Российская академия наук Палеонтологический институт

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

> Кафедра палеонтологии геологического факультета Санкт-Петербургского университета

> > Палеонтологическое общество при РАН

Секция палеонтологии Московского общества испытателей природы

Программа президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы»

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

Материалы Всероссийского совещания

 $\begin{tabular}{l} Mосква, \\ 8-10 \ ноября \ 2006 \ года \end{tabular}$

ПОСВЯЩАЕТСЯ 90-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ВЫДАЮЩИХСЯ РОССИЙСКИХ ИССЛЕДОВАТЕЛЕЙ ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД В.Н. ШИМАНСКОГО И В.В. ДРУЩИЦА

MOCKBA 2006

Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия. Материалы всероссийского совещания (Москва, 8 – 10 ноября 2006 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт; под ред. И. С. Барскова, Т. Б. Леоновой. М.: ПИН РАН. 2006. 120 с. (55 илл., 6 таблиц, 6 фототаблиц).

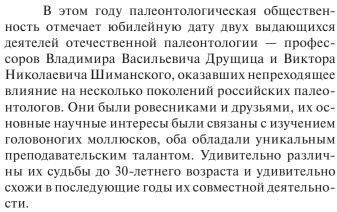
CONTRIBUTIONS TO CURRENT CEPHALOPOD RESEARCH: MORPHOLOGY, SYSTEMATICS, EVOLUTION. ECOLOGY AND BIOSTRATIGRAPHY

В сборнике представлены статьи по вопросам эволюции, филогенеза, морфогенеза, экогенеза, систематики, биостратиграфии, биогеографии, методики и истории исследования ископаемых головоногих моллюсков — материалы Всероссийского совещания «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция и биостратиграфия».

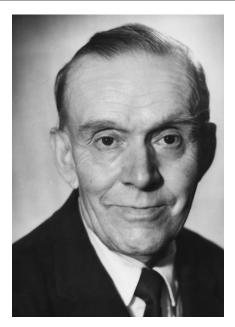
ISBN 5-201-15412-3



Владимир Васильевич Друщиц



В. Н. Шиманский и В. В. Друщиц родились в последний год существования Российской империи (B.H.-16 января, B.B.-6 октября 1916 года), но в разных ее частях, что наложило отпечаток на первые три десятка лет их жизни. Родиной В.Н. был город Касимов, в каком-то смысле сердцевина России. В.В. родился вблизи западных границ империи в г. Режица Витебской губернии (ныне — Резекне в Литве). Оба они закончили среднюю школу в 1933 году в родных городах. В.Н поступил туда, куда хотел, — в Московский государственный педагогический институт им. В. И. Ленина на биологическое отделение. На талантливого юношу обратила внимание профессор геологии этого института Вера Александровна Варсонофьева — легендарная женщина-геолог, воспитанница Высших женских курсов, ученица А. П. Павлова и А. А. Чернова, с которым она многие годы работала на севере Европейской России, на открытии Печорского угольного бассейна, в республике Коми. Несомненно, что именно влияние Варсонофьевой привело



Виктор Нколаевич Шиманский

В.Н. в палеонтологию. Нужно думать, что и сам он в школьные годы просто не мог не познакомиться, бродя по берегу Оки в окрестностях родного города, с ископаемыми касимовского яруса карбона. Результатом обучения в институте была дипломная работа, посвященная каменноугольным брахиоподам карбона. Часть ее, связанная с изучением продуктид Gigantella, стала первой публикацией В.Н. Оценив способности своего ученика, Вера Александровна не могла с ним расстаться, и В.Н. поступил в аспирантуру. Темой диссертации стала практически не изученная в то время группа ископаемых — меловые наутилиды. С этого и началась «цефалоподовая» научная карьера В.Н. Как говорится, старая любовь не ржавеет: одной из последних работ В.Н. была обзорная монография о меловых наутилидах. Диссертационная работа В.Н. была не только и не столько описательной, хотя им были систематически обработаны имевшиеся тогда коллекции меловых наутилид с Кавказа и Крыма. Давала себя знать институтская биологическая подготовка. В.Н. была детально рассмотрена морфология раковины единственного современного представителя наутилид — Наутилуса, изучены все экземпляры в наших музейных коллекциях, и даже описан новый его вид. Защита диссертации состоялась весной 1941 года. Молодой кандидат наук был принят ассистентом в свою альма матер. Эвакуированный во время войны в Свердловск (ученая степень автоматически означала бронь от призыва в действующую армию), В.Н. продолжил преподавательскую деятельность в Свердловском университете, где получил должность и звание доцента. По возвращении в Москву В.Н. поступил в ПИН, где и проработал всю оставшуюся

жизнь, но кроме этого в 1946 году был привлечен Ю.А. Орловым к чтению лекций на кафедре палеонтологии Московского университета. Вот здесь и встретились впервые доцент Виктор Николаевич Шиманский с лаборантом Владимиром Васильевичем Друщицем.

Судьба и жизнь Владимира Васильевича до этого времени разительно отличалась от судьбы В.Н. «Волею судеб», как любил выражаться Шиманский, выпускник школы Володя Друщиц в силу обстоятельств своего рождения (большей частью, возможно, просто географических) был лишен права обучения в Высших учебных заведениях. Он поступил в Минский архитектурный техникум, на геологическое отделение. Видимо, уже тогда проявилась его тяга к геологии. В 1936 г., когда были сняты ограничения, В.В. поступает на географический факультет Московского университета, а в 1939 году, после образования геолого-почвенного факультета, оказывается на геологическом отделении, намереваясь заниматься палеонтологией, что не удивительно: его учителями здесь были Ю.А. Орлов и Р. Ф. Геккер. Учебная группа называлась Краснознаменной — все студенты были отличниками. И В.В. по признанию сокурсниц был среди них самым активным, самым энергичным и самым обаятельным. Дипломную работу защищали в начале июня 1941 года, и на 23 июня был назначен госэкзамен. Девочки сдавали экзамен, а мальчикам был выдан диплом об окончании Московского университета, после чего они ушли в ополчение. В.В. участвовал в знаменитом сражении под Ельней, где впервые были применены с нашей стороны «Катюши». В начале 1942 года оказался в окружении, по выходе из кольца попал в немецкий плен и был отправлен в концентрационный лагерь. Благодаря хорошему знанию немецкого языка он был переводчиком при санчасти лагеря. Имеются свидетельства бывших заключенных (сам В.В. не любил вспоминать этот период своей жизни), что он не раз способствовал отводу обращавшихся в санчасть от тяжелых работ. После освобождения из лагеря, опять же «волею судеб», В.В. избежал обычной участи бывших концлагерников, но все же два года проработал геологом в Дальстрое. После того, как В.В. возвратился в Москву в 1947 году, Ю.А. Орлов, прекрасно помнивший своего отличного студента, добился принятия его лаборантом на кафедру палеонтологии. С тех пор началась, наконец, счастливая полоса в его жизни, полная находок и достижений. Многое из этого было сделано совместно, « в одной упряжке» с Виктором Николаевичем Шиманским, хотя собственные объекты их изучения цефалопод были разными. В.Н. продолжал изучать наутилоидей, расширив стратиграфический диапазон изучения и на палеозой, В.В. начал заниматься аммонитами нижнего мела.

Среди нас еще достаточно много людей, более или менее близко знавших В.Н. и В.В., оба они еще

живы в их памяти, поэтому часто воспоминания и суждения о них носят эмоциональный или даже интимный характер, либо напоминают характеристику на присвоение звания или "справку-хваленку" для выезда за рубеж. Мне тоже трудно отказаться от субъективного суждения. Я чуть ли не ежедневно, но еженедельно уж точно, на протяжении 30 лет контактировал с Владимиром Васильевичем и 50 лет — с Виктором Николаевичем. Тем не менее, их имена и деятельность уже принадлежат истории. И хотелось бы пусть субъективно, оценить их роль и влияние в отечественной палеонтологии по «гамбургскому счету».

Во-первых, это их роль и влияние на подготовку и воспитание двух, по крайней мере, поколений палеонтологов. В.В. и В.Н. обладали выдающимися преподавательскими способностями, хотя и совершенно разного толка. Слушать лекции Владимира Васильевича было увлекательным занятием, прежде всего потому, что для него самого чтение лекций было не менее увлекательным. Он излагал рутиннейшие и скучнейшие для обычного человека сведения о строении, скажем, лофофора голоротых мшанок, с таким энтузиазмом и жаром, как будто он только что сам открыл эту замечательную штуку и не может не разделить это открытие со всеми. Виктор Николаевич, обладая специфическим тембром голоса, привлекал слушателей логикой повествования.

Начав читать свои курсы, оба столкнулись с нехваткой учебной палеонтологической литературы. Они были инициаторами создания новейшего учебника по палеонтологии беспозвоночных, который за очень короткий срок был создан с привлечением ведущих ученых Палеонтологического института, специалистов по своим группам. Для В.В. это стало началом работы над созданием нового поколения учебников, соответствующих университетским программам и отвечающих современному уровню науки. Венцом его творческих усилий в этом направлении стал фундаментальный учебник «Палеонтология беспозвоночных», удостоенный Государственной премии.

Активная творческая деятельность Виктора Николаевича и Владимира Васильевича пришлась на 50—70 годы — время, которое справедливо называют «золотым веком» отечественной геологии и палеонтологии. Золотым это время стало, в том числе, и благодаря их усилиям в работе по воспитанию молодых поколений палеонтологов и собственным научным исследованиям.

Через лекционные курсы В.В. прошло более 1000 выпускников геологического факультета МГУ, более 200 из них стали признанными палеонтологами и в нашей стране, и в ближнем, и в дальнем зарубежье. Наверное нет и не было в нашей стране палеонтолога поколения 60-х -70-х годов кто не испытал

бы на себе влияния В.Н. Был хорошо известен совет: «если никто не может разобраться в вашей проблеме — обратитесь к Шиманскому». Нет нужды касаться деятельности В.В. и В.Н. во всевозможных советах и комиссиях, в Московском обществе испытателей природы и Всесоюзном палеонтологическом обществе, где также проявлялась их воспитующая роль.

Не обсуждая многочисленных сторон и заслуг в научной деятельности Друщица и Шиманского, остановлюсь на том, что кажется мне наиболее важным для истории палеонтологии в нашей стране, чего не было до и что осталось после них.

В.Н. может по праву считаться родоначальником изучения наутилоидных, или как сейчас принято говорить, «неаммоноидных», цефалопод в послереволюционной России. До 1947 года с территории нашей страны было известно не более 40 родов этой группы цефалопод, и из палеозоя, и из мезозоя. Под непосредственным влиянием В.Н. и при постоянных консультациях началось изучение ордовикских наутилоидей Прибалтики и Сибири (3.Г. Балашов, Х.А. Стумбур, В. Саладжюс), силура Сибири (Е. И. Мягкова), девона (Ф.А. Журавлева), силура-ордовика Средней Азии, Казахстана, Севера Европейской России, Подолии (И.С. Барсков, Г.Н.Киселев). В 60-70 годах Россия заняла в этом отношении лидирующее место в мире. Благодаря своим личным исследованиям таксономического разнообразия ископаемых цефалопод В.Н. вошел в первую десятку палеонтологов всех времен и народов по числу описанных новых таксонов. Базовыми для современной макросистемы цефалопод стали разработанные Шиманским совместно с Журавлевой представления о соотношениях и рангах крупнейших таксонов цефалопод, которые до того все считались «наутилоидеями».

Научные деяния Владимира Васильевича не менее основательны. Заслугою В.В. явилась организация в Московском университете исследований в области палеонтологии беспозвоночных. Так складывалось (« волею судеб»), что на протяжении многих и многих лет в Московском университете главенствующую роль играли исследования в области палеонтологии позвоночных (В.А. Ковалевский, М.В. Павлова, А.П. Гартман-Вейнберг, Ю.А. Орлов). Можно считать, что В.В. совершил здесь переворот, и это соответствовало и направлениям научных исследований геологического факультета, начавшего в конце 40-х годов масштабные полевые исследования во многих районах нашей страны, и потребностям геологической практики. В согласии со своими планами комплексного изучения нижнемеловых отложений

юга СССР, В.В. буквально выпестовал целую плеяду исследователей различных групп меловой фауны выпускников кафедры. (Т. Н. Горбачик — фораминиферы, И.А. Михайлова — аммониты, Б.Т. Янин двустворки, М.А. Головинова — гастроподы, Т.Н. Смирнова — брахиоподы, Л.Раченская — остракоды). Под его влиянием развивались исследования и других групп различного возраста: ордовикские и силурийские кораллы (О.Б. Бондаренко), палеозойская флора (А.Л. Юрина), ордовикские и силурийские цефалоподы, палеозойские конодонты (И.С. Барсков), членистоногие и конодонты (А.С. Алексеев), мезозойская и кайнозойская палинология (З.И. Казакова, Л.Г. Пирумова, Н.Э. Рыбакова, С.Б. Смирнова). Это только те, кто работал и работает в Московском университете. А тех воспитанников В.В., которые состоялись как ученые палеонтологи и практики в других организациях у нас и за рубежом, не счесть.

Владимир Васильевич обладал обостренной научной прозорливостью, чувствовал новые перспективные направления в палеонтологии. Он впервые настойчиво подчеркивал значение в стратиграфии стратотипов и пропагандировал их комплексное изучение. В наше время это стало прописной истиной. В.В. поддержал изучение на кафедре конодонтов, в то время, когда и не подозревали, какое значение приобретет эта группа через пару десятилетий, он был оппонентом на первой защищенной в Москве диссертации по конодонтам (хотя этой группы не было в его учебнике по палеонтологии). В этой связи характерно и то, кого из зарубежных ученых приглашал В.В. для чтения лекций: А. Зейлахер, написавший пионерные работы по актуопалеонтологии (В.В. с энтузиазмом проводил такие исследования на Белом море и разрабатывал терминологию); Х.К. Эрбен, опубликовавший первые фотографии начальных частей аммонитов, сделанные на неведомом тогда для нас сканирующем электронном микроскопе (В.В. вскоре опубликовал книгу «Аммониты под электронным микроскопом»); Д. Рауп, создавший методику исследований морфологии раковины цефалопод, положивший начало изучению динамики разнообразия ископаемых в геологическом прошлом.

Мы посвящаем наше совещание девяностолетнему юбилею выдающихся отечественных палеонтологов Виктора Николаевича Шиманского и Владимира Васильевича Друщица, мы с благодарностью вспоминаем их как наших прямых и косвенных учителей. Этот сборник — наша скромная дань их памяти.

И. С. Барсков

ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ В.Н. ШИМАНСКОГО И В.В. ДРУЩИЦА В МОСКОВСКОМ ОБЩЕСТВЕ ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ

О.В. Амитров¹, А.С. Алексеев^{1,2}

¹Палеонтологический институт РАН,

²Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова

Виктор Николаевич Шиманский и Владимир Васильевич Друщиц были активными членами Московского общества испытателей природы, руководителями секции палеонтологии. Вряд ли могло быть иначе, подумает каждый, кто вспомнит об их кипучей энергии, широте научных интересов, постоянном стремлении помочь коллегам. Они стали действительными членами МОИП в 1941 (Шиманский) и 1953 (Друщиц) годах (на следующий год после своих первых докладов). Оба были избраны в бюро секции палеонтологии (Шиманский в 1951, а Друщиц в 1956 г.) и оставались его членами до конца жизни. В.Н. Шиманский в 1952—1954 гг. был секретарем бюро, а с 1990 г. после смерти В.В. Меннера его председателем. С 1972 г. он был членом редколлегии журнала «Бюллетень МОИП. Отдел геологический», в 1967—1975 гг. — членом ревизионной комиссии и с 1975 г. — членом Совета МОИП. В 1990 г. он был избран почетным членом общества.

Работы В.Н. Шиманского участвовали в конкурсах МОИП. В 1970 г. Шиманский получил третью премию за монографии по каменноугольным наутилоидеям и родственным им группам (1967, 1968), а в 1985 г. был удостоен почетного диплома в числе авторов цикла работ по теме «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя» (1975—1982).

В секции Виктор Николаевич был главным инициатором и организатором семинаров и продолжавшихся по нескольку лет циклов докладов на темы «Состояние изученности и проблемы изучения древних групп органического мира», «Проблемы морфологии и систематики ископаемых организмов», «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя» и многих других. Кроме семинаров, по этим темам проводились большие совещания с приглашением специалистов из разных городов. Последнее совещание, проведенное по инициативе В.Н. Шиманского за полгода до его кончины, называлось «Загадочные организмы в эволюции и филогении». Но, пожалуй, самым известным его «детищем» стали конференции молодых палеонтологов. Первая из них состоялась в 1960 г., в дальнейшем эти конференции проводились почти каждый год, а 37-ая из них прошла в 1997 г. на следующий день после смерти Виктора Николаевича. До 43-й конференции (2003 г.)

сохранялись правила, предложенные Шиманским: выступали только палеонтологи, еще не защитившие кандидатской диссертации, а к возрасту докладчиков относились не так строго, некоторым из них было под сорок. Последующие конференции (начиная с 2004 г.), проводились совместно с всероссийскими школами для молодых ученых-палеонтологов. На них большинство докладов тоже делали молодые (хотя не обязательно не имеющие степени) палеонтологи, но, кроме этого, прослушивалось по несколько лекций ведущих российских палеонтологов и биологов. Думается, что такие нововведения не огорчили бы, а скорее порадовали бы Виктора Николаевича.

Владимир Васильевич Друщиц принимал участие в организации и проведении многих из упомянутых и не упомянутых выше семинаров, совещаний и пр., а из тех мероприятий, главным инициатором которых был он, больше всего запомнились конференции палеонтологов МГУ. Особенно часто и регулярно (иногда по два раза в год) они проводились в 1961—1967 гг. Рассказывали на этих заседаниях о своей работе почти все сотрудники кафедры палеонтологии, а также и некоторые ее выпускники, работавшие в других организациях.

Естественно, и Друщиц, и Шиманский, будучи крупнейшими специалистами по головоногим моллюскам, активно участвовали во всех совещаниях и тематических заседаниях, специально посвященных цефалоподам. Только за 1979—1982 гг. цефалоподовых совещаний было пять.

Формально В.В. Друщиц до конца жизни был всего лишь членом бюро секции, да и В.Н. Шиманский стал председателем только в 1990 г., после смерти В.В. Меннера. Утверждая, что Друщиц и Шиманский уже с 50-х годов были в числе руководителей секции палеонтологии, мы вовсе не стремимся умалить заслуги других активных деятелей МОИП, прежде всего Романа Федоровича Геккера и Владимира Васильевича Меннера. Но было некоторое «распределение ролей»: Меннер и Геккер не столько организовывали заседания и совещания, сколько следили за тем, чтобы они проходили на высоком уровне. Первоначально В.В. Меннер внимательно анализировал каждый доклад, задавал много вопросов, выступал с оценками и делал замечания, особенно полезные для молодых специалистов. Р.Ф. Геккер просматривал рефераты докладов, редактировал их и подписывал к печати (а некоторые отклонял). В те годы в «Бюллетене МОИП» публиковались авторефераты большинства докладов, и они были довольно длинными (как и собственно хроника — описание заседаний). Со временем активность старейших руководителей секции неизбежно снижалась, и более молодые В.В. Друщиц и В.Н. Шиманский взяли на себя часть их нагрузок.

Остановимся теперь на докладах, сделанных на секции палеонтологии самими героями нашего сообщения. В.Н. Шиманский в 1940-1996 гг. прочитал 54 доклада, а В.В. Друщиц в 1952—1982 гг. — 51 доклад. На первый взгляд, длина отрезков времени, а значит, и «частота» докладов у двух авторов сильно различаются, но В.Н. Шиманский после первого доклада 1940 г. сделал следующий лишь в 1954 г., так что различия не столь уж велики. В отчетах о работе секции мы обычно приводим такой показатель, как места докладчиков по числу докладов начиная с основания секции (1940). В.Н. Шиманский никогда не занимал первого места, но трижды выходил на второе: в 1960-1962 гг. (обогнав А.А. Чернова и отставая лишь от Р.Ф. Геккера), в 1982–1987 (обогнав Геккера и уступая Друщицу) и в 1995-1996 гг. (обогнав Друщица и уступая М.Н. Соловьевой). В.В. Друщиц занимал первое место с 1975 по 1989 гг., т.е. сохранял его и шесть лет после своей смерти. В 1990 г. на первое место вышла Соловьева и занимает его до сих пор, хотя скончалась в 1994 г.

У обоих авторов почти половина всех докладов (у Шиманского -26, или 48%, у Друщица -24, или 47%) посвящена моллюскам. У Друщица все сообщения по моллюскам касаются класса цефалопод, а у Шиманского один доклад — о моллюсках в целом (об итогах малакологической школы) и один — о группе сомнительного систематического положения Toxeomorphida, так что число собственно «цефалоподовых» докладов у двух малакологов совпадает (по 24). Но если учитывать таксоны меньшего ранга, то выявляются различия. Цефалоподам в целом у Шиманского посвящено 9 докладов, а у Друщица — 3 (все три сделаны в соавторстве с Шиманским, т.е. входят в число его девяти). Большинство же докладов — по тем таксонам, которыми непосредственно занимались два исследователя: у Шиманского — 13 по наутилоидеям и близким к ним группам, у Друщица — 17 по аммоноидеям. Остальные «цефалоподные» доклады (2 у Шиманского и 3 у Друщица) — по белемнитам (почти все они сделаны совместно со специалистами по этой группе Г.К. Кабановым и В.М. Нероденко). В подавляющем большинстве «моллюсковых» докладов речь шла о морфологии, систематике, изученности групп и лишь в немногих говорилось о сменах комплексов и стратиграфическом значении моллюсков. Это касается не только докладов В.В. Шиманского, который был бессменным председателем комиссии по проблемам систематики и филогении в Проблемсовете и не забывал заветов А.А. Борисяка, выступавшего за биологизацию палеонтологии и ее освобождение от пут стратиграфии, но и В.В. Друщица, которому по долгу службы в большей степени приходилось быть стратиграфом, тем не менее в «моллюсковых» докладах тоже уделял основное место морфологии (включая изучение структуры раковины, онтогенеза и т.д.) и систематике.

Стратиграфии юры и мела посвящены лишь два «моллюсковых» доклада Друщица и 10 «немоллюсковых». У Шиманского чисто стратиграфических «немоллюсковых» докладов вообще не было, но в трех докладах рассматривались проблемы этапности развития органического мира со стратиграфическими выводами. Два доклада касались рубежа мезозоя и кайнозоя и один (сделанный совместно с Друщицем) палеозоя, который авторы предложили разделить на две эры. В опубликованном автореферате этого доклада предлагается для более древней эры (охватывающей кембрий-силур) сохранить название «палеозой», а более молодую назвать «метазоем». Но в самом докладе (12 января 1962 г.) авторы еще предлагали другой вариант: «палеозоем» называть более молодую эру, а древнюю — «талласозоем». Участники заседания не возражали против деления этой эры на две, но некоторые (Р.Ф. Геккер и Р.Л. Мерклин) предлагали во избежание путаницы дать новые названия обеим выделяемым эрам: для сравнения указывалось, что деление третичного периода на палеоген и неоген более удобно, чем деление силура на ордовик и силур в узком смысле. С этим можно согласиться.

Доклады В.Н. Шиманского общебиологического направления в основном касались проблем систематики (5 докладов). Но у него были также фундаментальные доклады «Проблемы и задачи палеонтологических исследований», «К вопросу о состоянии изученности ископаемых беспозвоночных», «О неполноте палеонтологической летописи» и сообщения о семинаре по дарвинизму в МГПИ и о совещании по промысловым беспозвоночным в Калининграде. В.В. Друщиц сделал доклад по теоретической биологии «Дарвин и классификация органического мира», два доклада по проблемам актуопалеонтологии и сообщения о семинаре по следам жизнедеятельности (совместно с Б.Т. Яниным) и о советско-польском симпозиуме по электронно-микроскопическим методам исследований.

Оба исследователя интересовались проблемами подготовки кадров палеонтологов (студентов и аспирантов), состоянием и историей науки. Напомним, что В.В. Друщиц многие годы был в Проблемсовете председателем комиссии по подготовке кадров, а В.Н. Шиманский в ПИНе одно время возглавлял Отдел истории и информации. В.В. Друщиц сделал по этим вопросам в общей сложности 11 докладов. Четыре из

них были посвящены подготовке кадров, в том числе сообщение «О типах кандидатских диссертаций» и рассказ о командировке в Австралию, где он изучал постановку палеонтологического образования. В четырех докладах говорилось о новых учебниках и учебных пособиях, в двух — об истории палеонтологии в МГУ (совместно с В.В. Меннером) и в СССР в целом за 50 лет. Один доклад был посвящен памяти Н.А. Пославской.

В.Н. Шиманский вопросам палеонтологических кадров и связанным с этим проблемам посвятил 15 докладов. В одном из них (совместно с Е.А. Ивановой) рассматривались каталоги палеонтологических коллекций, в другом сообщалось о подготовке издания палеонтологической энциклопедии, третий имел название «О необходимости сокращения палеонтологических описаний». Два доклада были посвящены учебникам и учебным пособиям, причем в одном из них анализировались новые учебники В.В. Друщица и О.П. Обручевой (1971) и С.Х. Миркамаловой (1971), а в другом рассматривались все отечественные учебники палеонтологии со времен Э. Эйхвальда. В остальных четырех докладах по истории науки говорилось и о ее нынешнем состоянии, затрагивались общие вопросы, всегда интересовавшие автора: о соотношении биологического и геологического направлений в палеонтологии, о том, что такое научная школа и др. Один из докладов назывался «Пригласительный билет как исторический документ». Докладов-«персоналий» о своих коллегах В.Н. Шиманский сделал шесть — о Г.Г. Астровой, А.А. Борисяке, П.А. Герасимове, В.В. Меннере, Е.Д. Сошкиной и А.А. Эрлангере.

Уже в год смерти Владимира Васильевича Друщица секция палеонтологии МОИП провела (совместно с кафедрой палеонтологии МГУ) первое заседание его памяти. Всего таких заседаний до сих пор прошло пять (1983, 1984, 1986, 1991, 1996 гг.). Доклады о его жизни и деятельности делали О.П. Обручева, Б.А. Соколов, И.С. Барсков, И.А. Михайлова и Т.Н. Горбачик. Виктору Николаевичу Шиманскому еще при его жизни были посвящены совещание «О направлениях работ в палеонтологии беспозвоночных» (к его 75-летию, 1991 г.) и заседание к 80-летию, 1996 г. После смерти В.Н. Шиманского заседание его памяти было проведено в 1999 г.. Доклады о нем делали А.А. Шевырев, И.С. Барсков и С.В. Яцков.

Думается, что в этом кратком обзоре деятельности в Московском обществе испытателей природы двух крупных ученых отразились и их научные достижения, и человеческие качества. В направлениях их исследований есть существенные различия, они не случайны, а связаны с местом их работы, со стоявшими перед ними задачами, с их интересами, характерами, темпераментом. Но эти различия не очень велики и даже могут быть названы второстепенными на фоне служения этих людей общему делу, которому они отдавали свои силы, знания, любовь. Увлеченные, доброжелательные, жизнерадостные, не лишенные человеческих слабостей, но в целом хорошие — такими запомнились нам эти коллеги, учителя, друзья.

THE ACTIVITY OF V.N. SHIMANSKY AND V.V. DRUSCHICIN MOSCOW SOCIETY OF NATURE EXPLORERS

O.V. Amitrov, A.S. Alekseev

The role of V.N. Shimansky and V.V. Druschic in the activities of the Section of Paleontology in the Moscow Society of Nature Explorers (officers, authors of numerous presentations, and other responsibilities) is described.

РОЛЬ В.Н. ШИМАНСКОГО В ОРГАНИЗАЦИИ И ПРОВЕДЕНИИ РАБОТ ПО ТЕМЕ «РАЗВИТИЕ И СМЕНА ОРГАНИЧЕСКОГО МИРА НА РУБЕЖЕ МЕЗОЗОЯ И КАЙНОЗОЯ»

А.Н. Соловьев

Палеонтологический Институт РАН

В.Н. Шиманский много внимания уделял общим проблемам палеонтологии, связанным с выявлением этапности развития органического мира. Стоит вспомнить в связи с этим, что в 1962 г. он совместно с В.В. Друщицем на основании анализа развития органического мира в палеозое предложил разделить эту эру на две — собственно палеозойскую и метазойскую.

В 1971 г. В.Н. Шиманский активно включился в работу по коллективной межведомственной теме «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя». Идея о постановке такой темы возникла в августе 1970 г. во время пребывания на базе ИГиРГИ в г. Шевченко (ныне – Актау), где мы несколько дней ожидали прибытия экспедиционной машины перед полевыми работами на п-ве Мангышлак. Мы – это участники экспедиции – сотрудники Палеонтологического института О.В. Амитров, Л.А. Вискова, А.Н. Соловьев (начальник отряда), В.Н. Шиманский и Л.Г. Эндельман. Впоследствии все пятеро стали участниками этой темы. Надо сказать, что район работ исключительный в отношении развития пограничных отложений мела и палеогена с почти стопроцентной обнаженностью и с обилием фауны иглокожих, мшанок, моллюсков, других групп беспозвоночных прекрасной сохранности. Были собраны большие коллекции, изучение которых послужило основой для будущих очерков по группам в публикациях по теме, а ряд групп продолжают детально изучаться и в настоящее время.

Надо сказать, что несмотря на немолодой возраст и некоторые проблемы со здоровьем, сопровождавшие Виктора Николаевича значительную часть его жизни, он работал в поле, нисколько не уступая в энергии и в участии во всех работах нам, тогда еще достаточно молодым сотрудникам. А его большие знания и эрудиция и в науке, и в разных областях культуры делали наши вечерние беседы исключительно интересными и содержательными.

Находясь в Шевченко, мы составили предварительный план работ по теме, который окончательно выкристаллизовался в Москве. В апреле 1972 г. было созвано совещание, в котором было заслушано 16 докладов, посвященных как отдельным группам фауны и флоры, так и методическим вопросам. Материалы были опубликованы в виде брошюры, где кро-

ме тезисов докладов авторам была предложена схема составления очерков по группам для монографий по теме. Тогда же был определен и авторский коллектив.

