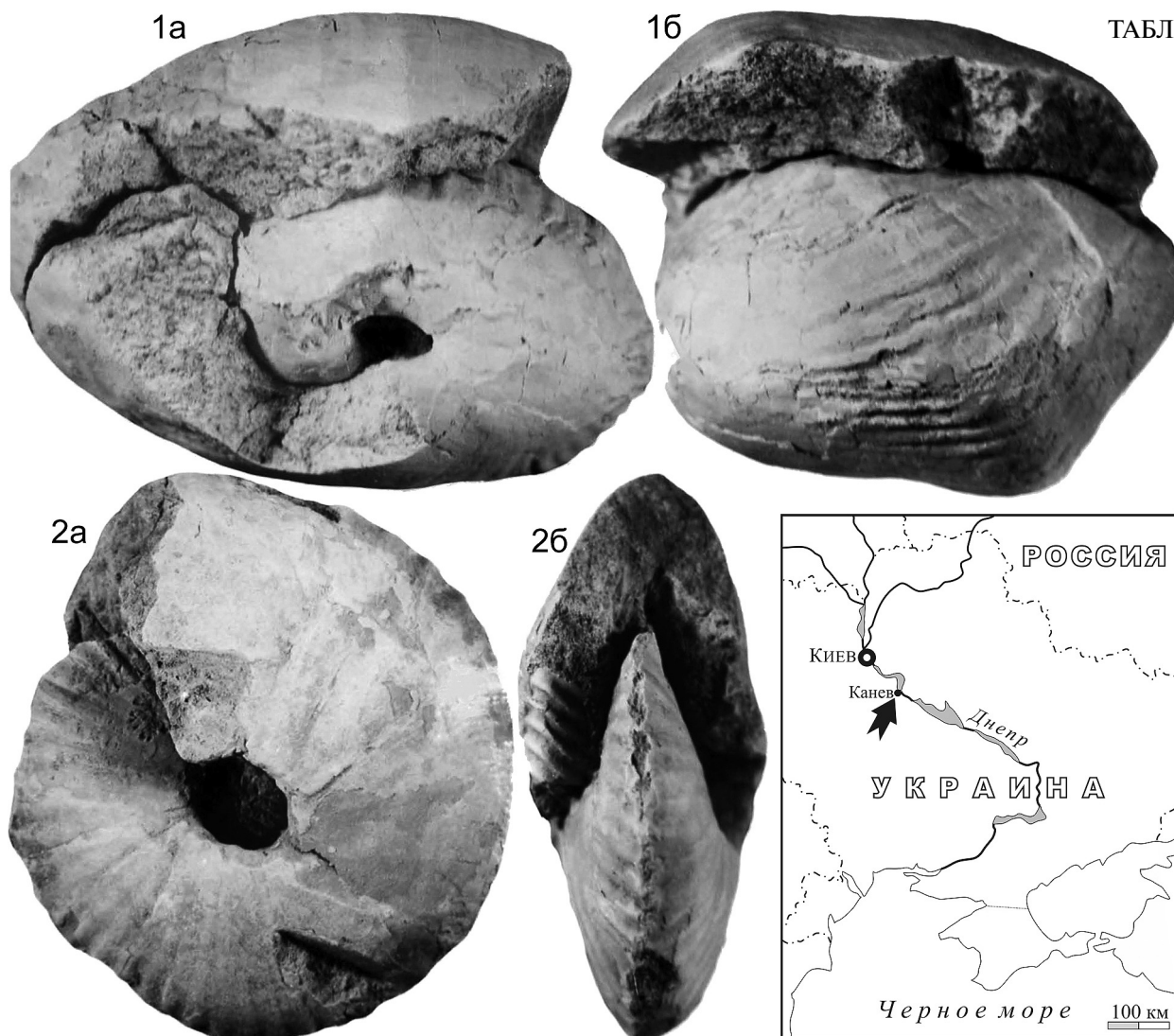


Таблица I.

Фиг. 1, 2. *Bullatimorphites (Kheraicerias) bullatus* (d'Orbigny), институт геологических наук НАН Украины (г. Киев), колл. А.В. Парышева: 1 – экз. № 1774/19, изображен в неопубл. диссертации (Парышев, 1968, табл. IV, фиг. 2) как *Cadoceras simulans* Spath; 2 – экз. № 1774/30, изображен (там же, табл. VII, фиг. 3) как голотип *Chamoussetia recticostata* sp. nov., опубликован позднее (Парышев, 1977, с. 72, табл. I, фиг. 3); Украина, Черкасская обл., г. Канев, Костянецкий яр; зона Elatmae, биогоризонт P. elatmae. Все изображения в натуральную величину; на врезке стрелкой показано расположение местонахождения.

ющиеся на ventre и сглаживающиеся на пупковом перегибе, резко отличают этих аммонитов от всех современных им кардиоцератид. Эти признаки позволяют отнести обсуждаемые экземпляры к тулотидам, к виду *Bullatimorphites (Kheraicerias) bullatus* (d'Orbigny). Оба аммонита происходят из разреза Костянецкий яр (см. Гуляев, Ипполитов, 2013). Парышевым они приводятся в комплексе с *Paracadoceras elatmae* (Nikitin), *Macrocephalites verus* Buckman, *M. terebratus* (Phillips), *M. multicosatus* (Paryshev) (номенклатура ревизована), что указывает на происхождение из биогоризонта *P. elatmae* одноименной зоны. Географически ближайšie находки *B. (K.) bullatus* известны из параллельного биогоризонта '*C. suevicum*' зоны Herveyi Северной Германии (Mönnig, 2014), доля представителей *Bullatimorphites* в комплексах аммонитов здесь 5-8%. По-видимому, *Bullatimorphites* мигрировали на юго-запад Восточно-Европейской провинции через Припятский пролив из северо-восточной части Западно-Европейской провинции. О существовании в самом начале келловея устойчивой связи морских бассейнов через этот пролив свидетельствует присутствие в комплексах аммонитов низов келловея Германии восточно-европейских мигрантов: бореальных *Cardioceratiidae* (*Cadoceras quenstedti* Spath и *Paracadoceras elatmae*

[=*C. suevicum* Callomon et Dietl]) и эудемичных *Macrocephalites* (*Macrocephalites multicosatus* [= *Chamoussetia menzeli* Mönnig]) (Callomon et al., 1989; Mönnig, 2014).

Список литературы

Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. Детальная биостратиграфия нижнего келловея района Каневских дислокаций (Черкасская обл., Украина) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург: "Издательство НаукаСервис", 2013. С. 65–72.

Парышев А.В. Келловейские аммониты района Каневских дислокаций (дисс. уч. степ. к.г.-м.н.) Киев, 1968 (неопубл.). 255 с.

Парышев А.В. О новых нижнекелловейских аммонитах Среднего Приднепровья // Палеонтол. сборник. № 14. 1977. С. 70–76.

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. № 148. 1989. 13 S.

Mönnig E. The stratigraphy of the Bathonian-Callovian boundary (Middle Jurassic) in Northern Germany // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. Bd. 274. Hft. 2-3. 2014. P. 271–290.

AMMONITES OF THE GENUS *BULLATIMORPHITES* (TULITIDAE) FROM THE LOWER CALLOVIAN OF THE KANEV DISLOCATION AREA, CENTRAL UKRAINE

D.B. Gulyaev

The Tethyan ammonite family Tulitidae is identified for the first time in the Lower Callovian of the East-European Subboreal province. The species is *Bullatimorphites (Kheraicerias) bullatus* from the P. elatmae Biohorizon of the Elatmae Zone near Kanев (Cherkassy Region, Ukraine).

БОРЕАЛЬНЫЕ АММОНИТЫ НИЖНЕГО КЕЛЛОВЕЯ КРЫМА

Д.Б. Гуляев¹, М.А. Рогов²

¹Комиссия по юрской системе МСК России, Ярославль
dgulyaev@rambler.ru

²Геологический институт РАН, Москва
russianjurassic@gmail.com

Территория Крыма в юрское время относилась к восточной части Средиземноморской провинции Тетической палеобиогеографической области. Находки здесь бореальных аммонитов представляют большой интерес для палеобиогеографии и важны для точной бореально-тетической корреляции. В начале келловоя к югу от Прикаспийской впадины открылась широкая устойчивая связь Восточно-Европейского морского бассейна, имевшего бореальное происхождение, с морями Тетис. Это привело к появлению в нижнем келловее Кавказа и Средней Азии смешанных бореально-тетических комплексов аммонитов. По-видимому, именно с территории Кавказского региона редкие представители высокобореального сем. *Cardioceratidae* и низкобореального сем. *Kosmoceratidae* проникали на территорию Крыма, хотя нельзя исключить и возможность их миграции из суббореальных бассейнов Западной Европы.

В настоящей работе ревизованы и привязаны к зональной и инфразональной суббореальной шкале известные авторам находки бореальных аммонитов из нижнего келловоя Крыма (табл. I; рис. 1). Все они происходят из Судакского сектора Горного Крыма.

Самым ранним бореальным мигрантом на рассматриваемой территории явился *Cadoceras quenstedti* Spath (табл. I, фиг. 10). Единственная его находка происходит из обнажающейся восточнее Судака толщи темных глин с конкрециями сидеритового мергеля, к которым приурочены разнообразные *Macrocephalites*, в том числе – *M. jacquoti* (Douville). Это пока единственный известный в нижнем келловее Крыма представитель кардиоцератид. В суббореальных районах *C. quenstedti* широко распространён в одноименном биогоризонте зоны *Elatmae* Европейской России (Гуляев, 2007; и др.) и зоны *Herveyi* Германии (Mönnig, 2014; и др.). Примечательно, что именно в это время тетические *Macrocephalites* gr. *jacquoti* в свою очередь проникли далеко на север, вплоть до Печорской подпровинции, граничащей с Арктической палеобиогеографической областью (Гуляев, 2007).

Самый ранний на территории Крыма представитель космоцератид – *Keplerites (Gowericeras) sp. ind.* (табл. I, фиг. 3) найден в разрезе недалеко от пос. Новый Свет (Rogov et al., 2002). По облику он соответствует кепплеритам из подзоны *Curtilobus* зоны *Koenigi* суббореальной шкалы. Вероятно, из того же стратиграфического уровня того же района происходит

Европейская Россия (Гуляев, Ипполитов, 2013)		Крым	Зоны
Зоны	Биогоризонты	Уровни присутствия бореальных аммонитов	Зоны
CALLOVIENSE	<i>C. enodatum aeeta</i>	<i>Catasigaloceras enodatum planicerclus</i> , <i>Gulielmiceras distans</i>	GRACILIS
	<i>C. enodatum enodatum</i>		
	<i>C. enodatum planicerclus</i>		
	<i>Pr. cracoviensis</i> <i>C. pagei</i>		
	<i>S. kiselevi nom.provis.</i>		
<i>S. calloviense s.l.</i>			
KOENIGI	<i>K. galilaei s.l.</i>	<i>Keplerites curttilobus</i>	
	<i>K. crucifer</i>		
	<i>K. curttilobus</i>		
	<i>K. indigestus</i>		
	<i>K. gowerianus</i>		
	<i>K. metorchus</i>		
SUBPATRUUS	<i>K. toricellii</i>	BULLATUS	
	<i>C-ch. uzhovkensis</i>		
	<i>C-ch. subpatruus</i>		
	<i>C-ch. surensis II</i> <i>C-ch. surensis I</i>		
ELATMAE	<i>C-ch. tschernyschewi</i>		<i>Cadoceras quenstedti</i>
	<i>P. vasily nom.provis.</i>		
	<i>P. elatmae</i>		
	<i>Cad. quenstedti</i>		
	<i>P. primaevum</i> <i>M. jacquoti</i>		
	<i>P. poultoni</i>		

Рис. 1. Уровни присутствия бореальных аммонитов в нижнем келловее Крыма в сопоставлении с суббореальной инфразональной шкалой Европейской России.

K.(G.) curttilobus (Buckman) (табл. I, фиг. 1), хранящийся в крымской коллекции Палеонтолого-стратиграфического музея СПбГУ.

Небольшая выборка космоцератид была собрана А.Ф. Слудским из верхов нижнего келловоя окрестностей г. Карадаг (1911 г.) (табл. I, фиг. 4-9). Она включает 3 экз. *Catasigaloceras enodatum planicerclus* Buckman и 5 экз. его микроконха *Gulielmiceras distans* (Tintant). Сам

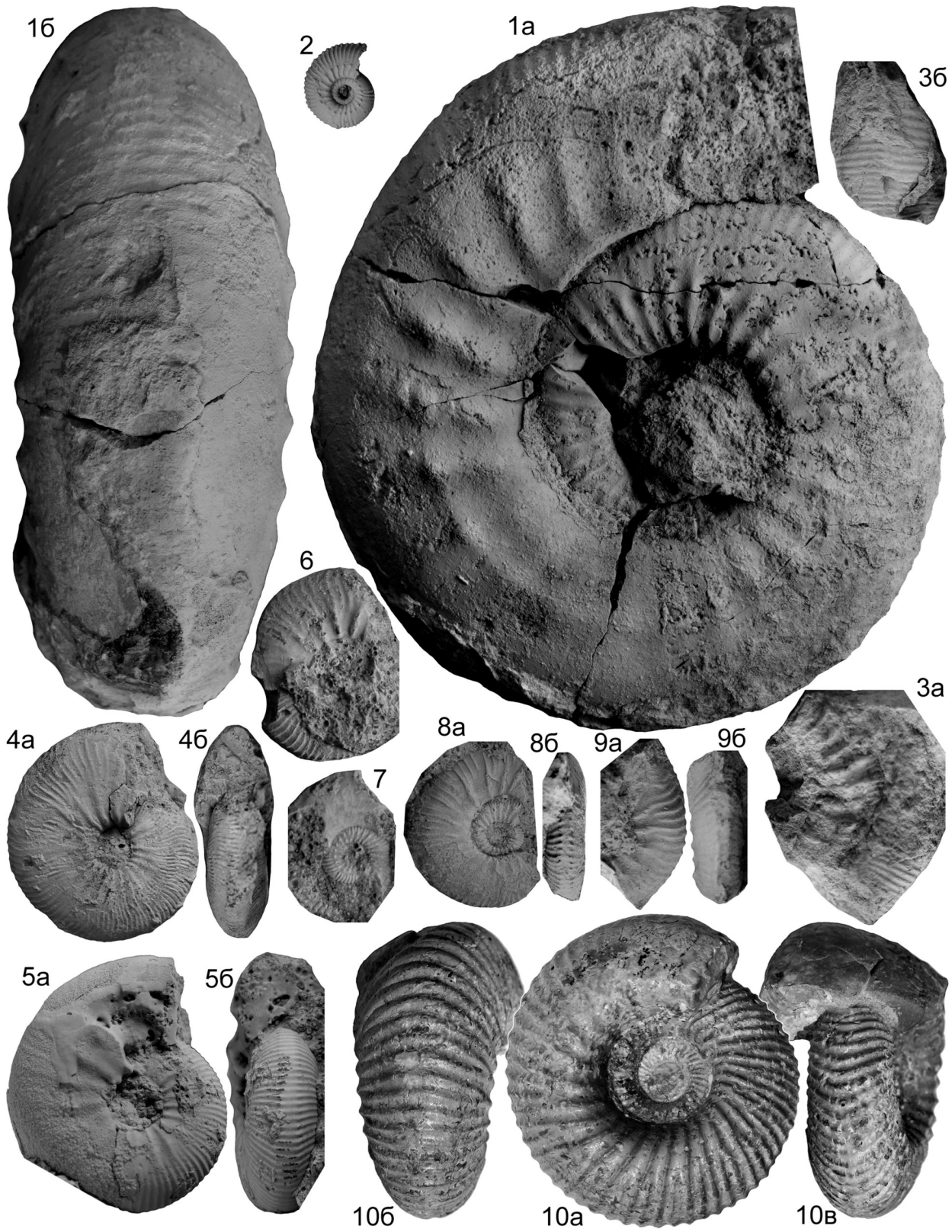


Таблица I.

Бореальные аммониты нижнего келловея Крыма (все изображения в натуральную величину):

Фиг. 1. *Keplerites (Gowericeras) curtilobus* (Buckman), экз. № 408 (Палеонтолого-стратиграфический музей СПбГУ, материалы Тренина); ? Судакский р-н; зона Gracilis, подзона Voulensis.

Фиг. 2. *Gulielmiceras* sp. ind., экз. № 107/8—МК 2821 (Музей землеведения МГУ), изображен ранее (Барабошкин и др., 2010, рис. 3.8) как *Gowericeras* sp.; Феодосийский р-н, Янышарская бухта, ~2 км севернее м. Лагерный; зона Gracilis, подзона Patina.

Фиг. 3. *Keplerites (Gowericeras)* sp. ind. (gr. *indigestus-curtilobus*), экз. № CR-6 (ГИН РАН), изображен ранее (Rogov et al., 2002, fig. 4.1) как *Keplerites* sp. ind.; Судакский р-н, ~1,5 км северо-восточнее пос. Новый Свет; зона Gracilis, подзона Voulensis.

Фиг. 4, 5. *Catasigaloceras enodatum planicerclus* Buckman: 4 — экз. № БП-07723, изображен ранее (Рогов, 2004, табл. 1, фиг. 1) как *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum crispatum* (Buckman); 5 — экз. № ГГМ-0862-178/БП-08040 (ГГМ РАН), колл. А.Ф. Слудского; Феодосийский р-н, г. Карадаг; зона Gracilis, подзона Patina.

Фиг. 6-9. *Gulielmiceras distans* (Tintant): 6 — экз. № БП-07960; 7 — экз. № ГГМ-0862-174/БП-08036; 8 — экз. № БП-08036; 9 — экз. ГГМ-0792-5/БП-07727, изображен ранее (Рогов, 2004, табл. 2, фиг. 1) как *Kosmoceras (Gulielmina)* sp.; место хранения, местонахождение и стратиграфическая приуроченность те же.

Фиг. 10. *Cadoceras quenstedti* Spath, экз. из частной коллекции С. Касьянчука (г. Судак, фотографии любезно предоставлены автором находки); Судакский р-н, южная оконечность п-ова Меганом; зона Bullatus, нижняя часть.

Слудский (1917, с. 29), видимо, этих аммонитов упоминает как *Kosmoceras* и/или *Keplerites*. Изображения двух из них были опубликованы ранее (Рогов, 2004). Еще одна и последняя опубликованная находка нижнекелловейских космоцератид в Крыму — *Gulielmiceras* sp. ind. (табл. I, фиг. 2) происходит из разреза восточнее Коктебеля (Барабошкин и др., 2010). По облику этот аммонит относится к ранним представителям данного микроконхового рода и, по-видимому, приурочен к тому же стратиграфическому уровню, что и сборы Слудского.

Таким образом, на существующем материале в раннем келловее Крыма можно установить три инвазии бореальных аммонитов. Первая — приходится на гемеру *C. quenstedti*, вторая — на гемеру *K. curtilobus* и третья самая сравнительно массовая — на гемеру *C. enodatum planicerclus*. Примечательно, что времени последней инвазии приблизительно соответствует появление *Catasigaloceras* sp. в Западной Болгарии (Metodiev et al., 2014).

Авторы признательны И.А. Стародубцевой (ГГМ РАН), Г.М. Гатаулиной и В.Б. Ершовой (СПбГУ) и С. Касьянчуку (г. Судак) за предоставление материала. Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант 15-05-06183.

Список литературы

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. Второе Всероссийское совещание: научн. мат-лы. Ярославль: ЯГПУ, 2007. С. 49–58.

Гуляев Д.Б., Инполитов А.П. Детальная биостратиграфия нижнего келловея района Каневских дислокаций (Черкасская обл., Украина) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. Научн. мат-лы. Екатеринбург: “ИздатНаукаСервис”, 2013. С. 65–72.

Барабошкин Е.Ю., Рогов М.А., Милеев В.С. К характеристике фауны Ammonitico Rosso из келловея (средняя юра) в районе пос. Планерское (Восточный Крым) // Вестн. МГУ. Сер. 4. Геология. 2010. № 4. С. 12–17.

Рогов М.А. Очерк стратиграфии средней-верхней юры судакского сегмента Горного Крыма (прил. к статье: Милеев В.С., Барабошкин Е.Ю., Розанов С.Б., Рогов М.А. Положение палеовулкана Карадаг в структуре Горного Крыма) // Карадаг. История, геология, ботаника, зоология. Кн. 1. Симферополь: Сонат, 2004. С. 84–93.

Слудский А. Новые данные по геологии и палеонтологии Карадага (Статья 3-я о Карадаге) // Тр. Карадагской научн. станции им. Т.И. Вяземского. 1917. Вып. 1. С. 27–32.

Metodiev L., Koleva-Rekalova E., Ivanova D., Dochev D., Velev S., Dimitrov I. Middle Jurassic fossil and depositional record from the area of the Zimevitsa Plateau (West Balkan Mountains), West Bulgaria // Bul. Shkencave Gjeol. № 2. Spec. Issue. Proceed. XX SVGA Congress, Tirana, Albania. 2014. P. 65–68.

Mönnig E. The stratigraphy of the Bathonian-Callovian boundary (Middle Jurassic) in Northern Germany // N. Jb. Geol. Paläont. Abh. Bd. 274. Hft. 2-3. 2014. P. 271–290.

Rogov M.A., Mileev V.S., Rosanov S.B. Lower Callovian of East Crimea: new data on the ammonite fauna and biostratigraphy // Proc. XVII Congress Carpathian-Balkan Geol. Assoc., Bratislava. September 1st-4th 2002. CD. 2002. 6 p.

THE BOREAL LOWER CALLOVIAN AMMONITES OF CRIMEA

D.B. Gulyaev and M.A. Rogov

Lower Callovian records of Boreal Cardioceratidae and Kosmoceratidae from Crimea are reviewed. They include the index species of zonal and infrazonal Subboreal European scales, i.e. *Cadoceras quenstedti*, *Keplerites (Gowericeras) curtilobus*, and *Catasigaloceras enodatum planicerclus* with its microconch *Gulielmiceras distans*. These records suggest three invasions of Boreal ammonites to Crimea, in the *C. quenstedti*, *K. curtilobus* and *C. enodatum planicerclus* Hemerae.

ОБ АММОНИТАХ ВЕРХНЕЙ ЮРЫ ОКРЕСТНОСТЕЙ КОЛОМЕНСКОГО (МОСКВА)

А.А. Школин

ФГУНПП «Аэрогеология», Москва
maleo@mail.ru

Находящийся на юго-востоке г. Москвы, по правому берегу р. Москвы живописный музей-заповедник «Коломенское» (район бывш. сел Коломенское и Дьяково) (рис. 1), кроме знаменитых исторических памятников, замечателен и в геологическом отношении и издавна, с начала XIX в., привлекал внимание многих исследователей. Как в прошлом, так и по настоящее время это популярное место различных геолого-географических экскурсий, маршруты которых описаны во многих изданиях, из них наиболее полные очерки имеются в работах Б.М. Даньшина (1941), а также А.А. Борзова, Б.Н. Семихатова, В.А. Апродова и др. Кроме того, здесь, в отличие от многих других районов Москвы, до сих пор сохранились обнажения верхней юры (оксфордский и волжский ярусы) и нижнего мела (готеривский-аптский ярусы), причем в юре наблюдаются места многочисленных ископаемые, в т.ч. аммониты. Здесь же расположен типовой разрез подмосковной и коломенской свит оксфорда и дьяковской толщи мела (скв. 17). Однако до последнего времени аммониты верхней юры были отсюда изучены недостаточно: описаны отдельные представители из оксфорда, средней волги, а сам этот район считался малопригодным для детальных наблюдений (Давиташвили, 1926; Митта, 1993). При проводимом в последние годы автором изучении ряда обнажений, в т.ч. появившимся благодаря работам по благоустройству набережной р. Москвы, были получены новые данные по их детальной стратиграфии, особенно для волжского яруса (Школин и др., 2014; Рогов и др., 2013). Составленный сводный разрез расчленен на свиты и толщи, согласно Унифицированной стратиграфической схеме (Митта и др., 2012); по сборам аммонитов проведено зональное и инфразональное подразделение (рис. 2). Выявленные последовательности аммонитовых комплексов в целом имеют большое сходство с таковыми для всего Подмосковья и шире, Русской платформы, но имеются и новые данные.