С 1971 г. исследования по проблеме развития и изменения органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя были включены в план научно-исследовательских работ по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» и выполнялись под руководством академика В.В. Меннера, М.М. Москвина, Д.П. Найдина, В.Н. Шиманского и А.Н. Соловьева.

Основная работа по координации исследований и редактированию очерков была проделана В.Н. Шиманским и А.Н. Соловьевым. В томе, посвященном моллюскам, значительная работа по редактированию была проведена Л.А. Невесской. Отв. редактором тома по флоре был В.А. Вахрамеев. В написании очерков приняли участие более 40 авторов из 15 учреждений разных городов Советского Союза.

Всего по этой теме опубликовано семь книг общим объемом около 90 уч.- изд. листов. Ниже приводятся краткие сведения об отдельных книгах.

Первая книга — «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новое о фауне» (М.:Наука, 1975, 162 с., отв.ред. А.Н. Соловьев, В.Н. Шиманский) включает 12 статей по фораминиферам, кораллам, двустворчатым, брюхоногим и головоногим моллюскам, брахиоподам, рыбам, нанопланктону, гидроконозоям. Подготовка подобного сборника была обусловлена необходимостью предварительной публикации некоторых новых материалов по разным группам, важных для составления очерков по группам, но по своему содержанию не вписывающихся в план этих очерков. Большинство статей посвящено описанию новых таксонов разного ранга, но в некоторых (например, брахиоподы) рассматривается ряд вопросов общего порядка.

За указанной книгой идут пять томов, содержащих очерки — главы по различным крупным группам органического мира. Все они составлены по единому плану. Для каждой группы приведены комплексы семейств, родов, а в ряде случаев и видов, известных с конца мела по эоцен включительно, и делаются выводы об основных особенностях исторического развития группы на рассматриваемых рубежах. Наличие в очерках таблиц с комплексами делает их полезны-

ми и для геологов-практиков. В связи с тем, что для решения вопроса о значимости событий, происходивших на рубеже мела-палеогена, в первую очередь используются данные по позвоночным животным и флоре, с историей которой была связана и история позвоночных, серия выпусков по группам начинается с флоры.

Вторая книга — «Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя» (М.:Наука, 1977, 130 с., отв. ред. В.А. Вахрамеев) содержит разделы по известковому нанопланктону (С.И. Шуменко, А.С. Андреева-Григорович, Н.Г. Музылев), силикофлагеллятам (З.И. Глезер), харовым водорослям (К.Б. Кордэ), дазикладиевым водорослям (К.Б. Кордэ), высшим растениям (В.А. Вахрамеев, М.А. Ахметьев), палинологии (Е.Д. Заклинская). Наиболее значительными являются два последних раздела.

Третий выпуск — «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные» (М.:Наука, 1978, 135 с., отв. ред. А.Н. Соловьев, В.Н. Шиманский) включают очерки по рыбам-телеостеям (П.Г. Данильченко), очень большой раздел по пресмыкающимся (синаптозавры — П.Е. Вулых, лепидозавры, крокодилы, птерозавры — М.Б. Ефимов, динозавры и введение ко всем архозаврам — А.К. Рождественский, черепахи — В.Б. Суханов), по млекопитающим (Е.И. Беляева, В.Ю. Решетов, Б.А. Трофимов).

Вполне естественно, что особое внимание привлекают те группы рептилий, названия которых обычно фигурируют в литературе в качестве внезапно вымерших. Из очерков достаточно хорошо видно, что вымирание действительно произошло, но, вопервых, этот процесс был достаточно растянутым, во-вторых, вымирание одних форм сопровождалось возникновением других в той же группе. Очень интересно сопоставление судьбы динозавров и черепах. Если первые на рубеже мезозоя и кайнозоя действительно вымерли (даже, если и не внезапно, то все же вымерли), то для вторых сильных изменений вообще не отмечено.

Четвертая книга — «Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие» (М.: Наука, 1980, 175 с., отв. ред. А.Н. Соловьев, В.Н. Шиманский) содержит разделы по мшанкам (Л.А. Вискова), остракодам (И.А. Николаева), насекомым (В.В. Жерихин), иглокожим (морским звездам — Н.Г. Беляева, морским ежам — М.М. Москвин, А.Н. Соловьев, Л.Г. Эндельман). Наиболее значительным по объему является очерк по насекомым, что вполне естественно, так как по многочисленности с этой группой не может сравниться ни одна другая. Насекомые (в силу своего разнообразия) теснейшим образом связаны с разными группами как растений, так и животных и являются одним из важнейших звеньев в коэволюции самых разных

групп. Представляет значительный интерес тот факт, что основная смена насекомых происходила не на рубеже позднего мела и палеогена, а на рубеже раннего и позднего мела. Интересны данные и по морским ежам. Как оказалось, в конце маастрихта происходит значительное вымирание, особенно на родовом и видовом уровнях, затем существует обедненный датско-палеоценовый комплекс, и только с эоцена устанавливается кайнозойский облик морских ежей.

Пятая книга — «Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя» (М.: Наука, 1981, 141 с., отв. ред. Л.А. Невесская и А.Н. Соловьев) содержит большие коллективные очерки по двустворчатым моллюскам (основной координатор и составитель Н.П. Парамонова), брюхоногим моллюскам (основные составители О.В. Амитров и М.Я. Бланк) и небольшой раздел по скафоподам (И.А. Гончарова). Выпуск представляет безусловный интерес для широкого круга читателей, так как две первые из вышеназванных групп моллюсков очень широко распространены в меловых и палеогеновых морях и имеют значение для решения вопросов стратиграфии. Интересно и сравнение судьбы этих классов. Среди двустворчатых имеются отряды, претерпевшие очень сильные изменения на рубеже мела и палеогена (где вымерли такие широко распространенные группы как рудисты и иноцерамы), но известны и мало менявшиеся. У брюхоногих смена облика фауны в основном происходит на рубеже раннего и позднего мела, а скафоподы существовали, практически, без изменений.

Шестая книга — «Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя» (М.: Наука, 1981, 82 с., отв. ред. А.Н. Соловьев, В.Н. Шиманский) содержит разделы по фораминиферам (Н.И.Маслакова), радиоляриям (Г.Э. Козлова), коралловым полипам (Е.И. Кузьмичева), червям-серпулидам (С.И. Пастернак).

Седьмая книга — «Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира» (М.: Наука, 1982, 40 с., отв. ред. Л.П. Татаринов) посвящен общему обзору событий в развитии органического мира на рассматриваемом рубеже. Приводятся краткие сведения о развитии разных групп, в основном по материалам предыдущих выпусков. Однако, в связи с тем, что по разным причинам некоторые группы ранее не рассматривались, авторы седьмой книги (В.Н. Шиманский и А.Н. Соловьев) привели на основании литературных материалов сведения о таких группах (головоногие моллюски, акулы, морские лилии и некоторые другие). В заключительной части книги кратко указаны различные гипотезы о вымирании групп на этом рубеже и делаются выводы о сложности картины развития органического мира, при которой одни группы действительно вымирают, но и то, как правило, не одновременно, в других происходит очень сильная смена таксонов, в третьих почти

не происходит значительных изменений. Имеются многочисленные случаи, когда после значительного вымирания в конце маастрихта группа сохраняется в палеоцене в обедненном составе, а затем наступает новый расцвет в эоцене.

В заключение следует сказать, что работа авторского коллектива по этой теме вышла за рамки только написания очерков для отдельных выпусков. Почти с самого начала работы был организован семинар при секции палеонтологии МОИП, на котором слушались доклады по данному вопросу (и не только авторов) с участием авторов и заинтересованных лиц. Для составителей сводки большое значение имели статьи Д.П. Найдина по проблемам стратиграфии, публиковавшиеся им в разных изданиях в эти же годы. В самой тесной связи с выполняемой работой стоят также специальные монографии В.В. Жерихина «Развитие и смена меловых и кайнозойских фаунистических комплексов (трахейные и хелицеровые)» (М.: Наука, 1978, 200 с.) и Н.И. Маслаковой «Глоботрунканиды юга Европейской части СССР» (М.: Наука, 1978, 168 с.) одна из которых опубликована Палеонтологическим институтом АН СССР, а вторая — Научным Советом, а также некоторые работы, опубликованные МОИП (Г.С. Пантелеев «Стратиграфия и двустворчатые моллюски датских и палеоценовых отложений Закаспия», М.:Наука, 1974, 152 с.; Т.Г. Калишевич, Е.Д. Заклинская, М.Я. Серова «Развитие и смена органического мира Тихоокеанского пояса на рубеже мезозоя и кайнозоя. Фораминиферы, моллюски и палинофлора Северо-Западного сектора», М.: Наука, 1981, 164 с.).

Опубликованные работы получили широкий отклик в нашей стране и за рубежом. Цитируемость этих работ оказалась достаточно высокой. А том, посвященный моллюскам, был целиком переведен на английский язык и опубликован в Новой Зеландии в 1987 г.

В заключение хочется сказать, что трудно переоценить роль, которую сыграл В.Н. Шиманский в успешном завершении этой темы и доведении до публикации указанных работ. Работать с ним все эти годы в тесном контакте было легко, приятно и, главное, очень интересно.

THE ROLE OF V.N. SHIMANSKY IN ORGANIZATION AND CONDUCT OF THE RESEARCH PROGRAM "EVOLUTION AND CHANGES IN ORGANISMS AT THE CRETACEOUS-TERTIARY BOUNDARY"

A.N. Solovjev

Viktor Nikolaevich Shimansky was one of the main organizers and the leader of the "Evolution and Changes in Organisms at the Cretaceous-Tertiary Boundary" program, which was conducted from 1971 under the guidance of the Scientific Council of the Academy of Sciences of the USSR, on the problem "Trends and Patterns in Evolution of Animals and Plants". The program included over 40 authors from 15 institutions from various parts of the USSR, and resulted in the publication of seven monographs. The last monograph in this series "The Mesozoic-Tertiary Boundary in the Evolution of Organisms" by V.N. Shimansky and A.N. Solovjev summarizes the entire research on the program.

ЭМБРИОНАЛЬНЫЕ РАКОВИНЫ ГОЛОВОНОГИХ В СВЕТЕ ИССЛЕДОВАНИЙ В.Н. ШИМАНСКОГО (ПИН), Б.И. БОГОСЛОВСКОГО (ПИН), В.В. ДРУЩИЦА (МГУ) И СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ

Л.А. Догужаева

Палеонтологический институт PAH ldoguzhaeva@rambler.ru

Введение. Исследования раннего онтогенеза раковины ортоцератоидей (Шиманский, 1948, 1954; Барсков, 1973), актиноцератоидей (Журавлева, Балашов,1981), бактритоидей (Шиманский, 1954, 1958), аммоноидей (Богословский, 1969; 1976; Друщиц и Хиами, 1970; Друщиц и Догужаева, 1974, 1981; Друщиц и др., 1976) и белемноидей (Барсков, 1973) дополнены новыми наблюдениями начальных частей раковины у разновозрастных представителей перечисленных крупных таксонов головоногих. Новые данные позволили детализировать строение эмбриональной раковины древних цефалопод и установить морфологический хиатус подклассов Васtritoidea и Ammonoidea.

Наблюдения. Ранний онтогенез раковины древних головоногих.

1.Orthoceratoidea.

Aidaroceras politum Doguzhaeva (в. карбон, оренбургский ярус; с-з Казахстан). Первая камера низкая колпачковидная, с дорсо-вентральным цикатриксом, сходным с таковым у современного Nautilus. На наружной поверхности граница первой камеры отмечена изменением скульптуры: грубые продольные складки первой камеры сменяются здесь тонкими продольными ребрышками. Эта граница соответствует положению муральной части первой септы. Последняя имеет длинные септальные трубки. Сифон центральный, вплотную подходит к цикатриксу (Doguzhaeva, 2002: Табл. 12, Фиг. 1–9). Просифон отсутствует. Стенка раковины в области цикатрикса слабо обызвествлена, что, вероятно, указывает на ее прижизненный органический состав. Два слоя (наружный призматический и перламутровый), образующие стенку фрагмокона, закладываются одновременно вокруг цикатрикса. Вторая камера – высокая, имеет усеченно-коническую форму. На уровне, соответствующем муральной части второй септы, сокращается угол расширения, и раковина становится «цилиндрической» (Doguzhaeva, 2002: Pl. 12, Fig. 6). Наружная поверхность второй камеры четко отличается от первой и третьей камер тем, что несет тонкие продольные ребрышки двух порядков, из которых только более толстые ребра продолжаются на третьей камере. В отличие от третьей и последующих камер она, как и первая камера, не имеет поперечных кольцевидных ребер. Второй сегмент сифона имеет слабо расширенную форму.

2. Actinoceratoidea

Rayonnoceras sp. (н. карбон, формация Fayetteville, честериан; Арканзас, США). Раковина начинается блюдечковидной структурой (примордиальная раковина) с цикатриксом на вершинке, сходным с таковым у современного Nautilus. Примордиальная раковина уплощена на вентральной стороне и имеет там U-образную выемку, отсутствующую у Nautilus. Первая камера высоко-коническая, с большим грушевидным первым сегментом сифона, крепящимся к цикатриксу. Септальные трубки первой септы сильно отогнуты и касаются адапикальной поверхности септы (Doguzhaeva & al., 1998).

3. Bactritoidea

Hemibactrites sp. (н. пермь, артинский ярус; Башкирия, Ю. Урал, р. Сим). Протоконх у изученных бактритоидей (Табл. 1, Фиг. 3–7; Doguzhaeva, 1996a, б; 1999, 2002) имеет примордиальный купол. Цикатрикс отсутствует. Свод примордиального купола образован наружным призматическим слоем, а его основание двумя внутренними призматическими слоями стенки протоконха (Табл. 1, Фиг. 5, 6). Основание примордиального купола на наружной поверхности отмечено узкой зоной с измененной скульптурой (Табл. 1, Фиг. 7). Начальная часть раковины до первичного пережима (Табл. 1, Фиг. 3, 4, 7) имеет сетчатую скульптуру, исчезающую на уровне первичного пережима, после которого раковина гладкая. На этом же уровне в стенке раковины появляется перламутровый слой (Табл. 1, Фиг. 3), который постепенно утолщается и вскоре образует основную часть стенки раковины. Первичный валик отсутствует.

4. Ammonoidea

Универсальной чертой раннего онтогенеза аммоноидей являются морфологические и микроструктурные изменения в области первичного пережима. Они включают изменения скульптуры, микроструктуры стенки и плана строения раковины у гетероморфных форм.

5. Belemnoidea

Passaloteuthis sp. (н. юра, Германия). В первых камерах фрагмокона был обнаружен проостракум (Doguzhaeva et al., 2002, 2003). Это наблюдение не

подтверждает предположения, согласно которому белемниты после выхода из яйцевых оболочек еще имели наружную раковину. Эмбриональная раковина белемнитов, вероятно, состояла из протоконха, примордиального ростра и проостракума. В отличие от представителей отряда Belemnitida, у аулякоцерид проостракум, вероятно, отсутствовал. Древнейшим известным родом, имеющим примордиальный ростр, в настоящее время является Mutveiconites из верхнека-

pro pro pro

Таблица 1. Строение начальных частей раковины у ортоцератид и бактритид. Фиг. 1, 2. Aidaroceras politum (в. карбон, оренбургский ярус; с-з Казахстан), адапикальная часть раковины с цикатриксом на вершинке, вид с вентральной стороны; масштабная линейка: 1- 0.1mm , 2 – 0.1mm . Фиг. 3-7. Hemibactrites sp. (н. пермь, артинский ярус; Башкирия, р. Сим), адапикальная часть раковины; масштабная линейка: 3- 0.1 mm , 4 – 0.3mm , 5 – X 700, 6 – 0.1mm, 7 – 0.1mm. Обозначения: il, ml, ol – внутренний, средний и наружный призматический слои протоконха; pdo – примордиальный купол; pro – протоконх.

менноугольных отложений Ю. Урала и Сев. Америки (Doguzhaeva, 2002; Doguzhaeva et al., в печ.).

Обсуждение. Эмбриональная раковина.

У современного Nautilus раковина на самых ранних стадиях образования представляет органическую пластинку с цикатриксом (Arnold, 1988). В раковине современной спирулы цикатрикс отсутствует. В некоторых группах вымерших цефалопод, таких как ортоцериды и актиноцериды, раковина также имеет ци-

катрикс, но он отсутствует у бактритоидей, аммоноидей, белемноидей и спирулид. Две отмеченные группы цефалопод, вероятно, имели существенные различия в способах формировании эмбриональной раковины. Предполагается, что у древних головоногих переход от эмбрионального к постэмбриональному развитию был связан с физиологической перестройкой, включавшей также секрецию самой раковины. Смена скульптуры вдоль устьевого края эмбриональной раковины – явление широко распространенное у раковинных моллюсков. Она выявлена и у вымерших головоногих, таких как ортоцератоидеи, бактритоидеи и аммоноидеи. Изменения микроструктуры стенки раковины, отмеченные в апикальных частях раковины древних головоногих также, вероятно, «маркируют» границу эмбриональной и постэмбриональной ста-

Приведенные данные по строению апикальной части раковины ортоцерида Аіdагосегая указывают на то, что у этого моллюска эмбриональная раковина состояла из низкой воздушной и большей по объему жилой камер (первая и вторая камеры, соответственно). Третья камера, вероятно, уже представляла постэмбриональное образование. Эмбриональная раковина, не имевшая «поплавка», вероятно, могла принадлежать моллюску, приспособленному на ранних постэмбриональных стадиях развития к бентосному, а не планктонному способу существования.

Полученные данные о строении начальных частей раковины раннепермского Нетівастіте привели к выводу, что его эмбриональная раковина состояла из протоконха и жилой камеры, ограниченной первичным пережимом. Изменение микроструктуры стенки в области первичного пережима интерпретируется как следствие перехода от эмбриональной стадии развития к постэмбриональной. Эмбриональная раковина аммоноидей, следовательно, образована сферическим протоконхом и

частью первого оборота, ограниченного первичным валиком. У белемнитов эмбриональная раковина была образована сферическим протоконхом; слабо обызвествленным примордиальным ростром, содержащим органический материал, и проостракумом. Проостракум является новообразованием белемнитов (Doguzhaeva & al., 1998, 2003, 2006, в печ.), а не реликтом дорсальной стенки, как принято считать в настоящее время.

Соотношение объемов сферического протоконха и жилой камеры делают допустимым предположение о нейтральной плавучести и возможном планктонном способе существования молоди бактритов, аммонитов и белемнитов.

Для обозначения эмбриональной раковины бактритоидей, по аналогии с «наутеллой» Шиманского (1948) и «аммонителлой» Друщица и Хиами (1970) был предложен термин «бактрителла» (Догужаева, 1996).

Список литературы

Барсков, И.С. 1973. Вопросы изучения структуры скелета цефалопод. Бюл. МОИП, Геол., XLVIII, 4, 97–108.

Богословский, Б.И. 1969. Девонские аммоноидеи. І. Агониатиты. Тр. ПИН, 124, 341с.

Богословский, Б.И. 1976. Ранний онтогенез и происхождение климений. Палеонтол. ж., 2, 41–50.

Догужаева, Л.А. 1996. Микроструктура ювенильных раковин пермского Hemibactrites sp. (Cephalopoda: Bactritoidea). Докл. Акад. Наук, 349, 2, 275—279.

Друщиц, В.В., Хиами, Н. 1970. Строение септ, стенки протоконха и начальных оборотов раковины некоторых раннемеловых аммонитов. Палеонтол. ж., 1

Друщиц, В.В. и Догужаева, Л.А. 1974. О некоторых чертах морфогенеза филоцератид и литоцератид (Ammonoidea). Палеонтол. ж., 1, 42–53.

Друщиц, В.В., Догужаева, Л.А. 1981. Аммониты под электронным микроскопом. Изд МГУ. 238с.

Друщиц, В.В., Догужаева, Л.А. и Михайлова, И.А. 1976. Строение аммонителлы и прямое развитие аммоноидей. Палеонтол. ж., 2, 57—68.

Журавлева, Ф.А. и Балашов, З.Г. 1981. Ранний онтогенез актиноцератоидей. Палеонтол. ж., 4, 17–28.

Шиманский, В.Н. 1948. К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей. ДАН, LX, 5, 851 – 854.

Шиманский, В.Н. 1954. Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала. Тр. ПИН, XLIV, 154с.

Шиманский, В.Н. 1958. О протоконхе бактритоидей. ДАН СССР, 122, 4, 702–705.

Arnold, J.M. 1988. Some observations on the cicatrix of Nautilus embryos. — In: J. Wiedmann & J. Kullmann (eds.): Cephalopoda Present and Past, T bingen 1985, 181–190.

Doguzhaeva L.A., 2002. Adolescent bactritoid, orthoceroid, ammonoid and coleoid shells from the Upper Carboniferous and Lower Permian of south Urals. In: Summesberger, H., Histon, K. and Daurer, A. (eds.). Cephalopods- Present and Past, Abh. Geol. Bund., 57, 9–55

Doguzhaeva, L.A., Mutvei, H. and Mapes, R.H. 1998. Early ontogeny of siphuncle and shell of Late Carboniferous Rayonnoceras (Actinocerida) from Arkansas, USA. — In: F. Ol riz and F.J. Rodr guez-Tovar (eds.) Advancing research on living and fossil cephalopods, 255—261.

Doguzhaeva, L.A., Mutvei, H. & Weitschat, W., 2003. The proostracum and primordial rostrum at early ontogeny of Lower Jurassic belemnites from north-western Germany. Berliner Pal obiol. Abh., 3, 79–89.

Doguzhaeva, L.A., Mapes, R.H. and Dunca, E. 200X. A Late Carboniferous adolescent cephalopod from Texas (USA), with a short rostrum and a long body chamber. – In: Proceedings of the 2nd Coleoid Cephalopods Intern. Symp. Sept., Prague Univ. (in press).

Mutvei. H. And Doguzhaeva, L.A. 1997. Shell ultrastructure and ontogenetic growth in Nautilus pompilius L. (Mollusca: Cephalopoda). Palaeontographica, 246, 33–52.

CEPHALOPOD EMBRYONIC SHELLS IN THE LIGHT OF STUDIES BY V.N. SHIMANSKY (PALEONTOLOGICAL INSTITUTE), B.I. BOGOSLOVSKY (PALEONTOLOGICAL INSTITUTE), V.V. DRUSCHIC (MOSCOW STATE UNIVERSITY) AND THE CURRENT STATE OF THIS RESEARCH

L.A. Doguzhaeva

The data on early shell ontogeny and embryonic shell structure in different lineages of cephalopods (Shimansky, 1948, 1954, 1958; Shimansky & Zhuravleva; Zhuravleva & Balashov, 1981; Barskov, 1973; Bogoslovsky, 1969, 1976; Bogoslovskaya, 1959; Druschic & Doguzhaeva, 1974, 1981) are supplemented by new observations that are briefly discussed in this paper.

Новое в систематике цефалопод

МОРФОЛОГИЯ БЕРРИАССКИХ АММОНИТОВ СЕМЕЙСТВА NEOCOMITIDAE ГОРНОГО КРЫМА И ВОПРОСЫ ИХ CИСТЕМАТИКИ

В.В. Аркадьев

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

Для зонального расчленения и корреляции берриасских отложений Горного Крыма используются аммониты, среди которых наибольшее значение имеют представители родов Berriasella, Pseudosubplanites, Delphinella, Tirnovella, Fauriella, Jabronella, Dalmasiceras, Malbosiceras, Retowskiceras. Riasanites. Balkites. Euthymiceras, Neocosmoceras. Перечисленные таксоны в настоящее время многие исследователи рассматривают в составе семейства Neocomitidae Salfeld, 1921 (Wright, Callomon, Howarth, 1996; Калачева, Сей, 2000; Klein, 2005). Однако среди палеонтологов и биостратиграфов, занимающихся изучением этих аммонитов, до сих пор нет единой точки зрения на диагнозы родов, их видовой состав, семейственную и подсемейственную принадлежность, что связано с целым рядом причин. Во-первых, для большинства названных родов не известен морфогенез раковины, включающий онтогенетическое развитие лопастной линии и внутреннее строение. Тип развития лопастной линии установлен только у представителей родов Riasanites, Balkites и Dalmasiceras (Богданова, Аркадьев, 1999; Кванталиани, 1989, 1999). Современные западноевропейские исследователи этому вопросу, к сожалению, практически не уделяют внимания. Во-вторых, раковины аммонитов из берриасских отложений Горного Крыма преимущественно плохой сохранности (это ядра, замещенные породой), что не позволяет изучить морфогенез раковины. У некоторых крымских видов аммонитов описаны лишь форма и скульптура последнего оборота и рисунок внешнего отрезка лопастной линии.

В распоряжении автора имеется коллекция берриасских аммонитов (более 500 экземпляров) Горного Крыма. Начало этой коллекции положил В.В. Друщиц, изучавший разрезы берриаса Крыма в 50-ые годы 20 века и предложивший одну из первых схем зонального расчленения этого интервала разреза (Друщиц, Янин, 1958, 1959; Друщиц, Горбачик, 1979). Определенные Владимиром Васильевичем аммониты описаны в «Атласе нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма» (1960). В дальнейшем коллекция, существенно дополненная сборами Б.Т. Янина, В.М. Нероденко, Н.И. Лысенко, Т.Н. Богдановой, С.В. Лобачевой и А.Ю. Глушкова, была любезно передана автору Т.Н. Богдановой. В 2001-2004 годах коллекция рас-

ширилась во время полевых работ в Горном Крыму, проведенных автором совместно с А.А. Федоровой и Ю.Н. Савельевой. Автор благодарит своих московских коллег за возможность изучения коллекций В.В. Друщица и его черновых записей, посвященных вопросам классификации берриасских аммонитов.

Лопастная линия представителей родов Riasanites, Balkites и Dalmasiceras развивается за счет разделения внутренней боковой лопасти І. Для нее характерны пятилопастная примасутура и одноконечная дорсальная лопасть D. Стадии развития линии: VLU:ID – (V1V1)LU: IvIdD – (V1V1)LUU1Ivv:IvdIdD. Присутствие лопасти Ід вместо лопасти ІЗ (в понимании Безносова и Михайловой, 1981) отличает эту группу аммонитов от перисфинктин и заставляет относить их самостоятельному надсемейству Olcostephanaceae (Кванталиани, Ломинадзе, 1984; Кванталиани, 1999; Богданова, Аркадьев, 1999).

В основу классификации остальных вышеуказанных родов берриасских аммонитов могут быть положены лишь внешние морфологические признаки. Эта группа аммонитов характеризуется преимущественно дисковидной раковиной с широкими уплощенными боковыми сторонами и перисфинктоидной ребристостью. Ребра бывает как простые, так и дихотомирующие (у пупка или на середине боков), с бугорками или без, прерваны или не прерваны на вентральной стороне. Эти признаки могут меняться в онтогенезе одной раковины. Учитывая плохую сохранность крымских аммонитов, невозможность наблюдать их внутренние обороты, часто очень сложную и меняющуюся скульптуру определить диагнозы родов аммонитов чрезвычайно сложно. Многочисленные варианты их классификаций представлены в таблице. В развитии взглядов на классификацию прослеживается определенная закономерность. Л.Ф. Спэт (Spath, 1922) установил семейство Berriasellidae в объеме трех подсемейств -Berriasellinae, Himalayitinae и Paraboliceratinae. Для ранних работ характерно описание многочисленных видов под одним – двумя родовыми названиями (Mazenot, 1939; Основы палеонтологии, 1958). Г. Мазено роды Berriasella и Dalmasiceras отнес к семейству Palaehoplitidae. В составе семейства (к которому никто из последующих исследователей берриаселлид не относил) он выделил три под-

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Таблица. Таксономический ранг, семейственная и подсемейственная принадлежность наиболее характерных берриасских аммонитов

						amino							
Калачева, Сей, 2000	Neocomitidae, Berriasellinae, pog				Neocomitidae, Berriasellinae, pog	Neocomitidae, Berriasellinae, pog	Neocomitidae, Berriasellinae, poд	Neocomitidae, Berriasellinae, poд	Neocomitidae, Berriasellinae, poд	Neocomitidae, Berriasellinae, pog	Neocomitidae, Berriasellinae, poд	Neocomitidae, Berriasellinae, pog	Neocomitidae, Berriasellinae, pog
Treatise, 1996	Neocomiti- dae, Berriasel- linae, pod	Синоним рода Ber- riasella	Синоним рода Вег- riasella	ئ	Синоним (?) рода Ber- riasella	Синоним рода Subal- pinites	Синоним рода Sub- thurmannia	Синоним рода Sub- thurmannia	Neocomitidae, Neocomitinae, pog	Neocomiti- dae, Berriasel- linae, poд	Синоним рода Mal- bosiceras	Синоним рода Маl- bosiceras	Синоним (?) рода Mal- bosiceras
Кванталиани, 1999	Berriasellidae, Berriasellinae, род		Berriasellidae, Berriasellinae, nodpod poda Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Синоним рода Prot- acanthodiscus	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Berriasellidae, Pomelicerati- nae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, pog
Химшиаш- вили, 1989	Berriasellidae, Berriasellinae, род	-	-	Berriasellidae, Pseudosub- plani-tinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, pod	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	-	Berriasellidae, Berriasellinae, род	ı	1	
Tavera, 1985	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Berriasellidae, Berriasellinae, nodpod poda Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, синоним рода Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Berriasella	Автором не признается	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Синоним рода Malbosiceras	Синоним рода Malbosiceras	Berriasellidae, Berriasellinae, род
Hoedemaek- er, 1982	Род	Подрод рода Berriasella	Синоним рода Ber- riasella	Род	Подрод рода Berriasella	Подрод рода Subthurman- nia	Род (но не в таком объеме, как у Le Hégarat)	Синоним Subthurman- nia (Subthur- mannia)	Род	Подрод рода Pomeliceras	Подрод рода Pomeliceras	Род	۲
Nikolov, 1982	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Berriasellidae, Pseudosubpla- nitinae, nogpog poga Pseudosubpla- nites	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Berriasella	Berriasellidae, Pseudosubpla- nitinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, pog	Berriasellidae, Neocomitinae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Berriasellidae, Berriasellinae, nogpog poga Pomeliceras	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Pomeliceras	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, pog
Le Hégarat, 1971, 1973	Berriasellidae, род	-	Berriasellidae, подрод рода Berriasella	Perisphinctidae, род	Berriasellidae, род	Berriasellidae, poд	Berriasellidae, род	Berriasellidae, род	Berriasellidae, род	Berriasellidae, род	Berriasellidae, род	Berriasellidae, род	-
Nikolov, 1966	Berriasellidae, Berriasellinae, род	1		-	-	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, подрод рода Berriasella	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, род	Berriasellidae, Berriasellinae, pod	1	Berriasellidae, Berriasellinae, род
Друщиц, 1960	Berriasel- lidae, род	1	1	1	-	1	1	1	Berriasel- lidae, род	Berriasel- lidae, род	1	1	,
Основы	Berriasellidae, Berriasellinae, род		L	ı.			1	,	Berriasellidae, Berriasellinae, poд	Синоним рода Protacantho- discus	1	1	,
Mazenot, 1939	Palaehopliti- dae, Berriasel- linae, од				-	-	1	1	Palaehopliti- dae, Berriasel- linae			1	, <u> </u>
Род	Berria- sella	Hegara- tella	Pictet- iceras	Pseudo- subpla- nites	Delphi- nella	Jabro- nella	Timovella	Fauriella	Dalma- siceras	Mal- bosiceras	Mazeno- ticeras	Pomelic- eras	Retows- kiceras

семейства - Berriasellinae, Neocomitinae и Himalayitinae. Попытку разделить берриаселлид по наличию или отсутствию борозды на вентральной стороне предпринял В.В. Друщиц (1960). Однако последующие исследования показали, что этот признак может меняться в ходе онтогенеза. Т. Николов (Nikolov, 1966) первым усложнил классификацию берриаселлид, выделив большое количество новых подродов и родов на основании морфологических признаков. Ле Эгара (Le Hégarat, 1971, 1973) в основном поддержал выделенные Т. Николовым новые таксоны аммонитов (роды и подроды) и установил несколько новых (в частности род Pseudosubplanites). Он разделил берриаселлид на две группы по характеру ребристости (с простыми или двойными ребрами и с пучковидными ребрами). В последующих классификациях (Nikolov, 1982; Tavera, 1985) сохраняется большое количество родов и подродов берриаселлид, лишь по-разному трактуется значимость морфологических признаков.