Верхнеоксфордские отложения сложены (снизу вверх) подмосковной, коломенской и макарьевской свитами, причем выходы первых двух здесь отмечены впервые. Аммониты представлены обычно отпечатками перламутровых раковин в глинах, реже в фосфоритах. Черные сланцеватые глины с пиритом и фосфоритами (до 2-3 м) подмосковной свиты (п. 1)

с отпечатками *Amoeboceras ilovaiskii* (Sokolov), *A. cf. alternoides* (Nikitin), *Perisphinctes (Dichotomosphinctes) elisabethae* de Riaz (зона *A. alternoides*, подзона *A. ilovaiskii*), в нарушенном залегании обнажаются в русле реки при спаде воды. Коломенская свита (п. 2): серые алевролитистые «фукоидные» глины с глауконитом (видимая мощность до 0.6 м) и *Amoeboceras ovale* (Quenstedt), *A. serratum* (Sowerby), *A. koldeweyense* Sykes et Callomon, *Perisphinctes (P.) cf. variocostatum* (Buckland) (верхняя часть зоны *A. serratum*) отмечены в выемках в основании склона берега. Макарьевская свита (п. 3–4), сложенная толщей черных плотных слюдястых глин (до 4-5 м), наблюдалась с нижним и верхним контактами. Внизу – с *Amoeboceras regulare* Spath, *A. cf. frebaldi* Spath и др., крупной *Ringsteadia brandesi* (Salfeld) (зона *A. regulare*), выше с *A. rosenkrantzi* Spath, *A. tuberculatoalternans* (Nikitin), *A. cf. praebauchini* (Salfeld), *Prorasenia* sp. (зона *A. rosenkrantzi*).

Наиболее полные и детальные данные для волжского яруса получены по обнажениям в ряде оврагов и расчисткам русел ручьев при благоустройстве территории. В овраге, хорошо известном исследователям и любителям палеонтологии, удалось наблюдать наиболее низкие интервалы волжских



Рис. 1. Схема расположения разреза верхнеюрских отложений в районе Коломенского.

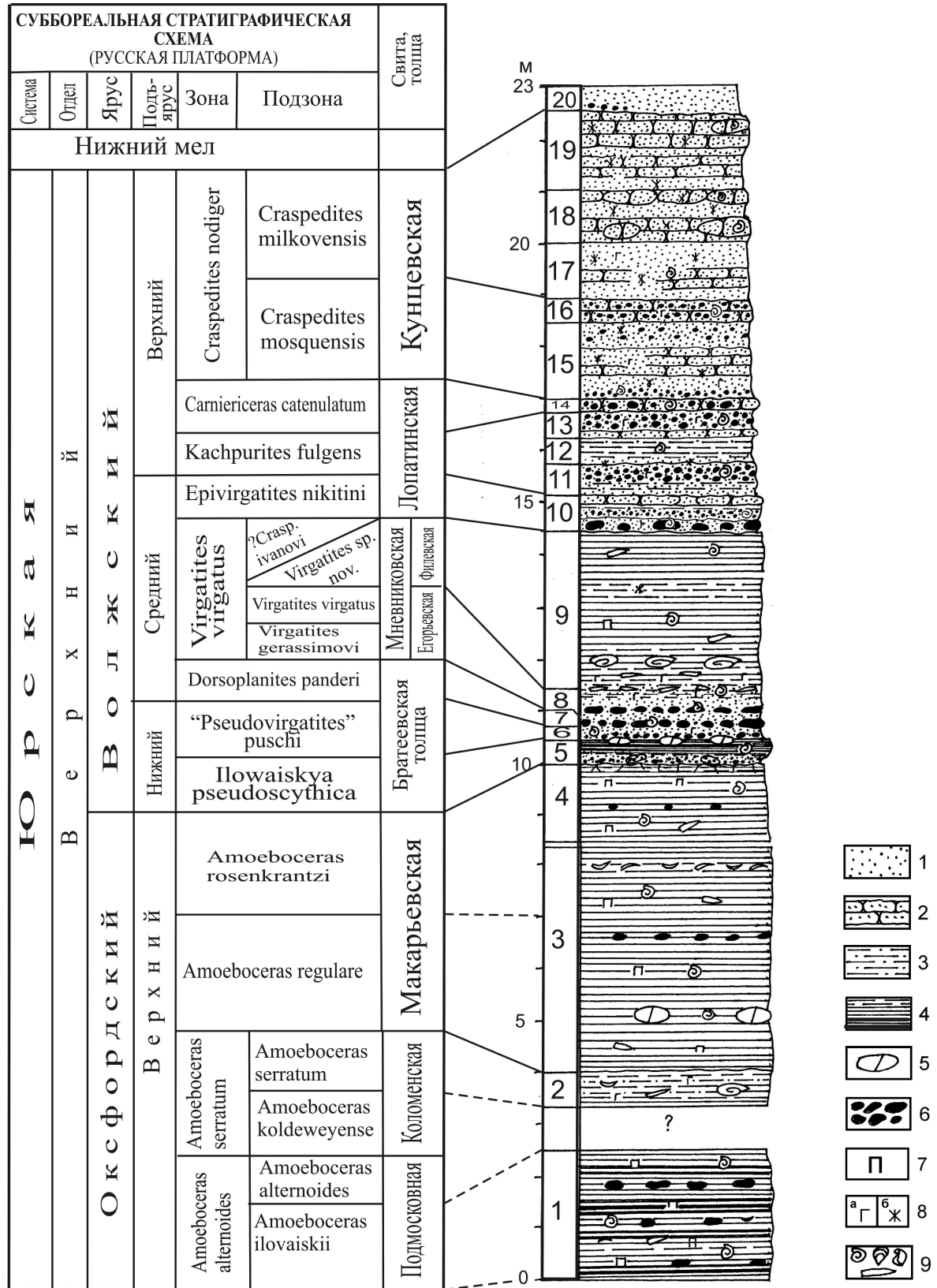


Рис. 2. Схема стратиграфического расчленения сводного разреза верхнеюрских отложений в районе Коломенского (Москва), правый берег р. Москвы. Условные обозначения: 1 – пески; 2 – песчаники; 3 – алевриты и пески алевритистые; 4 – глины и глинистые сланцы; 5 – конкреции мергеля; 6 – желваки и гальки фосфоритов; 7 – конкреции пирита; 8а – глауконит; 8б – ожелезнение; 9 – фаунистические остатки: аммониты, белмениты, двустворки, брахиоподы.

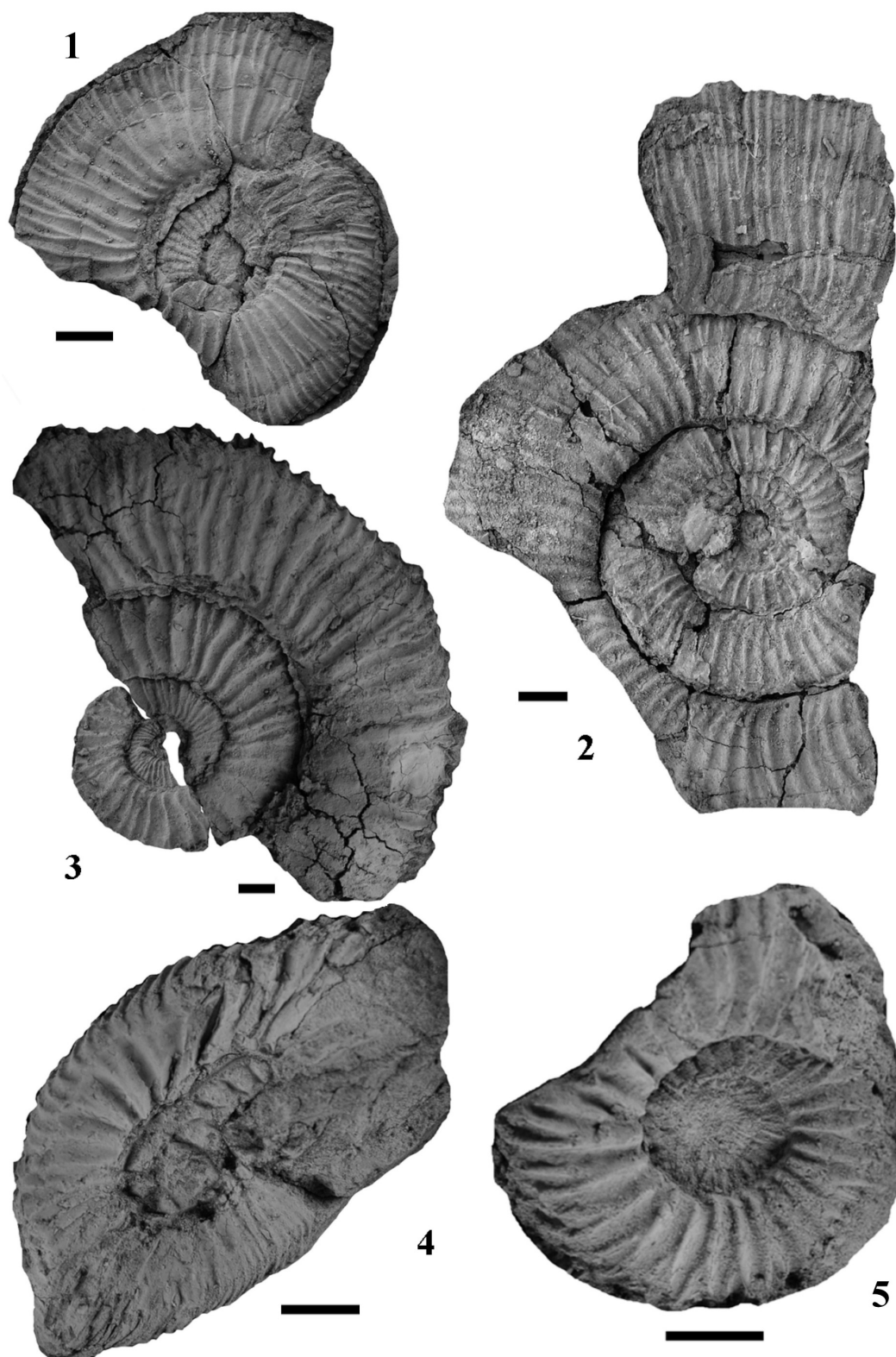


Таблица I.

Фиг. 1–5. Аммониты из нижеволжского подъяруса из р-на Коломенского, г. Москва: 1 – *Plovaiskya pseudoscythica* (Plovaisky), деформированная раковина (сл. 5); 2 – *Plovaiskya ianschini* (Plovaisky), деформированное ядро; 3 – «*Pseudovirgatites*» *passendorferi* Kutek et Zeiss (сл. 6); 4 – «*Pseudovirgatites*» cf. *zarajskoides* Kutek et Zeiss; 5 – *Danubisphinctes* aff. *masoviensis* (Kutek et Zeiss). 1, 2 – зона *Plovaiskya pseudoscythica*, 3–5 зона *Pseudovirgatites puschi*; сборы и колл. А.А. Школина. Шкала 1 см.

отложений. Здесь, в прослое глинистых сланцев с конкрециями мергеля в кровле (сл. 5, мощн. 0.2–0.25 м), отделенном от оксфорда песком с галькой фосфоритов, найдены деформированные раковины *Plovaiskya pseudoscythica* (Plovaisky) (табл. I, фиг. 1), *I. ianshini* (Plovaisky) (табл. I, фиг. 2) (зона *Pseudoscythica*). В залегающих выше глауконитовых алевролитах (сл. 6, до 0.3 м.), с окатанными фосфоритами собраны (в основной породе) представители рода “*Pseudovirgatites*” (“*P.*” *tenuicostatatum* (Mikhailov), “*P.*” cf. *puschi* Kutek & Zeiss, “*P.*” *passendorferi* Kutek & Zeiss (табл. I, фиг. 3), “*P.*” cf. *zaraiskoides* Kutek & Zeiss (табл. I, фиг. 4), а также груборебристые формы, близкие к роду *Danubisphinctes* (табл. I, фиг. 5) (зона *Puschi*). Таким образом, впервые для Москвы и Подмосковья здесь (а также в других разрезах) установлено присутствие зон нижневолжского подъяруса. Для залегающего выше прослоя фосфоритов (сл. 7) уже характерны многочисленные аммониты средневолжской зоны *Panderi* (*Dorsoplanites panderi* (Eichwald), *D. dorsoplanus* (Vischniakoff), *Zarajskites scythicus* (Vischniakoff), *Z. quenstedti* (Rouillier et Fahrenkohl), *Pavlovia pavlovi* (Michalsky)) и др. Очевидно, такой тип разреза с указанным выше прослоем «горючих сланцев», издавна упоминаемым в данном районе (Розанов, 1913; и др.), приурочен к более погруженным участкам палеорельефа. Для данного интервала, обычно относимого в Подмосковье к «костромской свите», нами ранее предложено название братеевская толща с типовым разрезом в Коломенском (сл. 5–7).

Вышележащая мневниковская свита (сл. 8–9) охарактеризована обильными аммонитами и относится к зоне *Virgatites virgatus*. Она сложена: внизу пачкой глауконитовых песков (до 0.7 м) с прослоем фосфоритов (егорьевская толща), в которых преобладает *Virgatites gerassimovi* Mitta (подзона и биогоризонт *V. gerassimovi*), выше на уровне со скоплением ростров белемнитов – более частые *Virgatites virgatus* (Buch), *Dorsoplanites rosanovi* Gerasimov, *D. serus* Gerasimov (подзона и биогоризонт *V. virgatus*). Выше – плотные черные глины (до 3.0 м) (филёвская толща), с разнообразными *Virgatites*, в т.ч. крупными формами, описанными как *V. rosanovi* Mikhailov, 1957, а также своеобразными мелкими аммонитами, обычно относимыми к роду *Craspedites* (“*C.*” *ivanovi* Gerasimov, “*C.*” *pseudofragilis* Gerasimov) (подзона и биогоризонт “*C.*” *ivanovi*).

В основании залегающей выше с размывом лопатинской свиты (сл. 10–14, до 2.5 м) – пачка песков зеленых глауконитовых (до 0.5–0.6 м) с фосфоритами, внизу крупными плотными, вверху мелкими песчанистыми. Внизу найдены *Epivirgatites bipliciformis* (Nikitin), выше *E. lahusei* (Nikitin), а также *Lomonossovella lomonossovi* (Vischniakoff) (зона *E. nikitini*). В верхне-волжской части разреза, отвечающей зоне *Kachpurites*

fulgens, сложенной буровато-зелеными песками с мелкими фосфоритами и прослоем глины алевроитовой (до 1.5–1.6 м), может быть прослежена последовательность пяти биогоризонтов по видам рода *Kachpurites*. В кровле свиты прослой песчаника фосфатизированного (до 0.15 м) с *Garniericeras catenulatum* (Fischer), *Craspedites subditus* (Trautschold) (зона *G. catenulatum*). Зоне *Craspedites nodiger*, по находкам характерных аммонитов, соответствует кунцевская свита (до 5.0–5.5 м). Ее нижняя часть сложена песками глауконитовыми слюдястыми оранжево-бурыми с мелкими фосфоритами (сл. 15–16, до 2 м) с *Craspedites mosquensis* Gerasimov, *C. tryptichus* (Nikitin), частыми *Garniericeras subclypeiforme* (Milaschewich) (подзона *C. mosquensis*). В верхней части, представленной пачкой желто-оранжевых песков и ожелезненных бурых песчаников (сл. 17–19, до 3.0–3.5 м) на разных уровнях встречены ядра аммонитов, среди которых преобладают *C. parakaspuricus* (Trautschold) и *C. nodiger* (Eichwald), более редкие *C. kaspuricus* (Trautschold), *C. milkovensis* (Stremoukhov), *Garniericeras subclypeiforme* (Milaschewich) (подзона *C. milkovensis*). Общая мощность волжского яруса около 12–13 м.

В заключение следует указать на район Коломенского как пример очень информативного в стратиграфическом и палеонтологическом плане верхнеюрского разреза в г. Москве, требующего дальнейшего изучения.

Список литературы

- Давиташвили Л.Ш. К вопросу о зональном подразделении верхнего оксфорда Среднерусской области // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1926. Т. IV. № 3–4. С. 282–293.
- Даньшин Б. М. Геологическое строение района Коломенское – Котлы в окрестностях Москвы // Изв. Моск. геол. упр. 1941. Т. VII. С. 3–34.
- Митта В.В. Аммониты и зональная стратиграфия средне-волжских отложений Центральной России. Киев: Геопрогноз, 1993. 132 с.
- Михайлов Н.П. Зоны подмосковного портланда // Бюлл. МОИП. Отд. геол. 1957. Т. XXXII. № 5. С. 143–159.
- Рогов М.А., Школин А.А., Малёнкина С.Ю. Новые данные по стратиграфии волжского яруса верхней юры в разрезах г. Москвы и Подмосковья // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург: ИздатНаука сервис, 2013. С. 191–196.
- Розанов А.Н. О зонах подмосковного портланда и о вероятном происхождении портландских фосфоритовых слоев под Москвой // Мат–лы к позн. геол. строения Российск. имп. 1913. Вып.4. С. 17–103.
- Школин А. А., Малёнкина С. Ю. О геологическом строении и стратиграфии отложений юры-мела в окрестностях Коломенского (Москва) // Проблемы региональной геологии Северной Евразии. М.: РГГРУ, 2014. С. 76–80.

**AMMONITES FROM THE UPPER JURASSIC OF THE VICINITY
OF KOLOMENSKOE (MOSCOW)**

A.A. Shkolin

New data on the Upper Jurassic ammonite stratigraphy of the well-known Kolomenskoe locality are reported. The composite section was subdivided into formations and strata and zonal and infrazonal divisions. Identified sequences of ammonite assemblages are as a whole very similar to those for the entire Moscow region and the Russian platform, although there are several new records.

АММОНИТЫ И РАСЧЛЕНЕНИЕ ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЙ ЮРЫ И МЕЛА НИЖНЕГО ТЕЧЕНИЯ Р. УНЖА (КОСТРОМСКАЯ ОБЛАСТЬ)

В.В. Митта

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

Первое описание разрезов пограничных отложений юры и мела низовьев Унжи в Костромской губ. составил С.Н. Никитин (1885). Позднее эти обнажения посещались многими видными геологами и палеонтологами — А.П. Павловым, Н.А. Богословским, А.П. Ивановым, А.М. Жирмунским, М.И. Соколовым, П.А. Герасимовым и другими. О значении этих разрезов свидетельствует количество впервые описанных отсюда новых видов аммонитов *Olcostephanus triptychus* Nikitin, *O. unshensis* Nikitin, *Polyptychites craspeditoides* Girmounsky, *Praesurites nikitini* Gerasimov et Mitta, *Praetollia olivikora* Mitta, двустворчатых *Aucella unshensis* Pavlow, *Pseudomonotis subtilis* Gerasimov, иглокожих *Rhabdocidaris lahuseni* Gerasimov. Биостратиграфическое значение мезозойских разрезов нижнего течения Унжи определяется их наибольшей полнотой на северной окраине Московской синеклизы. Эти обнажения планомерно изучались мною на протяжении последних двух десятилетий, собранная коллекция аммонитов насчитывает более 2000 экз. Получены новые данные о систематическом составе и вертикальном распределении аммонитов.

На правом берегу р. Унжа (Макарьевский р-н Костромской обл.) у д. Ефимово вскрываются породы верхней юры и нижнего мела, нередко скрытые под оползнями четвертичных отложений (рис. 1). Над урезом воды здесь обнажается глина темно-серая известковистая, с мелким раковинным детритом и давленными раковинами и отпечатками *Amoeboceras* spp. (сл. 1, нижний кимеридж). Выше с размывом залегают породы волжского яруса, начинающиеся глиной черной опесчаненной, в подошве с однорядным прослоем гальки фосфорита черного; встречаются фрагменты окатанных ростров *Lagonibelus* cf. *volgensis* (d'Orbigny) (сл. 2, вероятно, зона *Virgatus*). Перекрывает этот слой обычно песчаник зеленовато-темно-серый и черный, глауконит-фосфоритовый, крепкий плитообразный (сл. 3, зона *Nikitini*), по простиранию переходящий в отдельные фосфоритовые стяжения и выклинивающийся. Аммониты в песчанике представлены фосфоритовыми и реже кальцитовыми ядрами: *Epivirgatites* sp., «*Praetollia*» *olivikora* Mitta, *Laugeites* cf. *stschurowskii* (Nikitin), *Dorsoplanites* cf. *rosanovi* Gerasimov. Выше располагается песок зеленовато-темно-серый до черного, глауконитовый, с рассеянными в толще стяжениями фосфатизи-

рованного песчаника (от рыхлого до очень крепкого), иногда переполненного рострами *Acroteuthis russiensis* (d'Orbigny) и раковинами двустворок, преимущественно *Buchia* sp. и *Camptonectes* sp., реже с остатками аммонитов. По аммонитам слой хорошо подразделяется на две неравные части. Большая нижняя часть (4а, зона *Fulgens*) содержит фосфоритовые раковины *Kachpurites fulgens* (Trautschold) (табл. I, фиг. 4), *Craspedites* ex gr. *okensis* auct. non d'Orbigny, *Garniericeras catenulatum* (Fischer), *Laugeites* sp. nov. (табл. I, фиг. 2), обычно хрупкие, рассыпающиеся при извлечении из породы. Здесь встречены также фрагменты переотложенных *Laugeites* sp., *Dorsoplanites* cf. *rosanovi* (Gerasimov) (в том числе с парным аптихом в жилой камере), *Epivirgatites* cf. *bipliciformis* (Nikitin) (табл. I, фиг. 5), *Lomonossovella* sp., в более крепкой фосфоритовой породе. В верхней части (4б, зона *Subditus*) многочисленны фосфатизированные раковины *Craspedites okensis* auct. non d'Orbigny, *C. jugensis* (Prigorovsky), *C. subditoides* (Nikitin), *Garniericeras catenulatum* (Fischer), сохранившие перламутровый слой.

Ниже по течению, к д. Огарково, все указанные слои постепенно скрываются под урезом воды. Над ними залегают песчаник пятнисто окрашенный желтовато-красновато-серо-бурый, плитообразный, глауконит-фосфоритовый, внизу и по простиранию переходящий в песок глинистый глауконитовый со стяжениями темно-серого фосфорита (зона *Nodiger*). По всей толще *Garniericeras subclypeiforme* (Milaschewitch). В нижней части (5а, подзона *Mosquensis*) встречены преимущественно *Craspedites mosquensis* Gerasimov (табл. I, фиг. 8), для верхней части (5б, зона *Nodiger*) характерны многочисленные *C. nodiger* (Eichwald), *C. ex gr. nodiger* (Eichwald), *C. parakachpuricus* Gerasimov (табл. I, фиг. 6), *C. okensis* (d'Orbigny). В интервале верхних 0.15 м изредка встречаются *C. triptychus* (Nikitin), *Hectoroceras* sp. nov. aff. *toljense* (Nikitin) (табл. I, фиг. 3). Аммониты представлены фосфатизированными раковинами, сохранившими перламутр; в сл. 5б нередко выполнены кальцитом. На размытой поверхности слоя встречаются эродированные фосфоритовые ядра *Praesurites* spp., реже *Hectoroceras kochi* Spath.

Волжский ярус с размывом перекрывает глина синевато-серая и бурая, плотная опесчаненная, переходящая по простиранию в глинистый песок и рыхлый песчаник (сл. 6, зона *Tzikwinianus* рязанского яруса).

Найдены переотложенные фосфоритовые ядра *Praesurites* sp. и глинистые ядра *Caseyiceras* cf. *caseyi* Sasonova, *Surites tzikwianus* (Bogoslowsky). Выше залегает песок красновато-желтовато-бурый, глинистый оолитовый, участками и прослоями сцементированный в рыхлый

песчаник, переходящий в глину опесчаненную оолитовую (сл. 7, зона *Undulatopectilis* валанжина). Встречаются стяжения песчаника серого, очень крепкого, и аммониты *Surites simplex* (Bogoslowsky), *Menjaites levis* Sasonova (табл. I, фиг. 7), и др. К₁h?

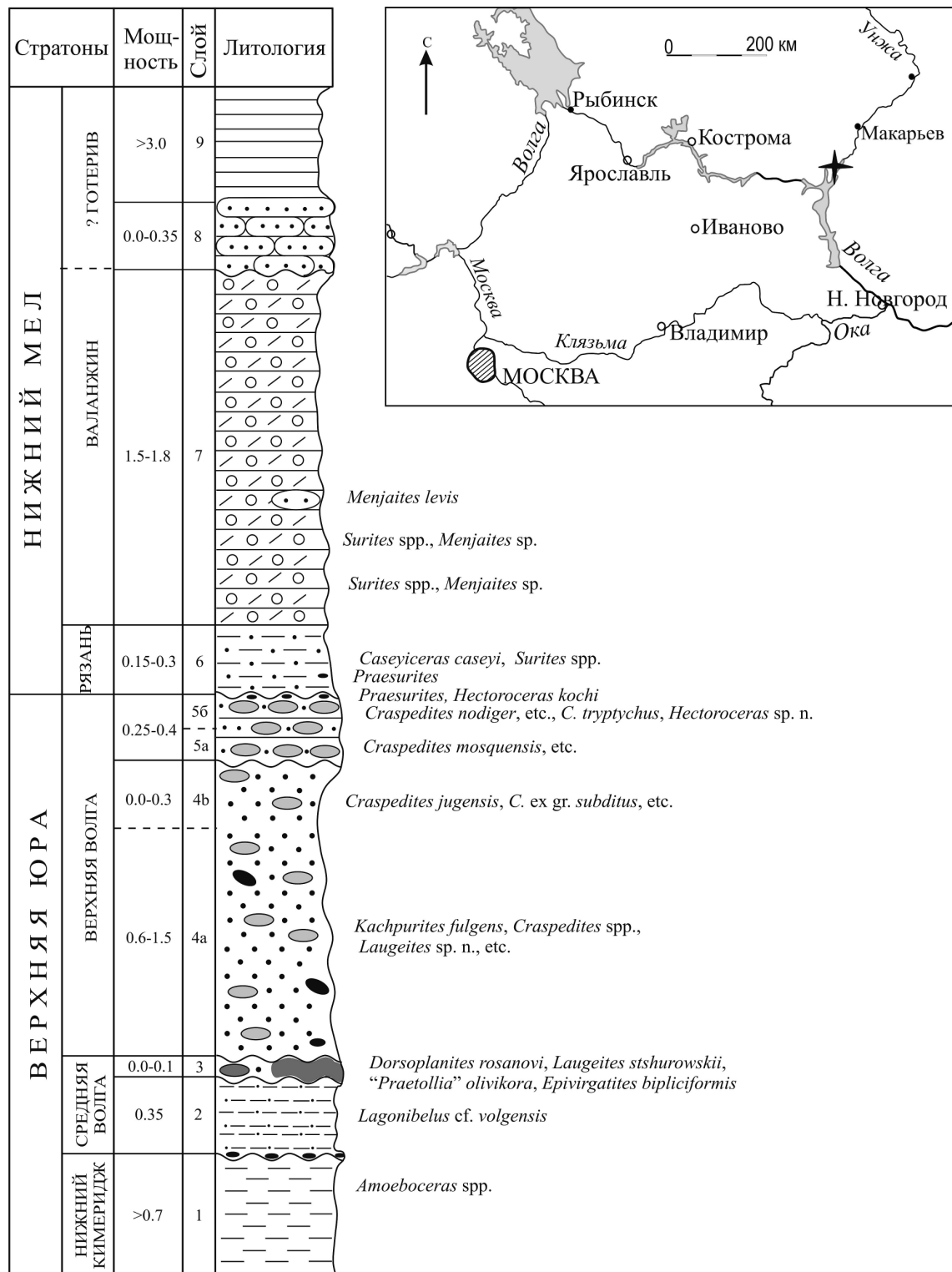


Рис. 1. Разрез верхней юры – нижнего мела в низовьях р. Унжи между дд. Ефимово и Огарково, и схема его расположения. Пояснения в тексте.

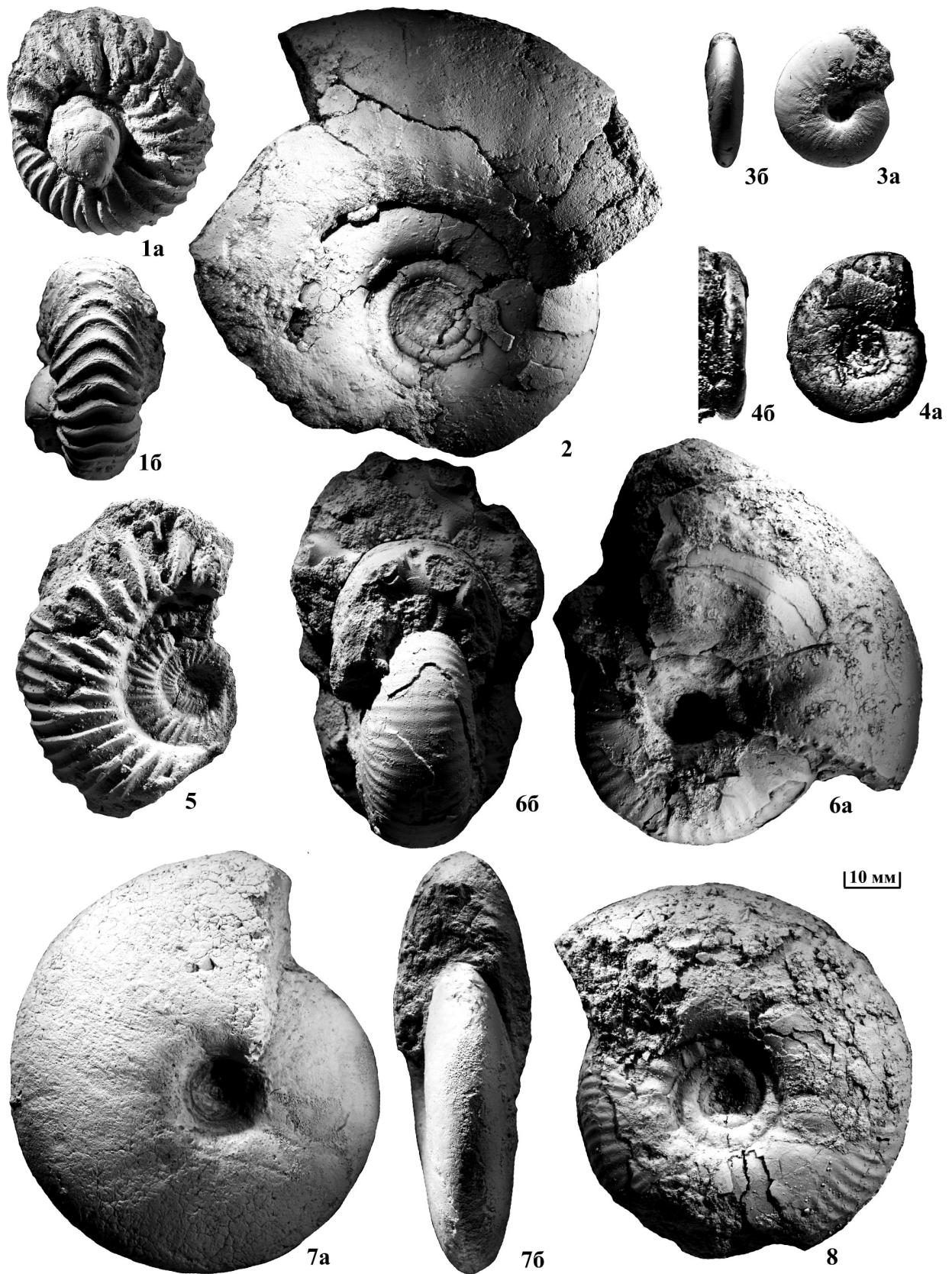


Таблица 1.

- Фиг. 1. *Surites simplex* (Bogoslowsky), № 3990/408 ПИН РАН: 1а – сбоку, 1б – с вентральной стороны; сл. 7 в 0.5 м выше подошвы; валанжин, зона *UndulatoPLICATILIS*.
- Фиг. 2. *Laugeites* sp. (sp. nov.), экз. № 3990/409 ПИН РАН, сбоку; сл. 4а; верхневолжский подъярус, зона *Fulgens*.
- Фиг. 3. *Hectoroceras* sp. nov. aff. *tolijense* (Nikitin), экз. № 3990/410 ПИН РАН, – 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; сл. 5б; верхневолжский подъярус, зона и подзона *Nodiger*.
- Фиг. 4. *Kachpurites fulgens* (Trautschold), экз. № 3990/411 ПИН РАН, – 4а – сбоку, 4б – с вентральной стороны; сл. 4а; верхневолжский подъярус, зона *Fulgens*.
- Фиг. 5. *Epirvirgatites* cf. *bipliciformis* (Nikitin), экз. № 3990/412 ПИН РАН, сбоку; сл. 4а; верхневолжский подъярус, зона *Fulgens* (переотложен).
- Фиг. 6. *Craspedites parakaschpuricus* Gerasimov, экз. № 3990/413 ПИН РАН, ба– сбоку, бб – сечение оборотов; сл. 5б; верхневолжский подъярус, зона и подзона *Nodiger*.
- Фиг. 7. *Menjaites levis* Sasonova, экз. № 3990/414 ПИН РАН; осыпь сл. 7.
- Фиг. 8. *Craspedites mosquensis* Gerasimov, экз. № 3990/415 ПИН РАН; сл. 5а; зона *Nodiger*, подзона *Mosquensis*.

Завершается разрез мезозоя песчаником серым неяснотонкослоистым (сл. 8), перекрытым толщей глины серой и темной-серой, тонкослоистой, слюистой (сл. 9). Ископаемых в этих слоях, условно отнесенных к готериву, не обнаружено.

Наши исследования позволяют:

1. Впервые выделить в нижнем течении Унжи (и во всем Костромском Поволжье) зоны *Epirvirgatites nikitini* и *Kachpurites fulgens* волжского яруса. Из зоны *Nikitini* («нижней фосфоритовой плиты») происходят аммониты, ошибочно определенные мною ранее (Митта, 2004, 2005) как *Praetollia* [= ?*Epirvirgatites*] и *Chetaites* [= *Laugeites*] из базальной части рязанского яруса. Находки *Laugeites* в песках зоны *Fulgens* подтверждают данные об их распространении в верхневолжском подъярусе, полученные ранее для Ульяновского Поволжья (Киселев, Рогов, 2005).

2. Впервые установить распространение в зоне *Nodiger* («верхней фосфоритовой плите») первых представителей *Hectoroceras*, рода, до того достоверно известного только из нижнего мела (рязанского яруса: *H. tolijense* (Nikitin), *H. kochi* Spath).

3. Уточнить объем выделенной в объеме зоны *Surites tzikwinianus* (Унифицированные ..., 1993) *огарковской толщи* (стратотип – разрез по берегу р. Унжи под д. Огарково; пески оолитовые и песчаники, переходящие в оолитовый мергель, мощностью до 3 м). Предлагается расширить возрастной интервал толщи от зоны *Surites tzikwinianus* рязанского яруса до зоны *Delphini-*

tes undulatoPLICATILIS нижнего валанжина включительно (рис. 1, сл. 6-7). Возрастным и литологическим аналогом огарковской толщи является *пехоркинская толща* Среднего Поволжья (Митта, 2014).

Работа выполнена при поддержке Программы Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов», подпрограмма 2.

Список литературы

- Киселев Д.Н., 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.
- Митта В.В. О последовательности комплексов аммонитов в пограничных отложениях юры и мела Московской синеклизы // Палеонтол. журн. № 5. 2004. С. 17–24.
- Митта В.В. Новые данные о возрасте подошвы рязанского яруса // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2005. Т. 13. № 5. С. 51–59.
- Митта В.В. О литостратиграфических подразделениях рязанского яруса центральных районов Русской платформы // Проблемы палеоэкол. и историч. геоэкологии. Саратов: СГТУ, 2014. С. 82–91.
- Никитин С. Общая геологическая карта России. Лист 71 // Тр. Геол. ком-та. 1885. Т. 2. № 1. 218 с.
- Унифицированные стратиграфические схемы нижнемеловых отложений Восточно-Европейской платформы. СПб: ВНИГРИ, 1993.

AMMONITES AND THE SUBDIVISION OF THE JURASSIC-CRETACEOUS BOUNDARY BEDS IN THE LOWER REACHES OF THE UNZHA RIVER (KOSTROMA REGION)

V.V. Mitta

The *Epirvirgatites nikitini* and *Kachpurites fulgens* ammonite zones of the Volgian Stage are recognized for the first time in the lower reaches of the Unzha River. The *Epirvirgatites nikitini* Zone contains ammonites previously identified by the author as *Praetollia* [= ?*Epirvirgatites*] and *Chetaites* [= *Laugeites*] from the basal Ryazanian Stage. The *Craspedites nodiger* Zone, terminal in the Volgian Stage, contains the earliest representatives of *Hectoroceras* (*H. sp. n. aff. tolijense* (Nikitin)), usually characteristic of the basal Ryazanian.

НОВЫЕ НАХОДКИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *RIASANITES* (AMMONOIDEA) В ВЕРХНЕМ БЕРРИАСЕ ВОСТОЧНОГО КРЫМА

В.В. Аркадьев

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург
arkadievvv@mail.ru

В Восточном Крыму, на северной окраине г. Феодосия, в карьере «Заводская балка» с давних времен известен разрез берриасских отложений. Здесь вскрыта султановская свита, сложенная однородными серыми карбонатными глинами, которые выше перекрываются наниковской толщей, также сложенной глинами. Наниковская толща, на основании находок аммонитов *Kilianella rouboudiana* (d'Orbigny) и *Neocomites neocomiensis* (d'Orbigny), относится к валанжину.

Т.Н. Богданова в подошвенной части разреза «Заводская балка» обнаружила *Retowskiceras retowskyi* Kvantaliani (Богданова и др., 1984; Аркадьев и др., 2012). Из

нижней части этого разреза также известны аммониты *Dalmsiceras* sp. из сборов В.В. Друщица (Аркадьев и др., 2010, 2012). Эти находки позволили выделить в Восточном Крыму в составе зоны *occitanica* берриасского яруса *slou* с *Tirnovella occitanica* и *Retowskiceras retowskyi* и подзону *Dalmsiceras tauricum* (Аркадьев и др., 2012).

В 2009 г. автором совместно с А.Ю. Гужиковым, А.Г. Маникиным и В.А. Перминовым было проведено комплексное био- и магнитостратиграфическое изучение разреза «Заводская балка» (рис. 1). Одним из результатов этих работ явилось обнаружение в верхней части разреза аммонитов *Neocosmoceras euthymi* (Pictet),

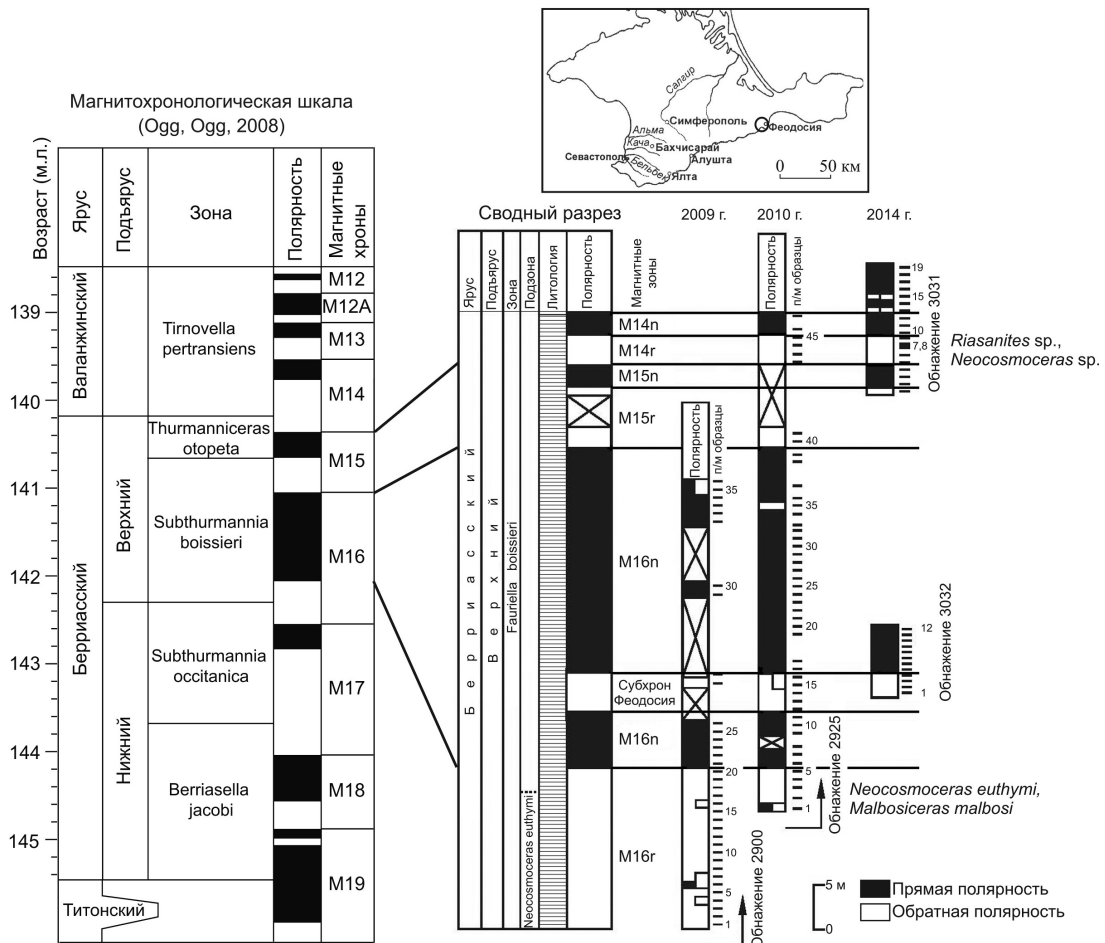


Рис. 1. Схема расположения и сводный био- и магнитостратиграфический разрез берриаса карьера «Заводская балка», Восточный Крым.

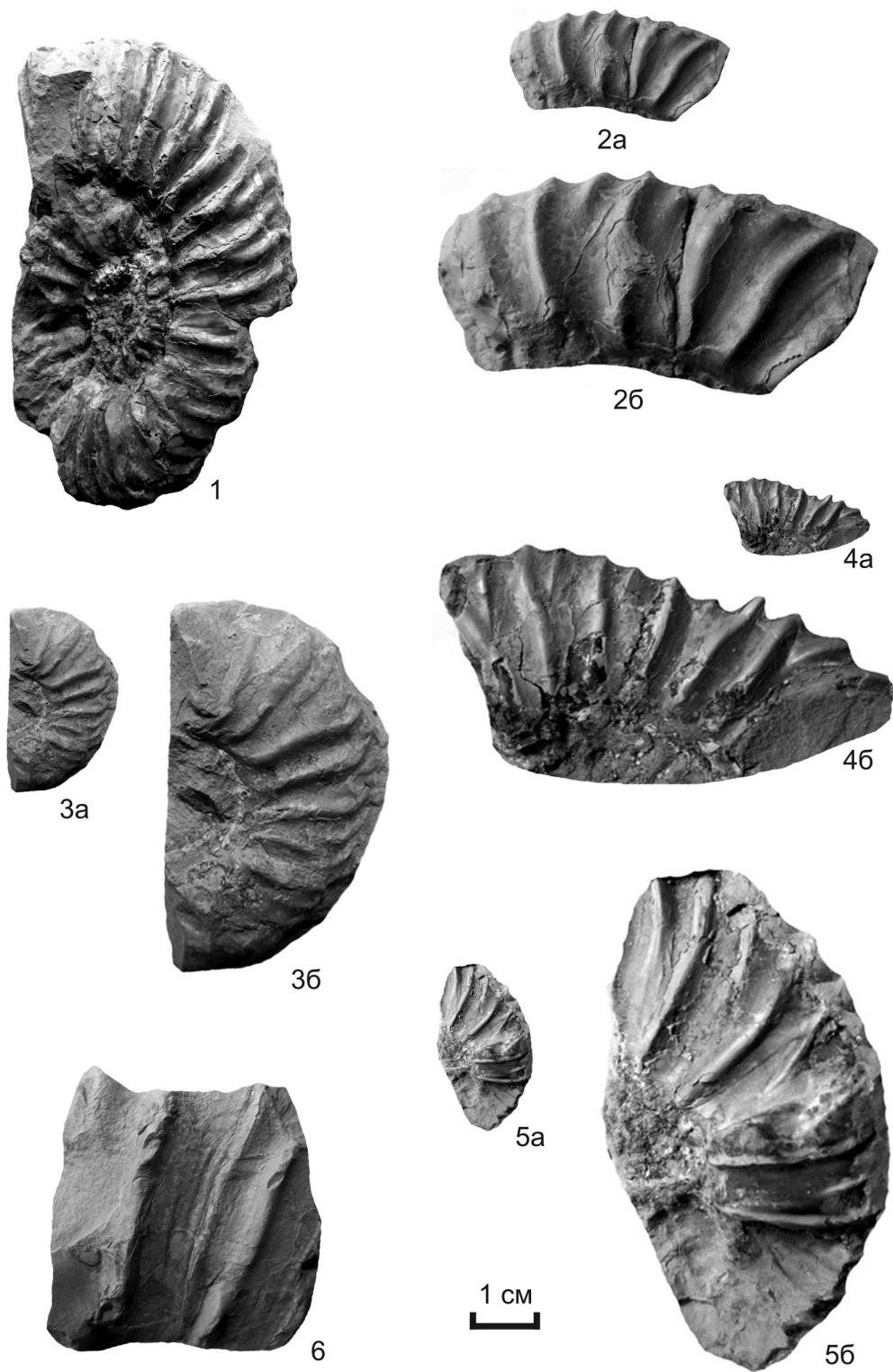


Таблица I.

Фиг. 1-5. *Riasanites* sp., 1 – экз. № 1/409 сбоку (x1); 2 – экз. № 2/409 сбоку: 2a (x1), 2б (x2); 3 – экз. № 3/409 сбоку: 3a (x1), 3б (x2); 4 - экз. № 4/409 сбоку: 4a (x1), 4б (x3); 5 – экз. № 5/409 сбоку: 5a (x1), 5б (x3).