Ревизией берриасских аммонитов занимается Ф. Худемакер. Однако на сегодняшний день он еще не опубликовал ее результаты, а лишь ограничился краткими палеонтологическими комментариями (Hoedemaeker, 1982). В них намечается явный возврат к широкому пониманию родов, в частности рода Berriasella, в состав которого он включает подроды Hegaratella, Delphinella, Malbosiceras. Еще более эта тенденция проявилась в американском Treatise, посвященном меловым аммонитам (Wright et al., 1996), где синонимами рода Berriasella считаются Hegaratella, Picteticeras, Delphinella (?), а синонимами Malbosiceras – Mazenoticeras, Pomeliceras и Retowskiceras (?). Кроме того, в нем роды Tirnovella и Fauriella считаются синонимами рода Subthurmannia, а род Jabronella – синонимом рода Subalpinites.

Семейственная принадлежность рассматриваемых родов трактуется по-разному. Большинство авторов относили их к семейству Berriasellidae. Ц.В. Райт первоначально признавал семейство Berriasellidae (Wright, 1952), однако в дальнейшем (Wright, 1980) счел его младшим синонимом семейства Neocomitidae Salfeld, 1921. М. Компани (Company, 1987) также возвращается к старому названию семейства – Neocomitidae, предложенного Г. Сальфельдом (Salfeld, 1921), считая название Berriasellidae его младшим синонимом.

Автор настоящей статьи на протяжении последних 10 лет занимается исследованием берриасских аммонитов Горного Крыма. На сегодняшний день изучены представители родов Dalmasiceras (Богданова, Аркадьев, 1999), Berriasella (Аркадьев, Богданова, 2004), Delphinella (Аркадьев, Богданова, 2005), Pseudosubplanites (Bogdanova, Arkadiev, 2005), Malbosiceras и Pomeliceras (Аркадьев, Богданова, Лысенко, в печати), Fauriella (Аркадьев, в печати). В результате уточнены диагнозы родов и их видовой состав в Крыму. Автор считает, что до получения полной информации о морфогенезе раковины нельзя отказываться от таких родов, как Delphinella или Malbosiceras, как это делает Ф. Худемакер. К роду Berriasella отнесены лишь

формы с простыми или двойными ребрами, без бугорков (Аркадьев, Богданова, 2004), его синонимом считается род Picteticeras. Род Delphinella, согласно Ле Эгара (Le Hégarat, 1971) включает виды с разным набором внешних морфологических признаков. К нему отнесены как микроконхи с простой скульптурой (одиночными и двойными ребрами), так и макроконхи со сложной скульптурой (тройными и бидихотомными ребрами). Тем не менее, вслед за Ле Эгара, мы признаем этот род, главным диагностическим признаком которого считаем сглаживание скульптуры на жилой камере и четкий перерыв ребристости на внешней стороне. Очень близкими родами, безусловно, являются Fauriella и Tirnovella, однако их помещение в качестве синонимов рода Subthurmannia в американском Treatise (Wright, Callomon, Howarth, 1996) кажется автору преждевременным. Для обоих родов характерны пучки из двух-трех тонких ребер, отходящих от пупка, мелкие припупковые бугорки и сглаживание ребристости на жилой камере. Однако род Tirnovella отличается от Fauriella более узким пупком, вытянутым сечением оборотов и более частыми пучками ребер. Род Malbosiceras характеризуется двумя рядами бугорков (припупковых и боковых) и пучками из двух-трех ребер, отходящих от боковых бугорков. Близкий род Pomeliceras, тем не менее, отличается вздутой раковиной, овальным, вытянутым в ширину сечением оборота и сильными шипообразными бугорками. Род Mazenoticeras автор считает синонимом рода Malbosiceras.

Классификация берриасских аммонитов далека от своего завершения. Исследования автора настоящей статьи направлены на ее совершенствование, однако еще раз повторю — без полных знаний о морфогенезе раковины, включающих данные о внутреннем строении и характере развития лопастной линии, классификация аммоноидей не будет отличаться надежностью.

Список литературы

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. Род Berriasella (Ammonoidea) и зональное расчленение берриаса Горного Крыма // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2004. Т. 12. № 4. С. 54-67.

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н. Род Delphinella (Ammonoidea) из берриаса Горного Крыма // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 30-38.

Аркадьев В.В. О присутствии вида-индекса Fauriella boissieri (Pictet) верхней зоны берриаса в Горном Крыму // В печати

Аркадьев В.В., Богданова Т.Н., Лысенко Н.И. Представители родов Malbosiceras и Pomeliceras (Neocomitidae, Ammonoidea) из берриаса Горного Крыма // В печати

Богданова Т.Н., Аркадьев В.В. Представители рода Dalmasiceras (Ammonoidea) из берриаса Горного Крыма // Палеонтол. журн. 1999. № 4. С. 20-26.

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Систематика среднеюрских лептосфинктин и зигзагицератин // Палеонтол. журн. 1981. № 3. С. 47-60

Друщиц В.В. Головоногие моллюски. Аммониты. Ч. 1 / Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоп-

техиздат, 1960. С. 249-308.

Друщиц В.В., Горбачик Т.Н. Зональное расчленение нижнего мела юга СССР по аммонитам и фораминиферам // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1979. № 12. С. 95-105.

Друщиц В.В., Янин Б.Т. Новое расчленение нижнемеловых отложений по р. Бельбек // Науч. докл. высш. шк. Геол.-геогр. науки. Т. 1. 1958. С. 172-175.

Друщиц В.В., Янин Б.Т. Нижнемеловые отложения Центрального Крыма // Вестн. МГУ. Сер. биол., почвовед., геол., геогр. 1959. № 1. С. 115-120.

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

Кванталиани И.В. Раннемеловые аммонитиды Крыма и Кавказа и их биостратиграфическое значение // Тр. Геол. ин-та АН Груз. ССР. Нов. сер. Вып. 98. 1989. 228 с.

Кванталиани И.В. Берриасские головоногие моллюски Крыма и Кавказа // Тр. Геол. ин-та АН Грузии. Нов. сер. Вып. 112. 1999. 188 с

Кванталиани И.В., Ломинадзе Т.А. К систематике Perisphinctina (Ammonoidea) // Сообщ. АН Груз. ССР. 1984. Т. 116. № 3. С. 553-556

Основы палеонтологии. Т. 6. Моллюски – головоногие. II: аммоноидеи (цератиты, аммониты), внутреннераковинные / Ред. Луппов Н.П., Друщиц В.В. М.: Гос. научно-технич. изд-во литературы по геологии и охране недр. 1958. 360 с.

Bogdanova T.N., Arkadiev V.V. Revision of species of the ammonite genus Pseudosubplanites from the Berriasian of the Crimean mountains // Cretaceous Res. 2005. V. 26. P. 488-506.

Company M. Los ammonites del valanginiense del sector oriental de las cordilleras Beticas (SE de Espana). Tesis Doctoral. Granada: Universidad de Granada, 1987. 294 p.

Hoedemaeker P.J. Ammonite biostratigraphy of the uppermost Tithonian, Berriasian and Lower Valanginian along the Rio Argos (Caravaca, SE Spain) // Scripta Géol. 1982. T. 65. P. 1-81.

Klein J. Fossilium catalogus I: Animalia. Lower Cretaceous Ammonites I. Perisphinctaceae: Himalayitidae, Olcostephanidae, Holcodiscidae, Neocomitidae, Oosterellidae. 2005. Backhuys Publishers, Leiden. 440 p.

Le Hégarat G. Perisphinctidae et Berriasellidae de la limite Jurassique Crétacé. Genres nouveaux et revision critique de quelques definitions taxonomiques antérieures // C.R. Acad. Sci. Paris. Sér. D. 1971. T. 273. № 10. P. 850-853.

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

Mazenot G. Les Palaeohoplitidae Tithoniques et Berriasiens du Sud-Est de la France // Mém. Soc. Géol. France. N. sér. 1939. T. 18. Fasc. 1-4. 303 p.

Nikolov T.G. New genera and subgenera of ammonites of family Berriasellidae // C.R. Acad. Bulg. Sci. 1966. V. 19. № 7. P. 639-642.

Nikolov T.G. Les ammonites de la famille Berriasellidae Spath, 1922. Tithonique supérieur – Berriasien. Sofia, 1982. 251 p.

Salfeld H. Kiel- und Furchenbildung auf der Schalenaussenseite der Ammonoideen in hirer Bedeutung für die Systematik und Festlegung von Biozonen // Centralbl. Min. Geol. 1921. P. 343-347.

Spath L.F. On Cretaceous ammonites from Angola // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1922. V. 8. Pt. 6. P. 91-160.

Tavera J.M. Los ammonites del tithonico superior – berriasense de la zona Subbetica (Cordilleras Beticas). Tesis Doctoral. Granada: Universidad de Granada, 1985. 381 p.

Wright C.W. A classification of the Cretaceous Ammonites // Journ. Palaeont. 1952. V. 26. № 2. P. 213-222.

Wright C.W. Cretaceous Ammonoidea. Systematics Association // Spec. vol. № 18. "The Ammonoidea" / Eds. Hause M.R., Senior J.R. 1981. London-New York. P. 157-174.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4. Revised. Volume 4: Cretaceous Ammonoidea // Geol. Soc. of America, Inc. and Univ. of Kansas. Boulder, Colorado, and Lawrence, Kansas. 1996. 362 p.

MORPHOLOGY AND TAXONOMY OF THE BERRIASIAN AMMONITES OF THE FAMILY NEOCOMITIDAE FROM THE CRIMEAN MOUNTAINS

V.V. Arkadiev

Accurate ammonite taxonomy is based on the knowledge of morphology, sutural ontogeny, and internal structure of ammonoid shells. Unfortunately for most members of the Berriasian family Neocomitidae this data is unavailable. The approaches used to their taxonomy and systematics are discussed.

THEODORITES – НОВЫЙ РОД НИЖНЕГОТЕРИВСКИХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТОВ ГОРНОГО КРЫМА

Е.Ю. Барабошкин, И.А. Михайлова

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова barabosh@geol.msu.ru

Несмотря на значительный прогресс в изучении строения и стратиграфии готеривских отложений Горного Крыма, достигнутый в последнее время, они нуждаются в дополнительных исследованиях. Необходима, в частности, ревизия аммонитовой фау-

ны, сочетающей как широко распространенные тетические и субтетические формы, так и малоизученные эндемичные элементы. К последним относится новый род гетероморфных аммонитов Theodorites. До последнего времени эти аммониты определялись как Lyticoceras, пока не было обнаружено пупочное зияние, подобное таковому у раннемелового рода Turkmeniceras. Данный факт позволяет по-новому взглянуть на развитие семейств Neocomitidae Salfeld, 1921 и Crioceratitidae Gill, 1871.

Представители рода Theodorites встречены в нескольких разрезах Второй Гряды Крымских гор, в зоне Lyticoceras nodosoplicatum: г.Белая (р.Кача), г.Сельбухра, Первомайский карьер (Барабошкин, 1997; Смирнова, Барабошкин, 2004). Терригенные отложения зоны характеризуются уменьшением размера обломков вверх по разрезу, так как ее основанию отвечает перерыв и последующая трансгрессия, положившая начало затоплению территории Горного и Равнинного Крыма (Барабошкин, Энсон, 2003).

Комплекс сопутствующей фауны включает многочисленных и разнообразных моллюсков, брахиопод, ежей, серпулид. Из аммонитов здесь встречены Lyticoceras cryptoceras (d'Orb.), L. sp., Crioceratites sp., Euphylloceras cf. ponticuli (Rous.), Phyllopachyceras stuckenbergi (Kar.), P. picturatum (d'Orb.), P. eichwaldi (Kar.), P. cf. infundibulum (d'Orb.), Neolissoceras grasianum (d'Orb.), Spiticeras rotula inflatum (Kil.), Olcostephanus (O.) glaucus Spath, O. (O.) sp., Substreblites? sp., Abrytusites julianyi

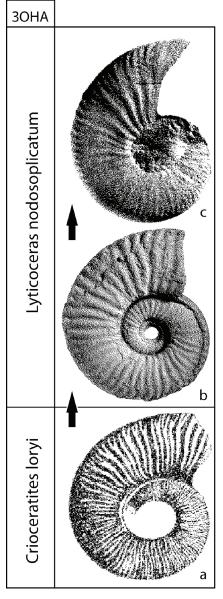


Рис. 1. Схема предполагаемого филогенетического развития Crioceratites — (a), Theodorites — (b), Lyticoceras — (c)

(Honn.-Bast.), A. sp., Eulytoceras cf. subfimbriatum (d'Orb.), E. sp., Protetragonites simpheropolitanum (Kulj.-Vor.), Р. sp. (фации верхнего шельфа г. Белая и Сельбухра), а также Spiticeras rotula inflatum (Kil.) (фации пляжа, Первомайский карьер).

Нижележаший комплекс аммонитов (зона Crioceratites loryi) менее разнообразен, он включает Crioceratites cf. loryi (Sark.), C. sp., Neolissoceras grasianum (d'Orb.), N. sp., Lytoceras? sp., Eulytoceras phestum (Math.) (г. Белая). Из названных аммонитов предковой формой для Theodorites мог только гетероморфный Crioceratites, так как и в других районах северного обрамления Тетис из гетероморфных аммонитов только Crioceratites предшествует появлению первых Lyticoceras (Reboulet, 1995).

Если рассматривать положение рода Theodorites в контексте эволюции Crioceratites (Immel, 1978), то на роль предка могут претендовать Crioceratites loryi (Sark.), C. nolani (Kil.), C. matsumotoi (Sark.), C. quenstedti (Oost.), C. shibaniae (Sark.), однако по стилю орнаментации и степени сближения оборотов наиболее схож с Theodorites вид C. montelusensis (Wiedm.), стратиграфическое распространение которого плохо изучено. Образование умбиликального зияния у Theodorites связано с уплотнением завивания спирали Crioceratites.

Потомком Theodorites, по всей видимости, является род Lyticoceras, распространенный на северо-западе Средиземноморья, морфологически почти не отличимый от Theodorites, но мономорфный (по устному сообщению С. Ребуле, умбиликального зияния на французском материале не на-

блюдается).

Таким образом, Theodorites является промежуточным звеном в переходе от гетероморфных аммонитов к мономорфным: Crioceratites — Theodorites — Lyticoceras (рис. 1). Отсюда следует необходимость отнесения как самого Theodorites, так и его потомка — Lyticoceras — к надсемейству Ancylocerataceae Gill, 1871, семейству Crioceratitidae Gill, 1871.

Весьма близкий путь эволюции демонстрирует хорошо изученная последовательность баррем — аптских аммонитов Colchidites — Turkmeniceras — Deshayesites (Богданова, Михайлова, 1999), еще раз подтверждающая возможность происхождения мономорфных аммонитов от гетероморфных предков.

Любопытно, что как в случае Theodorites, так и в случае Turkmeniceras началу "скручивания" раковины предшествует эпизод падения уровня моря, перерыв, а затем – углубление бассейна. Если следовать экологической схеме Г. Вестерманна (Барабошкин, Энсон, 2003), то такая связь становится более понятной: гетероморфные аммониты были характерны для пелагической части бассейнов, а большинство мономорфных – для неритовой. Падение уровня моря вызывало адаптацию к более мелководным условиям, переходу к "мономорфности", позволявшему более эффективно осваивать пищевые ресурсы обмелевшего бассейна. Последующий подъем уровня моря приводил к расширению ареала нового мономорфного рода, поскольку происходило затопление больших площадей относительно выровненных эрозией прибрежных районов.

Образцы хранятся в Музее Землеведения МГУ, коллекция №93.

Надсемейство Ancylocerataceae Gill, 1871 Семейство Crioceratitinae Gill, 1871 Род Theodorites Baraboshkin et Michailova, gen. nov.

Название: в честь княжества Феодоро, существовавшего в Крыму в XIV-XV вв.

Тип вида: Theodorites theodori Baraboshkin et Michailova, gen. et sp. nov.

Диагноз. Раковина эволютная, в пупке имеется зияние. Пупковая стенка узкая, вертикальная. Поперечное сечение округло-трапециевидное до округло-шестиугольного. Вентральная сторона гладкая, слабо килевидная на взрослых оборотах. Ребра субрадиальные, одиночные, двух-, трех-, четырехраздельные и интеркалирующие, несут два или три ряда небольших бугорков: умбиликальных, вентро-латеральных, реже — латеральных. Вентро-латеральные бугорки уплощенные, субпараллельные плоскости симметрии раковины.

Лопастная линия характеризуется значительной степенью рассеченности. Вентральная лопасть узкая с высоким срединным седлом и тремя боковыми зубцами. Более глубокая умбиликальная лопасть

почти симметрично трехраздельная, с более развитой ветвью, обращенной к вентральной лопасти. Первая умбиликальная лопасть значительно короче, менее рассечена и более асимметрична.

Видовой состав: Т. theodori sp. nov. и Т. drushitsi sp. nov.

Сравнение. От Lyticoceras s.s. отличается присутствием умбиликального зияния и латеральных бугорков.

Распространение: нижний готерив, зона Lyticoceras nodosoplicatum Горного Крыма.

Theodorites theodori Baraboshkin et Michailova, gen. et sp. nov. Табл. I, фиг.1a-c

Название: в честь княжества Феодоро, существовавшего в Крыму в XIV-XV вв.

Голотип — экз. МЗ МГУ 7/93, южный склон г. Сельбухра, нижний готерив, зона Lyticoceras nodosoplicatum в кровле горизонта конденсации (из матрикса).

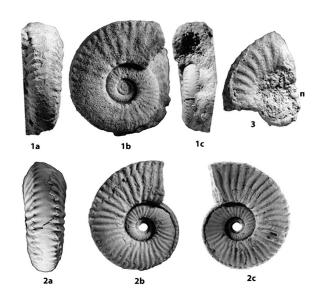


Табл. І. Фиг. 1. Theodorites theodori Baraboshkin et Michailova, gen. et sp. nov.: голотип — экз. МЗ МГУ № 7/93 (х0,5): а — с вентральной стороны, b — сбоку; с — со стороны устья. Фиг. 2-3. Theodorites drushitsi Baraboshkin et Michailova, gen. et sp. nov. 2: голотип — экз. МЗ МГУ № 8/93 (х2,15): а — с вентральной стороны, с — сбоку. Фиг. 3. Экз. МЗ МГУ № 10/93 (х3), сбоку; п — протоконх. Все образцы из южного склона г.Сельбухра, нижний готерив, зона Lyticoceras no-dosoplicatum (сборы Е.Ю.Барабошкина).

Материал: голотип.

Описание: Раковина эволютная, в пупке имеется зияние диаметром около 2 мм. Пупковая стенка узкая, вертикальная. Поперечное сечение округлошестиугольное. Вентральная сторона гладкая, слабо килевидная. Все ребра почти радиальные, начинают-

ся на пупковом перегибе с образованием небольшого бугорка, направленного в сторону пупка, и заканчиваются на вентральном перегибе небольшим уплощенным бугорком, плоскость которого параллельна плоскости симметрии раковины. Боковые бугорки на одиночных ребрах (4-5 на оборота) слабо развиты или отсутствуют. Двураздельные и интеркалирующие ребра наиболее обычны (6 на оборот), ветвление происходит на середине боковой стороны с образованием небольших бугорков. Трехраздельные ребра возникают как результат дополнительного ветвления. Четырехраздельные ребра (3 на оборот) образуются при слиянии двух двураздельных ребер на пупковом перегибе.

Размеры, мм.

№ экз.	Д	Д	В	В	Ш	Ву
Типовой вид, голотип МЗ МГУ № 7/93	42	15,5	17	16	14	3

Сравнение. От вида Т. drushitsi отличается наличием боковых бугорков и присутствием четырехраздельных ребер.

Pаспространение: нижний готерив, зона Lyticoceras nodosoplicatum Горного Крыма.

Theodorites drushitsi Baraboshkin et Michailova, gen. et sp. nov. Табл., фиг.2a-d, 3

Название – в честь В.В. Друщица.

Голотип — экз. МЗ МГУ 8/93, южный склон г.Сельбухра, нижний готерив, зона Lyticoceras nodosoplicatum в кровле горизонта конденсации (из матрикса).

Материал: голотип, два обломка из разреза южного склона г.Сельбухра и один обломок из района с.Прохладное.

Описание: Раковина эволютная; в пупке имеется зияние диаметром 2 мм. Пупковая стенка узкая, вертикальная. Поперечное сечение оборотов округло-трапециевидное. Вентральная сторона гладкая, слабо килевидная. Ребра субрадиальные или слабоизогнутые, начинаются на пупковой стенке, и на пупковом перегибе образуют заостренный бугорок, направленный радиально в сторону пупка и присутствующий только на раковине. Ребра заканчиваются на вентральном перегибе небольшим уплощенным

бугорком, плоскость которого параллельна плоскости симметрии раковины. Одиночные ребра присутствуют в количестве до 6-7 на пол-оборота. Двураздельные и интеркалирующие ребра расположены по 1-3 между одиночными. Ветвление или интеркаляция происходит в верхней трети боковой стороны.

Размеры, мм.

№ экз.	Д	Д	В	В	Ш	By
Голотип (жилая камера) МЗ МГУ № 8/93		15,5	29	27,5	18	5
Голотип (фрагмокон) МЗ МГУ № 8/93	48,5	17,8	18,3	16,8		

Сравнение. Отличия от типового вида приведены выше.

Pаспространение: нижний готерив, зона Lyticoceras nodosoplicatum Горного Крыма.

Авторы благодарят РФФИ (грант 06-05-64167) и "Научные школы" (грант НШ-5280.2006.5) за финансовую поддержку работ.

Список литературы

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

Барабошкин Е.Ю., Энсон К.В. Палеобатиметрия валанжинско-аптского бассейна Горного Крыма по индексам прочности раковин аммонитов // Вестн. МГУ, сер. 4, геол. 2003. № 4. С. 8-17.

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

Смирнова Т.Н., Барабошкин Е.Ю. Валанжин-нижнеготеривские комплексы брахиопод междуречья Кача-Бодрак (Юго-Западный Крым) // Стратигр. Геол. корр. 2004. Т.12. № 2. С.48-63.

Immel H. Die Crioceratiten (Ancyloceratina, Ammonoidea) des Mediterranen und Borealen Hauterive-Barreme (Unterkreide) // Palaeontogr. 1978. Abt. A. Bd. 163. S.1-85.

Reboulet S. L'evolution des ammonites du Valanginien - Hauterivien inferieur du bassin Vocontien et de la plate-forme Provencale (Sud-Est de la France): Relations avec la stratigraphie sequentielle et implications biostratigraphiques // Doc. Lab. Geol. Lyon. 1995. № 137. 371 p.

THEODORITES – A NEW EARLY HAUTERIVIAN HETEROMORPH AMMONITE GENUS FROM THE CRIMEAN MOUNTAINS

E.J.Baraboshkin, I.A. Mikhailova

A new genus Theodorites Baraboshkin et Michailova gen. nov. is described from the Lower Hauterivian clastic deposits (Lyticoceras nodosoplicatum Zone) of the Second Range of the Crimean Mountains. The genus contains two species, T. theodori and T. drushitsi. The succession Crioceratites — Theodorites — Lyticoceras, which confirms the possibility of the origin of monomorph ammonites from heteromorph ancestors, is proposed.

O МАЛОИЗВЕСТНОМ РОДЕ PAHHEMEJOBЫX AMMOHИТОВ NEODESHAYESITES CASEY, 1964

Т.Н. Богданова

Всероссийский научно-исследовательский геологический институт (ВСЕГЕИ) bogdanova@NK11891.spb.edu

Систематическое положение. В Северной — США, но в основном в Южной Америке — Колумбии, Венесуэле и Перу, в апте и нижнем альбе распространен род Neodeshayesites. Он был выделен Р. Кейси (Casey, 1964) в составе семейства Deshayesitidae. Типовым видом этого рода Кейси выбрал вид stutzeri, описанный Л. Риделем в 1938 г. из апта Колумбии (Riedel, 1938) наряду с тремя другими видами сходных аммонитов — columbianus, rotundus и nodosus. Ридель относил их к роду Deshayesites, так как они имели, по его мнению, деезитовую лопастную линию и происходили из аптских отложений. Во времена Риделя апт Колумбии на более дробные единицы не разделялся. Позднее О. Ренц (Renz, 1982) считал виды, описанные Риделем, принадлежащими роду Deshayesites. Ренц рассматривал среду обитания и условия осадконакопления в южноамериканских бассейнах резко отличными от тех, что существовали в аптском веке на территории современной Европы, и морфологические отличия рода Кейси от Deshayesites Ренц объяснял влиянием этих условий. Однако эти отличия он не считал таксономическими. В последнем выпуске Американских основ палеонтологии по меловым аммонитам (Wright, Callomon, Howarth, 1996) род Neodeshayesites Casey, 1964 считается валидным и входит в состав семейства Deshayesitidae.

В 1999 и 2002 годах автор изучила большую коллекцию неодеезитов из Колумбии в Лейденском (Нидерланды) музее естественной истории. Коллекция насчитывала около 300 экземпляров этого рода. Она составляла часть огромной коллекции, состоящей из других, как мономорфных, так и гетероморфных аммонитов нижнего мела, приобретенных этим музеем у Питера Ханса Крёйцберга — немца, живущего в Колумбии и собиравшего ее несколько лет.

В настоящее время насчитывается 17 точно определенных видов и два вида определены в открытой номенклатуре. 10 видов известны по публикациям XIX и XX столетий, 7 видов новых опубликованы в 2004 году (Bogdanova&Hoedemaeker, 2004). Так как коллекция аммонитов собиралась любителем, который не составлял стратиграфических разрезов, мы не могли установить точное местонахождение образцов.

Морфология. Плоскоспиральные раковины различных размеров с объемлемостью от 1/3 до 1/4, наблюдается слабое разворачивание спирали на жи-

лой камере или вблизи нее. Боковые стороны уплощенные или слабо выпуклые. Переход боковых сторон в наружную довольно резкий, угловатый, без образования бугорков (как это имеется у дуфреной), у некоторых видов на взрослых оборотах становится плавным, как у настоящих деезитов. Пупковая стенка низкая, пупковый перегиб очень плавный. Ребристость от редкой до густой. Главные ребра начинаются на пупковой стенке, в основании боковых сторон, иногда образуют гребни или вздутия, S-образно изогнутые, иногда дважды. На жилой камере часто резко отклоняются назад от радиуса раковины. У некоторых видов наблюдается бифуркация, иногда двойная. Промежуточные ребра одиночные. На ранних оборотах все ребра прерываются на наружной стороне, с ростом раковины пересекают наружную сторону прямо, без перерыва, усиливаясь на наружно-боковом перегибе, на поздних оборотах — образуют слабо выпуклую дугу в сторону устья. Онтогенез лопастной линии не изучен.

Развитие морфологических признаков в онтогенезе раковин позволяет разделить все виды на три морфологические группы.

1 гр. — виды karsteni, columbianus, umbilicatulus, nocholsoni, striatus, biplicatus, longicostatus: до Д=50-60 мм ребра прерываются на наружной стороне, образуя приподнятые острые углы на наружно-боковом перегибе, позднее без ослабления и прямо пересекают наружную сторону, на поздних оборотах ребра бифуркируют от пупкового перегиба, где развиваются гребни или вздутия;

2 гр. — виды stutzeri, rotundus, aff. rotundus, cingulatus, aff. cingulatus, tuberculatus, multicostatus, euglyphoides: ребра прерываются на наружной стороне без усиления на наружно-боковом перегибе, начинают пересекать наружную сторону на более ранней стадии, чем у видов 1 группы, на поздних оборотах ребра на наружной стороне понижаются и сглаживаются;

3 гр. — виды nodosus, ex gr. nodosus, buergli: обладают чертами 1 и 2 групп в разных соотношениях.