Фиг. 6. *Neocosmoceras* sp., экз. № 7/409 сбоку (x1).

Все: Восточный Крым, Феодосия, карьер «Заводская балка», верхний берриас, зона boissieri.

Fauriella cf. boissieri (Pictet), *Malbosiceras malbosi* (Pictet), характерных для подзоны *Neocosmoceras euthymi* Горного Крыма (Аркадьев и др., 2010), коррелируемой с подзоной *paramimounum* зоны *boissieri* стандартной шкалы Тетис (Reboulet et al., 2014). Работы были продолжены в 2010 году, а в 2014 г. была изучена самая верхняя часть разреза «Заводская балка» (пограничный интервал берриаса — валанжина). Это привело к обнаружению ранее неизвестных здесь уровней разреза. Примерно в 30 м выше уровня находок аммонитов *Neocosmoceras euthymi* найдены аммониты, которые по форме раковины и характерной ребристости отнесены к роду *Riasanites* (табл. I, фиг. 1–5). Неполная сохранность не позволила точно определить вид. Вместе с ними определен обломок крупного аммонита *Neocosmoceras sp.* Это первые находки *Riasanites* в Восточном Крыму. Ранее они были известны лишь из Центрального Крыма (Кванталиани, Лысенко, 1979; Аркадьев и др., 2012), где выше подзоны *Neocosmoceras euthymi* выделяется подзона *Riasanites crassicosatum*.

Магнитостратиграфическое изучение разреза «Заводская балка», проведенное саратовскими геологами, позволило соотнести интервал с *Riasanites sp.* с магнитозонной обратной полярности M14r (рис. 1), низы которой, вместе с магнитозонной M15n в магнитохронологической шкале (Ogg, Ogg, 2008), вслед за работой (Aguado et al., 2000), сопоставляются с подзоной *otopeta* зоны *boissieri* берриаса (Reboulet et al., 2014). Аналогичный вывод о сопоставлении примерно того же интервала в «Заводской балке» с подзоной *otopeta* сделан на основании результатов предварительного анализа распространения фораминифер и палиноморф (устное сообщение А.А. Федоровой и О.В. Шурековой). Эти новые данные чрезвычайно важны, потому что в Центральном Крыму достоверная магнитополлярная характеристика подзоны *Riasanites crassicosatum*, пока отсутствует (Аркадьев и др., в печати). Представители рода *Riasanites* из подзоны *otopeta* неизвестны, а аммонитов, типичных для подзоны *otopeta*, в

Горном Крыму до настоящего времени не обнаружено. Поэтому, основываясь на находках *Riasanites* в Заводской балке, можно говорить лишь о присутствии подзоны *crassicosatum*. Безусловно, этот разрез требует дальнейшего изучения.

Изученная коллекция аммонитов хранится в палеонтолого-стратиграфическом музее Санкт-Петербургского государственного университета под № 409.

Список литературы

- Аркадьев В.В., Багаева М.И., Гужиков А.Ю. и др. Био- и магнитостратиграфическая характеристика разреза верхнего берриаса «Заводская балка» (Восточный Крым, Феодосия) // Вестн. СПбГУ. Сер. 7. Геол., география. 2010. Вып. 2. С. 3–16.
- Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Гужиков А.Ю. и др. Берриас Горного Крыма. СПб.: изд-во «ЛЕМА». 2012. 472 с.
- Аркадьев В.В., Барабошкин Е.Ю., Багаева и др. Новые данные по биостратиграфии, магнитостратиграфии и седиментологии берриасских отложений Центрального Крыма, Белогорский район // Стратиграфия. Геол. корреляция (в печати).
- Богданова Т.Н., Лобачева С.В., Прозоровский В.А., Фаворская Т.А. Берриас Восточного Крыма и граница юры и мела // Пограничные ярусы юрской и меловой систем. М.: Наука, 1984. С. 28–35.
- Кванталиани И.В., Лысенко Н.И. Новый берриасский род *Tauricoceras* // Сообщ. АН Груз. ССР. 1979. Т. 93. № 3. С. 629–632.
- Aguado R., Company M., Tavera J. M. The Berriasian – Valanginian boundary in the Mediterranean region: new data from the Caravaca and Cehegi'n sections, SE Spain // Cretaceous Res. V. 21. 2000. P. 1–21.
- Ogg J., Ogg. G. Late Jurassic (139–169 Ma time-slice). 2008 // URL: http://www.nhm.uio.no/norges/timescale/5_JurCret_Sept08.pdf
- Reboulet S., Szives O., Aguirre-Urreta B. et al. Report on the 5th International Meeting of the IUGS Lower Cretaceous Ammonite Working Group, the Kilian Group (Ankara, Turkey, 31st August 2013) // Cretaceous Res. 2014. V. 50. P. 126–137.

NEW OCCURRENCES OF THE GENUS *RIASANITES* (AMMONOIDEA) IN THE UPPER BERRIASIAN OF THE EASTERN CRIMEA

V.V. Arkadiev

Representatives of the genus *Riasanites* (Ammonoidea) are found for the first time in the Upper Berriasian Zavodskaya Balka section (Feodosiya, Crimea). Based on ammonites, the section studied corresponds to the *boissieri* Zone (*crassicosatum* Subzone), although based on magnetostratigraphic correlation, it is dated as the *otopeta* subzone.

О НАХОДКЕ *DUFRENOYIA FURCATA* (J. DE C. SOWERBY) (DESHAYESITIDAE, AMMONOIDEA) В УЛЬЯНОВСКОМ ПОВОЛЖЬЕ

И.М. Стеньшин¹, Е.Ю. Барабошкин²

¹Ульяновский областной краеведческий музей им. И.А. Гончарова, Ульяновск
cosmopolit4@yandex.ru

²Московский гос. университет им. М.В.Ломоносова, Москва
barabosh@geol.msu.ru

Аптские разрезы Среднего Поволжья, содержащие богатую фауну аммонитов уникальной сохранности, привлекали и привлекают внимание многих исследователей со времен П.М. Языкова. Наиболее важные работы по стратиграфии нижнего апта региона принадлежат И.Ф. Синцову, С.Н. Никитину, А.П. Павлову; основы биостратиграфии этих отложений были заложены И.Г. Сазоновой и А.Е. Глазуновой, а современный вид биостратиграфическая схема приобрела в работе (Барабошкин, Михайлова, 2002). Эта схема основана на филогении представителей двух семейств *Deshayesitidae* и *Ancyloceratidae*, которые одновременно развивались в наиболее глубоководной части Русского моря-пролива, отвечающей территории современного Ульяновского Поволжья.

В части схемы, базирующейся на развитии семейства *Deshayesitidae*, отсутствует самая верхняя зона нижнего апта - *Dufrenoyia furcata*. В то же время для Саратовского Поволжья единичные находки *Dufrenoyia* известны достаточно давно. Синцов (Sinzow, 1909) опубликовал изображение *Hoplites cf. furcatus* из района г. Саратова. Позже эта находка была отнесена к новому виду *D. sinzowi* Лурпов (Луппов, 1949), что было поддержано и последующими исследователями (Богданова, Михайлова, 1999). На присутствие зоны *furcata* указывала и Сазонова, выделявшая ее лишь для района Доно-Медведицких дислокаций в бассейне М. Казанка (Сазонова, Сазонов, 1967).

Первое подтверждение присутствия *Dufrenoyia* на территории Ульяновского Поволжья появилось в 2013 г. При обследовании береговой полосы Куйбышевского водохранилища в окрестностях с. Вырыстайкино Сенгилеевского р-на Ульяновской обл. (рис. 1) в небольшой конкреции была обнаружена давленная раковина аммонита, отнесенная вначале к роду *Deshayesites* Kasansky. После препарирования стало ясно, что это родственник представитель — *Dufrenoyia furcata*, однако отсутствие привязки к разрезу исключало возможность выделения одноименной зоны. Весной 2014 года к северу от с. Шиловка была

найдена раковина лучшей сохранности (рис. 2), но также не *in situ*.

Положение раковин в разрезе стало понятным лишь при изучении нижнего апта в карьере г. Новоульяновск. Вскрытый в карьере разрез глин содержит, в том числе, аналоги пачки VII (зона *bowerbanki*: Барабошкин, Михайлова, 2002). Этот интервал мощностью 2.6 м представлен в основании (слои а-14-15) темно-серыми биотурбированными алевритистыми глинами с редкими протяженными линзовидными прослоями, обогащенными глауконит-кварцевым песчаным материалом с многочисленными разрозненными двустворками, а сверху (слои а-16-22) — ритмичным чередованием серых глинистых алевритов (0.2 м), глауконитовых и темно-серых глин (0.2–0.3 м) с раковинным детритом. В основании пачки присутствуют большие плоские сидеритовые конкреции, а кровле развит «softground».

На уровне слоя конкреций А15 (рис. 1) вместе с остатками *Tropaeum* sp. (возможно, *T. bowerbanki*), было обнаружено три фрагмента и одна деформированная раковина, отнесенные к *Dufrenoyia furcata*. Эти находки доказывают присутствие зоны *Dufrenoyia furcata* в разрезах Ульяновского Поволжья и прекрасно подтверждают ее соответствие зоне *Tropaeum bowerbanki*, устанавливаемой по представителям *Ancyloceratidae*.

Род *Dufrenoyia* Kilian et Reboul, 1915 представлен 31 видом (Богданова, Михайлова, 1999). Эти аммониты распространены главным образом в терминальном нижнем апте - основании среднего апта (?) многих регионов мира (рис. 3) и известны из Евразии (в т.ч. Япония и Тайвань), Северной Америки (США, Мексика) и Южной Америки (Колумбия, Венесуэла, Эквадор), Африки (Тунис, ОАЭ, ? Сомали), ? Мадагаскара. Представители данного рода более характерны для северной периферии тепловодного бассейна Тетис и, очевидно, проникали в Русское море-пролив благодаря системе поверхностных течений (Барабошкин и др., 2007). Нельзя исключить, что это

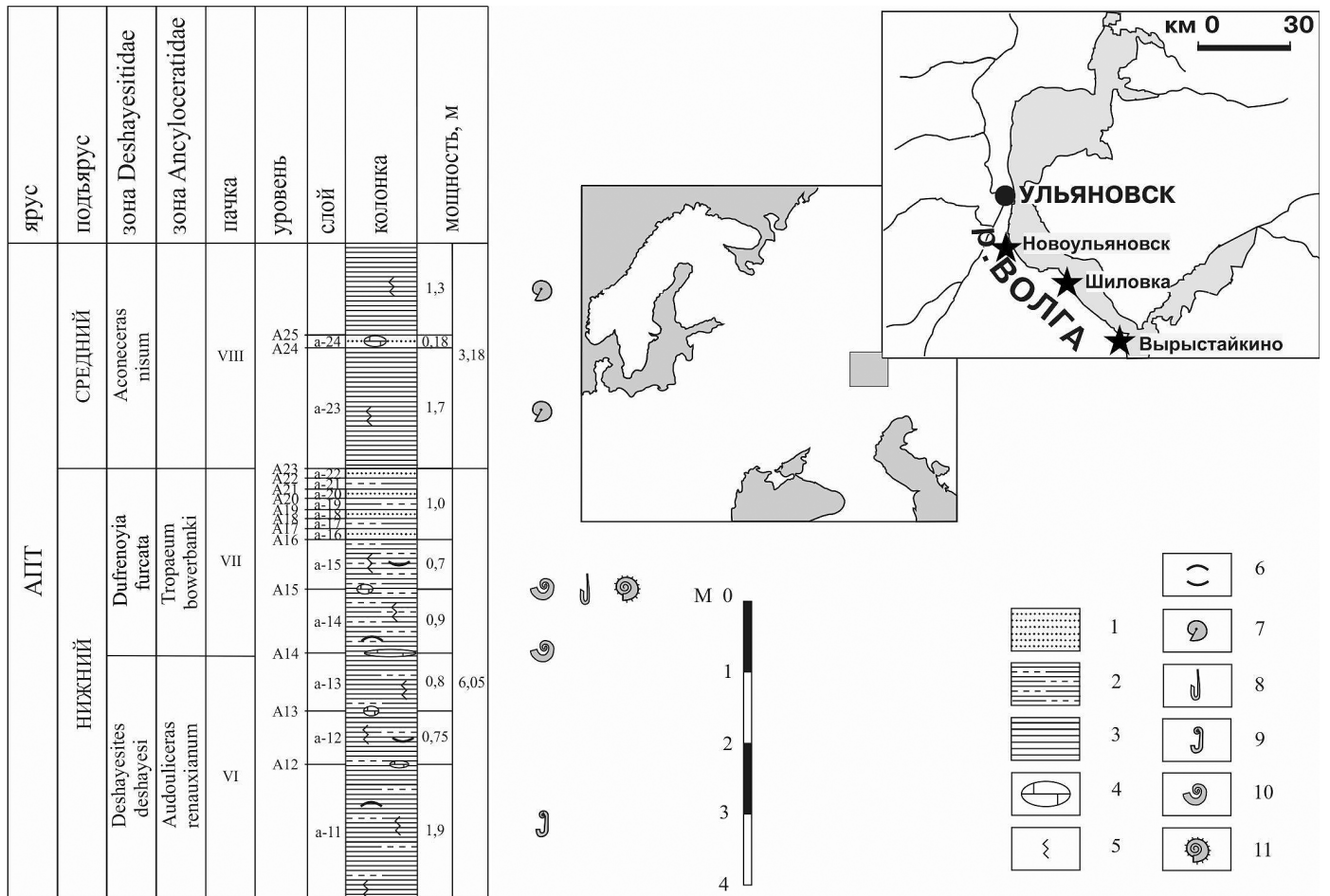


Рис. 1. Схема местонахождений и положение *Dufrenoyia* в разрезе аптских отложений в районе г. Новоульяновск: 1 – пески, 2 – алевриты, 3 – глины, 4 – карбонатные конкреции, 5 – биотурбации, 6 – раковинный детрит, 7 – *Sinzovia*, 8 – *Tonohamites*, 9 – *Audouliceras*, 10 – *Tropaenum*, 11 – *Dufrenoyia*. Уровень – обозначение границ между слоями, а также конкреционных прослоев (Шумилкин, 1999).

происходило в посмертном состоянии, на что указывают крупные размеры раковин и их исключительная редкость.

Вид *Dufrenoyia furcata* (J. de C. Sowerby, 1836) хорошо известен из нижнего апта Англии (зона *bowerbanki*), Юго-Восточной Франции (зона *furcata*), Германии (зона *bowerbanki-furcata*), Северного Кавказа (зона *furcata*) и Закаспия (зона *furcata* Туркмении, нижний апт Мангышлака) (рис. 3). От вида *D. sinzowi* Лурпов (Луппов, 1949), данная форма отличается утолщенными, равномерно расширяющимися на боковой поверхности ребрами и ясно выраженными бугорками на вентральной стороне.

Таким образом, в Ульяновском Поволжье нами впервые обоснована зона *Dufrenoyia furcata*, логично дополняющая предшествующую биостратиграфическую схему (Барабошкин, Михайлова, 2002), и эквивалентная зоне *Tropaenum bowerbanki*, но устанавливаемая на основе филогенетического развития семейства *Deshayesitidae*.

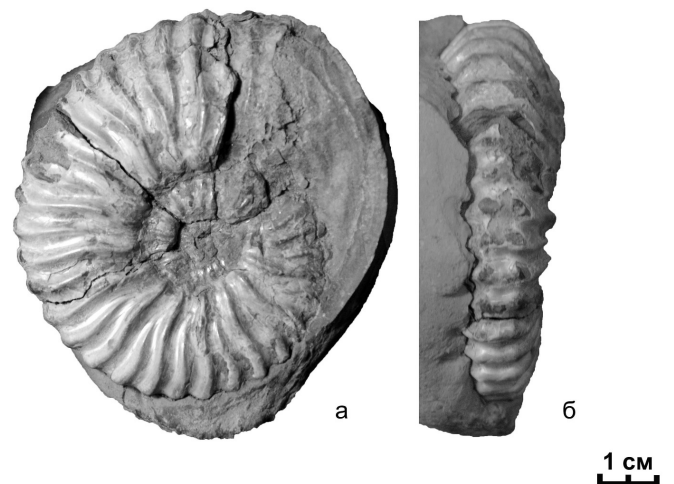


Рис. 2. *Dufrenoyia furcata* (J. de C. Sowerby, 1836): а – сбоку, б – с вентральной стороны: окрестности с. Шиловка; уровень A15.

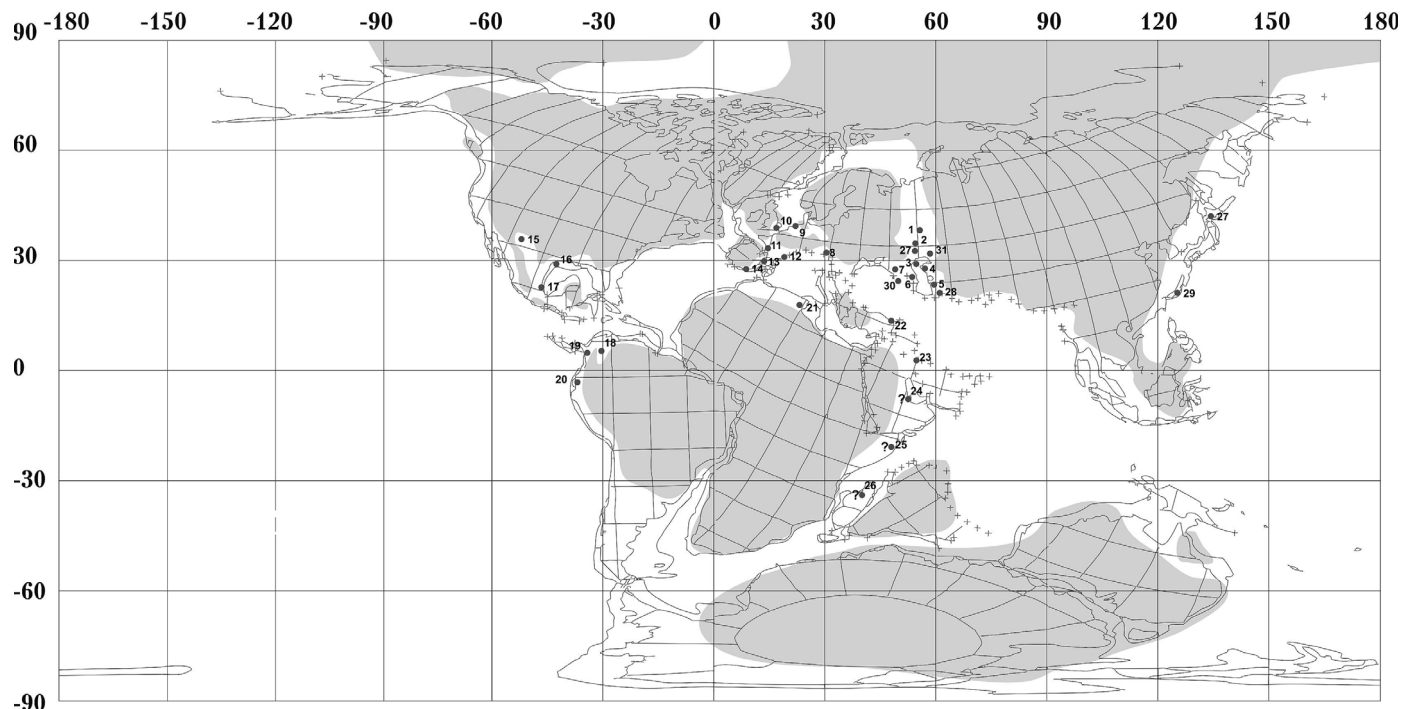


Рис. 3. Распределение суши (заливка) и моря в раннем апте и места находок представителей рода *Dufrenoyia* Kilian et Reboul (разные источники): 1 – г. Ульяновск, 2 – г. Саратов и бассейн р. М. Казанка, 3 – Каспийское море, скв. Ракушечная-6, 4 – Мангышлак, 5 – Туаркыр, 6 – восток Северного Кавказа и Предкавказья, 7 – запад Северного Кавказа и Предкавказья, 8 – Венгрия, 9 – север Германии, 10 – Англия, 11 – север Испании, 12 – ЮВ Франция, 13 – ЮВ Испания, 14 – юг Испании, 15 – Техас, 16 – Аризона, 17 – Мексика, 18 – Эквадор, 19 – Колумбия, 20 – Венесуэла, 21 – Тунис, 22 – Грузия, Дзирульский массив, 23 – Турция и Иран, 24 – ОАЭ, район Абу-Даби, 25 – ? Сомали, 26 – ? Мадагаскар, 27 – Саратов, 28 – Б. и М. Балхан, Кюрендаг, Гяурсадаг, Кубадаг, 29 – Тайвань, 30 – Абхазия, 31 – северный Прикаспий. Палеогеография по Барабошкин и др., 2007.

Список литературы

Барабошкин Е.Ю. и др. Пролиты Северного полушария в мелу и палеогене // М.: Геол. ф-т МГУ, 2007. 182 с.

Барабошкин Е.Ю., Михайлова И.А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 82–105.

Богданова Т.Н., Михайлова И.А. Происхождение и развитие семейства *Deshayesitidae* (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 1999. № 5. С. 48–56.

Сазонова И.Г. Сазонов Н.Т. Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время // Л.: Недра, 1967. 260 с. (Тр. ВНИГНИ, вып.62).

Луппов Н.П. (Ред.). Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. X. Нижний отдел меловой системы. М.: Госгеолиздат, 1949. 328 с.

Sinzow I. Beiträge zur Kenntniss des südrossischen Aptien und Albien // Verhandl. Russ-kaiserl. mineral. Gesell. Ser. 2. Sankt-Petersburg, 1909. Т. 47. S. 1–48.

ON THE FINDING OF *DUFRENOYIA FURCATA* (J. DE C. SOWERBY, 1836) (DESHAYESITIDAE, AMMONOIDEA) IN ULYANOVSK POVOLZHYE

I.M. Stenshin and E. Yu. Baraboshkin

The Lower Aptian Zonal scheme of Ulyanovsk Povolzhye is based on the phylogeny of the ammonite families *Deshayesitidae* and *Ancyloceratidae*, inhabiting the deeper part of the Russian Sea-Strait (Baraboshkin, Mikhailova, 2002), but *Dufrenoyia furcata* (Fam. *Deshayesitidae*) has not yet been confirmed from the upper zone of the lower Aptian, . The discovery of a few specimens of zonal index species *furcata* in the Ulyanovsk Region for the first time allows the presence of this zone to be justified, and the zonation and paleogeography of the Russian Platform basin to be to supplemented and clarified.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ НАУТИЛИД В НИЖНЕМ АПТЕ УЛЬЯНОВСКОГО ПОВОЛЖЬЯ

И.М. Стеньшин¹, Д.Ю. Семенов², И.В. Благовещенский², И.А. Шумилкин²

¹Ульяновский областной краеведческий музей им. И.А. Гончарова, Ульяновск
cosmopolit4@yandex.ru

²Ульяновский гос. Университет, Ульяновск

Относительная редкость находок и отсутствие единого мнения в понимании многих видов, а частично и родов объясняет слабую изученность меловых наутилид. Наиболее полные сведения, касающиеся таксономического состава, описания таксонов с указанием их стратиграфического и географического распространения были обобщены в работе (Шиманский, 1975).