Стратиграфическое и географическое распространение (Таблица 1). Прежде всего, следует обратить внимание на то, что в Колумбии и Венесуэле апт делится на две части — нижний и верхний апт. Последний по объему равен европейскому среднему

+ верхнему апту. Второе обстоятельство — аммониты рода Deshayesites в нижнем апте Колумбии отсутствуют, однако другие роды и виды аммонитов, подтверждающие раннеаптский возраст, определены — Aconeceras nisoides, Macroscaphites yvani, Procheloniceras, множество видов Cheloniceras, Roloboceras, Pseudosaynella и другие. Отложения с Dufrenoyia считаются верхнеаптскими. Представители рода Neodeshayesites, по данным Этайо-Серна (Etayo-Serna, 1979), характеризуют нижнеальбские отложения, так как встречены в комплексной зоне Douvilleiceras solitae-Neodeshayesites columbianus вместе с нижнеальбскими Douvilleiceras.

В Венесуэле, по данным О. Renz'a, неодеезиты оп-

ределены из аптских отложений. Корреляции аптских отложений Колумбии и Венесуелы не проводилось.

Происхождение и филогенетические связи. О происхождении рода более или менее определенно сказано в монографии О. Ренца, который, поддерживая взгляды Райта, считает, что неодеезиты являются предками дуфреной. На сходство Neodeshayesites и Dufrenoyia обращал внимание и Кейси при выделении рода. Но в то же время Кейси находил сходные черты видов своего нового рода и с акантоплитами. Происхождению Dufrenoyia от Neodeshayesites противоречит нахождение неодеезитов в нижнем альбе Колумбии.

Неодеезиты включают виды, морфологиче-

		ОЛУМБИ	R	ВЕНЕСУЭЛА					
ВИДЫ	Нижний апт	Верхний апт	Нижний альб	Нижний апт	Верхний апт	Нижний альб			
1 группа									
N. karsteni (Marcou, 1875)			+						
N. columbianus (Riedel, 1938)		+	+	?+	+				
N. umbilicostatus (Scott, 1940)	меловые отложения США								
N. nicholsoni (Benavides-Caceres, 1956)		меловые отложения Перу							
N. striatus Bogdanova&Hoedemaeker, 2004			+						
N. biplicatus Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+	+						
N. longicostatus Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+							
2 группа		•							
N. stutzeri (Riedel, 1938)		+	+	?+	+				
N. rotundus (Riedel, 1938)		+		?+					
N. aff. rotundus (Riedel)		+							
N. contracta (Riedel, 1938)		+		?+					
N. cingulatus Etayo-Serna, 1979		+	+						
N. aff. cingulatus Etayo-Serna, 1979			+						
N. albertoalvarezi Etayo-Serna, 1979		+	+						
N. ex gr. albertoalvarezi Etayo-Serna, 1979		+	+						
(?) N. tuberculatus Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+							
N. multicostatus Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+							
(?) N. euglyphoides Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+							
3 группа									
N. nodosus (Riedel, 1938)		+		?+					
N. ex gr. nodosus (Riedel, 1938)		+							
N. buergli Bogdanova & Hoedemaeker, 2004		+							

Таблица 1.

ски сходные с видами разных родов. Neodeshayesites euglyphoides (Bogdanova & Hoedemaeker) очень близок к Deshayesites euglyphus из нижнего апта Южной Англии. N. columbianus (Riedel) характером ребристости на наружной стороне очень похож на верхнеаптских Hypacanthoplites. N. buergli (Bogdanova & Hoedemaeker) (=alexandrinus sensu Burgl, non d'Orbigny) был описан Бюрглем как Colombiceras. N. nicholsoni (Benavides-C ceres) из Перу и N. umbilicostatus (Scott) из Северной Америки (США) рассматривались их авторами в составе рода Parahoplites. Вполне возможно, что род Neodeshayesites в настоящее время является сборным.

К сожалению, главный таксономический признак, которых мог бы точнее определить семейственную принадлежность аммонитов данной группы — лопастная линия в отнтогенезе, до сих пор не изучен. Из опубликованной литературы известна линия взрослых раковин (Renz, 1982), которая внешне сходна с деезитовой и парагоплитовой. Но, как всем хорошо известно, онтогенез линий двух семейств Deshayesitidae и Parahoplitidae совершенно разный.

Задачей исследований на данном этапе являет-

ся изучение онтогенеза лопастной линии южноамериканских представителей неодеезитов, а в дальнейшем — поиски аммонитов данной группы в Северной Америке, Европе и Центральной Азии.

Список литературы

Bogdanova T.N., Hoedemaeker Ph. J. Barremian-Early Albian Deshayesitidae, Oppeliidae, Desmoceratidae and Silesitidae of Colombia // Scripta Geologica. 2004.vol. 128. P. 183-312.

Casey R. A monograph of the Ammonoidea of the Lower Greensand. Pt. 5. Monogr. Pal. Soc. London. 1964. P. 289-398.

Riedel L. Ammonitas del cret cico inferior de la Cordillera Oriental // Estudios geol gicos y paleontol gicos sobre la Cordillera Oriental de Colombia. Part 2. Depart. de Minas y Petr leos, Bogot . 1938. P. 7-80.

Renz O. The Cretaceous Ammonites of Venezuela. Birkh user, Basel. 1982.1 32 p.

Wright C.W., Callomon J.H., Howarth M.K.. Cretaceous Ammonoidea // Treatise on Invertebrate Palaeontology, Pt. 50, Mollusca 4 (Revised). Geol. Soc. America and Univ. Kansas Press. 1996. 362 p.

ON THE LITTLE-KNOWN EARLY CRETACEOUS AMMONITE GENUS NEODESHAYESITES CASEY, 1964

T.N. Bogdanova

Systematics, morphology, origin, phylogeny, and geological and geographical distributions of the little-known Early Cretaceous ammonite genus Neodeshayesites are discussed.

О СРЕДНЕЮРСКИХ ГЕТЕРОМОРФНЫХ АММОНИТАХ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ

В.В.Митта¹, В.Б. Сельцер²

¹Палеонтологический институт РАН mitta@paleo.ru

²Саратовский государственный университет geoecologia@info.sgu.ru

Первая находка среднеюрского гетероморфного аммонита на Русской платформе была сделана А.П. Павловым в 1881 г. Это небольшой отпечаток фрагмента раковины (Митта, 2003, табл. 3, фиг. 3), был найден в береговом обнажении на Волге в урочище Тархановская Пристань между Тетюшами и Ульяновском. Судя по матриксу и сохранности, сходным с собранными совместно Cadoceras? sp. juv., Chamoussetia cf. buckmani Callomon et Wright, Kepplerites sp. juv., этот аммонит (Parapatoceras cf. distans (Baugier et Sauze)) происходит из зоны Kepplerites gowerianus нижнего келловея. Следующая находка сделана А. А. Борисяком (1908, табл. 4, фиг. 7) в верхнем байосе (зона Garantiana garantiana?) Донбасса, и определяется здесь нами как Spiroceras cf. orbignyi (Baugier et Sauze). В последующие годы позднебайосские Spiroceras annulatum (Deshayes) и S. althoffi (Potoni) были найдены на Северном Кавказе в зоне Strenoceras niortense (Безносов, Кутузова, 1990; Безносов, Митта, 1993; 1998). Недавно Д.Б. Гуляев (2002) описал и изобразил из нижнего келловея («зоны koenigi» [=gowerianus, старейшее пригодное название]) Костромской области фрагмент Parapatoceras tuberculatum (Baugier et Sauze). Этим ограничивается число опубликованных находок гетероморфных аммонитов в средней юре Европейской части бывшего СССР.

В 2001 г. геолог А.В. Ступаченко передал авторам на изучение конкрецию песчаника (рис. 1), найденного им при раскопках в овраге близ с. Илешево (Костромская обл.). Стяжение происходит из толщи песка светло-серого и желтого, мелкозернистого, слюдистого, в основании с конкрециями песчаника желтовато-бурого ожелезненного и частью фосфатизированного, мощностью 1.3 м (полное описание разреза см. в Митта, 2000). Эта толща по найденным аммонитам относится к зоне gowerianus (фаунистические горизонты curtilobus и galilaeii). Точность привязки подтверждается и аммонитами в конкреции — это Kepplerites (Kepplerites) galilaeii (Oppel) [М] и К. (Toricellites) sp. cf. curticornutus (Buckman) [m], xapakтерные для фаунистического горизонта galilaeii. Кроме того, в конкреции содержатся остатки Parapatoceras tuberculatum (Baugier et Sauze), представленные отпечатком, вероятно, жилой камеры длиной 28 мм (рис.

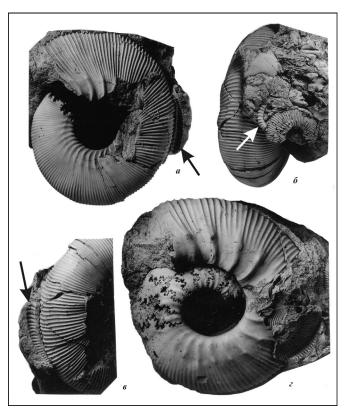


Рис. 1. экз. ПИН № 5029/052; Костромская обл., Кологривский р-н, р. Унжа, овр. близ д. Илешево; нижний келловей, зона gowerianus, подзона galilaeii. а — Kepplerites galilaeii (Oppel) сбоку, стрелкой отмечен Parapatoceras tuberculatum (Baugier et Sauze), показанный на фиг. в отдельно; б — тот же экз. К. galilaeii, вид с вентральной строны, стрелкой отмечен Р. tuberculatum, г — К. galilaeii (Орреl), морфотип, на противоположной стороне конкреции. Сб. А.В. Ступаченко (х 0.55).

16) и ядром фрагмента молодого экземпляра длиной 11 мм (рис. 1в). Также в песчанике просматривается отпечаток третьего экземпляра Parapatoceras длиной 8.5 мм, вероятно относящегося к тому же виду.

В том же 2001 г. А.В. Иванов (Саратовский университет) нашел в Малом Каменном овраге (расположен на правом берегу р. Медведица, в 2 км югозападнее села Александровка Жирновского района Волгоградской области) единственный экземпляр гетероморфного аммонита, определенного нами как

Таблица 1

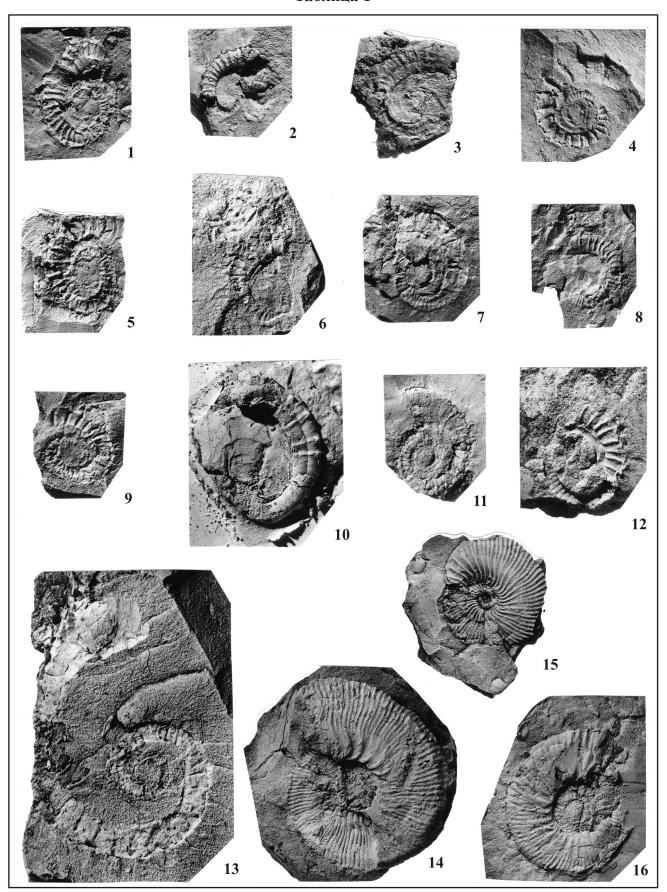


Табл. І. Фиг. 1-13. Parapatoceras distans (Baugier et Sauze), х 3/2; 1 – экз. № 5029/035, 2 – экз. № 5029/036, 3 – экз. № 5029/037, 4 – экз. № 5029/038; 5 – экз. № 5029/039, 6 – экз. № 5029/040, 7 – экз. № 5029/041, 8 – экз. № 5029/042, 9 – экз. № 5029/043, 10 – экз. № 5029/044, 11 – экз. № 5029/045, 12 – экз. № 5029/046, 13 – экз. № 5029/047. Фиг. 14. Kepplerites (Toricellites) curticornutus (Buckman) [m], экз. № 5029/048, х 1. Фиг. 15. Novocadoceras sp. [m], экз. № 5029/049, х 1. Фиг. 16. Proplanulites cf. petrosus Buckman [m] – экз. № 5029/050, х 1.

1-3, 5-16 — окр. Саратова (сб. В.Б. Сельцера); 4 — Волгоградская обл. (сб. А.В. Иванова). Все: нижний келловей, зона gowerianus, фаунистический горизонт galilaeii.

Рагаратосегаs distans (Baugier et Sauze) (табл. 1, фиг. 4). Аммонит был извлечен из нижней части пачки алевритов светло-серых, частью обохренных желтовато-серых, переслаивающихся с глиной алевритовой, мощностью 4.6 м. Сохранность совместно встреченных ископаемых очень плохая (отпечатки и давленые фрагменты); из аммонитов удалось определить только Kepplerites (Toricellites) sp. [m] и Proplanulites sp. Судя по этим аммонитам, возраст пачки также датируется зоной gowerianus.

В течение нескольких лет В.Б. Сельцер производил сборы ископаемых из небольшого обнажения на окраине Саратова, расположенного у дороги, ведущей на территорию ТЭЦ-5 (и зафиксированного как «разрез ТЭЦ-5», Попов и др., 2004). Здесь, в толще глины алевритовой желтовато-серой, неяснослоистой, слюдистой, найдены многочисленные отпечатки и давленые раковины Parapatoceras distans (Baugier et Sauze) (таблица 1, фиг. 1-3, 5-13). В ассоциации с гетероморфными аммонитами найдены также многочисленные остатки Kepplerites (Kepplerites) galilaeii (Oppel) [M], K. (Toricellites) curticornutus (Buckman) [m] (таблица 1, фиг. 14), Novocadoceras sp. [m] (там же, фиг. 15), Proplanulites cf. petrosus Buckman [m] (там же, фиг. 16). Этот комплекс со всей определенностью указывает на подзону (и фаунистический горизонт) galilaeii зоны gowerianus.

Таким образом, за короткое время стали известны новые и не единичные находки гетероморфных аммонитов нижнего келловея, относящиеся к двум видам рода Parapatoceras Spath. Эти таксоны не-

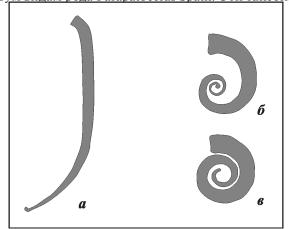


Рис. 2. Форма раковины у гетероморфных аммонитов нижнего келловея: а — Parapatoceras tuberculatum (Baugier et Sauze), б и в — Parapatoceras distans (Baugier et Sauze) (по Dietl, 1978).

однократно описывались из разных районов Земного шара, поэтому нет нужды приводить здесь их характеристики.

До настоящего времени нет единого мнения о происхождении и систематическом положении гетероморфных аммонитов средней юры. В ранге надсемейства Spiroceratoidea часть исследователей относит их к подотряду Lytoceratina, часть — к Ammonitina, причем выводят их то от Hildoceratoidea, то от Stephanoceratoidea или Perisphinctoidea. Единодушие наблюдается только в одном — в обособлении среднеюрских гетероморф в отдельное семейство Spiroceratidae Hyatt. Высказываются самые разнообразные предположения об экотипе гетероморф — от планктонного до эпибентосного. В последние несколько десятилетий появилось и множество гипотез о диморфизме гетероморф. Решение этой задачи, повидимому, поможет разрешить проблему происхождения и систематического положения этой уникальной группы.

Длительное время считали, что микроконхами гетероморфных аммонитов (макроконхных по форме устья) были нормально свернутые аммоноидеи того же возраста. Например, для байосских Spiroceras — одновозрастные Strenoceras, имеющие сходную скульптуру (гомеоморфия?) и также неясное происхождение. В последние годы для Strenoceras и некоторых других «кандидатов» в диморфы гетероморф выявлены макроконхи среди нормально свернутых аммоноидей. Приходится вернуться к идее, высказанной Дж. Калломоном (Callomon, 1981) — рассматривать как один из возможных вариантов диморфизм гетероморф в пределах одного вида, выраженный, прежде всего, в размерах раковины. Как показывалось ранее (Безносов, Митта, 1995), проявления диморфизма могут существенно отличаться в систематических группах разного происхождения. И диморфизм совершенно необязательно должен выражаться в форме устьевого края — например, у диморфных пар большинства аммонитов волжского яруса устье простое.

На нашем массовом материале по гетероморфам отчетливо видно, что большинство раковин из окрестностей Саратова, принадлежавших по всем признакам зрелым особям, достигает конечного диаметра 15 мм. Однако редко, но встречаются экземпляры, превышающие в диаметре 35 мм (табл. 1, фиг. 13). Коэффициент соотношения размеров находится между 1:2 и 1:3, что вполне обычно для микро- и макроконхов. Не есть ли это истинный диморфизм гетероморф?

С другой стороны, находки единичных экземпляров, вдвое-втрое превышающих обычный размер, случай нередкий (так называемые «брадигеронтные» раковины; Митта, 1990). Возможно, в качестве диморф следует рассматривать гетероморфные аммониты, формально отнесенные к разным видам? Анализ литературных данных показывает, что часто гетероморфы встречаются «кучно», по два-три вида на один узкий стратиграфический интервал. В данном случае это два вида Parapatoceras, приуроченные к одному интервалу в верхней части зоны gowerianus. Морфология раковины на ранних стадиях развития у них сходна — см. табл. 1, фиг. 2, и рис. 1в. Главное отличие заключается в степени развернутости раковины (рис. 2), что вполне может быть истолковано как проявление диморфизма. Наличие не двух, а большего числа морфотипов («видов») на одном стратиграфическом уровне может быть вызвано патологическими изменениями — практика показывает, что около 10% от общего числа раковин мезозойских аммонитов имеет те или иные прижизненные повреждения, нередко ведущие к модификации скульптуры.

Авторы искренне признательны Дж. Калломону (Лондон) и Г. Дитлю (Штутгарт) за полезную дискуссию о систематике гетероморфных аммонитов; и А.В. Ступаченко (Москва) и А.В. Иванову (Саратов) за переданные аммониты.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя».

Список литературы

Безносов Н.В., Кутузова В.В. Систематика среднеюрских гетероморфных аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 4. С. 23-30.

Безносов Н.В., Митта В.В. Позднебайосские и батские аммонитиды Северного Кавказа и Средней Азии. М.: Недра, 1993. 347 с.

Безносов Н.В., Митта В.В. Полимофизм юрских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1995. № 2. С. 41-50.

Безносов Н.В., Митта В.В. Каталог аммонитид и ключевые разрезы верхнего байоса — нижнего бата Северного Кавказа // Бюлл. колл. фонда ВНИГНИ. 1998. № 1. С. 1—70.

Борисяк А. Фауна Донецкой юры. 1. Cephalopoda // Тр. Геол. ком. Нов. сер. 1908. Вып. 37. С. 1—94.

Гуляев Д.Б. О первой находке гетероморфных аммонитов в нижнем келловее России // Палеонтол. журн. 2002. № 6. С. 38-40.

Митта В.В. О внутривидовой изменчивости волжских аммонитов // Палеонтол. журн. 1990. № 1. С. 49-54.

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

Митта В.В. О пограничных отложениях келловея и оксфорда бассейна Волги // Vernadsky Museum Novitates. 2003. № 11. 21 с.

Попов Е.В., Сельцер В.Б., Волков А.В. О находке зубов эласмобранхий (Chondrichthyes: Elasmobranchii) в нижнем келловее Саратова // Тр. НИИГео СГУ им. Н.Г. Чернышевского, нов. сер., т. 16. Саратов, Научная книга, 2004. С. 133—154.

Callomon J.H. Superfamily Spiroceratacea. In: Donovan D.T., Callomon J.H., Howarth M.K. Classification of the Jurassic Ammonitina // Ammonoidea. L.; N.Y.: Acad. Press, 1981. P. 127–131. (Syst. Assoc. Spec. Pap., v. 18).

Dietl G. Die heteromorphen Ammoniten des Dogger (Stratigraphie, Taxonomie, Phylogenie, kologie) // Stuttgarter Beitr. Naturkunde. Ser. B. 1978. Bd. 33. 76 s.

ON THE MIDDLE JURASSIC AMMONITES FROM EUROPEAN RUSSIA

V.V. Mitta, V.B. Seltzer

New finds of Parapatoceras tuberculatum (Baugier et Sauze) and P. distans (Baugier et Sauze) from the Gowerianus Zone (valid name for the Koenigi Zone) from the Lower Callovian of Saratov, Volgograd, and Kostroma regions are described. Problems of dimorphism in the superfamily Spiroceratoidea are discussed. Dimorphism in its classical (sizewise) sense is suggested for P. distans. Also it is possible that P. tuberculatum could be a macroconch of P. distans.

ГЕТЕРОМОРФНЫЕ АММОНИТЫ АПТА СРЕДНЕГО ПОВОЛЖЬЯ: БИОРАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

И.А. Михайлова, Е.Ю. Барабошкин

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова barabosh@geol.msu.ru

В аптских отложениях Среднего Поволжья издавна известны как мономорфные аммониты, так и гетеромррфные. Их разнообразие (в литературе) долгие годы было невелико: ребристые Deshayesites s. lato, гладкие Aconeceras s. lato. и немногочисленные развернутые формы.

Два последних десятилетия радикально изменили это положение. Авторы статьи смогли познакомиться с лучшими разрезами Среднего Поволжья, детально их описать и проследить фациальную измененчивость вдоль правобережья Волги от г.Ульяновска до г.Саратова (Барабошкин, Михайлова, 2002). В

тановлено десять родов: Ancyloceras d'Orbigny, 1842; Audouliceras Thomel, 1964; Lithancylus Casey, 1969; Proaustraliceras Kakabadze, 1977; Pseudoaustraliceras Kakabadze, 1981; Toxoceratoides Spath, 1924; Tonohamites Spath, 1924; Tropaeum J. de C.Sowerby, 1837; Volgoceratoides I.Michailova et Baraboshkin, 2002; Koeneniceras I.Michailova et Baraboshkin, 2002. В каждом из перечисленных родов в среднем по два и более видов. Надсемейство Апсуlocerataceae Gill (гетероморфы) и их мономорфные потомки Deshayesitaceae, Рагаhoplitaceae и Douvilleicerataceae образуют подотряд Ancyloceratina, имеющий следующие признаки.

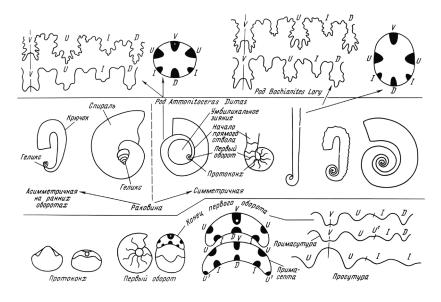


Рис. 1. Морфогенез Ancylocerataceae (Михайлова, 1983).

дополнение к нашим материалам нам были переданы коллекции аммоноидей, собранные И.А.Шумилкиным, Г.Н.Успенским, В.М.Ефимовым, В.А.Кривошеевым (г.Ульяновск) и Б.Б.Сельцерем (г.Саратов), изучение которых шло одновременно с переизучением богатых коллекций К.А. и Г.К.Кабановых (ПИН РАН).

В результате этого была проведена частичная ревизия мономорфных аммонитов Deshayesitaceae и гетероморфных аммонитов семейства Ancyloceratidae надсемейства Ancylocerataceae, среди которых ус-

Примасутура пятилопастная, неустойчивая (VUU1ID); редукция пятой лопасти (U1) у гетероморф обусловлена тем, что после завершения строительства аммонителлы у многих Ancylocerataceae изменяется форма поперечного сечения раковины (рис.1). Редукцию пятой лопасти у мономорфных Deshayesitaceae, Parahoplitaceae и Douvilleicerataceae можно объяснить только как унаследованную (по мере нарастания оборотов у них появляется не только пятая, но и шестая, а иногда и последующие лопасти).

При переходе от гетероморфных предков к

мономорфным потомкам сохраняются структуры гофрировки перегородки, края которой примыкают к вентральной стороне оборота и, напротив, происходит коренная перестройка таковой (а как следствие и наружной части лопастной линии) на дорсальной стороне. Поэтому наличие трехраздельной пупковой лопасти у мономорфных и гетероморфных Апсуlосегаtinа является признаком несомненного родства (хотя у Douvilleicerataceae умбиликальная лопасть и распадается в дальнейшем на две части, но у родоначальника этого надсемейства — Paraspiticeras — она трехраздельная).

Сходно строение и положение сифона гетероморфных и мономорфных Апсуlосегаtinа. В начале спирали сифон занимает центральное и субцентральное положение и достаточно постепенно (примерно на 3 обороте) приближается к вентрально—краевому. Кроме того, единый тип строения септальных трубок, изученный у некоторых мономорф и гетероморф, является еще одним подтверждением родства.

Имеющиеся материалы по аптским Ancylocerataceae Среднего Повожья отражают разнообразную ассоциацию гетероморф в относительно глубоководных отложениях Ульяновской области и резко обедненную в мелководных отложениях Саратовского Поволжья.

Температурный фактор контролировал распределение родов Proaustraliceras, Ancyloceras, Volgoceratoides и Koeneniceras, ограниченных только северным полушарием, тогда как Audouliceras, Тгораеит и Lithancylus встречены в обоих полушариях.

Изучение отпечатков мускулов и воссоздание мускульной системы для гетероморфных аммоноидей (в отличие от мономорф) делает первые шаги. Чрезвычайно интересна мускульная система раннеаптского Audouliceras, ранее включавшегося нами (Догужаева, Михайлова, 1991) в состав рода Ancyloceras. У Baculites, Ptychoceras и Audouliceras имеются непарные вентральные и парные дорсальные мускульные отпечатки.

Система мускулов гетероморфного Audouliceras существенно отличается от таковой мономорфных Aconeceras и Deshayesites (Doguzhaeva, Mutvei, I99I). У Aconeceras имелись крупные латеральные отпечатки — отражение хорошо развитых ретракторов головы и воронки, обеспечивающих активное перемещение в толще воды, в то время как у Audouliceras эти мускулы, видимо, были в зачаточном состоянии. Скорее всего, для аммонитов с анцилоконовой формой раковины можно предполагать пассивный образ жизни.

Уникальный челюстной аппарат был обнаружен в жилой камере крупного развернутого аммонита (образец передан Г.Н. Успенским и И.А. Шумилкиным). Скорее всего, это жилая камера рода Proaustraliceras, но отсутствие фрагмокона препятст-

вует более точному определению. Длина аппарата 55—60 мм, его высота 35—40 мм и ширина 48—52 мм (ПИН РАН, экз.3871/109) (Догужаева, Михайлова, 2002). Соотношение нижней (аптихи) и верхней (контраптихи) челюстей, видимо, близко прижизненному. На верхней челюсти сохранилась хорошо выраженная тонкая штриховка, сходящаяся к клюву. Нижняя челюсть в виде двух пластин, соединенных симфизой, и изгибающихся по бокам вверх, частично охватывая по бокам верхнюю челюсть.

Для гетероморфных аммоноидей это первая находка такого крупного образца прекрасной сохранности. Ранее в литературе имелись сведения о челюстном аппарате Scalarites mikoensis из коньякских отложений о—ва Хоккайдо (Тапаbe et al., 1980). Японский экземпляр отличается значительно меньшим размером, иной скульптурой нижней челюсти и хуже сохранившейся верхней челюстью.

Новейшие данные о распространении аммонитов в разрезах Среднего Поволжья позволили разработать параллельные зональнные биостратиграфические схемы для гетероморфных пелагических Ancyloceratidae и неритических мономорфных Deshayesitidae (Барабошкин, Михайлова, 2002). Для относительно глубоководных фаций Ульяновского Поволжья анцилоцератидная зональная схема является более детальной, чем деезитидная (рис.2)

Зона Volgoceratoides schilovkensis (пачка IV). Представители родов Volgoceratoides и Koeneniceras известны из зоны weissi Германии (Koenen, I902), соответствующей зоне forbesi Англии.

Зона Ancyloceras matheronianum (пачка V). Lithancylus grandis известен из зоны Deshayesites deshayesi Англии. По последним данным Lithancylus cf. grandis вместе с Ancyloceras cf. matheronianum был встречен в подзоне Deshayesites annelidus зоны forbesi Англии (Casey et al., 1998), а Ancyloceras matheronianum встречаетея в зоне weissi ЮВ Франции (Delanoy, 1995). Это подтверждает распространение данных аммонитов вблизи границы forbesi/deshayesi.

Зона Proaustraliceras tuberculatum (нижняя часть пачки VI). Представители Proaustraliceras известны из верхней части подзоны Deshayesites grandis (зона deshayesi) Англии, из низов зоны Tropaeum bowerbanki (Casey et al., 1998) и из нижнего апта других регионов (Какабадзе, 1981).

Зона Audouliceras renauxianum (верхи пачки VI). Audouliceras renauxianum известен из нижнего апта ЮВ Франции (Delanoy, 1995) и Кавказа (Какабадзе, 1981) без точной зональной привязки.

Зона Tropaeum (Tropaeum) bowerbanki (пачка VII). Зональный вид-индекс характеризует одно-именную зону bowerbanki Англии (Casey et al., 1998).

Авторы благодарят РФФИ (грант 06-05-64167) и "Научные школы" (грант НШ-5280.2006.5) за фи-

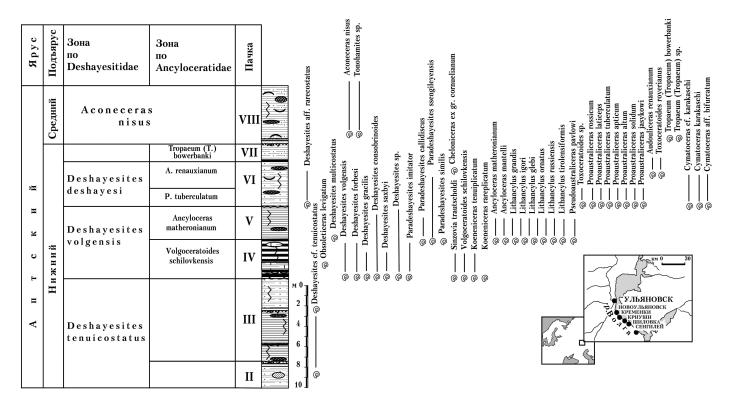


Рис. 2. Распространение головоногих моллюсков в разрезе нижнего апта Ульяновской области (Барабошкин, Михайлова, 2002).

нансовую поддержку работ.

Список литературы

Барабошкин Е.Ю., Михайлова И.А. Новая стратиграфическая схема нижнего апта Среднего Поволжья // Стратигр. Геол. корр. Москва, 2002. Т. 10. №. 6. С.82—105.

Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Новые данные о мускульной системе гетероморфных аммоноидей // Докл. АН СССР. 1991. Т. 318. №. 4. С. 981—985.

Догужаева Л.А., Михайлова И.А. Челюстной аппарат гетероморфного аммонита Australiceras Whitehouse, 1926 (Mollusca: Cephalopoda) из апта Поволжья // Докл. РАН. 2002. Т.382. № 4. С. 557-559.

Какабадзе М.В. Анцилоцератиды юга СССР и их стратиграфическое значение // Тр. геол. инст. АН ГССР. Нов. сер. 1981. Вып. 26. 196 с.

Михайлова И.А. Система и филогения меловых аммоноидей. М., Наука, 1983. 280 с.

Casey R., Bayliss H.M., Simps M.I. Observations on the lithostratigraphy and ammonite succession of the Aptian (Lower Cretaceous) Lower Greensand of Chale Bay, Isle of Wight, UK // Cretac. Res. 1998. Vol.19. № 5. P. 511–535.

Delanoy G. About some significant ammonites from the Lower Aptian (Bedoulian) of the Angles—Barreme area (South—East France) // Mem. Descr. Carta Geol. Italia. 1995. Vol. 51. P. 65—101.

Doguzhaeva L.A., Mutvei H. Organization of the soft body in Aconeceras (Ammonitina) interpreted on the basis of shell morphology and muscle — scars // Palaeontogr., 1991. Abt. A. Bd. 218. P.17—33.

Tanabe K., Fukuda Y., Kanie Y., Lehmann U. Rhyncholites and conchorhynchs as calcified jaw elements in some late Cretaceous ammonites // Lethaia. 1980. Vol.13. № 2. P. 157–168.

APTIAN HETEROMORPH AMMONITES OF THE MIDDLE POVOLZHYE: BIODIVERSITY, ECOLOGY, STRATIGRAPHIC SIGNIFICANCE

I.A. Mikhailova, E.J.Baraboshkin

Early Aptian heteromorph ammonite assemblage from the Middle Povolzhye (Ulyanovsk-Saratov area) is described. Specific heteromorph ammonite distribution in the Aptian basin of the Russian Platform was related to their habitat type and controlled by the paleogeography of the basin. The origin of heteromorph ammonites, their biology, global distribution and zonation are discussed.

ПРЕДСТАВИТЕЛИ РОДА DAUBICHITES ИЗ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПРОВИНЦИИ ГАНСУ И ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ВНУТРЕННЕЙ МОНГОЛИИ (КИТАЙ)

Му Линь

Палеонтологический институт РАН mulin_myway@yahoo.com.cn

Китайской исследовательницей Лян Сило были изучены коллекции аммоноидей из западной части Внутренней Монголии и северо-западной части провинции Гансу (север Китая). Она описала ряд форм под родовым названием Uraloceras (Liang, 1981).

Для уточнения таксономического положения этих форм и геологического возраста вмещающих отложений автором были переизучены коллекции

гораздо слабее. Умбиликальные бугорки почти не развиты. Поперечные струйки и пережимы образуют на вентральной стороне хорошо выраженный выступ. Лопастная линия с очень широкой вентральной лопастью. Каждая из ветвей вентральной лопасти или равна по ширине боковой лопасти или шире ее. Умбиликальная лопасть неглубокая воронковидная Руженцев, 1951; 1956).

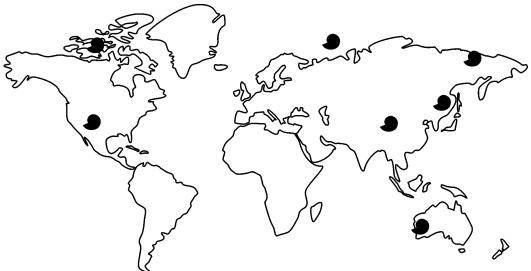


Рис.1 Распространение рода Daubichites

аммоноидей, описанных Лян Сило. Исследование этих материалов показало, что виды, описанные как Uraloceras chinense Liang, 1981, U. tumidum Liang, 1981и U. plicatum Liang, 1981, а также U. pokolbinense (Teichert, 1954) не могут быть отнесены к роду Uraloceras.

Род Uraloceras был установлен В.Е. Руженцевым (1936). Его многочисленные виды широко распространены в сакмарско-кунгурских отложениях Урала, а также Северо-Востока России. В меньшей степени он распространен в артинско-кунгурских отложениях Арктической Канады, сакмарских отложениях Дарваза и Западной Австралии.

Для представителей рода Uraloceras характерна дискоконовая раковина более или менее эволютная. Сечение оборота меняется от полуэллиптического до параболического. В скульптуре преобладают продольные элементы, поперечные струйки выражены

Образцы, найденные в формации Вуланбаикинь Внутренней Монголии и формации Шуанпутан провинции Гансу, не отвечают этому диагнозу. Основными отличиями от классических Uraloceras являются: 1) наличие в скульптуре синуса на вентральной стороне раковины, в то время как для уральского рода обязательно присутствия вентрального выступа; 2) узкий умбилик, его относительная ширина составляет от 0.11 до 0.20, в то время как для Uraloceras обычны значения 0.30-0.55; 3) вентральная лопасть китайских видов менее широкая, ее ветви имеют менее выпуклые стороны, а медиальное седло выше, чем у уральских форм.

Все эти признаки, и, в первую очередь, наличие вентрального синуса в поперечной скульптуре указывают на принадлежность китайский видов к семейству Pseudoparagastrioceratidae, к роду Daubichites Popow,

1963. Таким образом, видам должно быть присвоено другое родовое название: Daubichites chinense (Liang, 1981), D. tumidum (Liang, 1981), D. plicatum (Liang, 1981) и D. pokolbinense (Teichert, 1954).

По современным данным этот род был распространен в роудском — базальном ярусе средней перми в разных биогеографических областях. Его находки известны с разных континентов: из западных штатов Северной Америки, Арктической Канады, о-ва Новая Земля, Верхоянья, Дальнего Востока и Западной Австралии (рис. 1). Присутствие нескольких видов роудского рода Daubichites позволяет коррелировать вмещающие отложения формаций Вуланбаикинь и Шуанпутан Северного Китая с роудским ярусом Международной стратиграфической шкалы.

Относительно форм, описанных Лян Сило как Uraloceras belgushkense Ruzhencev, 1956, U. cf. involutum (Voinova, 1934) и U. cf. fedorowi (Karpinsky, 1889) на сегодняшний день можно уверенно утверждать лишь то, что они не являются представителями уральских

видов. Точно определить их родовую принадлежность помогут дальнейшие исследования.

Изученный материал хранится в Нанкинском институте геологии и палеонтологии Китайской академии наук (NIGPAS).

Список литературы

Попов Ю.Н. Новый род Daubichites семейства Paragastrioceratidae // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С. 148 —150

Руженцев В.Е. Палеонтологические заметки о каменноугольных и пермских аммонеях // Пробл. сов. геол. 1936. Т. 6. № 12. С. 1072-1088.

Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Южного Урала. 1. Аммониты сакмарского яруса // Там же. 1951. Т. 33. 188 с.

Руженцев В.Е. Нижнепермские аммониты Урала: П. Аммониты артинского яруса // Там же. 1956. Т. 60. 271 с.

Liang Xi-luo. Early Permian Cephalopods from northwestern Gansu and western Nei Mongol // Acta paleontol. Sinica. 1981. V. 20. Nolemode 6. P. 485-500.

AMMONOID GENUS DAUBICHITES FROM THE NORTHWESTERN REGIONS OF GANSU PROVINCE AND WESTERN INNER MONGOLIA (CHINA)

Mu Lin

Ammonoid specimens from Inner Mongolian and Gansu Province that were previously assigned to the genus Uraloceras are re-examined and re-assigned to the genus Daubichites. Consequently the beds containing this assemblage are dated as Roadian.

НОВЫЕ НАХОДКИ АПТИХОВ (AMMONOIDEA) В ПОГРАНИЧНЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ ЮРЫ И МЕЛА И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ СИСТЕМАТИКИ АММОНИТОВ

М.А.Рогов, И.А. Михайлова²

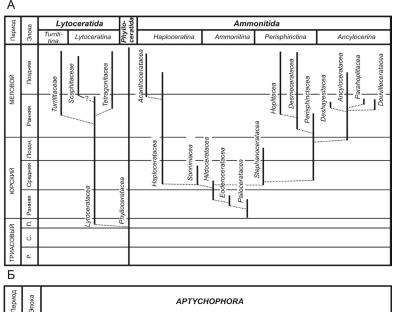
¹Геологический институт РАН rogov_m@rambler.ru

²Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Введение

Первые попытки использовать аптихи для выяснения филогении и разработки систематики аммонитов были сделаны Ф.Траутом в первой половине XX века (Trauth 1927). Изучив все накопленные к этому времени данные по находкам аптихов в жилых камерах аммонитов, он положил эти сведения в ос-

нову филогенетической схемы некоторых юрских и меловых аммоноидей. В эти же годы велись работы по изучению морфогенетического изменения лопастной линии у мезозойских аммоноидей (Р.Ведекинд, О.Шиндевольф). В дальнейшем, в 50-х — 60-х годах, эти сведения, с учётом данных по стратиграфии и биогеографии, были положены в основу филогенети-



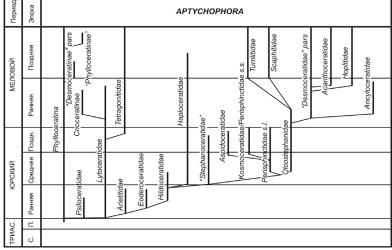


Рис. 1. Филогенетическая схема юрских и меловых аммоноидей, построенная с учётом: А) изменения лопастной линии в онтогенезе раковины (по: Безносов, Михайлова, 1991) и Б) находок аптихов (по: Engeser, Keupp, 2002).

ческих схем. Один из последних вариантов системы и филогении аммоноидей, основанный на онтофилогенетическом методе, был предложен Н.В.Безносовым и И.А.Михайловой (1991) и во многом был повторен в одном из недавних обзоров (Page 1996, см. рис.1, а).

Несколько лет назад был опубликован значительно дополненный после работ Траута обзор совместных находок аптихов и аммонитов (Engeser, Keupp, 2002), который авторы также сопроводили филогенетической схемой (рис. 1, б), основанной на распознавании использовании предполагаемых апоморфных и плезиоморфных признаках у аптихов. Эта филогенетическая схема по многим особенностям резко отличается от схемы, предложенной на основании исследований изменений лопастной линии в онтогенезе раковины. Как же объяснить данное противоречие? Примеры параллельного появления сходных признаков в заведомо неродственных группах аптихов давно известны (Рогов, 2002). Недостаточность материала (находки аптихов пока известны лишь у небольшого числа аммоноидей, тогда как онтогенез лопастной линии изучен для большинства семейств мезозойских аммонитов) и невозможность учитывать возможность параллельного приобретения сходных морфотипов в разных эволюционных линиях является явным недостатком схемы Энгезера и Койпа. Ещё более дело осложняется невозможностью учитывать итеративную эволюцию (см. Bayer, McGhee, 1984) и «колеблющиеся тенденции» в филогенезе (Иванов, 1998), выраженные в неоднократном возвращении одних и тех же морфологических признаков в филогенезе. В то же время ранние стадии развития лопастной линии у аммоноидей нередко достаточно сложны для интерпретации, особенно при быстром возникновении новых элементов и выпадении некоторых стадий.

Недавно одним из авторов (Рогов, 2004b) была сделана попытка совместить филогенетические построения, выполненные на основе изучения изменения лопастной линии в онтогенезе раковины с данными распространения аптихов для среднеюрских аммоноидей. При этом в основном было получено хорошее схождение данных по распределению находок аптихов по отношению к существующей филогенетической схеме, и лишь для двух морфотипов (Cornaptychus и Granulaptychus) было показано, что они характерны для не связанных напрямую и значительно разобщенных во времени и пространстве групп аммонитов.

Материал

В последние годы аптихи были обнаружены в кимериджских и волжских отложениях Центральной России, Западной и Северной Сибири, а также валанжине Азербайджана (частично в жилых камерах аммоноидей). Эти находки позволяют уточнить историю необычных окаменелостей и проверить, насколько

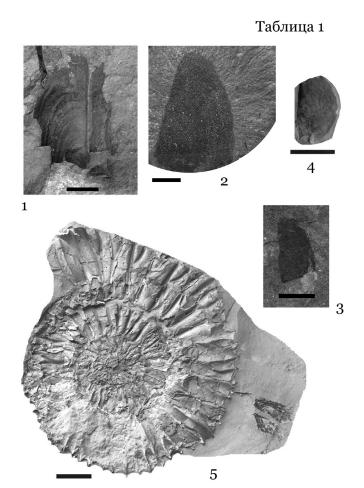


Таблица 1. 1-2. Praestriaptychus sp.1, 1 - экз. AP138, п-ов Нордвик (73°52 с.ш., 113°12 в.д.), осыпь средневолжских отложений; 2. - экз. AP269, Западная Сибирь, скв. Веселовская 5 (56°36 с.ш., 77°25 в.д.), интервал 2296.8-2302.8, 6.5 м к.к., верхи средневолжского подъяруса; 3. Praestriaptychus sp.2, экз. б/номера, Кашпир (53°04 с.ш., 48°25 в.д.), верхневолжский подъярус, зона Fulgens; 4. Praestriaptychus sp.3., экз. AP157, г.Келевудаг, Азербайджан (41°02 с.ш., 48°37 в.д.), сл.177, верхний валанжин (?); 5. Praestriaptychus sp.4 вместе с Discosphinctoides subborealis (Kutek & Zeiss), экз. МК2124, Городищи (54°35 с.ш., 48°25 в.д.), 1 м ниже кровли сл.9/24, верхний кимеридж, зона Autissiodorensis, подзона Subborealis, фаунистический горизонт subborealis.

новые материалы соответствуют предложенным филогенетическим схемам. Все эти находки можно с некоторой долей условности отнести к Praestriaptychus. Верхнекимериджские аптихи (табл.1, фиг.5) были обнаружены в жилой камере Discosphinctoides или возле неё, и таким образом их принадлежность к определённой группе аммонитов может быть точно установлена. Мезозойские аптихи состоят из в разной степени развитых слоев - органического и кальцитового, иногда сложно устроенного (Engeser, Keupp, 2002). У встреченных кимериджских аптихов, как и у описанных ранее средневолжских P.volgensis (Рогов, 2004а), кальцитовый слой в значительной степени редуцирован. В верхней части средневолжского

подъяруса Западной и Северной Сибири встречаются крупные аптихи, у которых кальцитовый слой уже полностью редуцирован (табл.1, фиг.1-2). Близкие формы были найдены (в том числе в жилой камере Craspedites okensis) в низах верхневолжского подъяруса в Кашпире (табл.1, фиг.3). И наконец, несколько изолированных аптихов было встречено в верхнем валанжине Азербайджана (табл.1, фиг.4). По совместному нахождению с многочисленными Crioceratites/ Criosarasinella их с большой долей вероятности можно сопоставить с этими аммонитами.

Обсуждение

Попробуем рассмотреть новые находки аптихов из пограничных отложений юры и мела с точки зрения их соответствия рассмотренным филогенетическим схемам. Все найденные формы показывают разную степень редукции кальцитового слоя, напоминая таки образом не столько Praestriaptychus, сколько более ранних (и предковых) Cornaptychus. В то же время отнесение этих аптихов к Perisphinctina и Ancyloceratina не вызывает сомнений. По-видимому, постепенное сокращение толщины кальцитового слоя у аптихов было общим трендом в раннемеловое время, хотя в разных группах оно проявилось не одновременно. Так, у аптских (Aconeceras) потомков Haploceratidae, обладавших мощными аптихами они были обызвествлены лишь частично (Догужаева, Мутвей, 1990) и, вероятно, поэтому значительно реже встречаются изолированно от аммонитов.

Благодарности

Мы признательны А.Е. Игольникову за образец аптихов из Западной Сибири. Работа проведена при поддержке грантов РФФИ № 06-05-64284 и 06-05-64167.

Список литературы

Безносов Н.В., Михайлова И.А. Высшие таксоны юрских и меловых Ammonitida // Палеонт. журн. 1991. №4. С.3—18.

Догужаева Л.А., Мутвей Х. Радула, аптихи и контраптихи мелового аммонита Aconeceras (Mollusca, Cephalopoda) // Докл. АН СССР. 1990. Т313. №1. С.192—195.

Иванов А.В. Периодическое изменение признаков в эволюции некоторых групп организмов. 1998. Саратов: Изд-во Саратовского университета, 75 с.

Рогов М.А. Основные проблемы использования аптихов (Ammonoidea) для стратиграфии и корреляции // Первое Всероссийское совещание «Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии». Москва, 4—6 февр. 2002 г. Тезисы докладов, 2002. М.: Изд. МГУ. С.88—89.

Рогов М.А. Аптихи из волжского яруса Русской платформы // Палеонт.журн. 2004а. №2. С.28—34.

Рогов М.А. Средне-и позднекелловейские аптихи (Ammonoidea) Русской плиты // Палеонт. журн. 2004b. №1. С.26—33.

Bayer U., McGhee G. R. Iterative evolution of Middle Jurassic ammonite faunas $/\!/$ Lethaia. 1984V.17. P.1–16.

Engeser T., Keupp H. Phylogeny of the aptychi-possessing Neoammonoidea (Aptychophora nov., Cephalopoda) // Lethaia. 2002. V.35. no.1. P.79–96.

Page K. N. Mesosoic Ammonoids in space and time // In: Landman N., et al. (Eds.) Ammonoid Paleobiology. 1996. N.Y.: Plenum press. P. 756–794.

Trauth F. Aptychenstudien I. ber die Aptychen im Allgemeinen // Ann. Naturhist. Mus. Wien. 1927. Bd.41. S.171–259.

NEW RECORDS OF APTYCHI (AMMONOIDEA) FROM THE JURASSIC-CRETACEOUS BOUNDARY BEDS AND THEIR SIGNIFICANCE FOR AMMONITE SYSTEMATICS

M.A. Rogov, I.A. Mikhailova

Two controversial phylogenetic schemes of Mesozoic ammonoids, based upon septal suture patterns and joint records of ammonites and aptychi, were critically reviewed in the light of new records of aptychi. Newly collected aptychi show a gradual reduction of the calcitic layer leading to its total absence in Late Volgian to Cretaceous specimens similar to those from the Early Jurassic.

НЕАММОНОИДНЫЕ ЦЕФАЛОПОДЫ ИЗ КАЗАНСКОГО ЯРУСА ВОЛГО-УРАЛЬСКОГО РЕГИОНА

О.П. Шиловский

Kазанский государственный университет nau@hotmail.ru

В последнее десятилетие автором были собраны представительные коллекции головоногих моллюсков из казанских отложений Волго-Уральской области. До этого времени сведения о находках цефалопод в этом регионе были очень скудны. Первое упоминание о представителях головоногих моллюсков из отложений бассейна р. Волга содержится в работе Н.А. Головкинского "О пермской формации в центральной части Камско-Волжского бассейна" (1868), где приведено описание формы под видовым названием Nautilus cornutus. Следующее упоминание о наутилоидеях имеется в работе А.В. Нечаева "Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской части России" (1894), где приводится описа-

ние нескольких экземпляров, отнесенных автором к Nautilus cornutus и Nautilus sp. В 1933 году вид Nautilus cornutus был переописан М.В. Кругловым (1933) как Permonautilus cornutus по материалам с берегов рек Пинеги и Кулоя.

Начиная с этого времени, все немногочисленные находки, зачастую плохой сохранности и без точной стратиграфической привязки, автоматически относили к виду Permonautilus cornutus. За всю богатейшую историю изучения отложений казанского яруса термин "комплекс цефалопод" при фаунистической характеристике ни разу не применялся. Считалось, что условия казанского моря были неблагоприятны для существования цефалопод. Тем не менее, В.Н.Шиманский (1979) высказывал мнение о целесообразности проведения детальных сборов и изучения головоногих моллюсков из отложений казанского яруса.

В последние годы самый богатый комплекс наутилоидей найден в казанских отложениях Кировской области (окрестности г. Советска) совместно с представительным комплексом роудских аммоноидей (Леонова и др., 2002, 2005; Леонова, Шиловский, 2007 в печати). Результаты изучения показали, что он представлен 4 семействами, 9 родами и 21 видом. Впервые из среднепермских отложений автором описаны представители семейств

Grypoceratidae (1 новый вид), Koninckioceratidae (2 новых рода и 7 новых видов) и Temnocheilidae (1 новый род с 1 новым видом) подотряда Rutoceratina, семейств Liroceratidae (1 новый род с 2 новыми видами) и 7 новых видов подотряда Liroceratina.

Как видно из таблицы 1, показывающей распространение семейств и входящих в них родов, род Neodomatoceras (сем. Grypoceratidae) впервые отмечен для среднепермских отложений, он представлен новым видом Neodomatoceras sp. nov. До недавнего времени этот род считался монотипическим (один вид — N. гагит из артинского яруса Урала) и, по мнению В. Н. Шиманского (1954), представлял собой одну из

		Россия				Е		
Род	Западная Европа	Европейская часть (Волго-Уральский регион)	Урал	Сибирь	Закавказье	Южная и Восточная Азия	Северная. Америка	Австралия
сем. Grypoceratidae								
Neodomatoceras	1	*	+	-	-	1	-	1
сем. Koninckioceratidae								
Millkoninckioceras	+	*	-	-	-	-	+	-
Gen. nov. № 1	-	*	?*	-	-	-	-	-
Gen. nov. № 2	-	*	-	-	-	-	-	-
сем. Temnocheilidae								
Gen. nov. № 3	-	*	-	-	-	?*	-	-
сем. Liroceratidae								
Liroceras	-	*	+	-	?+	+	?	-
Peripetoceras	+	+	+	-	-	-	-	-
Permonautilus	-	+	-	-	-	-	-	-
Gen. nov. № 4	-	*	-	-	-	-	-	-

Таблица 1. Распространение изученных родов в пермских отложениях различных регионов

* — данные рода и их представители впервые найдены для этой территории

ветвей, отделившихся в пермское время от крупного и длительно существовавшего рода Domatoceras.

Также впервые для Европейской части России отмечен род Millkoninckioceras (рис. 1, фиг. 1а, b) (сем. Koninckioceratidae), известный из отложений нижнего карбона Бельгии, миссисипия, пенсильвания и перми Северной Америки (Шиманский, 1967). Род Millkoninckioceras относится к родам-космополитам, и новая находка пополнила список районов его распространения.

Семейство Koninckioceratidae, включающее наутилоидей с округло-дисковидной гладкой раковиной, с поперечно-овальным сечением взрослого оборота, уже в раннем карбоне достигло наибольшего расцвета, однако его представители известны не только до конца карбона, но и в перми, где продолжалось развитие и образование новых форм. Так, среди изученного комплекса наутилоидей описаны два новых рода этого семейства: Gen. nov. № 1 с тремя новыми видами (рис. 1, фиг. 4а, b) и Gen. nov. № 2 с двумя новыми видами (рис. 1, фиг. 3а, b). Для пред-

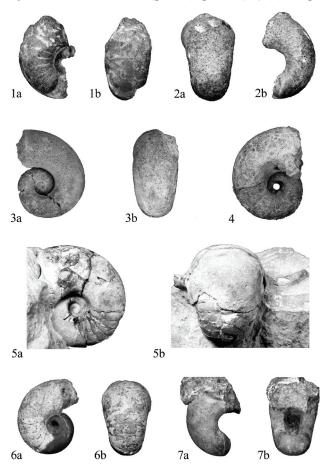


Рис. 1. Виды наутилоидей из отложений казанского яруса Волго-Уральской области: 1 a, b — Millkoninckioceras sp.nov., 2 a, b — Gen. nov. №3, 3a, b — Gen. nov. №2, 4 — Gen. nov. №1, 5 a, b — Permonautilus sp.nov., 6 a, b — Peripetoceras sp.nov., 7 a, b — Gen. nov. №4.

ставителей обоих родов характерна дифференциация оборотов раковины и лопастной линии, что можно рассматривать как прогрессивные признаки. Наличие хорошо выраженного вентрального синуса (глубиной до 19 мм) позволяет предположить наличие развитой воронки и высоких локомоторных качеств — возможности создания сильного пропульсивного толчка для активного плавания. Вместе с этим сохраняются и примитивные признаки, свойственные всему семейству — крупные первый оборот и умбиликальное отверстие.

Параллельно с семейством Koninckioceratidae развивалось семейство Temnocheilidae, включающее наутилоидей с линзовидно-двояко-вогнутой раковиной и поперечно-линзовидным сечением взрослого оборота, реже почковидным. Некоторые авторы полагают, что эти два семейства составляют одну группу и рассматривают её в качестве подотряда Temnocheilina или в качестве единого семейства Koninckioceratidae. Вслед за Шиманским (1967, 1979) мы рассматриваем их как самостоятельные семейства. До недавнего времени представители семейства Temnocheilidae не были известны из пермских отложений Европейской части России. В среднепермских отложениях Волго-Уральской области это семейство представлено новым монотипическим родом Gen. nov. № 3 (рис. 1, фиг. 2a, b). Род близок к родам Knightoceras, Subvestinautilus, Nikenautilus и вместе с ними образует несколько обособленную группу внутри семейства, которая, возможно, произошла от рода Temnocheilus. Предполагается, что род Nikenautilus, в свою очередь, является потомком Subvestinautilus. Род Knightoceras так же, как и Gen. nov. № 3, утратил всякую продольную структуру и, возможно, эти роды развивались параллельно и независимо друг от друга - первый с раннего карбона до перми, а второй – в перми. Вопрос о происхождениия этих родов пока остаётся открытым.

Самое крупное семейство подотряда Liroceratina — Liroceratidae, для его представителей характерна субсферическая, сферическая, полу-или инволютная форма раковины, гладкая раковина или со скульптурой в виде тонких поперечных или продольных струек. Для пермских представителей семейства характерна слабоизвилистая лопастная линия (рис. 2, фиг. 1-7). На изученной территории впервые найден представитель номинативного рода Liroceras (Liroceras sp. nov.). Считается, что почти все роды семейства произошли от рода Liroceras, и лишь единичные - от какого-либо другого рода, в свою очередь также возникшего от Liroceras (Шиманский, 1979). Наиболее близки к Liroceras роды Peripetoceras, Condraoceras и Permonautilus. Отличия родов не слишком велики, и, возможно, при дальнейшем исследовании некоторые из них окажутся только подродами. Среди представителей родов Peripetoceras (рис. 1, фиг. 6а,

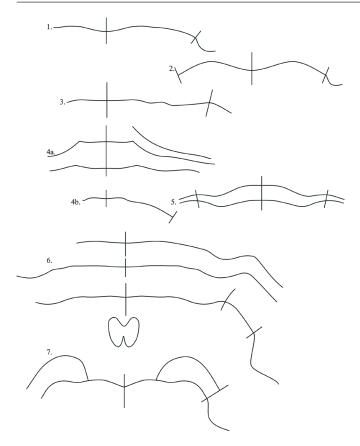


Рис. 2. Лопастные линии наутилоидей из отложений казанского яруса Волго-Уральской области: 1 — Millkoninckioceras sp.nov. при $\mathbf{III}=27$ мм, 2 — Gen. nov. № 3 — при $\mathbf{III}=13$ мм, 3 — Gen. nov. №2, при $\mathbf{III}=29$ мм, 4 — Gen. nov. №1, а — последовательные линии при $\mathbf{III}=38$ мм, 6 — при $\mathbf{III}=24$ мм, 5 — Peripetoceras sp.nov., последовательные линии при $\mathbf{III}=27$ мм, 6 — Permonautilus sp.nov., последовательные линии при $\mathbf{III}=51$, 5 мм, 7 a, 5 — Gen. nov. № 4, при $\mathbf{III}=37$, 9 мм.

b) и Permonautilus впервые отмечены для фауны Волго-Уральского региона виды Peripetoceras wagaensis и Permonautilus kargovskensis, известные из северных районов Европейской части России с рек Ваги, Пинеги и Кулоя и описанные ещё Б.К. Лихаревым (1939) и Кругловым (1933). Долгое время считалось, что род Permonautilus в отложениях пермского возраста Волго-Уральской области представлен только одним видом — Р. согпитиs, но исследования нового материала и ревизия уже имеющегося, позволили выделить в его составе ещё 4 новых вида (рис. 1, фиг. 5а, b).

Заметна обособленность родов Coelogasteroceras и Gen. nov. № 4 от группы "лироцерасовых" родов (рис. 1, фиг. 7а, b). Первый отличается вогнутой срединной частью вентральной стороны и высокими оборотами, второй — такой же вогнутой срединной частью вентральной стороны, глубокой дорсальной стороной, при её малой ширине, и краевым положением сифона у дорсальной стороны. Между собой эти рода сближает наличие вогнутой срединной частью вентральной стороны, округло-трапециевидное по-

перечное сечение взрослого оборота и наличием вентральной и латеральной лопастей.

Следует отметить, что часть коллекции пока не изучена, а только предварительно обработана. Эти материалы свидетельствуют о том, что комплекс очень богат, и требуется его дальнейшее тщательное исследование. Особенно это касается мелких форм наутилоидей "лироцерасового" типа, с гладкой поверхностью, сферической или субсферической формой раковины.