Обширные сборы нижнеаптской фауны, начавшиеся в Ульяновском Поволжье еще в конце прошлого столетия, позволили выявить присутствие наутилид. Установленный в регионе род *Sumatoceras* Huatt, 1884 является одним из наиболее распространенных в меловых отложениях. В настоящее время к роду относят около 80 меловых видов, 13 из которых характерны

для аптских отложений. Они известны из этих отложений в Западной Европе, Северной и Южной Америке, Японии, Туркмении и России (Крым и Кавказ). В апте Ульяновского Поволжья первый представитель рода *Sumatoceras* впервые был найден в середине 1990-х годов в окрестностях с. Шиловка. Затем были и другие находки (окрестности сел Панская Слобода, Шиловка, Вырystайкино). К настоящему времени достоверно известно шесть экземпляров раковин наутилид, которые отнесены к двум видам: *Sumatoceras bifurcatum* (Ooster, 1858), *Sumatoceras karakaschi* Shimansky, 1975 (Барабошкин, Михайлова, 2002). Эти виды встречаются в аптских отложениях Крыма (р. Альма), Кавказа (р-н Нальчика, с. Акуша), Зап. Туркмении (Б. Балхан, Туаркыр), Мангышлака (рис. 1).

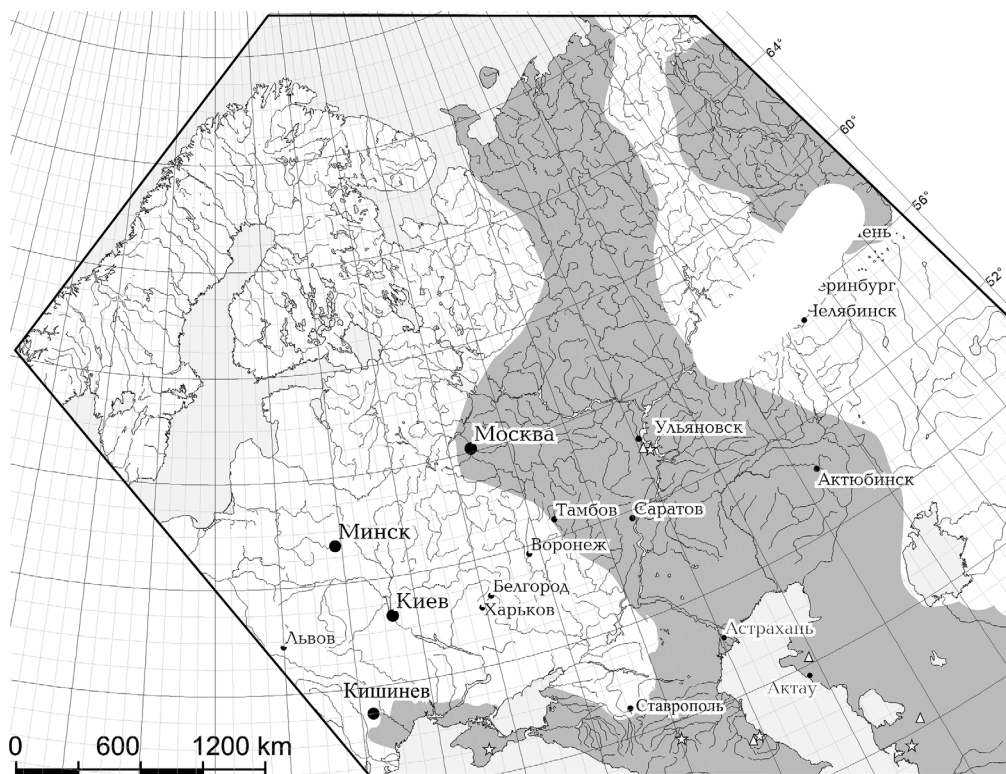


Рис. 1. Географическое распространение представителей рода *Sumatoceras* Huatt, 1884 в пределах раннеаптского бассейна Русской плиты и северной периферии тепловодного бассейна Тетис (серая заливка): *Sumatoceras bifurcatum* (Ooster, 1858) (звезда), *Sumatoceras karakaschi* Shimansky, 1975 (треугольник). Контур бассейна – по (Барабошкин, 2001).

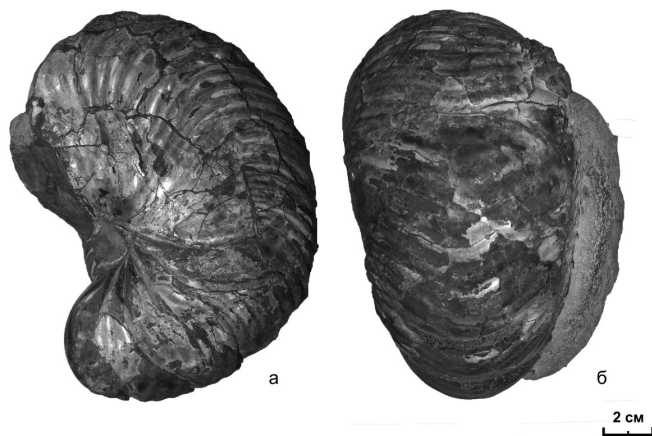


Рис. 3. *Cymatoceras karakaschi* Shimansky, 1975 (а – латеральная, б – вентральная сторона раковины) из уровня конкреций А10 окрестностей с. Шиловка.

наутилид в отложениях Ульяновского Поволжья соответствует периодам наибольшего углубления в целом мелководного эпиконтинентального бассейна Русской плиты: темно-серые, почти черные глины пачки V, соответствующие относительно глубоководным фациям, сменяются темно-серыми алевритистыми биотурбированными глинами пачки VI, соответствующие более мелководным фациям.

Весьма неоднозначным остается вопрос об особенностях появления обнаруженных представителей в данном бассейне. Как известно, современные наутилиды ведут подвижный образ жизни - некоторые виды, совершают ежегодные миграции на значительные рас-

стояния (Несис, 1985, Saunders, Landman, 1987), а их раковины могут посмертно переноситься практически через весь Индийский океан (Saunders, Landman, 1987). На наш взгляд, отсутствие раковин в отложениях, соответствующих более мелководным фациям, при сохранении связи бассейнов (присутствие в отложениях обоих регионов зонального вида-индекса *Trochaeum (Trochaeum) bowerbanki* (J. de C. Sowerby, 1837)), говорит в пользу прижизненных миграций наутилоидей во времена углубления бассейна.

Список литературы

Барбошкин Е.Ю. Нижний мел Восточно-Европейской платформы и ее южного обрамления (стратиграфия, палеогеография, бореально – тетическая корреляция) // Автореф. д.г.-м.н. Москва. 2001. 50 с.

Барбошкин Е.Ю., Михайлова И.А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2002. Т. 10. № 6. С. 82–105.

Несис К. Н. Океанические головоногие моллюски: Распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 287 с.

Шиманский В.Н. Меловые наутилоидеи // Тр. ПИН АН СССР. 1975. Т.150. 208 с.

Шумилкин И.А. Моменты биостратиграфии гетероморфных аммонитов в отложениях нижнего апта Ульяновского Поволжья // Естественно-научные исследования в Симбирско-Ульяновском крае на рубеже веков. Ульяновск.: Печатный двор, 1999. С. 132–134.

Saunders, W.B. Landman, N.H. Nautilus. The Biology and Paleobiology of a Living Fossil. New York. Plenum Press, 1987. 632 p.

DISTRIBUTION PATTERNS OF NAUTILIDS IN THE LOWER APTIAN OF ULYANOVSK POVOLZHYE

I.M. Stenshin, D.Yu. Semenov, I.V. Blagoveshchensky, and I.A. Shumilkin

Study of the distribution of the nautilid genus *Cymatoceras* in Ulyanovsk Povolzhye showed that beds with nautilids correspond to periods of maximum flooding in this generally shallow epicontinental basin.

СЛЕДЫ ПРИЖИЗНЕННОЙ ОКРАСКИ ЮРСКИХ АММОНИТОВ ИЗ ЦЕНТРАЛЬНОЙ РОССИИ

А.А. Мироненко

г. Москва
paleometro@gmail.com

Следы прижизненной окраски редко сохраняются на раковинах ископаемых головоногих моллюсков. Особенно редки они у аммонитов — к 1996 году следы окраски были описаны менее чем у 30 таксонов аммоноидей, причем, как правило, по единичным экземплярам (Mapes, Davis 1996). С тех пор число известных примеров прижизненной окраски аммоноидей существенно не изменилось. Следы прижизненной окраски юрских аммонитов Центральной России до сих пор описаны не были.

В течение последних семи лет автор целенаправленно искал и собирал раковины аммонитов с возможными остатками прижизненной окраски в нескольких местонахождениях на территории Московской, Рязанской и Саратовской областей. Предполагаемые следы окраски были найдены на раковинах среднеюрских (келловейских) *Cardioceratidae* и *Oppeliidae* и верхнеюрских (волжских) *Craspeditidae*.

В семействе *Cardioceratidae* следы прижизненной окраски обнаружены у нескольких макроконхов, относящихся к родам *Funiferites* и *Quenstedtoceras*. Раковины *Funiferites* были найдены в карьерах в окрестностях города Михайлов в Рязанской области, *Quenstedtoceras* — в карьере «Дубки» в Саратовской области. Следы окраски на раковинах *Funiferites* (рис. 1 *a, b*) представляют собой чередование светлых и темных полос на бежевом фоне раковины. Следы окраски легко исчезают при разрушении внешнего призматического слоя раковины или под длительным воздействием солнечного света. Так, на одном из образцов, найденном в стенке карьера, следы окраски сохранились лишь на погруженной в породу части раковины. По-видимому, темные полосы у *Funiferites* могут совпадать с ребрами на раковине, но однозначно судить об этом сложно из-за сглаживания ребристости на взрослой стадии развития макроконхов. В целом окраска раковин *Funiferites* очень сходна с окраской раковин триасовых аммонитов из Невады, США (Mapes, Davis 1996; Keupp 2000).

Предполагаемая прижизненная окраска *Quenstedtoceras* представляет собой редкие темные полосы на светлом фоне раковины (рис. 1 *c, d*). Эти полосы очень легко разрушаются, они сохранились лишь на одном экземпляре и преимущественно на предпоследнем обороте раковины, который изначально был перекрыт жилой камерой и морщинистым слоем. Эти полосы у изученного экземпляра *Quenstedtoceras* совпадают с «временными устьями» — следами более или менее

длительных периодических остановок роста раковины. Подобное сочетание темных полос с участками остановки роста обнаружено у нижнеюрских аммонитов Великобритании (Paul, 2011). В целом окраска *Quenstedtoceras* сходна с окраской *Funiferites* и триасовых аммонитов Невады. Стоит отметить, что раковины *Quenstedtoceras* отличаются яркой продольной перламутровой полосой на боковых сторонах, недалеко от пупкового перегиба. Эта продольная полоса неоднократно описывалась как элемент прижизненной окраски (Nishiguchi, Mapes, 2008; Larson, Mapes, 2014), несмотря на то, что у современных наutilus перламутровый слой раковины не виден снаружи. Изучение образца с сохранившимися темными полосами показывает, что на той его стороне, где видны следы окраски, иризирующая полоса практически неразличима. Более того, именно к этой продольной полосе крепилась пупковая стенка последующего оборота раковины. Таким обра-

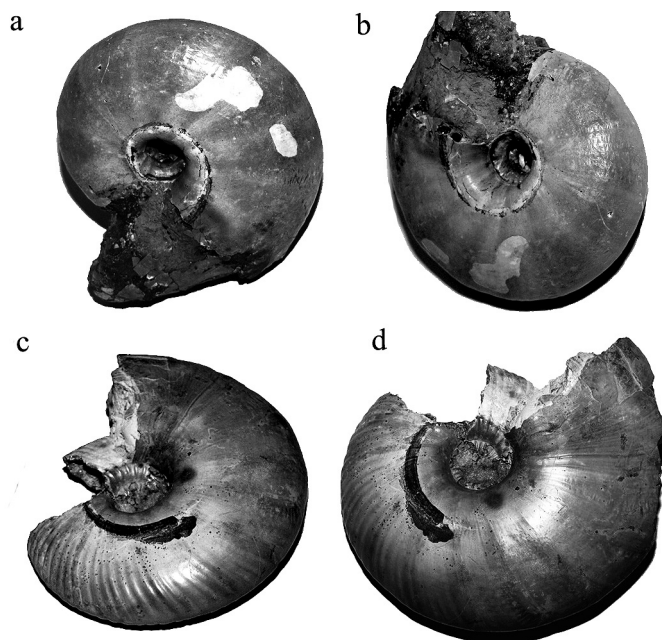


Рис. 1. Следы прижизненной окраски аммонитов *Cardioceratidae*: *a, b* — *Funiferites allae* [M], Рязанская область, карьер завода «Михайловцемент», верхний келловей; *c, d* — *Quenstedtoceras lamberti* [M], Саратовская область, карьер «Дубки», верхний келловей.

зом, крайне маловероятно, что продольные полосы у *Quenstedtoceras* могли иметь отношение к прижизненной окраске, вероятнее всего это были области раковины, использовавшиеся для надежного прикрепления пупковой стенки новых оборотов.

Следы окраски аммонитов *Brightia* и *Sublunuloceras* из семейства Oppeliidae принципиально отличаются от окраски кардиоцератид. Раковины этих аммонитов были найдены в карьерах около города Михайлов, совместно с раковинами *Funiferites*. *Brightia* и *Sublunuloceras* несут не поперечные, а многочисленные продольные тонкие темные полосы (Рис. 2 а, b). Интересно, что эти полосы совпадают и с продольными гребнями и бороздами на морщинистом слое этих аммонитов, и с точечным орнаментом, иногда наблюдающимся в более глубоких слоях раковины. Похожие продольные полосы и точечный орнамент описаны у аммонитов Amaltheidae (Mapes, Davis, 1996), также обладающих килеватыми обтекаемыми раковинами.

В семействе Craspeditidae предполагаемые следы окраски обнаружены у представителей родов *Craspedites* и *Kachpurites*, раковины которых найдены в карьере Раменского ГОК возле д. Еганово в Московской обл. Эти следы представляют собой темные поперечные полосы на светлом фоне раковины, сохранившиеся на внутренних оборотах (Рис. 2 с, d). Полосы очень похожи на предполагаемые следы окраски *Quenstedtoceras*, но расположены значительно чаще (возможно, это обусловлено малыми размерами изученных экземпляров). На ребристой раковине *Craspedites* полосы совпадают с ребрами, на гладкой раковине *Kachpurites*, лишенной ребер, они располагаются с примерно такой же частотой.

Изученные образцы позволяют сделать вывод, что большинство юрских аммонитов, обитавших в средней и поздней юре на территории Центральной России, скорее всего, имели раковины украшенные чередованием простых поперечных светлых и темных полос. Эти полосы формировались на устьевом крае и совпадали либо с формированием ребер, либо с периодическими приостановками роста раковины. Некоторые аммониты, обладавшие обтекаемыми оксиконическими раковинами, имели прижизненную окраску, состоящую из тонких и многочисленных продольных полос.

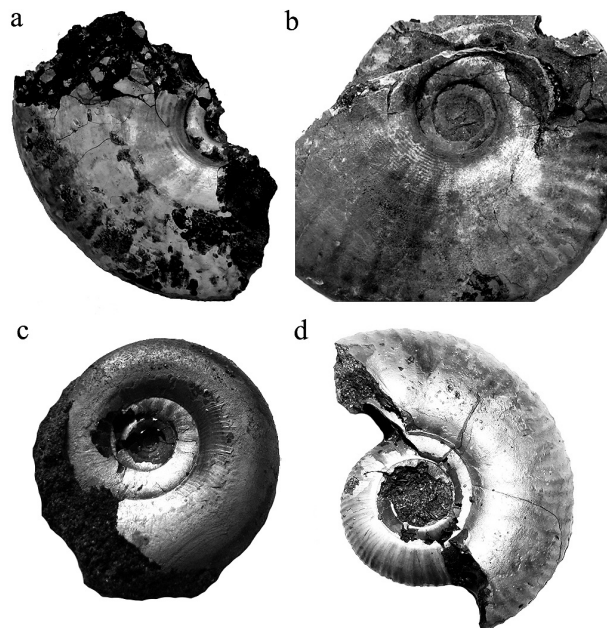


Рис. 2. Следы прижизненной окраски аммонитов Oppeliidae и Craspeditidae: а, b –сем. Oppeliidae: *Sublunuloceras lonsdalii* [M], Рязанская область, карьер завода «Михайловцемент», верхний келловей; с, d –сем. Craspeditidae: с – *Kachpurites fulgens* [m], d – *Craspedites* sp., Московская область, карьер у д. Еганово, верхняя волга.

Список литературы

- Keupp H. Ammoniten, paläobiologische Erfolgsspiralen. Stuttgart: Thorbecke-Verlag, 2000. 165 p.
- Mapes R.H., Davis, R.A. Color patterns in ammonoids // Ammonoid paleobiology. N.Y.: Plenum Press, 1996. P. 103–127.
- Mapes R.H., Larson N.L. Mesozoic ammonoid cephalopods with iridescent colour patterns // 5th Intern. Symp. «Coleoid Cephalopods through Time». Abstr. vol. Zurich: Zurich University, 2014. P. 126.
- Nishiguchi M.K., Mapes R. Cephalopoda. // Phylogeny and evolution of the Mollusca. Berkeley: Univ. California Press, 2008. P. 163–199.
- Paul C.R.C. Dark bands on pyritic internal moulds of the Early Jurassic ammonites *Oxyntoceras* and *Cheltonia* from Gloucestershire, England: interpretation and significance to ammonite growth analysis // Palaeontology. 2011. V. 54/6. P. 1213–1221.

COLOR PATTERNS IN JURASSIC AMMONITES FROM CENTRAL RUSSIA

A.A. Mironenko

Remnants of a color pattern on the shells of Middle Jurassic (Callovian) and Upper Jurassic (Volgian) ammonites from Central Russia are described. In Callovian *Funiferites* and *Quenstedtoceras*, the color pattern is represented by dark stripes on a light background. This pattern is very similar to the coloration of Triassic ammonoids from Nevada. In *Quenstedtoceras*, the stripes coincide with “temporary apertures” - areas of growth interruption. The color pattern of Callovian *Brightia* and *Sublunuloceras* is represented by frequent, thin longitudinal stripes. Their frequency and location coincides with the ridges on the wrinkle layer of these ammonites. The color pattern of Upper Volgian *Craspedites* and *Kachpurites* is represented by frequent and relatively wide dark stripes on a light shell surface. In all cases, the color pattern is unstable and may fade on exposure to sunlight.

ЭПИОЙКИЯ УСТРИЦЫ *LIOSTREA ROEMERI* НА АММОНИТАХ

В.Б. Сельцер¹, И.Н. Косенко²

¹Саратовский гос. университет им. Н.Г. Чернышевского, Саратов
seltservb@mail.ru

²Институт нефтегазовой геологии и геофизики им. А.А. Трофимука СО РАН,
Новосибирский гос. университет, Новосибирск
kosenkoIN@ipgg.sbras.ru

Среди раковин аммоноидей нередко встречаются экземпляры, несущие на поверхности следы прижизненных воздействий, отражающие особенности экологии этих моллюсков. Одним из примеров является прижизненное прирастание организмов. Критерием такого утверждения является целостность раковины, не избирательная колонизация поверхности, на которой заметны следы прикрепления, или наличие самих сохранившихся приросших объектов, заметное искривление оборотов относительно оси навивания спирали, особенно в тех местах, где непосредственно расположен прикрепившийся объект. Среди организмов, которые были способны прикрепляться к раковине живого аммонита, идентифицируются двустворки, полихеты, сессильные брахиоподы и усонogie раки (Захаров, 1966; Друщиц, Зевина, 1969; Кеурр, 1996; Сельцер, 2001). Из приведенного списка стоит отметить лидеров, то есть наиболее часто встречаемых, прижизненно прикрепляющихся таксонов, к которым относятся, прежде всего, двустворчатые моллюски *Liostraea* и *Placunopsis*.

Материалом для изучения послужили раковины аммонитов *Quenstedtoceras lamberti* (Sowerby) из верхнего келловая Саратовского Поволжья и *Pavlovia* sp. из средневожских отложений Приполярного Урала, с прикрепленными устрицами *Liostrea roemeri* (Quenstedt) [= *L. plastica* (Trautschold)] (синонимика в Zell et al., 2014).

У одного экземпляра *Quenstedtoceras* приросшие устрицы расположены в центре пупковой воронки и на вентролатеральном перегибе (табл. I, фиг. 1). Это привело к сильному нарушению симметрии в плоскости навивания оборотов. В местах прикрепления покрывающий оборот приподнят, образуя зияние на внешней части дорсолатерального перегиба, через которое просматривается небольшая раковина приросшего моллюска. Аномально расширенная дорсальная часть в месте расположения последней перегородки фрагмента приурочена к крупным створкам эпибионта, приросшего к вентролатеральному перегибу предыдущего оборота. У описываемой раковины просматриваются три прикрепленных поселенца. Другой экземпляр несет на боковой поверхности две приросшие раковины,

одна из которых частично замурована последним оборотом, а вторая находилась вблизи не сохранившегося устья жилой камеры (там же, фиг. 2).

Среди аммонитов *Pavlovia* sp. встречаются экземпляры с устрицами *Liostrea roemeri*, приросшими к обеим сторонам раковины (табл. I, фиг. 3, 4). Чаще всего устрицы крепились к пупкам этих аммонитов, зачастую значительно перекрывая боковую поверхность раковины. В ряде случаев створки устриц облакают раковину аммонита практически полностью.