Весьма примечательна первая находка представителя бактритоидей (Bactrites sp. nov.) из отложений казанского яруса и того же слоя, что и комплекс аммоноидей и наутилоидей. От большинства пермских видов новый вид отличается апикальным углом $6^{\circ} - 7^{\circ}$ и клиновидной, субтреугольной формой неккальной лопасти.

Обобщая всё выше сказанное, можно отметить следующее:

- впервые на данном стратиграфическом уровне найден и изучен представительный комплекс наутилоидей.
- для комплекса характерно доминирование представителей сем. Koninckioceratidae (два новых рода), а также лироцератид Peripetoceras и Permonautilus;
- морфологическими особенностями изученного комплекса являются:
- a) присутствие только свернутых форм и полное отсутствие прямых;
- б) абсолютное преобладание гладко-раковинных форм и практически полное отсутствие скульптированных форм;
- наличие большого числа новых родов и видов говорит об активном формообразовании в разнообразных условиях;
- присутствие в составе комплекса бореальных видов, предполагает родство фауной северных районов Европейской части России.

Список литературы

Головкинский Н.А. О пермской формации в Центральной части Камско-Волжского бассейна // Материалы по геологии России. 1868. Т. I и II. 146 с.

Круглов М.В. Верхнепермские наутилиды бассейнов рек Пинеги и Кулоя // Тр. Геол. ин-та АН СССР. 1933. Т. 3. С. 185—208.

Леонова Т.Б., Есаулова Н.К., Шиловский О.П. Первая находка казанских аммоноидей в Волго-Уральском регионе. ДАН. 2002. Т.383, № 4. С.509-511.

Леонова Т.Б., Кутыгин Р.В., Шиловский О.П. Новые данные о составе и развитии пермского надсемейства Рорапосетаtасеае Hyatt, 1900 (Ammonoidea) // Палеонтол. журн. 2005. № 5. С. 20-29.

Леонова Т.Б., Шиловский О.П. Развитие пермского семейства Spirolegoceratidae (Goniati-tida, Ammonoidea). Палеонтол.

ШИЛОВСКИЙ О.П.

журн. 2007. № 1 (в печати).

Лихарев Б.К. Класс Cephalopoda. Отряд Nautiloidea // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. 1939. Т.б. Пермская система. С. 154—160.

А.В. Нечаев. Фауна пермских отложений восточной полосы Европейской части России //. Тр. О-ва естествоиспыт. при имп. Казан. ун-те. 1894. Т. 27. Вып.4. 503 с.

Шиманский В.Н. Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала // 1954. Т. 44. 156c

Шиманский В.Н. Каменноугольные Nautilida // Тр. Палеонтол ин-та АН СССР. 1967. Т. 115. 182 с.

Шиманский В.Н. Наутилида // Труды Палеонтол. ин-та АН СССР. — 1979. — Т. 170.— С. 1—66.

NONAMMONOID CEPHALOPODS FROM THE KAZANIAN OF THE VOLGA-URALS REGION

O.P. Shilovsky

Preliminary results on the Kazanian cephalopods from the Volga-Urals Region are presented. It is the first time that such a representative assemblage of nonammonoid cephalopods has been found at this stratigraphic level. The taxonomy, morphology and distribution of genera constituting this assemblage are discussed.

Эволюция, филогенез, экология цефалопод

СИНТЕТИЧЕСКАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ И МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

А.В. Попов

Санкт-Петербургский государственный университет

Синтетическая теория эволюции (СТЭ) долгое время отрицала существование закономерностей макроэволюции — ее направленности и этапности. Феномен направленности и этапности эволюционного процесса, определяемый внутренними факторами, уже давно является неоспоримым фактом, хотя для его объяснения имеется много концепций (Попов, 2005; Назаров, 2005).

Для анализа особенностей истории развития взглядов СТЭ обратимся к работам Н. Н. Воронцова (1984, 2004), который обобщил основные выводы СТЭ в 11 положениях — постулатах. Главные недостатки СТЭ в первую очередь связаны с постулатами 2 и 3.

Постулат 2-й СТЭ гласит: «Основным или даже единственным движущим фактором эволюции является естественный отбор, основанный на отборе (селекции) случайных и мелких мутаций» (Воронцов, 2004 с. 294). Уже в этом базовом постулате содержится фундаментальная ошибка, которая делает дефектным всю конструкцию концепции СТЭ. Один из наиболее последовательных критиков СТЭ А. А. Любищев (1973) писал, что он принимает все достижения хромосомной теории, генетики и пр., отрицая только их экстраполяцию далеко за пределы опыта. Он справедливо отмечал, что основная проблема СТЭ -это проблема приспособления, целесообразности (Любищев, 1973). В определении постулата 2 — этого основного положения СТЭ, отсутствует настоящий двигатель эволюционного процесса, который определял бы его необходимость и стимул. Концепция СТЭ совершенно не учитывает, что явление такого уровня как биологическое движение материи необходимо рассматривать в рамках принципа самодвижения, а не искать причины вне его. Жизнь есть субстанция, которая есть причина самой себя. Только опираясь на это исходное положение, можно приблизиться к правильному пониманию процесса такой сложности как эволюция. Генные мутации — лишь материал для эволюционного процесса. Только состязанием между организмами, биоценозами и другими биосистемами можно объяснить закономерности прогрессивной эволюции, которая прошла гигантский путь развития от одноклеточного организма до человека.

Процессы микроэволюции поставляют лишь эволюционный материал для макроэволюции и находятся под ее контролем, а не наоборот, как деклариру-

ет СТЭ (Попов, 1973, 1978). На самом деле мотором, двигателем естественного отбора, а отсюда и эволюции является самый имманентный процесс жизни — размножение. В размножении с наибольшей силой находит свое выражение активность, даже агрессивность живой материи, на что обращал внимание В. И. Вернадский. Размножение организмов, т. е. расширенное воспроизводство, приводит к заполнению, точнее, к переполнению всего пространства, в котором возможна жизнь. Борьба за жизненные ресурсы в условиях перенаселенности ведет к естественному отбору и, как следствие, к эволюции. Конкуренция возникает между организмами и надорганизменными биосистемами, а приспособление к абиотическим условиям преломляется через это соревнование.

Эволюционный процесс как специфическое самодвижение формируется тогда, когда эволюционные изменения одних групп организмов возникают в качестве ответа на эволюционные усовершенствования других групп организмов. Появляется система с обратными положительными связями, т. е. устанавливается процесс самодвижения, протекающий непрерывно, который использует генные мутации как строительный материал для эволюционных преобразований. Приспособление к внешней среде протекает как чисто внутренний процесс под мощным давлением внутригрупповой конкуренции. Эволюционные преобразования в организме, вызванные абиотическими агентами, являются восстановлением нарушенного равновесия между организмом и средой. Процесс на этом заканчивается, дальнейшие изменения не требуются, так как отсутствует стимул к эволюционной перестройке (Попов, 1973, 1978).

Действие биотических факторов особенно ярко проявляется в стимулировании развития интеграционных механизмов организма, связанных с необходимостью повышения активности биосистем. Совершенствование таких приспособлений сопровождается глубокой перестройкой всей структуры организма, что требует длительного, целенаправленного давления отбора, который могут создать только биотические факторы. Грандиозный качественный прогресс, достигнутый живой природой, нельзя объяснить воздействием грубых физикохимических условий. Абиотические агенты внешней среды в принципе не могут стимулировать непрерывное прогрессивное развитие биологических систем.

Постулат 3 СТЭ гласит: «Наименьшая эволюционная единица — популяция, а не особь. ». Исключив особь, точнее особенности ее строения, из числа факторов, фундаментально влияющих на особенности эволюционного процесса, СТЭ закрыла себе путь к познанию существенной стороны эволюции.

Строение организма в процессе эволюционного преобразования изменяется и усложняется как единая система, все части которой жестко связаны между собой. Филогенетическое развитие одной части неизбежно влечет за собой соответствующие изменения и в других частях организма. Увеличение количества приспособлений в организме и их связей со временем начинает все более сковывать и ограничивать возможности эволюционного преобразования структуры организма. В связи с этим возникает целый комплекс запретов и ограничений, который обусловливает закономерное снижение эволюционной пластичности и вызывает неравномерность, этапность, цикличность течения эволюции.

Эти фундаментальные закономерности эволюционного преобразования структуры организма совершенно игнорирует постулат 3 СТЭ, хотя эволюционные морфологи уже давно детально исследовали указанную область эволюции. Еще в 1931 г. А.Н. Северцов (1939) наметил общее направление в филогенетическом изменении одних звеньев организма под влиянием других. Он подразделял органы животных на две большие группы: активные (эктосоматические) и пассивные (энтосоматические). Первые имеют непосредственную функциональную связь с условиями среды (в частности, скелетные мышцы). Органы второй группы (например, сердце с отходящими от него кровеносными сосудами и нервная система) не находятся в непосредственной функциональной связи со средой. А.Н. Северцов считал, что приспособление к меняющимся условиям среды осуществляется в первую очередь с помощью эктосоматических органов.

Филогенетическая группа в процессе эволюции выступает как жестко корпускулярная система, т. е., с одной стороны, как совокупность корпускул — почти одинаковых особей, а с другой — как жестко устроенная структура, типичная для каждой особи. В этом осуществляется общенаучный принцип дополнительности (Попов, 1973).

Из утверждений **2-го**, **3-го и 5-го постулатов СТЭ** логически вытекают 9-й и 11-й постулаты. Постулат 9-й гласит: макроэволюция, или эволюция на уровне выше вида, идет лишь путем микроэволюции. Согласно СТЭ, не существует закономерностей макроэволюции, отличных от микроэволюционных. «Исходя из всех упомянутых постулатов ясно, что эволюция непредсказуема, имеет не направленный к некой конечной цели, т. е. нефиналистический характер» (Воронцов, 1984, с. 297). Следовательно,

СТЭ, призванная, по определению, предсказывать или хотя бы объяснять результаты эволюции, открыто расписывается в своей беспомощности. Причины этого агностицизма кроются только в одном — СТЭ не обладает ресурсами на базе популяционной генетики предсказывать особенности эволюции, длящейся миллиарды лет.

Постулаты 9 и 11 СТЭ, подводящие итог возможностям этой концепции, четко показывают, что популяционная генетика не может «своими силами» исследовать процесс другого, более высокого уровня. Претензии СТЭ на синтез генетики с дарвинизмом полностью несостоятельны. По существу СТЭ, пренебрегая закономерностями макроэволюции, точнее собственно эволюцией, механически пытается перенести закономерности одного уровня (популяционного) на более высокий — эволюционный. В этом и состоит фундаментальная ошибка СТЭ. С позиции СТЭ, совершенно не поддаются анализу и непредсказуемы пути и закономерности эволюционного процесса. С точки зрения СТЭ, кажется необъяснимым и даже невероятным происхождение из одноклеточных человека. СТЭ упустила из виду, что основа, определяющая главное направление эволюции, — это соревнование между организмами и биосистемами. Таким образом, концепция СТЭ, претендующая на роль научной теории, в своем базовом постулате по существу расписывается в полной несостоятельности: она не может предсказать ни направление, ни финал процесса, т. е. его конечный результат.

Одной из главных причин кризиса СТЭ является игнорирование результатов палеонтологических исследований. Постулаты СТЭ все больше противоречат современным материалам, постоянно получаемым палеонтологией. Невозможность объяснить с позиции СТЭ тот очевидный факт, что направленность, неравномерность, этапность эволюции — неоспоримая реальность, породил многочисленные концепции, либо полностью отрицающие теорию естественного отбора, либо связывающие ее с воздействием внешних абиотических факторов (Попов, 2005; Назаров, 2005).

Приведенные выше постулаты были декларированы в 1984 г. Н. Н. Воронцовым. Через 20 лет он уже совсем по иному трактует основные положения концепции и по существу признает глубокий кризис, охвативший СТЭ (Воронцов, 2004). Фактически он вынужден согласиться с тем, что концепция не может претендовать на исчерпывающее описание закономерностей эволюции

Так в постулате 6-ом СТЭ уже утверждается: «Макроэволюция может идти как через микроэволюции, так и своими путями» (Воронцов, 2004). Получается, что процесс макроэволюции в определенных случаях может быть совсем не связан с микроэволюцией. Это уже похоже на определенное признание ре-

альности процесса автогенеза.

Постулат 9 теперь допускает возможность направленности эволюционного процесса: «Случайный характер мутационной изменчивости не противоречит возможности существования определенной канализованности путей эволюции, возникшей как результат прошлой истории вида». В такой трактовке СТЭ уже признает вероятность влияния структуры организма, но не как постоянную закономерность, а только как возможность (Воронцов, 2004).

Подводящий итог постулат № 11 теперь допускает прогнозирование результатов эволюции: «Несмотря на колоссальное количество факторов, влияющих на эволюционный процесс, эволюция может быть в какой-то степени прогнозируема и предсказуема. Хотя эволюция не носит финалистического характера, но благодаря существованию запретов, оценивая прошлую историю, генотипическое окружение и возможность влияния среды, мы можем предсказывать общее направление эволюции».

Сравнивая разные трактовки итогового 11- гопостулата (Воронцов, 1984, 2004) хорошо видно, что
СТЭ пришлось отказаться от своих положений почти
по всем пунктам. К этому СТЭ привела в первую очередь необходимость использования палеонтологических материалов, детально и достоверно описывающих филогенезы конкретных групп высокого ранга.
Выход СТЭ за узкие границы популяционной генетики, наконец, спустил ее с небес на землю. Анализируя
постулаты СТЭ на современном уровне, Н. Н. Воронцов пишет: «Как видно из этого сопоставления, современная биология далеко ушла от синтетической
теории эволюции, которая сформировалась к началу
40-х годов» (Воронцов, 2004, с. 393).

Изучение эволюционного процесса по-прежнему должно опираться в первую очередь на эволюционную морфологию, органически слившуюся с палеонтологическим методом. Анализ основных постулатов СТЭ показывает, что они не могут обеспечить корректное описание эволюционного процесса на современном уровне. Рассматриваемая концепция не учитывает следующие фундаментальные особенности эволюции:

1) Эволюционный процесс есть проявление самодвижение живой материи (биологического движения материи), в основе которого лежит размножение, т. е. расширенное воспроизводство организмов, что вызывает борьбу между организмами за средства существования, ведущую к отбору и эволюции. Фундаментальные особенности эволюции определяются внутренними, имманентными факторами, которые являются следствием конкуренции между организмами и другими биосистемами. Именно соревнование между биосистемами явилось результатом того, что эволюционное развитие жизни привело в конце концов к возникновению из одноклеточных организ-

мов человека; процессы, протекающие в популяциях (микроэволюция), дают только исходный материал для эволюции (макроэволюции) и протекают под ее контролем. Эволюция осуществляется только в условиях тонкой избирательности отбора, которую обеспечивает стабильные, благоприятные условия внешней среды. Ударные события не могут являться факторами эволюции.

- 2) Эволюционный процесс протекает в рамках филогенетических групп, представляющих собой жестко корпускулярную систему, образованную множеством одинаковых особей (корпускул), допускающих между собой свободные комбинации связей, а особенности их строения, имеющие устойчивые, жесткие взаимосвязи своих частей, представляют собой жесткую систему (проявление принципа дополнительности).
- 3) Особенности строения самого организма являются главной причиной неравномерности, этапности, цикличности его эволюции. Структура организма, представляющая собой исключительно сложную и жестко взаимосвязанную иерархию звеньев (приспособлений), не может под действием отбора меняться равномерно, плавно, как аморфное вещество, уже в силу своей дифференцированности на более или менее обособленные компоненты. Усложнение строения организма в процессе развития приводит к увеличению количества связей, все больше ограничивающих возможности филогенетических перестроек. Это закономерно приводит группу к падению эволюционной пластичности, ведущему к застою и вымиранию; возникшие затруднения преодолеваются существованием и развитием специальных эволюционных приспособлений, облегчающих эволюционную перестройку (педоморфоза и др.).

Обширный палеонтологический материал (Розанов, 1996; Федонкин, 1987; Соколов, Федонкин, 1988) дает возможность, на основе приведенных выше положений, исследовать особенности эволюции от возникновения эукариот до появления скелетных организмов. Указанный интервал развития жизни является временем формирования основных механизмов эволюционного процесса. Существенным усовершенствованием аппарата наследственности, которое коренным образом повлияло на ход эволюционного процесса, явилось возникновение у одноклеточных ядра, в котором дублировалась или многократно повторялась наследственная программа организма. Это открыло путь к возникновению существенно более сложных биологических структур.

Однако усовершенствование наследственного аппарата вошло в противоречие с постоянной необходимостью эволюционного развития, как основного средства выживания в борьбе за существование. Выходом из создавшегося положения стало возникновение полового размножения. Механизм размножения

резко повысил объем наследственной информации на основе расщепления и комбинаций генетического материала. Широкие эволюционные возможности, предоставленные системой полового размножения, быстро привели к возникновению многоклеточных организмов. Появление многоклеточных вызвало новое ароморфное преобразование, которое выразилось в формировании у организмов гастральной полости, что коренным образом расширило возможности организма-индивидуума. Возникновение принципиально новой системы пищеварения, вызвало существенное повышение активности организма и неизбежно привело к появлению радиалий и билатералий, обладающих значительно большим влиянием на внешнюю среду. Принципиальным шагом вперед стало возникновение билатералий. В их строении присутствует ясно выраженная активная направленность в среду, которая существенно усилена возможностью перемещения в пространстве.

Необходимость быстрых целенаправленных согласованных движений и перемещений в пространстве с неизбежностью вызывает возникновение таких приспособлений, как разнообразные телерецепторы, позволяющие точно ориентироваться в пространстве, и, конечно, нервной системы, ответственной за согласованные действия всех структур организма. Перемещение организма в пространстве содержит обязательное планирование своих действий, что предполагает формирование соответствующего органа — мозга. Существенным событием эволюционного процесса стало появление в кембрии различных филогенетических групп, обладающих скелетом, так как дальнейшее повышение активности настоятельно требовало надежной точки опоры, необходимой для быстрых и сильных движений.

Рассмотренный выше интервал эволюции, начиная от возникновения эукариот и кончая кембрийской дивергенцией скелетных форм, можно назвать мегаароморфозом. Он характеризуется формированием основных, фундаментальных механизмов эволюционного процесса, определяющих главные формы филогенетических преобразований и направления эволюционной диверсификации в дальнейшем — до возникновения ноосферы.

Итак, эволюция это специфическое самодвиже-

ние живой материи, которое определило эволюционный прогресс от одноклеточных до человека. Процессы, протекающие в популяциях, поставляют только элементарный эволюционный материал, формирующийся под контролем макроэволюции. Эволюция происходит только в благоприятной, стабильной обстановке при высокой избирательности отбора. Эволюционный процесс протекает в рамках филумов, образованных определенным количеством организмов — особей, имеющих почти идентичное строение, т. е. как жестко корпускулярная система. Дифференцированность строения самого организма является главной причиной неравномерности, этапности, цикличности эволюции.

Список литературы

Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты, проблемы. М., Знание. 1984. 64 с.

Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. М., 2004. 432 с.

Любищев А. А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. С. 31-56.

Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М., 2005. 520 с.

Попов А. В. О закономерностях эволюции как системы. Фрунзе, 1973. 94 с.

Попов А. В. Об этапности эволюционного развития организмов // Труды XYIII сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. 1978. С. 22-30.

Попов И. Ю. Ортогенез против дарвинизма. Историко-научный анализ концепций направленной эво-люции. СПб., 2005, 207 с.

Розанов А. Ю. История становления скелетных фаун // Сорос. образоват. журн. 1996, № 12. С. 62-68. Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., Л., 1939. 610 с

Федонкин М. А. Бесскелетная фауна венда и место в эволюции метазоа // Труды Палеонт. ин-та АН СССР, Т. 226, М., 1987. 174 с.

Соколов Б. С., Федонкин М. А. Ранние этапы развития жизни на Земле // Современная палеонтология. М., 1988. Т. 2. С. 118-141.

SYNTHETIC THEORY OF EVOLUTION AND MACROEVOLUTION

A.V. Popov

The synthetic theory of evolution is critically considered. A role of macro- and microevolution in the evolutionary process is discussed and it is concluded that the evolution is a specific mode of movement of the living matter.

ОСНОВНЫЕ ТЕНДЕНЦИИ В ЭВОЛЮЦИИ ЦЕФАЛОПОД

И.С. Барсков

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова Палеонтологический институт РАН barskov@paleo.ru

С функциональной точки зрения становление плана строения цефалопод и основные направления их эволюции в палеозое были связаны с поисками способов интенсификации плавучести, ориентировки и стабилизации раковины. Рассматриваются различные варианты решения этих проблем, которые являются функциональным и адаптивным обоснованием выделения таксонов отрядного ранга

Целью данного сообщения является рассмотрение эволюционных тенденций в истории цефалопод с точки зрения функционального и экологического объяснения признаков, характеризующих основные черты плана строения таксонов отрядного ранга. Главной чертой класса цефалопод, отделившей их от предков - высококонических моноплакофор, является образование в заднем конце раковины неполных поперечных перегородок. Этот процесс можно рассматривать как незавершенную деколляцию (трункацию) - отсечение старой части высокой раковины с целью сохранения компактности и понижения центра тяжести животного в целом. Феномен деколляции хорошо известен у многих таксонов в другом классе моллюсков – у гастропод. В эволюции цефалопод неоднократно имело место явление и полной деколляции задней части раковины, что проявилось на разных таксономических уровнях (род Sphooceras, силур, и семейство Brachycycloceratidae, карбон, в отряде Orthocerida, отряд Ascocerida, ордовик-силур). Незавершенность процесса деколляции у предков цефалопод привела к тому, что часть заднего отдела внутренностного мешка осталась в образующемся фрагмоконе и сформировала сифон.

Эпителий сифона приобрел способность выделять в камеры фрагмокона газ и опорожнять их от жидкости — регулировать плавучесть животного. В результате был сформирован газово- жидкостный поплавок, позволивший животному отрываться от дна и менять плавучесть. Это стало главной особенностью архетипа класса цефалопод, которая позволила освоить новую адаптивную зону, недоступную в это время другим моллюскам. Совершенствование аппарата плавучести и связанной с этим способности активного передвижения в пелагиали стало основным звеном развития класса. Вариации в способах управления плавучестью и механизмах поддержания ориентированного положения в воде составляют характерные

черты плана строения основных групп отрядного ранга наружнораковинных цефалопод и рассматриваются далее как функциональное обоснование таксонов этого ранга.

Главными функциональными характеристиками плана строения являются: 1) наличие и степень развития газово-жидкостного поплавка, что позволяет находиться в пелагиали; 2) наличие, степень совершенства и способы совершенствования механизмов поддержания и изменения плавучести, что достаточно четко отражается в величине сифона, в строении и структуре сифонной оболочки; 3) способность ориентировать раковину в пространстве, поддерживать ее в положении, удобном для выполнения жизненных функций, и управлять этим положением, о чем можно судить по конструктивным особенностям морфологии раковины, по присутствию или отсутствию дополнительных механизмов ориентировки и управления ориентировкой в виде внутрисифонных и внутрикамерных образований.

Предки цефалопод и их наиболее примитивные формы отряда Ellesmerocerida, были возможно бентосными организмами с плоской ногой гастроподового типа. Несовершенный поплавок позволял лишь на короткое время подниматься над дном, возможно, спасаясь от широко распространенных в то время ползающих хищных артропод, значительно превышавших их по размеру. В основании филогенетического древа помещают позднекембрийский род Plectronoceras, особенности строения которого (достаточный объем фрагмокона, слегка суженное устье) указывают на то, что эта форма могла поддерживать свое тело во взвешенном состоянии над дном, и должна рассматриваться как бентопелагическая жизненная форма. Вместе с тем, план строения этого рода и всех представителей отряда эллесмероцерид свидетельствуют о том, что плавучесть раковины была малой и функция изменения плавучести – несовершенной. Об этом говорят очень короткие камеры фрагмокона, его малые пропорции относительно жилой камеры, толстая оболочка сифона, исходно состоящая из трех слоев, присутствие у многих родов диафрагм - сплошных перегородок в апикальных частях сифонного отдела.

Исходная форма раковины эллесмероцерид — эндогастрический циртоцеракон. Но уже в конце кембрия и в раннем ордовике эллесмероцериды были представлены и экзогастрически согнутыми, и пря-

мыми раковинами.

Первой проблемой для оторвавшегося от дна животного с газово-жидкостным поплавком было увеличение плавучести и интенсификация управления ею. В морфологии раковины это выражалось увеличением объема камер фрагмокона, специализацией сифона (утонении его оболочки и уменьшении относительного диаметра). Это общая тенденция во всех последующих ветвях. Основные изменения, следствием которых явилось становление новых планов строения, связаны с поисками вариантов поддержания ориентированного положения в воде. При отсутствии действенных механизмов ориентировки раковины, что было свойственно эллесмероцеридам, животное с любой формой раковины могло занимать лишь гипостомное (устьем вниз) положение. Газовожидкостный поплавок был пассивным, неуправляемым. Экологические и эволюционные возможности при этом были ограничены.

Возможные решения этой проблемы были различны для форм, исходно обладавших разной формой раковины: согнутой эндогастрически, согнутой экзогастрически, прямой и плано-спирально свернутой.

Эндогастрически согнутая раковина конструктивно обладает ограниченными возможностями для ориентировки и стабилизации раковины в положении удобном для активного плавания. При этом существуют две потенциальные возможности морфогенетических преобразований: при короткоконической раковине, у которой смещение центра плавучести при росте раковины является минимальным, раковина ориентировалась в положении устьем вниз без дополнительных механизмов стабилизации; при относительно длинной раковине стабилизация может осуществляться за счет образования отложений в апикальных частях, которые уравновешивали бы жилую камеру. В обоих случаях активное движение крайне ограничено, а устье становится суженным или закрытым. Реализация этих двух потенций была осуществлена при становлении нового плана строения, характерного для отряда Discosorida.

Конструктивные особенности экзогастрически согнутой раковины дают несколько большие возможности ориентировки и стабилизации раковины. Помимо тех, которые возможны для эндогастрических форм, увеличение согнутости при росте животного позволяло без дополнительных механизмов ориентировки расположить центр плавучести на одной вертикали с центром тяжести, и в дальнейшем привести к образованию свернутой раковины. Реализация первой их этих тенденций привела к отделению от экзогастрических эллесмероцерид отряда Oncocerida, реализация второй к отрядам Tarphycerida, Lituitida, Barrandeocerida, Nautilida.

Наличие прямой поплавковой раковины функ-

ционально оправдано в том случае, если животное, обладающее такой раковиной, может быть ориентировано в горизонтальном положении. Это открывает возможности для активного движения и неизбежно должно приводить к формировании более совершенного движителя.

Для ориентировки и стабилизации прямой или незначительно согнутой длинноконической раковины в горизонтальном положении цефалоподами было использовано несколько способов: 1) сохранение свойственного эллесмероцеридам вентрального положения достаточного массивного сифонного отдела тела; 2) образование в апикальных частях сифона отложений, уравновешивающих вес мягкого тела в жилой камере; 3) образование отложений на вентральной стороне внутри камер фрагмокона; 4) усечение заднего конца фрагмокона с образование поплавковых камер на дорсальной стороне жилой камеры. Все эти варианты по отдельности или в различных сочетаниях были использованы в эволюции цефалопод уже на самых ранних этапах их исторического развития. Первый и второй варианты были реализованы в отрядах Yanhecerida, Protactinocerida, Endocerida, Actinocerida. Сочетание второго и третьего вариантов характерно для отрядов Orthocerida и Pseudorthocerida. Внутрисифонные отложения секретируются сифонным эпителием, тем же самым, который ответственен за обмен между сифоном и камерами, и который осуществлял изменение плавучести. Разнообразие формы и способы формирования внутрисифонных отложений, характерные для разных отрядов, было реализацией различных способов разрешения противоречия между необходимостью утяжелять заднюю и вентральную части раковины для сохранения ориентированного положения и необходимостью как можно дольше сохранять сообщение между сифоном и камерами для поддержания плавучести. Отложения в камерах фрагмокона, трактуются некоторыми исследователями как производное «камерной мантии», изолированной от сифонного эпителия твердой оболочкой сифона, что противоречит любой рациональной логике. Более рационально считать, что камерные отложения представляли собой резервуар, сложенный серией пористых мембран, способных поглощать и удерживать значительные количества камерной жидкости. Их объизвествление не обязательно было прижизненным. Не исключено, что у форм с прямой раковиной вообще не было свободной жидкости в камерах фрагмокона, как у современного наутилуса, так как присутствие свободной жидкости, обладающей высокой инерционностью, затрудняло, если не запрещало вообще, возможности быстрого движения. В этом случае приобретение прямой раковины теряет всякий адаптивный смысл.

Четвертый способ привел к отделению отряда Ascocerida и нескольких родов в составе отряда

Orthocerida.

В настоящее время отсутствуют свидетельства присутствия внутрисифонных и камерных отложений у представителей отряда Васtritida. Можно полагать, что у них эти механизмы ориентировки раковины в горизонтальном положении отсутствовали, и бактритиды вели образ жизни, будучи взвешенными в толще воды в гипостомном или наклонном к горизонтали положении. Благодаря тому, что они имели высокую плавучесть (субцилиндрическая раковина с длинными камерами фрагмокона) и вели преимущественно пелагический пассивный образ жизни. Последнее подтверждается также наличием у них мелких начальных частей раковины с протоконхом, что свидетельствует о наличии планктонной стадии и длительном раннем этапе онтогенеза.

Проблему ориентировки и стабилизации без привлечения дополнительных механизмов типа внутрисифонных и камерных отложений потенциально может решить образование планоспиральной свернутой раковины. Эта тенденция проявлялась в эволюции цефалопод в разное время на протяжении палеозоя по меньшей мере шесть раз: отряды Tarphycerida, Lituitida, Barrandeocerida, Nautilida, Prolecanitida (Ammonoidea), семейство Notoceratidae в отряде Oncocerida – с различной эффективностью и с разными эволюционными и экологическими последствиями. Ордовикские отряды - первые три – приобрели свернутую раковину на ранних стадиях онтогенеза: несколько первых оборотов у них плотно свернутые, но затем раковина разворачивается, вплоть до образования длинной прямой раковины, у которой на заднем конце остается лишь небольшой

свернутый поплавок. Очевидно, что те преимущества в ориентировке раковины, которые давала свернутость раковины, не были реализованы. В морфологическом отношении строение раковины вернулось к предковому состоянию.

В отряде Nautilida компактная свернутость приобреталась медленно и начиналась на последних онтогенетических стадиях.

Филогенетический успех аммоноидей со свернутой раковиной был обусловлен двумя основными обстоятельствами: наличием планктонной пелагической стадии с растянутым ранним онтогенезом, унаследованной от бактритид, что создавало возможность филогенетических преобразований на ранних стадиях, и возникновением нового способа управления плавучестью. Предполагается, что изменение плавучести осуществлялось не путем наполнения камер фрагмокона свободной жидкостью, как это было у наутилоидных цефалопод, а за счет намокания органических мембран, выстилавших стенку и перегородки. Этим может быть логично объяснено и приобретение аммоноидеями сложно изогнутой перегородки и лопастной линии, что стало основным звеном развития в этой линии цефалопод.

Работа выполнена при поддержке программы № 18 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (Подпрограмма 2). Направление «Коэволюция абиотических и биотических событий » Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя»

MAJOR TRENDS IN THE EVOLUTION OF CEPHALOPODS

I.S. Barskov

Morphological evolution of Paleozoic cephalopods was functionally determined by the pursuit of increased buoyancy, orientation and stability of their shell. Various approaches in improving these functions, that serve as a functional and adaptive basis of the recognition of cephalopod orders, are discussed.

ОСОБЕННОСТИ ФИЛОГЕНЕЗА СРЕДНЕПЕРМСКИХ АММОНОИДЕЙ

Т.Б. Леонова

Палеонтологический институт PAH tleon@paleo.ru

Среднепермский, или мезопермский, этап в развитии аммоноидей имеет четко выраженные таксономические, морфологические и биогеографические характеристики. В это время продолжали свое развитие представители трех отрядов, достигших максимума таксономического разнообразия в конце ранней перми. На этом фоне основным эволюционным событием в развитии аммоноидей, характеризующим мезопермский этап, было первое появление представителей нового (мезозойского) отряда аммоноидей Ceratitida. Главным морфологическим преобразованием стало появление двураздельной вентральной лопасти и зазубренности в основании V и U лопастей, унаследованных от лопастной линии, характерной для древних пролеканитид. Самый древний представитель цератитов род Paraceltites (подотряд Paraceltina) появился на рубеже ранней и средней перми, и в течение всего мезопермского этапа оставался морфологически примитивным и малочисленным. Распространение его было ограничено Американской и Палеотетической биохориями.

В начале средней перми представители наиболее многочисленного отряда Goniatitida после глубокого кризиса в конце ранней перми, достигли большого таксономического разнообразия и высочайшего уровня морфологической сложности (например, сообщества из гваделупских слоев Техаса, Мексики, из слоев Созио о. Сицилия, из слоев Баслео о. Тимор и др.). Это произошло за счет существенного обновления на родовом уровне, в то время как новых семейств появилось всего три. В первую очередь, это - космополитное семейство Cyclolobidae, семейство Hyattoceratidae и эндемичное южнокитайское семейство Aulacogastrioceratidae. Максимального развития достигли многие семейства, появившиеся ранее, это псевдогастриоцератиды, куфенгоцератиды, монголоцератиды, талассоцератиды, металегоцератиды, спиролегоцератиды. Заметно сократилось разнообразие семейств Marathonitidae, Perrinitidae, Vidrioceratidae (рис.1).

Для этого этапа характерно появление целых групп родов Waagenoceras, Timorites, Cyclolobus (Cyclolobidae), Kufengoceras, Guiyangoceras, Shengoceras (Kufengoceratidae), обладавших многочисленными чрезвычайно сложно рассеченными, «аммонитовыми» лопастями, семейства Adrianitidae

с большим числом простых лопастей вокруг всей перегородки.

Таксономическое разнообразие отряда Prolecanitida после бурного расцвета на эопермском этапе снизилось более чем вдвое (рис. 1, 2). Вместе с этим они также достигли максимального уровня морфологической сложности за всю историю своего существования (роды Eumedlicottia, Neogeoceras, Syrdenites, Episageceras с гипертрофированным развитием системы адвентивных лопастей в вершине наружного седла и др.).

В развитии отряда Tornoceratida не было заметных изменений в разнообразии по сравнению с предыдущим, эопермским, этапом (рис. 1, 2). В это время и среди них появились формы с более сложными перегородками. Кроме того, в семействе Pseudohaloritidae существенно обновился родовой состав.

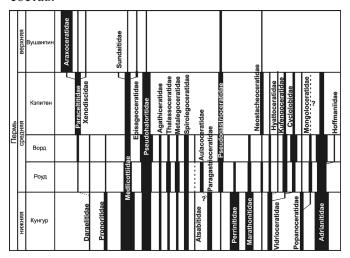


Рис. 1. Филогенетическая схема среднепермских аммоноидей.

В течение трех веков средней перми существовало 28 семейств, из которых 4 появились вблизи нижней границы этого этапа, а 18 закончили свое развитие. К концу вордского века вымерло 9 семейств, многие из которых существовали на протяжении всей ранней перми. В течение кэпитена таксономическое разнообразие гониатитид, торноцератид и пролеканитид еще более сократилось. К началу вушапинского века произошло их массовое

вымирание, и на последнем, позднепермском, этапе представители этих отрядов уже не смогли восстановить свое положение в морской биоте на прежнем уровне (рис. 1, 2).

На протяжении средней перми в историческом развитии аммоноидей можно выделить несколько типов филогенетических преобразований. Наиболее распространенным на уровне семейств была постепенная трансформация предкового таксона в новое, при этом семейства продолжали некоторое время сосуществовать. Таким образом возникли семейства Cyclolobidae, Hyattoceratidae и Aulacoceratidae среди гониатитид и первое семейство цератитов Paraceltidae. В самом конце этапа новые семейства Anderssonoceratidae и Xenodoscidae у цератитов и Sundaitidae и Episageratidae у пролеканитид (рис. 1) сформировались по типу дивергенции, т.е. одновременно от одного предкового таксона произошло по два новых.

Иначе происходило образование новых таксонов на родовом уровне. В роудском веке в составе семейства Pseudohaloritidae (отр. Tornoceratida) одновременно (пучкообразно) появилось шесть новых родов. Интенсивная радиация аммонидей на родовом уровне происходила после существенных кризисов. Начавшийся во второй половине артинского яруса расцвет аммоноидных сообществ во всех биогеографических областях привел в кунгуре к максимальному их разнообразию во всей перми (70 родов) и к радиации родов в семействах Adrianitidae, Pseudogastrioceratidae, Cyclolobidae, Kufengoceratidae (отр. Goniatitida) в роудсковордское время, когда родовой состав был обновлен более, чем на половину, коэффициент обновления на родовом уровне составил 0.63.

Таким образом, максимум таксономического и морфологического разнообразия пермских аммоноидей наблюдался в конце ранней и начале средней перми (рис. 2) (Леонова, 1999; Leonova, 2005). В последующие века средней перми биологическое разнообразие аммоноидей уменьшалось, сначала постепенно, а затем более резко. В начале поздней перми произошла коренная перестройка в сообществах, которая выразилась и в резком снижении биологического разнообразия, и в смене таксономической и экологической структуры сообществ. Здесь прослеживается достаточно типичная картина развития крупных таксонов, после фазы расцвета (эопермский этап), следуют фазы климакса и упадка. Естественный ход развития крупных групп сопровождался сменой географических и климатических условий. В течение мезопермского этапа, в связи с развитием регрессивных процессов, морские акватории сокращались, а вместе с ними значительно сокращались и области распространения аммоноидей.

В начале этапа четко проявилась географическая дифференциация аммоноидных сообществ., в

роудском веке аммоноидеи были представлены во всех биогеографических областях: в Арктической (на современной карте это: Арктическая Канада, Новая Земля, Верхоянье и примыкающий к ним бассейн северного Приуралья), в Палеотетической (Китай, Тимор, Центральная Азия, Крым), в Американской (Техас, Мексика, Айдахо), а также в Австралийской (рис. 3). Таксономический состав сообществ был специфичен для каждой из областей. Так, представители семейств Spirolegoceratidae и Mongoloceratidae были распространены исключительно в бассейнах высоких

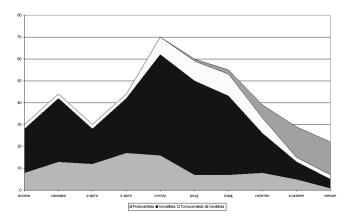


Рис. 2. Динамика таксономического разнообразия пермских аммоноидей.

широт, хотя таксономический состав их был достаточно беден. Анализ морфологических типов раковин позволяет предполагать, что в экологической структуре сообществ этой биохории преобладали нектобентосные и нектонные жизненные формы, а планктонные полностью отсутствовали (Леонова, 2006). Роудские сообщества низких широт (Палеотетическая и Американская области) были значительно богаче по таксономическому составу, там присутствовали все типы жизненных форм, и планктонные играли одну из главных ролей. По уточненным данным в роудское время существовало не менее 60 родов (рис. 2).

В вордском веке таксономическое разнообразие оставалось еще на очень высоком уровне (55 родов). Сообщества аммоноидей были представлены всеми возможными морфотипами раковин с весьма сложными перегородками. Вместе с этим области распространения аммоноидей заметно сузились, особенно в высоких широтах. В Арктической биохории достоверно известны только единичные находки (род Neogeoceras). Тогда как в Палеотетической области местонахождения вордских аммоноидей многочисленны и очень богаты (Тимор, Сицилия, Оман, Тунис, Ирак, Крым, Китай). В Американской биохории — это Texac и Мексика и местонахождение Кейч Крик в Британской Колумбии. В Австралийской области вордские аммоноидеи не обнаружены (рис. 3). В экологической структуре сообществ наблюдается сдвиг в

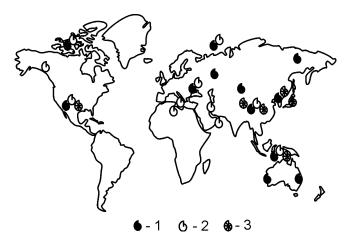


Рис. 3. Основные местонахождения среднепермских аммоноидей. Условные обозначения: 1 — роудские, 2- вордские, 3 — кэпитенские.

сторону уменьшения доли нектонных жизненных форм.

В кэпитенском веке таксономическое разнообразие заметно снизилось (около 40 родов), но уровень морфологической сложности по-прежнему оставался высоким. Областей распространения стало еще меньше, это: Тетическая (Тимор, Китай, Тибет, Дальний Восток, Япония) и Американская — Техас и Мексика, и, возможно Западная Австралия (род Cyclolobus) (рис. 3). Переходные сообщества (La Colorada в Мексике Амарасси на Тиморе) тяготеют к мезопермскому этапу, поскольку в нем наблюдается явное преобладание высоко развитых гониатитид и пролеканитид, а цератиты представлены единичными достаточно примитивными формами. Коренной перелом, характеризующий метапермский этап с доминированием цератитовой биоты, происходит уже позже.

В начале поздней перми вымерло более 60% существовавших ранее родов.

Таким образом, мезопермский этап стал переломным в развитии аммоноидей. К его концу завершают свое прогрессивное развитие господствовавшие ранее представители Goniatitida, Prolecanitida и Тогпосегаtida. К началу метапермского этапа палеозойские отряды перешли в реликтовую фазу развития. В дальнейшем главная роль в истории пермских аммоноидей принадлежала цератитам, представителям новой — мезозойской биоты. Появление и становление этого нового плана строения предшествовало крупнейшему биотическому кризису на границе палеозоя и мезозоя.

Работа выполнена при поддержке программы № 18 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (Подпрограмма 2). Направление «Коэволюция абиотических и биотических событий». Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя»

Список литературы

Leonova T.B. Morphological Evolution of Permian Ammonoids // Paleontological Journal, Vol. 39, Suppl. 5, 2005, pp. S573—S586

Spinosa C., Furnish W.M., Glenister B.F. Araxoceratidae, Upper Permian ammonoids from the Westerrn Hemisphere // J. Paleontol. 1970. V.44. № 4. P. 730–736.

Леонова Т.Б. Об этапности развития и биогеографии пермских аммоноидей // Стратиграфия. Геол. корреляция. 1999а. № 6. С. 53-65.

Леонова Т.Б. Роудские аммоноидеи в северных районах земного шара в сб. «Эволюция биосферы и биоразнообразия», M.2006. C.540 - 551

PHYLOGENY OF MIDDLE PERMIAN AMMONOIDS

T.B. Leonova

The evolution of ammonoids in the Middle Permian (including taxonomy, morphological changes, and geographical distribution) is analyzed. It is suggested that the profound change in the ammonoid biota at that time was caused by both biotic and abiotic events.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ЦЕФАЛОПОД В СИЛУРИЙСКИЙ ПЕРИОД

Г.Н.Киселев

Санкт-Петербургский гос. университет cephalopoda@mail.ru

Экологические группировки у современных цефалопод выделяются в соответствии с классификацией К.Н.Несиса (1985) по характеру биотопа, степени подвижности, двигательным механизмам и способу добывания пищи. Нами предпринята попытка использовать характеристику фациальной зональности бассейна, разработанную для Подольского силурийского периконтинентального палеобассейна, и изученные тафоценозы каждой фациальной зоны шельфа как возможные элементы палеобиотопа. Это стало возможным в результате многолетних биостратиграфических и литолого-фациальных исследований силура Подолии с последующими фациальнопалеоэкологическими и эколого-тафономическими наблюдениями (Силур Подолии. Путеводитель экскурсии. 1983). Использование фациальной модели силурийского Балтийского бассейна, располагавшегося, как и Подольский бассейн на пассивной окраине континента позволило выделить пять бентосных комплексов (В.П. Гриценко и др., 1987) и обосновать возможные глубины их обитания в пяти фациальных зонах: лагуна, закрытый шельф, баровая зона, открытый шельф (мелкий и глубокий) и склон.

За верхнюю границу первого бентосного комплекса принят средний уровень прилива,

- сообщества второго бентосного комплекса распространялись до глубины 6—10 м ниже среднего уровня высокой воды;
- сообщества третьего коплекса на глубинах от 6-19 до 60 м;
- бентосные комплексы 4—5, судя по вмещающим их породам, могли формироваться в пределах внешней подзоны открытого шельфа и внутренней части материкового склона.

Возможные максимальные глубины распространения пятого сообщества 135 м или по другим источникам 150—180 м. Мы использовали данную модель для получения дополнительной информации о возможных жизненных формах силурийских цефалопод (Киселев, 2000) от бентосной и бентопелагичекой до нектонной.

Результаты палеоэкологических и тафономических изучений коллекций силурийских цефалопод дают возможность сделать следующие обобщения.

Анализ таксоценозов силурийских цефалопод.

Насыщенность таксоценозов небольшая, но в отдельных прослоях она может быть и значительной, последние по аналогии с ракушечными мостовыми мы предлагаем называть "ракушечная гать" (Г.Н.Киселев, 2000). Характер сохранности чаще однообразный – раковины представлены частями фрагмоконов, чаще без апикальной части у ортоцераконов и с разрушенной жилой камерой. На раковине может сохраняться стенка на всей поверхности или на отдельных участках. В случае значительного переноса раковин или неоднократного перекатывания по дну наблюдается сохранность в виде ядер. Значительно реже сохраняются жилые камеры или их ядра. Очень редко вблизи ортоцераконовых раковин встречаются находки своеобразных крышечек-аптихопсисов (Holland, 1984; Turek, 1987; Киселев, 1992). Поверхность раковины может быть гладкой или иметь скульптуру в виде разнообразных колец, ребер, шипов и более тонких элементов. На поверхности раковины, наряду со скульптурой, может наблюдаться инкрустация (обрастание различными эпибионтами). В силуре инкрустирующими формами (Киселев, 1992) были серпулы, спирорбисы, мшанки, колонии фавозитид, водоросли, двустворки, брахиоподы. Нередко видны иссверления — следы обитания, возможно, червей, мшанок.

Процесс фоссилизации силурийских цефалопод мог осуществляться несколькими путями. Бентосные и бентопелагические формы могли при благоприятных случаях захороняться на месте гибели. Чаще всего это крупные формы (несколько десятков сантиметров длинной) и значительного диаметра, имевшие широкий сифон с утяжеляющими внутрисифонными и камерными отложениями. Подобные раковины после гибели теряли способность гидростатического регулирования в камерах фрагмокона. После поедания хищником или разрушения деструктором мягкого тела в жилой камере и сифоне гидростатические камеры фрагмокона заполнялись водой и окружающим осадком. Отсутствие у многих бентосных форм в ископаемом состоянии жилой камеры, а порой и всего фрагмокона (прослои с сифонами актиноцератоидей в лландовери и венлоке Восточной. Сибири и в лудлове Западного Урала) свидетельствует о возможном разрушении этой части моллюска хищником или более позднем обламывании тонкостенного чехла после уничтожения мягкого тела деструкторами. Об отсутствии значительного переноса подобных форм свидетельствует отсутствие сортировки, а для фоссилий с сохранившейся стенкой — отсутствие окатанности. Находки частей фрагмоконов значительных размеров (12 см длиной и 4 см диаметром) в плотных песчаниках верхнего силура-нижнего девона Северного Тянь-Шаня (Киселев, 1992) также подтверждают отсутствие явлений перемыва, окатанности и сортировки. Подобные формы, представленные только частями раковины и перемещенные от места обитания в прибрежную зону, можно считать некробентосом.

Ориентировка фоссилий силурийских цефалопод может быть случайной. Однако, представители родов с расширенной жилой камерой большого объема и суженным устьем (дискосориды, онкоцериды) и, особенно, при уплощенной форме раковины, имеют упорядоченно-плоскостную ориентировку по поверхности напластования (в сокольской свите Подолии). Чаще всего подобные раковины с выступающими элементами жилой камеры (синус воронки, ушковидные выросты устья и др.) имеют и близкую азимутальную ориентировку (литотип комковатых известняков сокольской свиты Подолии, падимейтывиского горизонта поднятия Чернова, шингского горизонта Южного Тянь-Шаня). Среди позднесилурийских цефалопод Прибалтийского палеобассейна известны находки раковин-"ватерпасов" представителей рода Podolicoceras (Киселев, 1992). Лишь единичные циртоцераконовые формы находят в прижизненном положении устьем к поверхности дна (силур Баррандиена, Южного Тянь-Шаня). Генезис остатков раковин в ориктоценозе, как правило, моногенный — в виде частей фрагмоконов и частей жилых камер. Остатки раковин бентосных и бентопелагических форм в большинстве случаев можно отнести к автохтонному захоронению. Нектонные и нектобентосные формы можно отнести к субавтохтонному типу захоронения (соответствие экотипа и фации, отсутствие следов выборочности захоронения, не наблюдается явлений механической переработки). Большинство планктонных и некоторых представителей нектонных форм без существенных отложений карбонатного материала в сифоне и в камерах можно отнести как к субавтохтонному, так и аллохтонному типу захоронения (синхронному). Эти предположеподтверждаются актуопалеонтологическими наблюдениями за представителями единственного современного рода наружнораковинных цефалопод — наутилусом. Посмертный перенос свернутых раковин этого головоногого моллюска возможен океаническими течениями на сотни и тысячи километров от мест обитания и гибели.

Характер сохранности раковины цефалопод может свидетельствовать о скорости осадконакопления. Отсутствие следов прикрепления червей, моллюсков,

мшанок, водорослей на поверхности раковины указывает на быстрое захоронение. Существенную поправку в данное суждение могут вносить случаи возможного симбиоза-расположение трубочек червей или колоний мшанок вблизи устья (Киселев, 1992). Наличие следов поселений эпибионтных форм на раковине свидетельствует о медленной скорости захоронения. Возможность размыва осадка и частичного разрушения при этом раковины цефалопод подтверждается находками указанных эпибионтов не только на вентральной, но и на разрушенной дорсальной стороне фрагмоконов. Среди эпибионтов часто присутствуют кораллы, черви, мшанки (Киселев, 1992). При фоссилизации заполнение раковины породой осуществлялось со стороны устья. Тонкодисперсная масса (ил, детрит), остатки почти целых скелетов небольших организмов, в том числе и эмбриональные раковины цефалопод (Dzik, 1994) заполняли объем жилой камеры после деструкции мягкой части, затем проникали в сифон и часть адоральных гидростатических камер (Балашов, 1957, Киселев, 1991; Stridsberg, 1990). Остальные камеры могли некоторое время сохранять определенное количество газа, но затем заполнялись водой за счет инфильтрации или при разрушении перегородок и соединительных колец в сифоне. Основное пространство камер заполнялось затем минеральными компонентами, растворенными в воде или поступающими из осадка. Поэтому фрагмокон, как правило, легко извлекается из глинистых карбонатных пород и хуже — из раскристализованных или доломитизированных известняков.

Морфофункциональный анализ типов раковин, сопоставление и соотношение с другими группами организмов в ориктоценозах позволяет выявить определенную приуроченность силурийских цефалопод к типу дна и судить о глубинах обитания.

1. В прибрежной зоне на твердом или песчаном дне могли находиться свободно перекатывающиеся по дну остатки раковин погибших моллюсков, которые можно назвать некробентосом. Такие находки известны из верхнесилурийских-нижнедевонских крупнозернистых песчаников Северного Тянь-Шаня. Интересные наблюдения сделаны нами на северном побережье острова Сааремаа (Прибалтика), где лудловские псевдортоцериды (Podolicoceras) вымываются из слоя глинистых известняков и под действием волн окатываются в пляжной зоне до галькообразного состояния. Такие местонахождения можно назвать переотложенным некробентосом (в случае их повторного захоронения в осадок).

Подобные актуопалеонтологические наблюдения объясняют находки многочисленных целых раковин, их обломков без стенки раковины и со следами истирания в прослоях цефалоподовых известняков в верхней части исфаринского горизонта в среднем течении реки Андыген Туркестанского хребта.

- 2. В отмели и мелководье существовали крупные бентосные и бентопелагические формы с широким, чаще краевым сифоном. Наблюдается определенная приуроченность широкосифонных арменоцератид к зонам биогермных построек в аэронских отложениях Восточной. Сибири (Киселев, 1998). Размеры таких форм в Подольском палеобассейне достигали более 1 метра (Protokionoceras, Podolicoceras).
- 3. В области среднего и глубокого шельфа возможно существование нектобентосных, нектонных и планктонных жизненных форм цефалопод, которые имели значительно меньшие, чем бентосные моллюски, размеры раковины (сантиметры и первые десятки сантиметров), небольшие углы расширения раковины, узкий, почти без отложений сифон, гладкую или тонко скульптированную стенку и длинные гидростатические камеры. Имеется определенная связь типа скульптуры раковины современных моллюсков с глубиной их обитания. Планктонные формы часто сильно скульптированы с относительно большим объемом жилой камеры, различной степени суженным устьем, центральным тонким сифоном и, возможно, экзогастричной формы. В этой области возможно нахождение и некропланктона.
- 4. Пелагические формы имели тонкостенные раковины, объем жилой камеры значительно превышал объем фрагмокона, камеры от средних до длинных и неширокий сифон без существенных отложений. Такие формы сохраняются как в карбонатных, так и терригенных породах, в последних — совместно с граптолитами, конодонтами и молодью двустворок и гастропод (Turek, 1987). Нередко остатки пиритизированы. Возможны находки на поверхности линз глинистых известняков, в стяжениях и конкрециях глинисто-карбонатного материала. Ориентировка часто беспорядочная (Киселев, 1992). Возможно присутствие и некропланктона. Об условиях образования массовых скоплений раковин цефалопод, часто называемых "ортоцерасовыми известняками", имеются различные предположения: прижизненные захоронения после спаривания (Holland, 1984), последствия апвелингов на наружных частях шельфа, результат действия экваториальных течений, штормов, прибрежного волнения (Bogolepova, 1990). Исследование тафономических и палеоэкологических особенностей силурийских цефалопод приближает нас к пониманию вопросов адаптиогенеза и экогенеза этой группы моллюсков, способствует более надежным

стратиграфическим корреляциям полифациальных отложений.

Список литературы

Барсков И.С Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М., 1989. 161 с.

Гриценко В.П., Ищенко А.А., Константиненко Л.И., Цегельнюк П.Д. Сообщества бентосных организмов силура и нижнего девона Подолии / Отв. ред. С.В.Горак / Препринт/, Ин-т геол. наук, АН УССР; Киев.: 1987, 56 с.

Киселев Г.Н. Элементы палеоэкологических и тафономических исследований силурийских цефалопод Волыно-Подолии и Прибалтики / Материалы по методам тафономических исследований. Межвузовский научный сборник. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та. 1992. С. 48 — 62.

Киселев Г.Н. Типы палеоэкологических группировок (жизненных форм) среди цефалопод Подольского силурийского палеобассейна / Вопросы стратиграфии и палеонтологии: Сборник статей / Под ред. Г.Н.Киселева, А.В Попова В.А.Прозоровского.- СПб.: Изд-во С.Петерб. ун-та, 2000, с. 110 — 114.

Киселев Г.Н. Силурийские цефалоподы Севера Сибири. — СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та, 1998. 96 с.

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

Общая палеоэкология: Учебное пособие / Под ред. Г.Н.Киселева, А.В.Попова.- Изд-во С.-Петерб. ун-та. 132 с.

Bogolepova O.K. Silurian Cephalopods of the Siberian Platform // Book of Abstracts. 3-d International simposium cephalopods: present and past. Lion, 1990. P.23.

Holland C.H. Form and Function in Silurian Cephalopoda / Special Papers in Palaeontology No.32, 1984. Pp.51–164.

Holland C.H. The nautiloid cephalopods: a strange success // Journal of the Geol. Soc. London. Vol.144,1987. Pp.1–15.

Kiselev G.N. On the Paleoecology of Silurian Cephalopods / Geoscience Magazine "Chigakukenkyu", Kioto, Japan, 41 (3), 1992. Pp.145–148.

Mutvei H. Connecting ring structure and its significance for classification of the orthoceratid cephalopods/Acta Palaeontologica Polonica, 47 (1): pp.57–168.

Mutvei H. Characterization of actinoceroid cephalopods by their siphuncular structure / Lethaia, 29, 1997, pp. 339–348.

Stridsberg S. Apertural constrictions in some oncocerid cephalopods / Lethaia, 14; 1981, pp. 219–276.

Turek V. Biological and stratigraphical significance of the Silurian nautiloid Aptychopsis / Lethaia, 11, 1978. Pp.127 – 138.

LIVING FORMS OF SILURIAN CEPHALOPODS

G.N. Kiselev

Living forms of Silurian cephalopods are discussed. Morphological, taphonomic and paleoecological studies allowed the recognition of five living forms among these cephalopods. These are benthic, benthopelagic, nektobenthic, nektonic, and planktonic forms (Kiselev, 1992).

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ АММОНОИДЕЙ УРАЛЬСКОГО ПАЛЕОБАССЕЙНА НА РУБЕЖЕ ВИЗЕ И СЕРПУХОВА

В.А. Коновалова

Палеонтологический институт РАН konovalovavera@mail.ru

Особенности развития и стратиграфического распространения фауны на рубеже визе и серпухова активно обсуждаются в современной литературе, главным образом потому, что определение нижней границы серпуховского яруса включено Международной подкомиссией по стратиграфии каменноугольной системы в число приоритетных задач. Морфологическое разнообразие, в котором отражается экологическая структура сообществ, и которое позволяет более полно оценить значение эволюционных преобразований фауны на важных стратиграфических рубежах, изучено в значительно меньшей степени (Nikolaeva, Barskov, 1994).

Уральский палеобассейн является одной из наиболее благоприятных моделей для исследования экологической структуры сообществ и морфологических преобразований визейско-серпуховских аммоноидей. Отсюда описаны наиболее крупные в количественном и таксономическом отношении комплексы аммоноидей этого временного интервала. Изученные аммоноидеи происходят из верхней части визейского и низов серпуховского яруса в объеме трех зон россий-

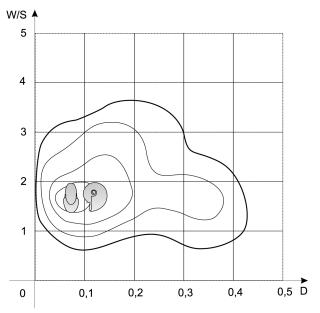


Рис. 1. Скаттер-диаграмма морфополей визейских аммоноидей Урала, генофаза Beyrichoceras — Goniatites. Изолинии здесь и далее проведены через каждые 4 формы.

ской аммоноидной зональной шкалы: Beyrichoceras — Goniatites, Hipergoniatites — Ferganoceras и Uralopronorites-Cravenoceras.

В основу исследований положена методика Д. Раупа (Raup,1967). Три параметра: W — скорость расширения оборотов, D — степень объемлемости (приблизительно соответствует общепринятому отношению Ду/Д) и S — форма поперечного сечения позволяют достаточно информативно характеризовать геометрическую форму раковин и проводить их сравнение. Различные вариации в комбинации этих параметров и их адаптационное значение обсуждались рядом исследователей (Барсков, 1989; Raup, 1967; Nikolaeva, Barskov, 1994; Nikolaeva, 1999; Saunders, Swan, 1984; Saunders, Shapiro, 1986; Бойко, см. данный сборник). И. С. Барсковым (Барсков, 1989) была показана возможность выделения жизненных форм для палеозойских аммоноидей и наутилид на основании анализа двух параметров W и D.

В этой работе приняты методика выделения морфотипов и их экологическая интерпретация, предложенные М. С. Бойко (см. данный сборник, табл. 1).

Изучено все известное к настоящему времени видовое разнообразие поздневизейских и раннесерпуховских аммоноидей Уральского палеобассейна (всего 146 видов, относящихся к 49 родам).

Установлено, что на протяжении изученного временного интервала морфологическая (и экологическая) структура сообществ аммоноидей менялась.