Вид *Liostrea roemeri* (Quenstedt), широко распространенный в позднеюрских и раннемеловых отложениях Европы и европейской части России, Полярного Урала и севера Сибири, а также Северной и Южной Америк, представляет наибольший интерес в таксономическом и палеоэкологическом отношении среди позднеюрских устриц. На раковинах аммонитов эти устрицы наиболее часто встречаются прикрепленными к пупкам. Их прижизненное прикрепление определяется либо двухсторонним положением на боковой поверхности планиспиральных раковин, либо полным или частичным замуровыванием следующим оборотом. При этом можно отметить некоторую закономерность. Наиболее крупные формы вырастают на раковинах эволютных форм (Zell et al., 2014). Причина этого очевидна. У эволютных раковин поверхность больше, следовательно, больше вероятность того, что прикрепившийся эпибионт будет существовать дольше. У аммонитов с инволютными раковинами большая вероятность свободного прикрепления к боковой или наружной поверхности, которая при продолжающемся росте моллюска быстрее закрывается нарастающим оборотом, не оставляя поселенцу шанс вырасти до крупных размеров. Исключением может считаться случай, когда прикрепившиеся устрицы разрастаются, оккупировав наружную поверхность жилой камеры геронтической формы (Seilacher, 1960). Среди келловейских аммонитов устрицы, прикрепленные к инволютным раковинам *Quenstedtoceras*, редко достигают размеров 6 мм, в то время как те же поселенцы *L. roemeri*, приросшие к эволютным *Dorsoplanites* cf. *panderi* (d'Orbigny) из разрезов Подмоскovie (сборы А.В. Ступаченко) достигают 5 см. Таких же размеров достигают устрицы,

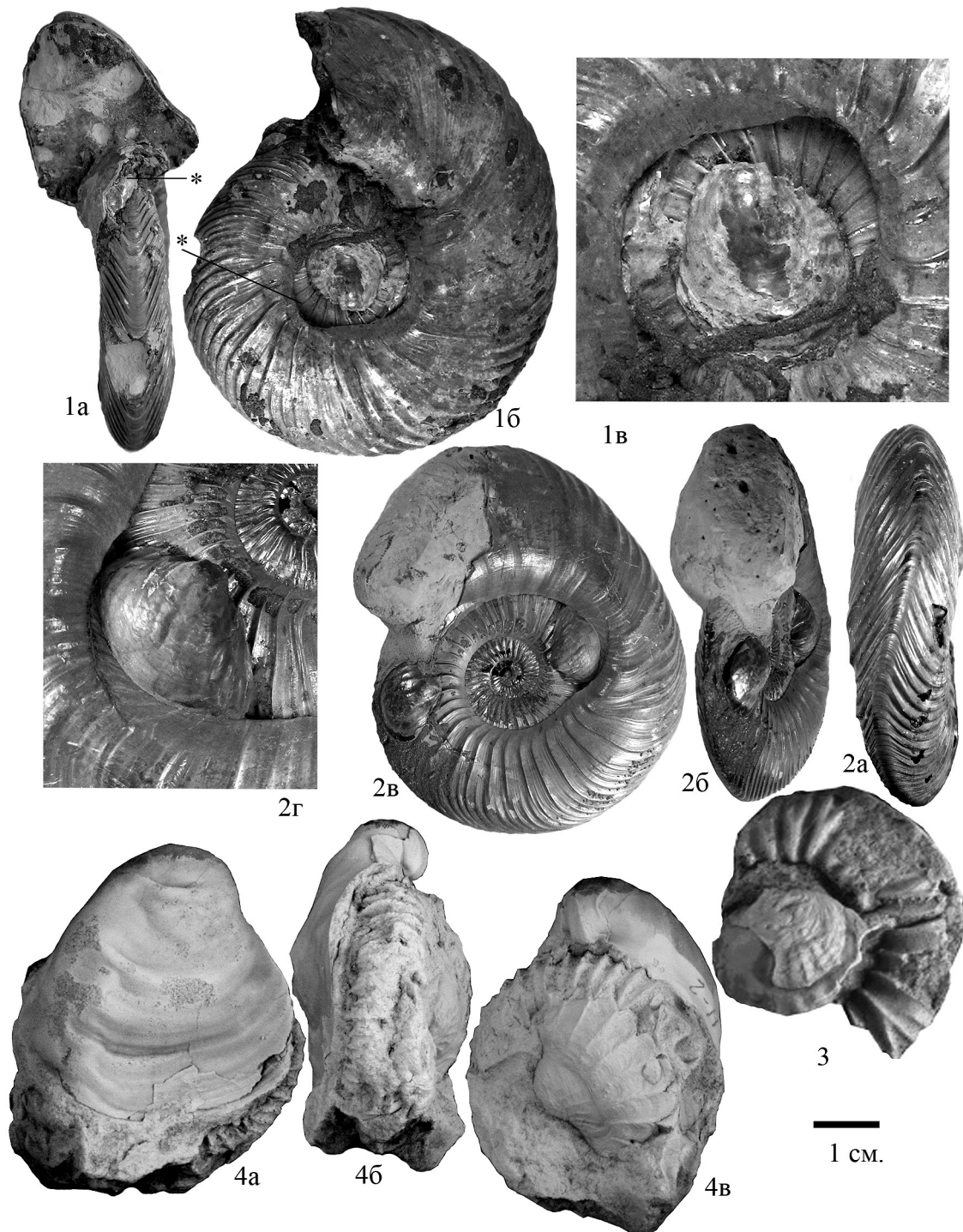


Таблица I.

Фиг. 1. *Quenstedtoceras lamberti* (Sowerby), экз. СГУ № 195/512: 1а – со стороны устья, 1б – сбоку, 1в – вид на центральную часть пупка с прикрепленной устрицей *Liostrea roemeri* (Quenstedt), изображение повернуто макушкой вверх (x 2). Звездочкой обозначено положение замурованных створок.

Фиг. 2. *Quenstedtoceras lamberti* (Sowerby), экз. № SVB 39-A 91: 2а – с вентральной стороны, 2б – со стороны устья, 2в – сбоку, 2г – створка *Liostrea roemeri* (Quenstedt), перекрытая частично последним оборотом, изображение повернуто (x 2.5).

Фиг. 3. *Liostrea roemeri* (Quenstedt), прикрепленная к пупку аммонита *Pavlovia* sp., экз. № Я-13-3.

Фиг. 4. Две устрицы *Liostrea roemeri* (Quenstedt), прикрепленные с двух сторон к аммониту *Pavlovia* sp., музей ИНГГ СО РАН, экз. № 2048/16: 4а, 4в – вид сбоку, 4б, 4с – с вентральной стороны. У крупной устрицы отчетливо различима грифоидная макушка правой створки.

1,2 – Саратовская обл., местонахождение «Дубки»; верхний келловей, зона *lamberti*; сборы В.Б. Сельцера. 3,4 – Приполярный Урал, р. Ния-Ю; волжский ярус, средний подъярус, зона и подзона *iatrisensis*; сборы В.А. Захарова.

прираставшие к эволютным *Pavlovia* из средней волги Приполярного Урала. Обращает на себя внимание и тот факт, что прикрепленные организмы встречаются на раковинах аммонитов при диаметрах раковины более 30 мм, что, видимо, связано либо с пелагической областью обитания ювенильных форм и их приближение к бентали по мере взросления, либо избирательной сохранностью фоссилий. Хорошо сохраняются лишь те раковины поселенцев и их хозяев, размеры которых исключают фатальность сосуществования.

Прижизненное поселение *L. roemeri* на аммонитах отражается в своеобразной форме раковины этих устриц. От других устриц их сильно отличает морфология створок, что хорошо заметно на крупных экземплярах, имеющих в нашей коллекции. Их беспрепятственный рост приводил к обволакиванию раковины аммонита (табл. I, фиг. 3б, 4а). Конфигурация приросшей створки фактически копирует скульптуру поверхности спиральной раковины, а противоположная ей створка, наоборот, является более выпуклой, причем степень выпуклости увеличивается с возрастом устрицы. Другой интересной особенностью этих устриц является различная степень выраженности клювовидной макушки, причем, в отличие от большинства устриц, такая макушка формируется не на левой, а на правой (sic!) створке. У мелких устриц она выражена слабо, а у крупных — сильнее. Такая метаморфоза отражает адаптацию к обитанию на живых аммонитах. Очевидно, форма и положение макушки способствовали более плотному прикреплению к аммонитам и, возможно, более плотной смыкаемости створок. Наличие прикрепленных организмов, несомненно, ухудшало плавательную способность головоногого моллюска, но тонкие створки поселенца не сразу способствовали резкому приросту массы пловца. Можно предположить, что эта способность позволяла дольше развиваться поселенцу, увеличиваясь в размерах. Крайне тонкая и легкая раковина облегчала общий вес устрицы, тем самым позволяя сохранять плавучесть аммониту-хозяину как можно дольше, что было жизненно необходимо самим устрицам, так как в случае потери плавучести аммонит через некоторое время вероятно погибал, а вместе с ним, скорее всего, погибали и сами поселенцы.

Обитание на живых аммонитах было выгодно устрицам. Во-первых, для них были доступны более высокие уровни нектона, содержащие пищевую взвесь. Во-вторых, обитание на активно плавающих аммонитах гарантировало хорошую аэрацию воды, что немаловажно для устриц. В частности, для позднелловейских отложений Поволжья характерна слабая биотурбированность осадка и наличие рассеянного пирита, что свидетельствуют в пользу восстановительных условий и дефицита кислорода в придонной области. В-третьих, эпибионтная стратегия способствовала более активному расселению этих моллюсков. В-чет-

вертых, существование на живых аммонитах помогало устрицам уходить от бентосных хищников.

Систематическое положение этих устриц до настоящего времени было до конца не ясно. Большинство авторов включают этих устриц в род *Liostraea* Douville, 1904, однако В.А. Захаров (1978) ставит такую позицию под сомнение.

Для описываемого таксона характерны раковины с выпуклой правой створкой, имеющей в разной степени выраженную клювовидную макушку, и левой створкой, полностью копирующей рельеф раковины аммонита в месте прирастания. Форма раковины преимущественно лопатообразная, более или менее изометричная, с тонкими струйками нарастания. Вышеперечисленные особенности морфологии устриц *Liostraea roemeri* не позволяют относить этих устриц к собственно роду *Liostraea*, определяя необходимость выделения их в новый род. На наш взгляд, эти устрицы филогенетически близки к представителям рода *Liostraea*, однако в процессе адаптации к прижизненному существованию на аммонитах они приобрели инвертированную форму раковины, а вместе с ней и в разной степени выраженную клювовидную макушку правых створок. Таким образом, новый род должен включать в себя своеобразную специфическую ветвь устриц подсемейства *Liostreinae*, все морфологические особенности которых были адаптированы к псевдонектонному образу жизни на аммонитах.

Изложенное позволяет говорить об эпиоикии устриц *Liostraea roemeri* на аммонитах, то есть о форме комменсализма, при которой один организм существует на поверхности другого. Устрицы-эпиоики в процессе эволюции стали узко специализированными по отношению к поверхности прикрепления — аммонитам-хозяевам, о чем говорят изменения в строении их раковины, произошедшие в процессе адаптации к псевдонектонному образу жизни на раковинах живых головоногих моллюсков.

Работа выполнена при поддержке программ Президиума РАН №№ 23 и 28 и является вкладом в проект IGCP 608.

Список литературы

- Друщиц В.В., Зевина Г.Б. Новые представители усонюгих раков из нижнемеловых отложений Северного Кавказа // Палеонтол. журн. 1969. № 2. С. 73–85.
- Захаров В.А. Позднеюрские и раннемеловые двустворчатые моллюски севера Сибири (отряд Anisomyaria) и условия их существования. М.: Наука, 1966. 190 с.
- Захаров В.А. Арктические мезозойские устрицы // Тез. докл. Всесоюз. симпози. по морфологии, системе и экогенезу двустворчатых моллюсков. Тирасполь, 1978. С. 20–23.
- Сельцер В.Б. Об аномальных раковинах келловейских аммонитов // Труды НИИГ СГУ. Н. с. 2001. Т. VIII. С. 29–45.

Keupp H. Paläopatologische Analyse einer Ammoniten-Vergesellschaftung aus dem Oberjura Westsibiriens // Fossilien. 1996. № 1. S. 45–54.

Seilacher A. Epizoans as a key to ammonoid ecology // J. Paleontology. 1960. V. 34. № 1. P. 189–193.

Zell P., Beckmann S., Stinnesbeck W. *Liostrea roemeri* (Ostreida, Bivalvia) attached to Upper Jurassic ammonites of northeastern Mexico // Palaeobiodiversity & Palaeoenvironments. 2014. DOI:10.1007/s12549-014-0154-z.

ΕΠΙΟΙΚΙΑ ΟΥΣΤΡΩΝ *LIOSTREA ROEMERI* ΟΝ ΑΜΜΟΝΙΤΕΣ

V.B. Seltser, I.N. Kosenko

The in-life settlement presented by the oyster *Liostrea roemeri* on the ammonite genus *Quenstedtoceras* from the Callovian of the Saratov Volga region, as well as the ammonite genus *Pavlovia* from the Middle Volgian of the Subpolar Urals are investigated. This study shows that the shape of oyster shells follows the shape of ammonite shells. Reasons for and benefits of this epioikia are discussed. The hypothesis of directed evolution as a tool for coexistence with ammonites is suggested.

МОРФОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

О РАЗВИТИИ ВНЕШНЕЙ ФОРМЫ РАКОВИН САКМАРСКИХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *URALOCERAS*

Р.В. Кутыгин

Институт геологии алмаза и благородных металлов (ИГАБМ) СО РАН, Якутск
rkutygin@mail.ru

Морфогенетические особенности становления рода *Uraloceras* до сих пор изучены очень слабо, поскольку практически отсутствуют данные об онтогенетическом развитии сакмарских таксонов, а сами находки уралоцерасов ниже артинского яруса крайне редки. При достаточно выдержанных характеристиках скульптуры и лопастной линии, сакмарские представители этого рода обладали широкой изменчивостью формы раковины. Согласно В.Е. Руженцеву (1951) в сакмарском веке произошла дивергенция рода, в процессе которой обособились две ветви: эволютные (*U. burtiense*, *U. limatulum*) и относительно инволютные (*U. simense*) формы. Во время просмотра коллекций сакмарских уралоцерасов, хранящихся в ПИН РАН, мною была замечена отчетливая дискретность видов по форме раковины внутри как «эволютной», так и «инволютной» групп, позволяющая сделать предположение о более сложном расщеплении филогенетической ветви уралоцерасов в сакмарском веке. В процессе изучения отдельных таксонов были использованы собственные измерения раковин, а также замеры, приведенные в описаниях видовых таксонов (Руженцев, 1951; Schiappa et al., 2005). Измерения целых экземпляров проводились с помощью электронного штангенциркуля, а в случае с мельчайшими раковинами — под микроскопом. При этом замеры выполнялись по возможности для наиболее отдаленных доступных стадий онтогенеза раковины (парные измерения экземпляра), что позволяло выявить направление изменения формы раковины у конкретного экземпляра. Поперечные пришлифовки фотографировались зеркальной цифровой камерой с макрообъективом и измерялись по фотографиям на компьютере, что позволяло делать более точные замеры, чем микрометром микроскопа.

Общая форма плоскоспиральной раковины определяется относительной медиальной высотой оборота, относительной шириной оборота, размером умбо и отношением большого и малого радиусов раковины. Для полноценного исследования формы раковины аммонойд необходимо выяснение особенностей онтогенетического изменения приведенных соотношений. Поскольку направленность изменения основных параметров в процессе роста индивидуумов является выдержанной в пределах видового таксона и закономерна в таксонах более высокого иерархического уровня, наиболее важ-

ными являются не статичные показатели (например, одна раковина «шире» или «уже» другой), а динамичные (сокращается или увеличивается относительная ширина раковины в онтогенезе) (Кутыгин, 1998).

В процессе изучения основных характеристик формы раковины выяснилось, что наиболее отчетливые тенденции в морфогенезе сакмарских уралоцерасов прослеживаются в изменении диаметра умбо (U) и ширины оборота (W) в процессе увеличения диаметра раковины (D). Построенные диаграммы (рис. 1) позволяют наглядно представить особенности изменения формы раковин и обособить морфологически группировки сакмарских уралоцерасов.

У всех представителей группы *U. simense* в онтогенезе происходит непрерывное сужение раковины (уменьшение W/D) и сокращение размера умбо (уменьшение U/D). Внутренние обороты *U. omolonense* существенно шире остальных представителей рода. Эта особенность интересна тем, что именно большая ширина юных раковин является характерной чертой северо-восточных парагастриоцератид (*Eotumaroceras*, *Paratumaroceras*, *Tumaroceras*). Это, вероятно, было связано со специфическими условиями обитания моллюсков. По размеру умбо представители группы делятся на две подгруппы: с умеренно эволютной раковинной (*U. subsimense*) и с умеренно инволютной (*U. simense*, *U. margaritae*, *U. omolonense*). В составе последней подгруппы, вероятно, следует рассматривать и североамериканский вид *U. nevadense*. Для первой подгруппы характерно медленное сокращение размера умбо (U/D), который у взрослых раковин обычно достигает 0.40. У представителей второй подгруппы размер умбо на взрослых стадиях немногим превышает 0.30. Разделение группы на две подгруппы, вероятно, произошло на рубеже ранней и поздней сакмары, когда от вида *U. simense* отделился *U. subsimense*, заселивший акватории Верхоянского бассейна.

Рассматривая морфогенетические особенности представителей «эволютных форм» (по Руженцеву, 1951), нельзя не отметить серьезные различия в онтогенезах формы раковин видов *U. burtiense* и *U. limatulum*. Область распределения основных показателей формы раковины *U. limatulum* на всем протяжении онтогенеза, за исключением конечного этапа, обособлена от остальных видов. Причем наибольшие от-

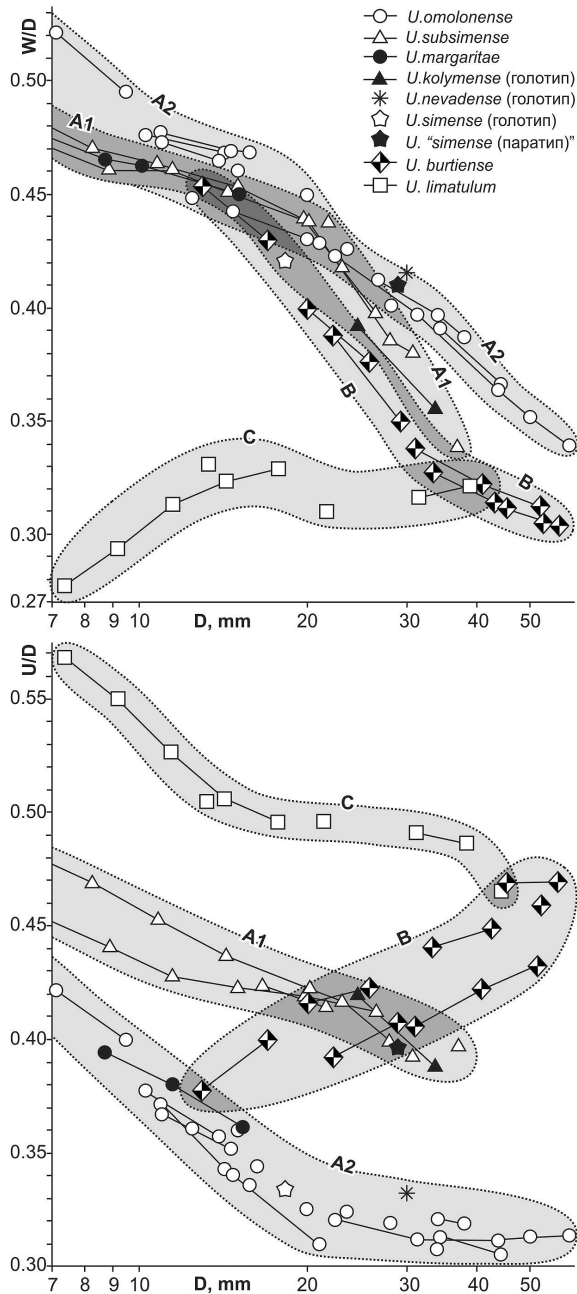


Рис. 1. Диаграммы изменения U/D и W/D сакмарских представителей рода *Uraloceras*: А – группа *U. simense* (A1 – умеренно эволютные, A2 – умеренно инволютные), В – группа *U. burtiense*, С – группа *U. limatulum*.

личия *U. limatulum* проявляются на начальных стадиях онтогенеза, что может свидетельствовать об его очень раннем филогенетическом обособлении. Вероятно, вид *U. limatulum* следовало бы выделить из состава рода *Uraloceras*. Морфогенез *U. burtiense* вызывает особый интерес, поскольку именно этот относительно долгоживущий вид являлся исходным для основного филогенетического ствола уралоцерасов артинского века. Изменение относительной ширины оборотов (W/D) у этого вида происходит по общему с группой *U. simense* сценарию – раковины непрерывно и интенсивно сужаются от 0.46 до 0.30. Однако изменение размера умбо (U/D) происходит в обратном направлении. При этом на ранних стадиях онтогенеза раковины *U. burtiense* по своей форме неотличимы от инволютных представителей группы *U. simense*, а на средних стадиях они близки уже к «эволютной» подгруппе. Установленные морфогенетические особенности свидетельствуют о том, что предком вида *U. burtiense* был один из инволютных представителей сакмарских уралоцерасов. Наиболее вероятным представляется вариант отделения вида *U. burtiense* от *U. simense*. При этом *U. burtiense* на конечной стадии онтогенеза приобрел уплощенную и существенно более эволютную форму раковины. Нельзя не обратить внимание на то, что *U. limatulum* и *U. burtiense*, при морфологической близости внешних оборотов, имеют принципиально разные направления онтогенетического развития. Сходство взрослых раковин *U. burtiense* и *U. limatulum* может служить наглядным примером гомеоморфии у парагастриоцератид.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке грантов РФФИ (гранты 13-05-00520 и 14-05-00217) и Программы Президиума РАН № 23 (Арктика).

Список литературы

- Кутыгин Р.В. Графическое моделирование развития формы раковины аммоноидей // Отечественная геология. 1998. № 6. С. 32–37.
- Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. I. Аммониты сакмарского яруса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 188 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 33).
- Schiappa T.A., Hemmesch N.T., Spinosa C., Nassichuk W.W. Cis-uralian Ammonoid genus *Uraloceras* in North America // J. Paleontol. 2005. V. 79. no. 2. P. 366–377.

ON THE EVOLUTION OF THE EXTERNAL SHELL MORPHOLOGY OF THE SAKMARIAN SPECIES OF THE GENUS *URALOCERAS*

R.V. Kutugin

The major morphological characters of the genus *Uraloceras* are summarized. It is shown that the early evolution history of the genus was dominated by the *U. simense* group, which split in the Mid-Sakmarian into two subgroups: with moderately evolve and moderately involute shells. *U. burtiense*, which was initial in the evolution of the major phylogenetic lineage in the Artinskian, represented a separate morphogenetic branch of the early *Uraloceras* species.

ПОЛИМОРФИЗМ БЕРРИАСКИХ КРАСПЕДИТИД СИБИРИ

А.Е. Игольников

Институт нефтегазовой геологии и геофизики (ИНГГ) СО РАН,
Новосибирский государственный университет, Новосибирск
igolnikovae@ipgg.sbras.ru

Известно, что выделение диморфных пар у краспедитид связано со значительными трудностями: 1) с отсутствием у них элементов, усложняющих устье конечной жилой камеры; 2) как правило, сохранением габитуса раковины на всех стадиях развития; 3) часто в значительном разбросе конечных диаметров раковин — мелких, средних и крупных. Именно поэтому в нашем случае мы применяем более общий термин полиморфизм.

Предшествующие исследователи только мельком касались этого вопроса в отношении краспедитид. В наше время на примере волжских представителей *Craspeditidae*, некоторые вопросы диморфизма/полиморфизма разобраны В.В. Митта (2010) и М.А. Роговым (2014). Полиморфизм берриасских краспедитид на примере рода *Borealites* исследован автором (Игольников, 2014).

Основные выводы последней работы заключаются в том, что даже при наличии непрерывного размерного ряда раковин и отсутствии принципиальных изменений в скульптуре возможно обособление дискретных групп по такому признаку, как длина жилой камеры. К примеру, в выборке вида *Borealites (Pseudocraspedites) compressus* Igolnikov относительно мелкие формы (Д 45–66 мм), которые можно отнести к микроконхам, имеют жилую камеру от 320 до 335°, а более крупные (Д 68–90 мм) — макроконхи, обладающие укороченной жилой камерой от 302 до 312°. Подобные закономерности наблюдались и у выборки вида *B. (Borealites) schulginae* Igolnikov, в которой выделяется еще и «мегаконхи». Сделано предположение, что и для других берриасских краспедитид при выявлении отдельных морфотипов раковин необходимо учитывать конечный диаметр раковины наряду с длиной жилой камеры, т.е. микроконхи будут обладать протяженной жилой камерой, макроконхи немного более короткой, а жилая камера «мегаконхов» будет наиболее укороченная. Отметим, что ранее для некоторых юрских амmonoидей указывалась обратная зависимость (Иванов, 1975).

Указанное предположение было проверено на выборке вида *Hectoroceras kochi* Spath. В данном случае, помимо диаметра, длины конечной жилой камеры и скульптуры, удалось изучить и финальное сближение перегородок. В результате были выделены три морфологические группировки раковин:

1. Микроконхи — конечный диаметр 67–106 мм; жилая камера составляет около 230°; ребра на жилой камере четкие и рельефные, в приустьевой части характерно появление вставных ребер, разрежения скульптуры не наблюдается; финальное сближение затрагивает 2–3 перегородки (рис. 1, б, г; табл. I, фиг. 3, 4).

2. Макроконхи (все с частично сохранившейся жилой камерой) — конечный диаметр >103–140 мм; полная длина жилой камеры не известна, максимальные значения до 215°; как правило, на жилой камере не наблюдается разрежения скульптуры, густота ребер может даже повышаться, за счет появления вставных ребер. Сами ребра могут становиться как более широкими или тонкими, почти нитевидными, так и оставаться такими же, как на фрагмокоме. Характерно сглаживание, хотя момент его начала может меняться — либо почти с самого начала жилой камеры, либо со второй ее половины, либо в приустьевой части. Характер сглаживания также варьирует — по всей поверхности боков, либо в их средней части; финальное сближение затрагивает 4–7 перегородок (рис. 1 а, в; табл. I, фиг. 1, 2).

3. «Мегаконхи» (термин в кавычках, так как признаки раковин, кроме особо крупного размера, не соответствуют типичным мегаконхам по А.Н. Иванову (1975), скорее всего это крупные макроконхи) — конечный диаметр >160–207 мм; полная длина жилой камеры 202°; ребра на жилой камере сглаженные, еле заметные, особенно в средней части. Сглаживание начинается достаточно резко уже на последней четверти оборота фрагмокона или в самом его конце. Вставные ребра появляются на жилой камере или в конце фрагмокона; финальное сближение затрагивает не менее 5 перегородок (рис. 1 д).

Таким образом, наше предположение справедливо и для вида *Hectoroceras kochi*. Как и в случае с изученными ранее *Borealites*, полиморфные отличия для данной выборки рассматриваются исключительно на внутривидовом уровне. Резонно возникает вопрос о биологической интерпретации полиморфизма — проявление ли это полового диморфизма, сезонные группировки по аналогии с современными колеоидеями и т.д. — пока остается неясным.

Работа выполнена при поддержке программ Президиума РАН № 23 и № 28, а также проекта IGCP 608.

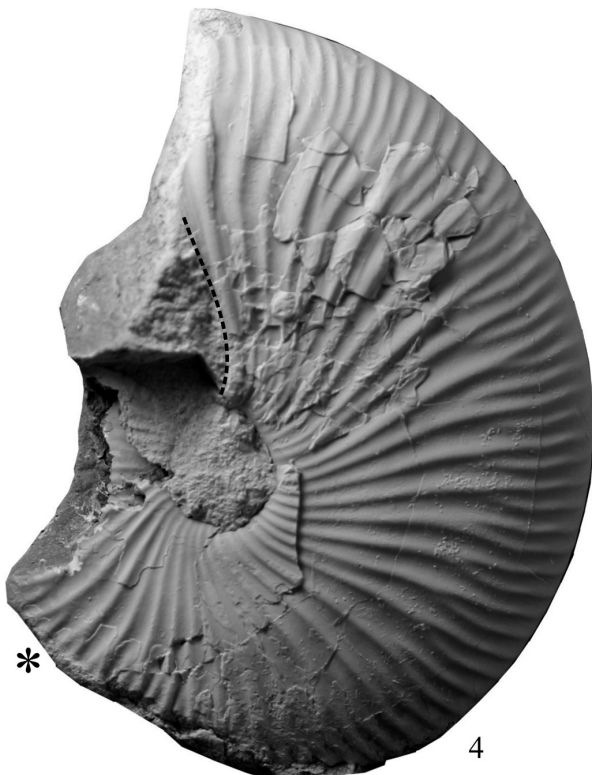


Таблица I.

Фиг. 1–4. *Hectoroceras kochi* Spath: 1 – небольшой макроконх (не полностью сохранившаяся жилая камера – 215°) с не ослабевающей на жилой камере скульптурой; 2 – типичный макроконх (не полностью сохранившаяся жилая камера – 190°) со сглаживанием ребер на средней части боковых сторон; 3 – типичный микроконх (полная жилая камера – 232°) с четкими, равномерно распределенными по жилой камере ребрами; 4 – крупный микроконх (полная жилая камера 231°) с четкими ребрами, уплотняющимися вблизи устья. Все изображения в натуральную величину. Звездочкой (*) показано начало жилой камеры, пунктирной линией – очертания устья.

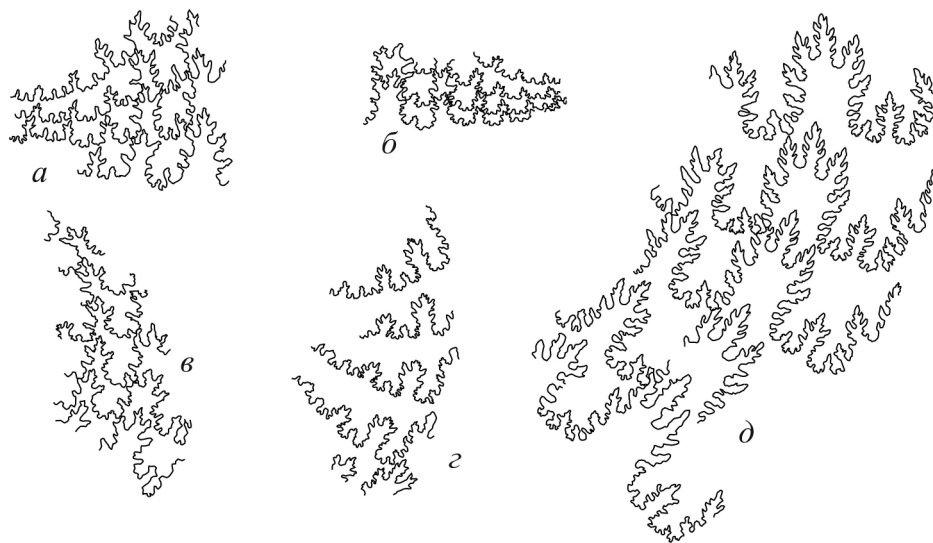


Рис. 1. Фрагменты последних лопастных линий, отображающих финальное сближение перегородок у *Hectoroceras kochi* Spath, в натуральную величину: а – макроконха, изображенного на табл. I, фиг. 2 (сближены не менее четырех перегородок); б – микроконха, изображенного на табл. I, фиг. 4 (сближены три перегородки); в – макроконха, изображенного на табл. I, фиг. 1 (сближены шесть перегородок); г – микроконха (сближено две перегородки); д – «мегаконха» (сближено не менее пяти перегородок).

Список литературы

Иванов А.Н. Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов // Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов. Ярославль: ЯГПИ, 1975. С. 5–57.

Игольников А.Е. Новые виды рода *Borealites* Klimova (Ammonitida, Craspeditidae) из бореального берриаса Сибири // Палеонтол. журн. 2014. № 3. С. 40–48.

Мумма В.В. Поздневолжские *Kachpurites* Spath (Craspeditidae, Ammonoidea) Русской платформы // Палеонтол. журн. 2010. № 6. С. 25–33.

Рогов М.А. Новый род *Khetoceras* (Craspeditidae, Ammonoidea) из волжского яруса севера Средней Сибири и параллельная эволюция поздневолжских бореальных аммонитов // Палеонтол. журн. 2014. № 5. С. 10–16.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Pt 5. Mollusca. V. 4: Cretaceous Ammonoidea. Boulder, Colorado, Lawrence: Univ. Kansas Press, 1996. 362 p.

POLYMORPHISM IN THE BERRIASIAN CRASPEDITIDS OF SIBERIA

A.E. Igolnikov

A sample of specimens of the craspeditid ammonite *Hectoroceras kochi* Spath is studied. The hypothesis suggesting that the length of the terminal body chamber decreases from microconch to “megaconch” is confirmed. The separation of the size groups is supported by analysis of the shells’ ornamentation, and crowding of the terminal septa.

К ВОПРОСУ О «ВЕСТЕРМАННОВОМ ПРОСТРАНСТВЕ» И ЛОКОМОТОРНОЙ ФУНКЦИИ АММОНОИДЕЙ

М.С. Бойко

Палеонтологический институт им. А.А.Борисяка РАН, Москва
boikomaxim@mail.ru

При любых обобщающих исследованиях ископаемых головоногих моллюсков приходится непременно сталкиваться с вопросом функциональной морфологии их раковины. На нынешнем уровне наших знаний и представлений возникает сложное системное понятие, которое можно определить тяжеловесным термином морфо-эко-таксогенез. В зависимости от конкретных подходов акцент в этом названии можно сделать на любом из трех понятий.

Несмотря на некоторые успехи иных направлений исследований, морфо-функциональный анализ раковины головоногих до сих пор представляется наиболее действенным и информативным. Малочисленность находок, свидетельствующих о строении мягких тканей, и значительная филогенетическая дистанция от современных представителей не позволяет проводить прямые параллели и реконструировать облик и образ жизни вымерших форм иначе как на основании особенностей строения раковины. Одним из приемов подобных исследований является морфо-функциональная интерпретация морфометрических характеристик раковин.

Одним из таких исследований является работа Герда Вестерманна (Westermann, 1996), в которой была представлена треугольная диаграмма зависимости эко-типа от морфотипа (рис. 1а). Для обоснования своей модели автор использовал разнообразны данные по морфометрии, тафономии, фациальной приуроченности и прочностным параметрам раковин аммонитов. Как видно из рис. 1а, модель Вестерманна не предполагала особой формализации — имелся обширный набор морфотипов, объединенных в четыре группировки. Пользователь сам выбирал, какому морфотипу относится конкретная форма, и делал соответствующие экологические выводы.

Представляется весьма интересным сравнить модель Вестерманна с предварительными результатами нашей собственной работы по исследованию экологии аммоноидей. Несмотря на исходно разные постулаты, и несколько отличную логику исследований, результаты их во многом совпадают.

Понятие экогенеза подразумевает морфологическую эволюцию, направленную на освоение свободной в той или иной степени экологической ниши. В отечественной палеонтологической литературе зна-

чительное внимание уделяется т.н. «экологической лицензии», некоего «конкурса» на освоение изначально пустующей, освободившейся или новообразованной экологической ниши (Левченко, Старобогатов, 1986). Поскольку такая «лицензия» не является по сути жестким «техническим заданием», освоение ниши может идти путем возникновения различных адаптаций и с различных исходных позиций. Такой процесс конкурентного эволюирования для реализации лицензии рассмотрен для достаточного числа таксонов и отражен в терминах «маммализация», «тетраподизация», «ангиоспермизация» и др. Поскольку одновременно эволюционировать может ограниченное число признаков — один (Расницын, 1987), реже два, неоптимальное направление развития, в конечном счете, отсеивается отбором, и экологическая лицензия достается единственному, как правило, претенденту.

Из всех возможных вариантов пустующих ниш, нас в данном случае интересуют ниши, открывающиеся при возникновении таксонов высокого ранга. Можно сказать, что именно новый план строения открывает до тех пор не проявленное экологическое пространство.

Представляется, что любой ароморфоз, порождающий крупный таксон, сопровождается появлением новой ниши высокого порядка (или иными словами, целый спектр новых ниш низшего порядка). Такие ниши в силу своей новизны и принципиально отличного адаптивного спектра практически не пересекаются с уже существующими. Вследствие этого начальные этапы эволюции группы происходят в «экологической пустоте» — конкуренция практически отсутствует. С этим этапом связывают появление «эволюционных монстров» и т.н. архаического многообразия.

По-видимому, по такому сценарию проходили начальные этапы эволюции цефалопод. Возникновение первых поплавокковых форм открыло перед головоногими новый, практически пустой мир. Начальная обширная радиация приходится на первую половину палеозоя, когда конкуренция происходила почти исключительно внутри таксоцена головоногих и не включала противостояние с иными группами. Бурный морфо-таксогенез аммоноидей в среднем-позднем девоне указывает, на схожий сценарий появления этой группы, хотя и в меньшем масштабе.

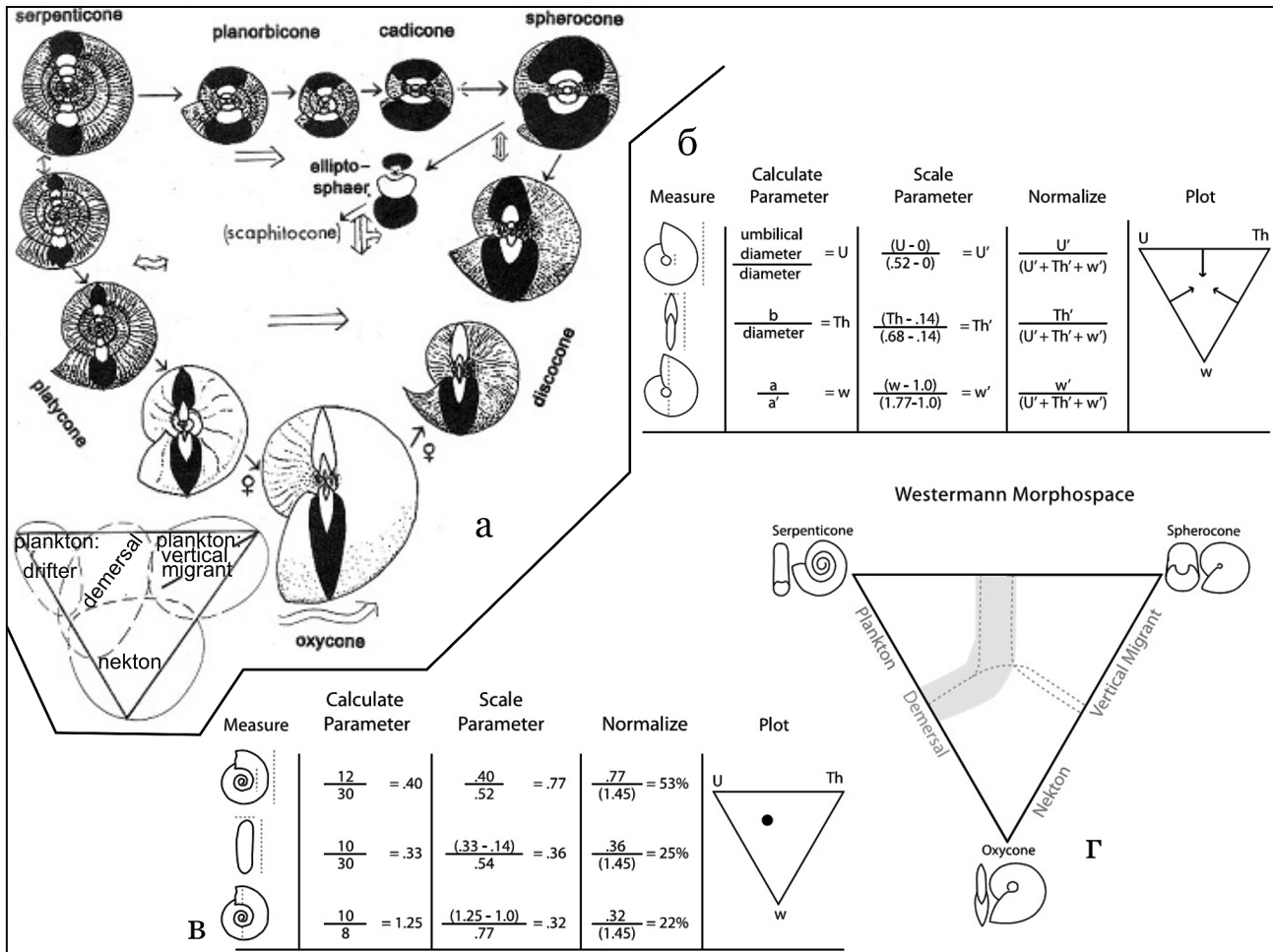


Рис. 1. Морфо-экологическая типология аммоноидей по Вестерманну: а – Westermann, 1996; б, в, г – Ritterbush and Bottjer, 2012.

Поскольку, как признается большинством авторов (Барсков, 1989, Klug, Korn, 2004, и др.) предки аммоноидей – бактриты практически лишены способности к горизонтальной локомоции в силу особенностей строения, то сворачивание раковин аммоноидей в спираль есть путь эту возможность приобрести.

Бактриты с прямыми или слабосогнутыми длинноконическими раковинами, не обладавшие структурами, обеспечивающими горизонтальную ориентировку, были чистыми планктонами, с хорошо развитой, при этом, способностью к вертикальным миграциям. В ранней эволюции аммоноидей сворачивание раковины в плоскую спираль приводило центры плавучести, масс и тяги в положение, способствующее горизонтальной локомоции.

Эти соображения приводят к выводу, что основным содержанием морфо-экогенеза аммоноидей являлась вариативность соотношения вертикальной и горизонтальной локомоций. Все другие тренды имеют более низкий порядок и реализуются отдельными таксонами подкласса.

Следует отметить, что горизонтальную составляющую локомоции аммоноидей в свою очередь необходимо разделить на две противоположные, в общем, характеристики – скорость и маневренность. И, поскольку особенности строения движителя (мантийной полости и воронки) нам не вполне ясны в настоящее время, рассмотрение этих характеристик пока приходится ограничивать только формой раковины. В этом большую помощь оказывает инженерная дисциплина, называемая «Теорией корабля».

Из постулатов теории корабля следует, что высокой скорости способствует большое удлинение (соотношение длина/ширина), и сигарообразное (с заостренными оконечностями) сечение корпуса. Большая вытянутость корпуса снижает тангенциальное (продольное) сопротивление воды и препятствует развитию турбулентности, а заостренные оконечности снижают не только турбулентность, но и профильное (лобовое) сопротивление. Требования к маневренности (в более узком понимании «поворотливость») совершенно противоположны этому. Высокоскоростные корпуса

имеют большой диаметр циркуляции разворота, часто до 7–8 длин самого корпуса.

Возвращаясь к плавучести необходимо отметить, что более точным термином применительно к головоногим является понятие «запас плавучести», поскольку поплавок раковина в любом случае обладает положительной плавучестью, как и в случае с подводными аппаратами важен относительный объем цистерн главного балласта (фрагмокона).

Вероятно, для аммоноидей было важно своевременно и точно регулировать плавучесть в зависимости от циклов пищеварения или вертикальных миграций. Процесс балансировки веса раковины необычайно деликатен. Например, в подводных лодках устанавливается специальный автомат, который непрерывно осуществляет балансировку, и это при том, что подводная лодка является закрытой системой, в отличие от головоногого моллюска, постоянно обменивающегося веществом с окружающей средой. Из этого следует предположить, что деятельность гидростатического аппарата аммоноидей также происходила непрерывно; изменялись лишь направление и интенсивность процесса.

Исходя из этих трех составляющих локомоции, построим треугольную диаграмму на которой можно помещать изображения тех или иных морфотипов (рис. 2а, б). На рис. 2а приведен вариант такой диаграммы для современных цефалопод. В вершине «плавучесть» располагается *Spirula*, почти не способная к горизонтальному крейсерованию, а только к вертикальным перемещениям большой амплитуды. В вершине «скорость» можно поместить «обобщенных»

кальмаров. В вершине маневренность – каракатиц и осьминогов (возможно, несколько ближе к центру). Наutilus будет попадать в центральную область, демонстрируя тем самым минимальную специализацию.

Предковый бакрит на диаграмме аммоноидей (рис. 2б) будет располагаться в вершине «плавучесть», по соображениям, изложенным выше. По мере сворачивания раковины первых аммоноидей их позиции будут смещаться к центру треугольника, в соответствии с возрастающей способностью к горизонтальной локомоции. Это процесс хорошо проиллюстрирован в работе Клюга и Корна (Klug, Korn, 2004). Следующим ключевым морфотипом будет совершенно эволютивная раковина с медленно возрастающими оборотами. Данный морфотип мы считаем наименее специализированным для аммоноидей в силу еще довольно значительного запаса плавучести и малоразвитой способности к крейсерованию (подробнее – Barskov et al., 2008). Далее, по мере нарастания специализации, модели морфотипов продолжают заполнять пространство диаграммы. Оксиконовые морфотипы, располагающиеся близ вершины «скорость», по нашему мнению являются максимально нектонизированными среди аммоноидей обитателями эпи-мезопелагиали (об отсутствии среди аммоноидей «чистого» нектона см. Barskov et al., 2008).

Типичные дискоконы из вершины «маневренность» должны принадлежать некто-бентосу относительно неглубоководных участков дна, где условия ландшафта и обитание другого бентоса делает необходимой высокую подвижность. Возникают и свои «идеальные планктеры» – обладатели сфероконовых раковин, совершающие вертикальные миграции или

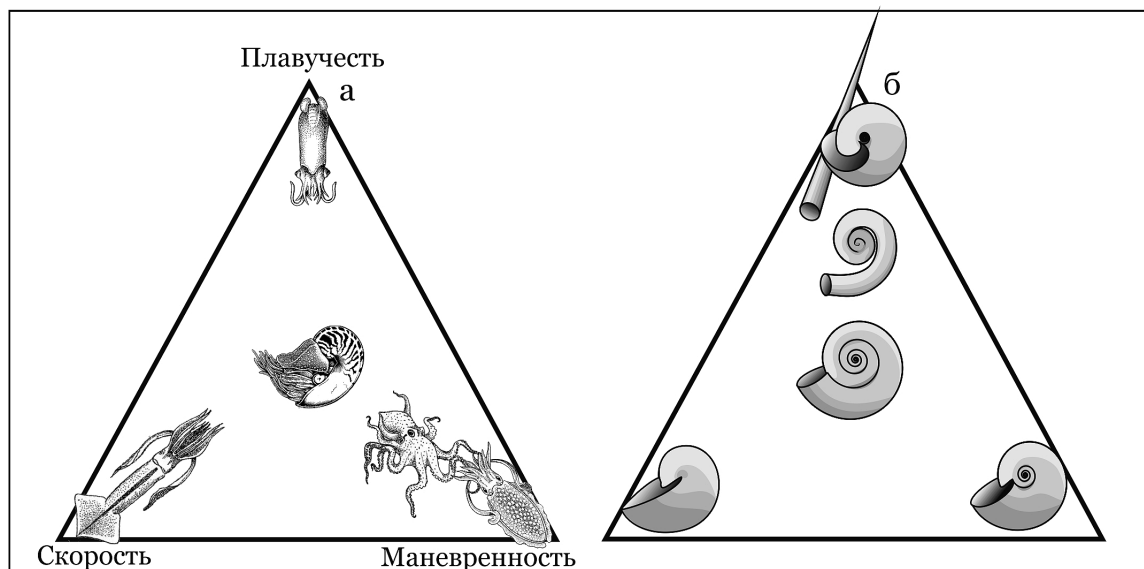


Рис.2. Морфо-экологическая типология на основании предполагаемых скоростных характеристик: а – на примере совр. головоногих; б – для аммоноидей.

обитающие на комфортных для них батиметрических этажах. К этой же экологической группировке следует относить и большинство гетероморфов.

На данный момент представленные построения носят предварительный характер и пока не формализованы. Сравнения представленной и модели Вестерманна сведены на табл. 1

Табл. 1

		Вестерманн, 1996	Настоящая работа
исходная предпосылка		в основном прочностная	в основном локомоторная
интер-претация экотипов	нектон	оксиконы	оксиконы (неполноценный нектон)
	планктон дрейфующий	серпентиконы	серпентиконы
	планктон вертикально мигрирующий	сфероконы	сфероконы.lat.
	некто-бентос	не выделяется	дискоконы
	бентос глубоководный	платиконы - планорбиконы	сфероконы.str. (глубоководный бенто-нектон)

Различия имеют основу в несколько отличных подходах и материале, а самое главное в исходном постулате. Повторимся, что в основе нашей диаграммы — локомоторная триада «плавучесть-скорость-маневренность».

Морфо-экологическая модель Вестерманна приобрела определенное признание среди специалистов, особенно зарубежных, от которых и получила название «Метод морфообласти Вестерманна» или «Вестерманново пространство». Новый всплеск интереса произошел после того, как этот метод как был формализован Риттербушем и Ботье (2012) на основе рауповской (Raup, 1966) морфометрии (рис. 1 б, в, г). В данном алгоритме используются следующие параме-

тры: относительная ширина умбилика $U (d/D)$, общая вздутость оборотов $Th (b/D)$ и скорость расширения оборотов $w (a/a')$ — аналог W Раупа. Эти параметры путем двухступенчатого преобразования превращаются в конкретную точку на треугольной диаграмме — «Вестерманновом пространстве».

Поскольку диаграмма Вестерманна, в целом, гомеоморфна представленной в настоящей статье, в дальнейшем планируется модифицировать описанный математический алгоритм применительно к изложенной выше модели.

Работа выполнена при финансовой поддержке Программы фундаментальных исследований Президиума РАН «Эволюция органического мира и планетарных процессов» (подпрограмма 2).

Список литературы

- Барсков И. С.* Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: изд-во Московского ун-та, 1989. 160 с.
- Жинкин В. Б.* Теория и устройство корабля. СПб.: Судостроение, 2002. 336 с.
- Левченко В. Ф., Старобогатов Я. И.* Два аспекта эволюции жизни: физический и биологический // Физика: проблемы, история, люди. Л.: Наука, 1986. С. 102–142.
- Расницын А. П.* Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46–64.
- Barskov I.S., Boiko M.S., Konovalova V.A., Leonova T.B., Nikolaeva S.V. Cephalopods in the Marine Ecosystems of the Paleozoic // Paleontol. Journ. Suppl. 2008. no. 5. P. 1168–1284.
- Klug C., Korn D.* The origin of ammonoid locomotion // Acta Palaeont. Polonica. 2004. V. 49. No. 2. P. 235–242.
- Raup D.M.* Geometric analysis of shell coiling. General problems // J. Paleontol. 1966. Vol. 40. P. 1178–1190.
- Ritterbush K.A., Bottjer D.J.* Westermann Morphospace displays ammonoid shell shape and hypothetical paleoecology // Paleobiology. 2012. V.38. No.3. P. 424–446.
- Westermann G.E.G.* Ammonoid life and habitat // Landman, H.H., Tanabe, K. & Davis, R.A. (eds.): Ammonoid Paleobiology. Plenum Press. New York. 1996. P. 608–707.

THE WESTERMANN MORPHOSPACE METHOD AND AMMONOID LOCOMOTION

M.S. Boiko

The use of Westermann Morphospace for ammonoid studies is discussed. The suggested approach to the correlation of possible ecological patterns and morphotype groups is mainly based on the analysis of the various locomotory shell designs.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЕ ДАННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ НАУТИЛОИДЕЙ КАЗАНСКОГО ЯРУСА МЕТОДОМ РЕНТГЕНОВСКОЙ КОМПЬЮТЕРНОЙ ТОМОГРАФИИ

О.П. Шиловский^{1,2}, Е.О. Стаценко¹

¹Казанский государственный университет, Казань
nau@hotmail.ru

²Музей естественной истории Татарстана, Казань

В настоящее время все шире становится создание 3D-моделей различных палеонтологических объектов (Lukeneder S., Lukeneder A., 2011, 2014; Lukeneder A., 2012). Компьютерная томография позволяет более точно реконструировать объем и размер окаменелостей, их пространственное распределение и ориентацию в горной породе. Применение данного метода наиболее актуально при исследовании уникальных или особенно хрупких палеонтологических образцов. Также этот метод может быть полезен для исследования внутреннего строения любого палеонтологического объекта, сохранность которого удовлетворяет техническим характеристикам и требованиям применяемого прибора.

Компьютерная томография — это метод неразрушающего исследования внешней и внутренней структуры объекта, в основе которого лежит измерение и сложная компьютерная обработка разности ослабления рентгеновского излучения различными по плотности элементами, в данном случае вмещающая порода и замещенная раковина моллюска, заполненные породой или пустые камеры внутри раковины. Для оптимального результата различие плотности между исследуемыми элементами должна составлять не менее 10-15%. Компьютерная томография начинается с записи двумерных рентгеновских изображений образца. В данном процессе рентгеновская трубка генерирует излучение, которое частично поглощается образцом. Детектор интегрирует попадающее на него излучение и преобразует его в цифровое изображение для сохранения на жестком диске компьютера. Во время записи, образец поворачивается на 360° с заданным шагом и при каждом шаге делается снимок образца. При исследовании ископаемых цефалопод использовался рентгеновский компьютерный томограф V|TOME|X S 240, на котором производилось сканирование образцов коническим лучом с 2D проецированием и с пошаговым вращением, шаг вращения образца < 1°.

При изучении головоногих моллюсков получение сведений о внутреннем строении часто затруднено неудовлетворительной сохранностью ископаемого материала. Мы провели предварительные исследования некоторых систематических признаков внешней и

внутренней морфологии цефалопод с помощью метода рентгеновской компьютерной томографии. Материалом для исследования послужили цефалоподы казанского яруса Волго-Уральского региона. Информация о местонахождениях, условиях осадкообразования и таксономическом составе сообществ имеется в ранее опубликованных работах (Леонова и др., 2005, 2007; Шиловский и др., 2009; Barskov et al., 2014). Были использованы полностью или частично отпрепарированные, а также скрытые в породе экземпляры цефалопод.

При традиционных методах изучения самых начальных стадий онтогенеза раковины моллюска обычно требуется разрушить образец для получения зарисовок и фотографий внутренних структур и их измерений. Рентгеновская томография дает возможность получать изображения внутренней структуры непрозрачных объектов с высоким пространственным разрешением без разрушения самих объектов. На полученных с помощью томографа трехмерных изображениях ювенильных раковин наутилоидей хорошо видны особенности скульптуры, образующей сетчатый рисунок, характерный для самых ранних стадий онтогенеза (рис. 1).

На рисунке 2 представлено изображение внутренних структур *Peipetoceras sp.* (положение сифона, вогнутость перегородок) с использованием трех различных программных режимов. Вогнутость перегородок редко фигурирует в диагнозах родов и видов, в основном, из-за плохой сохранности материала, но является важным систематическим признаком. Томографический метод позволяет оценить степень вогнутости перегородок и измерить их число, приходящееся на ширину оборота (рис. 3). Положение сифона является одним из важных систематических признаков и может меняться в онтогенезе, смещаясь к вентральной или дорсальной стороне раковины (рис. 2).

Томографические изображения позволяют сделать измерения внутренних структур, например, толщины перегородок и расстояния между ними (рис. 3). При дальнейшем накоплении статистического материала, видимо, потребуется разработка новых математи-

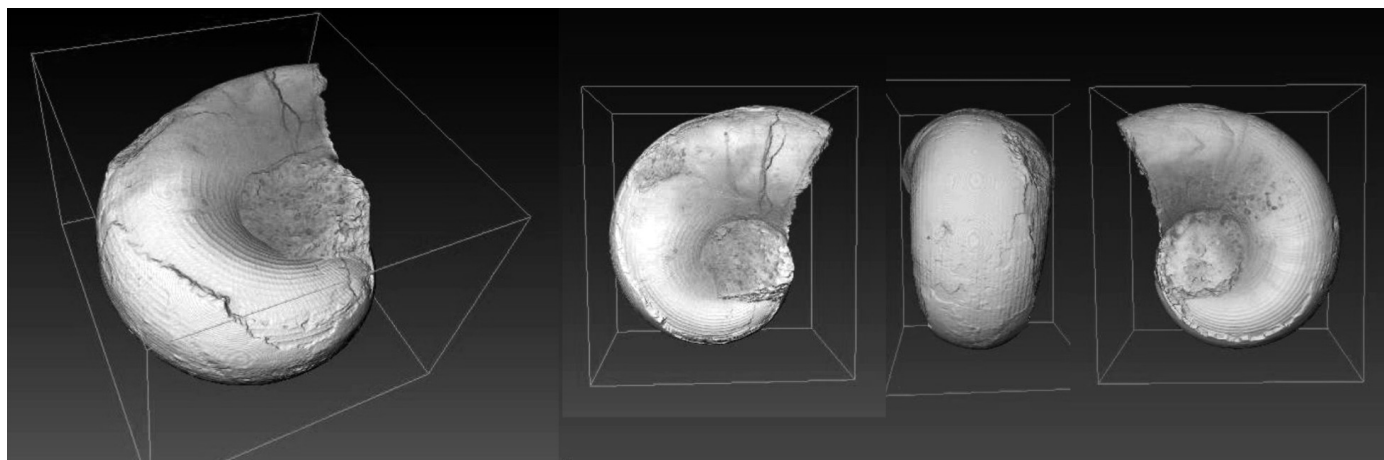


Рис. 1. Скульптуры ювенильной раковины *Peripetocerassp.* (МЗКК НВФ 604/4), образующей сетчатый рисунок.

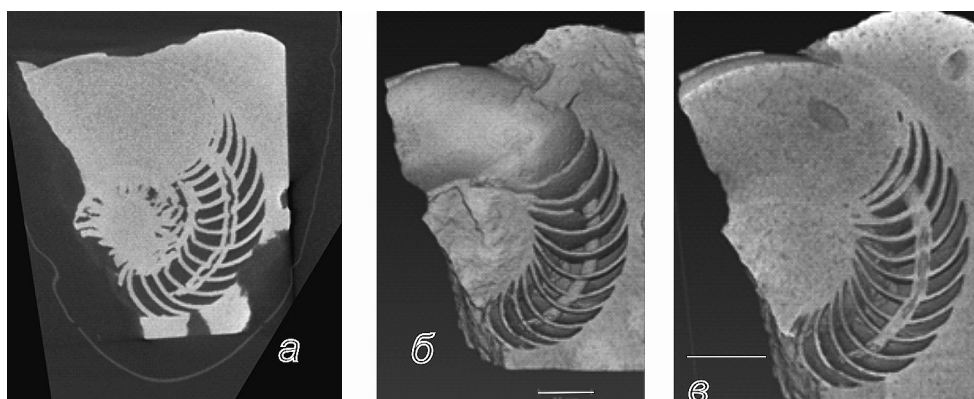


Рис. 2. Внутреннее строение раковины *Peripetocerassp.* (МЗКК НВФ 604/1), а – расположение сифона, б – сифон в разрезе, в – степень волнутости перегородок.

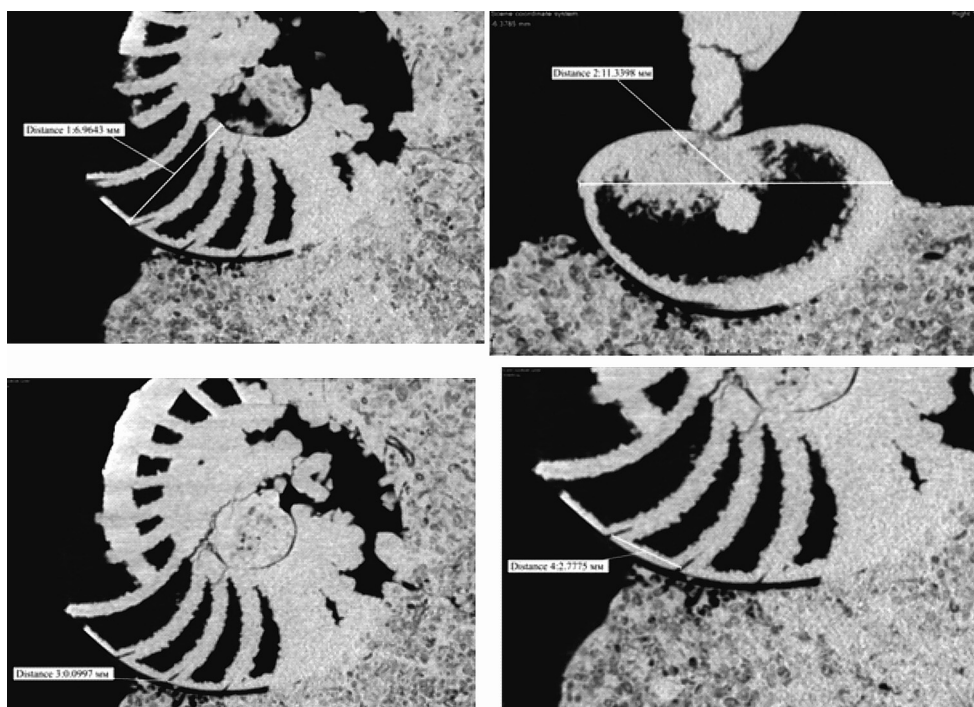


Рис. 3. Измерения раковины (МЗКК НВФ 604/8); а, б – высота и ширина оборота, в, г – толщина перегородки и расстояние между перегородками.

ческих инструментов для обработки столь обширной морфометрической базы исследуемых объектов.

Наибольшую актуальность использование этого метода приобретает при исследовании хрупкого и скрытого материала, препарирование которого обычными методами невозможно (рис. 4). Нахождение внутри жилой камеры крупного *Permonautilus cornutus* раковин более мелких наутилоидей и характерных для этих отложений мелких брахиопод, возможно, связано с обитанием «рогатых» наутилоидей среди рифовых построек, с течениями разного типа и интенсивности (Barskov et al., 2014). Скорее всего, при захоронении крупной раковины наутилоида, раковины других моллюсков были случайным образом занесены в жилую камеру в результате придонных волнений. В пользу этого утверждения, говорит отсутствие травм и разрушений мелкой раковины (рис. 4).

Предварительные результаты исследования цефалопод методом рентгеновской томографии показали, что применение данного метода в некоторых случаях позволяет получить более детальные сведения о строении и морфометрии раковин наутилоидей. Применение метода расширяет рамки изучения недоступных прямому наблюдению особенностей внутренней морфологии без разрушения объектов. Возможно, в будущем томографические исследования позволят проводить реконструкции (включая коррекцию деформаций) раковин, внешнего облика моллюсков и моделирование процессов онтогенеза.

Список литературы

Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Rorapocerotaceae (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20–29.

Леонова Т.Б., Шиловский О.П. Развитие пермского семейства Spirologoceratidae (Goniatitida, Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2007. № 1. С. 27–36.

Шиловский О.П., Барсков И.С. Наутилиды среднепермского рифового комплекса Волго-Уральской области. Особенности захоронения, таксономического состава и экологии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Т. 2. М.: ПИН РАН, 2009. С. 92–95.

Шиловский О.П., Леонова Т.Б. Первая находка среднепермских аммоноидей с территории Марий Эл // Там же. 2009. С. 96–98.

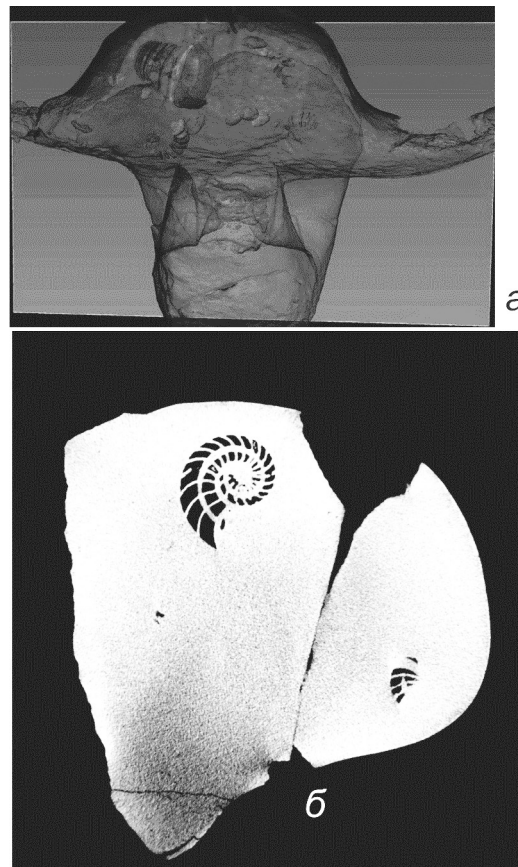


Рис. 4. Мелкие раковины наутилоидей в жилой камере крупной раковины *Permonautilus cornutus* (МЗКК КП 1226/5): а – общий вид, б – увеличенный срез жилой камеры.

Barskov I.S., Leonova T.B., Shilovsky O.P. Middle Permian Cephalopods of the Volga–Ural Region. Paleontol. Journal. Suppl. 2014. Vol. 48. No. 13. pp. 1331–1414.

Lukeneder S., Lukeneder A. Methods in 3D modelling of Triassic Ammonites from Turkey (Taurus, FWF P22109-B17). Proceedings IAMG. 2011. Salzburg. P. 496–505.

Lukeneder A. Computed 3D visualisation of an extinct cephalopod using computer tomographs // Computers & Geosciences. 2012. V. 45. P. 68–74.

Lukeneder S., Lukeneder A., Weber G. Computed reconstruction of spatial ammonoid-shell orientation captured from digitized grinding and landmark data // Computers & Geosciences. V. 64. 2014. P. 104–114.

PRELIMINARY RESULTS OF COMPUTED TOMOGRAPHY OF KAZANIAN NAUTILOIDS

O.P. Shilovsky and E.O. Statsenko

The possibilities of applying X-ray computed tomography to cephalopod studies are discussed, using an example of visualisation of internal features of non-transparent objects in Kazanian nautiloids.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Нигматуллин Ч.М. Кир Назимович Несис (1934–2013) – к 80-летию со дня рождения.....	3
Леонова Т.Б. К 150-летию со дня рождения Джеймса Перрина Смита (1864-1931)	6
Стародубцева И.А. А.А. Кейзерлинг – один из первых отечественных исследователей мезозойских цефалопод (к 200-летию со дня рождения)	9
Стародубцева И.А. 160 лет со дня рождения А.О. Михальского – исследователя волжских аммонитов	12

ЭВОЛЮЦИЯ, ФИЛОГЕНЕЗ, ЭКОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД

Барсков И.С. Гетерохронии в филогенезе неаммоноидных цефалопод палеозоя	15
Мироненко А.А. Образ жизни и тип питания ордовикских Endocerida	19
Коштяк М., Шлёгль Я., Мацух М. Новые данные о кайнозойских колеоидных цефалоподах.....	21
Нигматуллин Ч.М., Сабиров Р.М. Онтогенетические закономерности сперматофорогенеза у колеоидных головоногих моллюсков	24
Лаптиховский В.В. Репродуктивные стратегии архаичных головоногих (<i>Vampyroteuthis infernalis</i> и <i>Nautilus</i> spp.)	27
Константинов А.Г. Эволюция аммоноидей семейств Tsvetkovitidae и Nathorstitidae среднего триаса Бореальной области.....	29
Митта В.В. К филогении среднеюрских Arctoceratitinae и Cadoceratitinae (Cardioceratitidae, Ammonoidea)	32
Гуляев Д.Б. Неоэндемичная раннекелловейская Восточно-Европейская филолиния аммонитов подсемейства Macroceratitinae (Sphaeroceratitidae) и ревизия ее представителя <i>Macroceratites multicosatus</i> (Paryshev).....	36
Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С., Кутыгин Р.В. Среднекелловейский этап эволюции сибирских кардиоцератид.....	40
Рогов М.А. «Lilliput effect» и эволюция позднеюрских бореальных аммонитов	46

ПРОБЛЕМЫ СИСТЕМАТИКИ И НОМЕНКЛАТУРЫ ЦЕФАЛОПОД

Николаева С.В. О типовых сериях <i>Nautilus pompilius</i> Linnaeus, 1758 и <i>Spirula spirula</i> (Linnaeus, 1758)	49
Митта В.В. О коллекциях аммонитов к монографиям Д.И. Иловайского	52
Киселев Д.Н. Таксономическое значение признаков конечного роста в морфогенезе аммонитов подсемейства Dorsoplanitinae Arkell, 1950 и вопросы систематики	55
Барабошкин Е.Ю. Некоторые верхнеготеривские аммониты центральных областей Русской плиты из коллекции музея им. В.И. Вернадского.....	59
Дзюба О.С., Вайс Р. Megateuthididae (Belemnitida) нижней-средней юры северной и восточной России: таксономия и номенклатура.....	62

БИОСТРАТИГРАФИЯ, БИОГЕОГРАФИЯ, ТАФНОМИЯ ЦЕФАЛОПОД

Барсков И.С. Основные черты биогеографического распространения неаммоноидных цефалопод в палеозое	65
Киселев Г.Н. Таксономическое разнообразие верхнесилурийских цефалопод Прибалтики	69
Николаева С.В., Коновалова В.А. Новые данные по поздневизейским аммоноидеям Урала.....	71
Николаева С.В., Кулагина Е.И., Горожанина Е.Н. Аммоноидеи карбона Зилаирского синклинория	75
Кутыгин Р.В. Корреляция ассельско-сакмарских отложений Северо-Востока Азии по аммоноидеям.....	78
Леонова Т.Б. Новые данные о металегоценератах Западной Австралии.....	81
Борисенков К.В. Новые находки раннепермских аммоноидей на Пай-Хое.....	85
Репин Ю.С. О поздне триасовых аммоноидеях Ирана.....	89
Репин Ю.С. Характерные черты истории раннеюрской арктической аммонитовой биоты	92
Гуляев Д.Б. Аммониты рода <i>Bullatimorphites</i> (<i>Tulitidae</i>) из нижнего келловея района Каневских дислокаций, Центральная Украина	95
Гуляев Д.Б., Рогов М.А. Бореальные аммониты нижнего келловея Крыма	97
Школин А.А. Об аммонитах верхней юры окрестностей Коломенского (Москва)	100
Митта В.В. Аммониты и расчленение пограничных отложений юры и мела нижнего течения р. Унжа (Костромская область)	105
Аркадьев В.В. Новые находки представителей рода <i>Riasanites</i> (<i>Ammonoidea</i>) в верхнем берриасе Восточного Крыма	109
Стеньшин И.М., Барабошкин Е.Ю. О находке <i>Dufrenoya furcata</i> (<i>J. de C. Sowerby, 1836</i>) (<i>Deshayesitidae, Fmmonoidea</i>) в Ульяновском Поволжье	112
Стеньшин И.М., Семенов Д.Ю., Благовещенский И.В., Шумилкин И.А. Особенности распространения наутилоидей в нижнем апте Ульяновского Поволжья.....	115
Мироненко А.А. Следы прижизненной окраски на раковинах юрских аммонитов Центральной России....	118
Сельцер В.Б., Косенко И.Н. Эпийойкия устрицы <i>Liostrea goeмери</i> на аммонитах	120

МОРФОЛОГИЯ ЦЕФАЛОПОД И МЕТОДЫ ЕЕ ИЗУЧЕНИЯ

Кутыгин Р.В. О развитии внешней формы раковин сакмарских представителей рода <i>Uraloceras</i>	124
Игольников А.Е. Полиморфизм берриасских краспедитид Сибири.....	126
Бойко М.С. К вопросу о «Вестерманновом пространстве» и локомоторной функции аммоноидей.....	129
Шиловский О.П., Стаценко Е.О. Предварительные данные исследования наутилоидей казанского яруса методом рентгеновской компьютерной томографии	133

Научное издание
Современные проблемы изучения головоногих моллюсков.
Материалы совещания.

Отв. редакторы Т.Б. Леонова, И.С. Барсков, В.В. Митта

Подписано в печать 05 марта 2015 г.
Печать офсетная 15,9 печ. листов. Тираж 200 экз.

Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН
Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии ИП Скороходова