Позднее визе. Генофаза Beyrichoceras — Goniatites . На изученной территории развитие аммоноидей проходило в условиях внешнего шельфа, удаленного от источников сноса терригенного материала, с карбонатной седиментацией на относительно небольших глубинах. В северной части Уральского палеобассейна и его продолжения (Новая Земля) сообщества аммоноидей развивались в условиях начала формирования крупных водорослевых биогермных структур. На юге — на внешнем краю карбонатной платформы.

Распределение аммоноидей по параметрам W/S и D показывает, что в это время в комплексах преобладают формы с пахиконовыми узкоумбональными раковинами (морфотип 2) — бентопелагические и нектонные (рис. 1). Типичными представителями этого морфотипа являются виды родов Beyrichoceras,

Lusitanoceras, Arnsbergites, Goniatites crenifalcatus и молодые раковины рода Girtyoceras. Также были распространены бентопелагические виды со сфероконовой инволютной раковиной (морфотип 3). Их массовое появление связано с развитием рода Goniatites (виды Goniatites sphaeroides, G. olysya) и совпадает с усилением трансгрессии. В меньшей степени представлены полуинволютные узкие формы (Prolecanitidae, Pronoritidae, Nomismoceratidae) (морфотип 5), предположительно относимые к нектону и оксиконовые нектобентосные формы — виды родов Kazakhoceras, Trizonoceras и взрослые раковины видов рода Girtyoceras (морфотип 1). Таким образом, в сообществах преобладают бентопелагические, нектонные и в меньшей степени нектобентосные формы наиболее толерантные к неблагоприятным условиям среды.

Совершенно отсутствуют эволютные формы (офиоконы, апертиконы и латиконы) характеризующие планктонный экотип. Данная структура комплекса в значительной степени совпадает со структурой комплекса из низов турне и, по-видимому, отражает начальные стадии восстановления разнообразия сообщества.

Генофаза Hypergoniatites — Ferganoceras. Этот этап характеризуется быстрым увеличением морфологического и таксономического разнообразия аммоноидей, которое было связано с возникновением специфических обстановок в западной части Южноуральского палеобассейна. Аммоноидеи развивались здесь в тиховодных обстановках, в условиях относительно мелководного открытого и удаленного от источников сноса терригенного материала морского бассейна. Огромные скопления их раковин найдены в ассоциации с многочисленными криноидеями, конодонтами и редкой бентосной фауной: гастроподами и

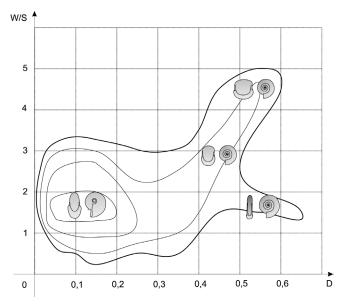


Рис. 2. Скаттер-диаграмма морфополей визейских аммоноидей Урала, генофаза Hypergoniatites — Ferganoceras.

двустворками (Руженцев, Богословская, 1971).

Одним из наиболее значительных эволюционных событий в конце визейского века является возникновение надсемейства Neoglyphiocerataceae. С развитием этого надсемейства связано увеличение морфологического разнообразия среди планктонных жизненных форм, что привело к изменению морфологического облика сообществ аммоноидей (рис. 2). Представители этого надсемейства (Cravenoceratidae и Neoglyphioceratidae) образуют два новых морфотипа (8 и 9 — латиконовые и апертиконовые, широкоумбональные раковины), характеризующих планктонный экологический тип. Эти морфотипы оказались настолько успешными, что во многом определили морфологический облик верхнекаменноугольных и нижнепермских сообществ.

Одновременно с развитием планктонных форм возросло таксономическое разнообразие среди оксиконовых (морфотип 1) форм, также появились дискоконовые, узкоумбональные формы (морфотип 4) — т.е. увеличилось количество нектобентосных сублиторальных форм. Последнее было связано, вероятно, с некоторым обмелением Южноуральского бассейна, отмечающимся в конце визейского — начале серпуховского времени.

Таким образом, особенностью развития сообществ верхнего визе является появление среди аммоноидей планктонного экотипа и увеличение разнообразия нектобентосных, нектонных и бентопелагических форм. Эту стадию можно назвать радиацией, во время которой происходит освоение разнообразных экологических ниш.

Серпуховский век. Генофаза Uralopronorites - Cravenoceras. На территории Урала на рубеже визейского и серпуховского времени аммоноидеи продолжали развиваться в условиях, близких к условиям, существовавшим в верхнем визе как в северной, так и в южной части палеоуральского бассейна. На рубеже визе и серпухова не возникло новых таксонов высокого ранга и новых морфотипов. Вместе с тем для этой генофазы характерно увеличение видового и родового разнообразия, в особенности среди неоглифиоцератид (9 новых родов), которые получают повсеместное распространение. Тенденция к увеличению числа планктонных жизненных форм, наметившаяся в позднем визе, привела к формированию второго морфологического пика в области планктонных апертиконовых широкоумбональных форм (морфотип 8). Распределение становится бимодальным (рис. 3). Этот тип структуры характеризует, по видимому, стадию стабильного сообщества.

На севере (Новая Земля) раннесерпуховские аммоноидеи были приурочены к биогермным массивам, формировавшимся на внешнем краю шельфа (Кузина, Яцков, 1999). Для этих комплексов характерно меньшее морфологическое и таксономическое разнообра-

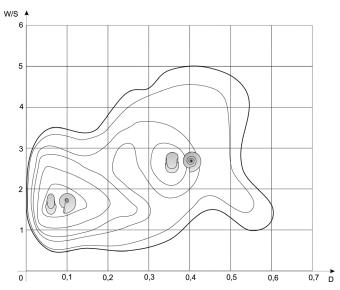


Рис. 3. Скаттер-диаграмма морфополей раннесерпуховских аммоноидей Урала, генофаза Uralopronorites — Cravenoceras.

зие, преобладание бентопелагических и нектонных и меньшее развитие планктонных форм, что, вероятно, указывает на менее благоприятные условия для развития аммоноидей по сравнению с Южной окраиной палеобасейна, где отмечается широкое развитие как планктонных, так и бентопелагических и нектобентосных форм.

Заключение.

Развитие аммоноидей на территории Урала в поздневизейское — раннесерпуховское время проходило в условиях внешней окраины карбонатного шельфа, удаленной от источников сноса терригенного материала. Анализ морфологической структуры комплексов аммоноидей демонстрирует последовательные стадии развития сообщества: 1. стадия становления разнообразия. Преобладают бентопелагические и нектонные, в меньшей степени нектобентосные формы, по образу питания возможные бентофаги, падалеяды и хищники (генофаза Beyrichoceras — Goniatites). 2. стадия радиации и освоения новых экологических ниш (генофаза Hypergoniatites — Ferganoceras). Появление планктонного экотипа, увеличение морфологического разнообразия среди бентопелагических и нектобентосных форм. С появлением надсемейства Neoglyphioceratacea связано образование новых морфотипов среди планктонной жизненной формы. 3. стадия стабильного сообщества (генофаза Uralopronorites — Cravenoceras). Морфологическая дифференциация (формирование второго морфологического пика) в области планктонных форм, выражающаяся в увеличении родового и видового разнообразия.

Основные эволюционные преобразования (возникновение семейств, появление новых морфотипов) аммоноидей отмечаются в позднем визе, на стадии становления разнообразия сообществ и стадии радиании.

Работа выполнена при поддержке Программы № 18 Фундаментальных исследований Президиума РАН "Происхождение и эволюция биосферы", подпрограмма 2, направление «Коэволюция абиотических и биотических событий». Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя».

Список литературы

Барсков И. С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. Изд-во Московского ун-та, 1989. 160 с.

Кузина Л.Ф., Яцков С.В. Нижне- и среднекаменноугольные аммоноидеи Новой Земли // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1999. Т. 275. 144 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.

Chemberlain J. A. Jr. Hydromechanical design of fossil cephalopod / The Ammonoidea. Syst. Assoc. Spec. V. 18. Academic press. London, 1981. P. 289–336.

Nikolaeva S. V. Morphological Diversity of Ammonoids from the Lower Namurian of Central Asia // Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods. Development and Evolution Form, Construction and Function, Taphonomi, Paleoecogy, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analisis. New York, 1999. P. 295–313.

Nikolaeva S. V., Barskov I. S. Morphogenetic trends in the evolution of Carboniferous ammonoids // N. Jb. Geol. Pal ont. Abh. 1994. B. 193. Fasc. 3. S. 401-418.

Raup D. M. Geometric analysis of shell coiling: coiling in ammonoids // J. Paleontol. 1967. V. 47. $N\!\!_{2}$ 1. P. 43–65.

Saunders W. B., Shapiro E. A. Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // Paleobiology. 1986.V. 12 № 1. P. 64–79.

MORPHOLOGICAL AND ECOLOGICAL EVOLUTION OF THE URALIAN AMMONOIDS AT THE VISEAN/ SERPUKHOVIAN BOUNDARY

V.A.Konovalova

The analysis of the morphological and ecological structure of the Late Visean and Serpukhovian ammonoid assemblages shows successive stages in the evolution of the community: the beginning of the evolution of diversity, radiation, and the stable community. The most important evolutionary event was the appearance of the superfamily Neoglyphioceratacea, with which the wide distribution of the planktonic forms is connected.

О ВОЗМОЖНОМ ПРОЯВЛЕНИИ ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА У СРЕДНЕ- И ВЕРХНЕЮРСКИХ БЕЛЕМНИТОВ РОДА HIBOLITHES MONTFORT, 1808 РУССКОЙ ПЛАТФОРМЫ

А.П. Ипполитов

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова ippolitov.ap@gmail.com

Введение

Возможность выявления полового диморфизма белемнитов по изучению ростров в настоящее время дискуссионна. В работе мы попробуем показать, что четыре распространенных в келловей-нижнеоксфордских отложениях Русской платформы вида рода Hibolithes Montfort, 1808 (H. (Hibolithes) girardoti Loriol, 1902, H. (Hib.) shimanskyi Gustomesov, 1976, H. (Hemihibolites) sangensis (Boden, 1911) и Н. (Нет.) ivanovi Gustomesov, 1976), считающиеся самостоятельными, могут представлять две диморфные пары. Для Н. (Н.) ех. gr. semisulcatus из отложений нижнего волжского яруса установлено наличие двух морфологических разновидностей, которые также могут являться половыми диморфами.

Данные о фактическом материале, а также способе измерений ростров приводятся нами в другой статье (Ипполитов, 2006), опубликованной в настоящем сборнике.

Автор выражает благодарность И. С. Барскову за ценные замечания, сделанные в процессе подготовки рукописи.

Для обоснования полового диморфизма можно использовать следующие критерии:

- 1. одинаковое стратиграфическое распространение двух различных морф, встречаемость на одном уровне в соотношении, близком 1:1.
- 2. сходство онтогенетических изменений ростра, особенно на ранних стадиях, предшествующих развитию анатомических половых особенностей.
- 3. принципиальное сходство различий по парам морф в пределах более крупных таксонов, подразумевающее их аналогичную адаптивную нагрузку.
- 1. Н. (Hibolithes) girardoti Н. (Н.) shimanskyi (рис. 1). Стратиграфическое распространение данной пары видов установлено на основании изучения разрезов Фокино (Брянская обл.), Дубки (Саратовская обл.) и Змеинка (Рязанская обл.) как средний (зона coronatum) верхний (зона lamberti, горизонт раисісоstatum) келловей. Возможно, встречаются в фаунистическом горизонте scarburgense нижнего оксфорда. Материал, находящийся в коллекциях В. А. Густомесова и П. А. Герасимова, не имеет точных

привязок, большая часть экземпляров собрана из осыпей, и в лучшем случае их возраст определен до подъяруса, иногда ошибочен.

Состав отдельных выборок представлены в таблице 1. Густомесов, к сожалению, не указал сколько экземпляров данного вида было им собрано; за редким исключением не имеют определений экземпляры из его коллекции. Однако, он отмечает, что ростры H. hastatus часты в отложениях среднего келловея разреза Фокино, оттуда же происходит более половины собранных им экземпляров H. (H.) shimanskyi. Согласно нашим переопределениям, соотношение экземпляров указанных видов в сборах Густомесова

местонах.	shimanskyi	girardoti	соотношение	
Фокино	14	12	1,2 : 1,0	
	8	15	1,0 : 1,9	
Змеинка	9	10	1,0 : 1,1	
Дубки	4	6	1,0 : 1,5	
Дядьково	3	2	1,5 : 1,0	
С. Шайгово	3	1		
Пески	0	2		
eceso	19	21	1,0 : 1,1	
	41	48	1,0 : 1,2	
	Фокино Змеинка Дубки Дядьково С. Шайгово Пески	Фокино 14 8 Змеинка 9 Дубки 4 Дядьково 3 С. Шайгово 3 Пески 0 всего 19	Фокино 14 12 8 15 Змеинка 9 10 Дубки 4 6 Дядьково 3 2 С. Шайгово 3 1 Пески 0 2 есего 19 21	

Табл. 1. Соотношения числа экземпляров Н. (Н.) shimanskyi и Н. (Н.) girardoti в сборах В. А. Густомесова, П. А. Герасимова и А. П. Ипполитова

из Фокино примерно равно 1:1 (табл. 1).

Онтогенетические изменения двух параметров: степени сжатия dv1/ll1 и латерального удлинения a1/ll1 для пары рассматриваемых видов рассмотрены в другой статье автора (Ипполитов, 2006, см. в наст. сборнике). Ввиду малочисленности мелких ростров и невозможности их видового определения, изученный материал не дает информации об изменениях на ранних стадиях, однако в целом можно говорить о принципиальном сходстве онтогенетических графиков.

Вид, рассматриваемый здеськак H. (H.) girardoti, в работе Густомесова (1976) фигурирует под названием H. (H.) hastatus (Густомесов, 1976, рис. 1a). Этот автор не приводит сравнения выделенного им вида H. (H.) shimanskyi Gustomesov, 1976 с H. (H.) hastatus, видимо, считая различия самоочевидными. Он указал, что

Н. hastatus на территории Русской платформы «представлен мелкими рострами, обладающими, однако, всеми присущими виду признаками» (Густомесов, 1976, с. 52). В коллекции П. А. Герасимова имеются некрупные ростры, происходящие из среднего келловея карьера «Камушки» в Москве, определенные им как Н. hastatus (Blainville, 1827) (Герасимов и др., 1996, табл. 29, фиг. 6а,б), и с этим определением можно согласиться. Они имеют мало общего с экземпляром, изображенным Густомесовым как Н. (Н.) hastatus, резко отличаясь от последнего очертаниями заднего

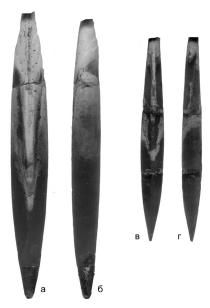


Рис. 1. Ростры диморфной пары shimanskyi-girardoti (1): а, б — Hibolithes (Hibolithes) shimanskyi Gustomesov, 1976, экз. № 04Мц, Рязанская обл., Змеинка, верхний келловей, зона athleta, подзона phaenium, фаун. гор-т allae allae: а — с брюшной стороны, б — с левой стороны; в, г — Н. (Н.) girardoti Loriol, 1902, экз. № 119Дуб, Саратовская обл., Дубки, верхний келловей, зона lamberti, подзона henrici, фаун. гор-т henrici: в — с брюшной стороны, г — с левой стороны

конца и характером сужения к переднему концу.

Сам Густомесов считал определяющими для H. (H.) shimanskyi три признака, рассматриваемых в комплексе: разрушение альвеолярной части, дорсовентральное сжатие и сильное и постепенное сужение ростра спереди.

Разрушение альвеолярной части не является уникальной особенностью Н. (Н.) shimanskyi и характеризует все или почти все виды мелких хиболитов, в том числе и ростр, изображенный Густомесовым (1976, рис. 1а) в качестве Н. (Н.) hastatus.

Изучение голотипа H. (H.) shimanskyi, однако, показало, что данный экземпляр несколько выделяется среди прочих H. (H.) shimanskyi из-за крупных размеров, почти вдвое превышающих обычные. С учетом выявленного тренда на общее увеличение сжатия

ростра в онтогенезе (см. работу Ипполитова в наст. сборнике), сильное сжатие не может считаться одним из определяющих признаков H. (H.) shimanskyi, а следовательно, также не может служить четким демаркационным критерием в паре shimanskyi-girardoti.

Третий критерий — скорость сужения ростра вперед — по сути отражает длину передней части ростра, расположение на ростре сечений максимального латерального и дорсовентрального диаметров по отношению к шейке ростра и альвеоле. Поэтому при равных величинах латеральных удлинений a:1/ll1 (Ипполитов, 2006, рис. 10) положение центров тяжести морф может различаться за счет различий длины передней части ростра.

Таким образом, основными различиями между рассматриваемыми видами является характер суже-



Рис. 2. Ростры диморфной пары sangensis-ivanovi (1): а, б — Hibolithes (Hemihibolites) ivanovi Gustomesov, 1976, экз. № 117Дуб, Саратовская обл., Дубки, нижний оксфорд, зона cordatum, подзона bukowskii: а — с брюшной стороны, б — с левой стороны; в, г — Н. (Н.) sangensis (Boden, 1911), экз. № 109Дуб, Саратовская обл., Дубки, нижний оксфорд, зона cordatum, подзона bukowskii: в — с брюшной стороны, г — с левой стороны

ния переднего конца, заключающийся в его большей постепенности у Н. (Н.) girardoti, а также расположение сечений максимальной ширины ростра относительно его заднего и переднего концов, то есть положение центра тяжести различное.

2. Н. (Hemihibolites) sangensis — Н. (Н.) ivanovi (рис. 2). Распространение данной пары видов изучено нами при изучении разреза Дубки и включает отложения зон mariae и cordatum нижнего оксфорда. Возможно, их присутствие в фаунистическом горизонте раисісоstatum верхнего келловея. Распределение по выборкам показано в таблице 2.

Ростры Н. (H.) sangensis были описаны Густомесовым (1976) в качестве нового вида Н. (H.) orlovi. Он указывал стратиграфическое распространение обоих видов как верхний келловей — оксфорд, но это,

по-видимому, связано с тем, что основная часть его материала собрана из осыпей.

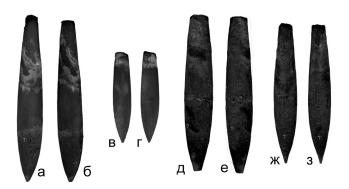


Рис. 3. Ростры двух морф Н. (Hemihibolites) ех. gr. semisulcatus (1), Ульяновская обл., Городище, нижняя волга, зона pseudoscythica, подзона tenuicostatum, фаун. гор-т neoburgense: a-r — морфа А: a,б — экз. №506Гор: a — c брюшной стороны, б — c левой стороны; g,r — экз. №500Гор: g — g брюшной стороны, g — g с левой стороны; g — морфа В: g,g — экз. №524Гор: g — g с брюшной стороны, g — g левой стороны; g — g левой стороны, g — g левой стороны

Отличия рассматриваемых видов четко и ясно определены В. А. Густомесовым (1976) и, как и для пары girardoti — shimanskyi, заключены, главным образом, в расположении сечений максимальной ширины ростра относительно его заднего конца (Ипполитов, 2006, рис. 5). Различия в степени сжатия, указанные Густомесовым, хотя и действительно существуют, не являются значительными (Ипполитов, 2006, рис. 4).

3. Диморфизм у Н. (Hemihibolithes) ex. gr. semisulcatus (рис. 3). Ростры данного вида ранее никогда с территории Русской платформы не описывались. Наш материал происходит из небольшого интервала

коллекция	местонах.	ivanovi	sangensis	соотношение		
Коллекция	WCCTOTIAX.	Ivanovi	Sarigerisis	СООТПОШСТИС		
	Елатьма	7	5	1,4 : 1,0		
Густомесов	Макарьев	3	7	1,0 : 2,3		
	р. Сура	4	4	1,0 : 1,0		
	другие	4	4	1,0 : 1,0		
	eceso	18	20	1,0 : 1,1		
Герасимов		4	9	1,0 : 2,3		
Ипполитов		7	5	1,4 : 1,0		
eceso		29	34	1,0 : 1,2		

Табл. 2. Соотношения числа экземпляров Н. (Hemihibolites) sangensis и Н. (Н.) ivanovi в сборах В. А. Густомесова, П. А. Герасимова и А. П. Ипполитова

мощностью 10 см в отложениях зоны pseudoscythica нижневолжского подъяруса в разрезе Городищи, и насчитывает 11 пригодных для морфометрического изучения экземпляров.

На рис. 4 представлена диаграмма удлинений,

по которой выборка четко распадается на две почти равных по количеству ростров группы.

Другие биометрические особенности ростров H. (H.) ex. gr. semisulcatus представлены на рис. 5 и 6, и существенно не отличаются для выделенных групп.

Обсуждение

Из всего вышеизложенного следует, что в фауне хиболитов юрских отложений Русской платформы можно выделить как минимум три пары морф, глав-

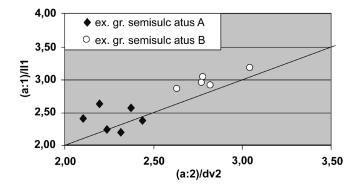


Рис. 4. Диаграмма удлинений H. (H.) ex. gr. semisulcatus

ные различия между которыми заключаются в расположении вздутия по отношению к заднему концу, то есть центр тяжести ростра одной из морф смещен назад несколько сильнее, чем у другой.

Проблема полового диморфизма белемнитов обсуждается уже более 150 лет, начиная с работы А. д'Орбиньи (Orbigny, 1842). Проводя аналогии с современными кальмарами, самцы и самки которых имеют

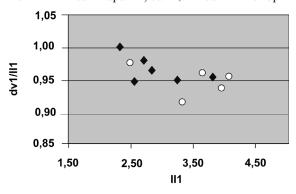


Рис. 5. Зависимость степени сжатия dv1/ll1 в онтогенезе у H. (H.) ex. gr. semisulcatus. Усл. обозн. см. рис. 4

несколько разные размеры, многие исследователи указывают на наличие двух размерных групп в выборках отдельных видов как на признак полового диморфизма. Делятр (Delattre, 1952), работавший с ааленским материалом, использовал биометрический подход и у изученных им видов выделил две разновидности, отличающиеся по относительной длине постальвео-

лярной части. Коштак и Павлис (Kostak, Pavlis, 1997) и Коштак (Kostak, 2004) изучавшие ростры верхнемеловых белемнитов, многие из которых имеют веретеновидную форму, в частности, рода Praeactinocamax, пришли к выводу, что наибольшую информацию о неоднородности выборки могут дать следующие графики зависимостей: параметра DAMLD (расстояние от апикального конца до сечения максимального латерального диаметра, аналогичного используемому нами а:1 (Ипполитов, 2006), от длины ростра, и максимальной ширины от DAMLD. Виды в их выборках

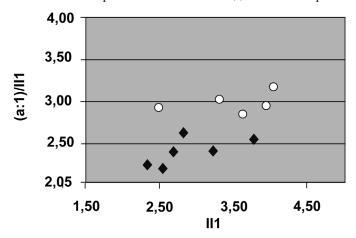


Рис. 6. Зависимость латерального удлинения (a:1)/ll1 в онтогенезе у Н. (H.) ex. gr. semisulcatus. Усл. обозн. см. рис. 4

распались на две почти равные группы, однако авторы данных работ с осторожностью подходят к вопросам интерпретации с позиций полового диморфизма, считая, что различия можно также объяснить большей смертностью белемнитов с ростром, уклоняющимся от нормы, т. е. форм с промежуточными значениями, которая и отсутствует в выборке (Kostak, 2004). Как и для рассмотренных пар видов Hibolithes, речь идет о различиях в положении сечения максимального диаметра (в данном случае латерального), а также размера. Указанная закономерность, таким образом, прослеживается не только у Hibolithes, но и у представителей Belemnitellidae.

П. Дойль (Doyle, 1985), изучавший субкониче-

ские ростры Youngibelus из тоара Великобритании, в качестве основного признака, разделяющего диморфы, считал наличие эпиростра, который выполняет функцию смещения назад центра тяжести животного. Дойль обосновывает это явление как компенсацию резкого утяжеления переднего конца тела, связанного с развитием на взрослой стадии половых признаков (яичников у самок либо массивного гектокотиля у самцов). Вопрос о конкретной половой принадлежности каждой из диморф им не обсуждается.

Общим выводом из вышесказанного является то, что различиями между половыми диморфами, в том числе и в разных семействах — Hastatidae, Polyteuthidae и Belemnitellidae — могут являться различия в положении центра тяжести ростра, обусловленные анатомическими различиями передней части тела. Направленный поиск по данному критерию может помочь обнаружить проявления полового диморфизма у других родов белемнитид.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-05-64284

Список литературы

Герасимов П. А. и др. Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М.: ВНИГНИ, Мосгорсюн, 1996. 127 с.

Густомесов В. А. О позднеюрских белемнитах рода Hibolites Русской платформы // Палеонтол. журн. 1976. № 4. С. 51-60.

Ипполитов А. П. О применении биометрии для выявления особенностей онтогенезов ростров белемнитов рода Hibolithes Montfort, 1808 и решения систематических задач. 2006. в наст. издании.

Delattre M. Faune d'Aalenien de Mamers (Sarthe): Belemnites // Ann. Cent. Docum. Paleont. 1956. V. 16. P. 35-44.

Doyle P. Sexual dimorphism in the belemnite Youngibelus from the Lower Jurassic of Yorkshire // Paleontol. 1985. V. 28. Pt. 1. P. 133-146.

Kostak M. Cenomanian through the Lowermost Coniacian Belemnitellidae Pavlow (Belemnitida, Coleoidea) of the East European Province // Geolines. 2004. V. 18. P. 59-109.

Kostak M., Pavlis W. Biometric analysis of Praeactinocamax plenus (Blainv.) from the Bohemian Cretaceous Basin // Acta Univ. Carol., Geol. 1997. V. 41. No. 1. P. 1-13.

d'Orbigny A. Paleontologie française. Terrains jurassiques. Cephalopodes. T. 1. Paris 1842.

ON THE POSSIBLE EXPRESSION OF SEXUAL DIMORPHISM IN HIBOLITHES MONTFORT, 1808 FROM THE MIDDLE AND UPPER JURASSIC OF EUROPEAN RUSSIA

A.P. Ippolitov

Three pairs of «species» and morphs of Hibolithes from the Callovian, Oxfordian and Volgian of Central Russia are argued to represent sexual dimorphs of the same species. The key difference between dimorphs in Hibolithes is the position of the centre of gravity of the rostrum. This difference is also known to exist in other families of belemnites and therefore could be the most common underlying pattern of dimorphism in male and female rostra.

ЭВОЛЮЦИЯ И МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ РАДИОЛЯРИЙ И АММОНОИДЕЙ В УРАЛЬСКОМ ОКЕАНЕ В КАМЕННОУГОЛЬНЫЙ ПЕРИОД

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

Палеонтологический институт РАН marina.afanasieva@mtu-net.ru, konovalovavera@mail.ru, boikomaxim@mail.ru

Радиолярии и аммоноидеи широко распространены в каменноугольных отложениях различных регионов Земли, они вовлечены в практику биостратиграфических исследований, и по ним разработаны зональные биостратиграфические шкалы. Вместе с тем, особый интерес представляет сравнительный анализ особенностей коэволюционных изменений и морфологических преобразований у аммоноидей и радиолярий в связи с перестройками абиотической среды на примере каменноугольной истории экосистем в Уральском океане, который был непосредственно связан с Русским морем.

РАННИЙ КАРБОН

Территория Русской платформы, Урала и Прикаспия в раннем карбоне располагалась в экваториальной и тропической зоне северного полушария. Климат изменялся от засушливого в начале турнейского века до влажного и жаркого в серпуховском веке.

Турнейский век. В раннетурнейское время северная часть Прикаспия, по-видимому, находилась в пределах мелководного эпиконтинентального Русского моря. Установившиеся мелководные условия с глубинами до первых десятков метров, вероятно, отрицательно влияли на расселение радиолярий. Некоторое увеличение глубины бассейна в юго-восточном направлении подтверждается появлением органогенно-детритовых известняков, среди которых обнаружены многочисленные перекристаллизованние сферы радиолярий. В конце раннетурнейского времени радиолярии полностью исчезли, что, видимо, было связано с регрессией, приведшей к перерыву в осадконакоплении в течение позднего турне — среднего визе. В пределах Уральского океана раннекаминоугольные радиолярии не известны.

Аммоноидеи в турнейское время также не были широко распространены на территории Уральского палеобассейна. Раннетурнейские аммоноидеи известны из Мугоджар. Этот комплекс приурочен к мелководным известнякам внешнего края шельфа и характеризуется бедным таксономическим и морфологическим разнообразием. Аммоноидеи представлены пахиконовыми, узкоумбональными бентопелаги-

ческими формами из семейства Imitoceratidae.

Комплексы аммоноидей из верхнетурнейских и ранневизейских отложений распространены шире, они известны с Приполярного Урала и Пай-Хоя. Основные местонахождения приурочены к терригенным и кремнисто-карбонатным сланцевым толщам, накапливавшимся в относительно глубоководных условиях внутришельфовых впадин и на континентальном склоне. Комплекс позднетурнейских аммоноидей из этих местонахождений разнообразен в таксономическом и морфологическом отношении. Среди жизненных форм присутствуют, главным образом, бентопелагическая и нектобентосная и, в гораздо меньшей степени, планктонная.

На территории западного склона Южного Урала, где в это время происходило формирование мелководных карбонатных отложений и биогермных построек, типа вольсортских иловых холмов, верхнетурнейские аммоноидеи распространены гораздо реже. Для этих комплексов характерен обедненный таксономический состав и однообразный морфологический облик.

Принципиальная перестройка структурного плана Русской платформы в раннем визе была ознаменована глобальным падением уровня моря. Морская трансгрессия вновь проникла на территорию Западного склона Урала и Северного Прикаспия в позднем визе, являясь началом позднегерцинского этапа развития Русской платформы (Nikishin et al., 1996).

Визейский век. Радиолярии поздневизейского возраста были распространены только в акватории Северного Прикаспия. Поздневизейский-раннебашкирский этап осадконакопления в Северном Прикаспии начался седиментацией карбонатных осадков на размытой поверхности турнейских образований. При этом наиболее обильное содержание радиолярий было отмечено ближе к мелководным водорослевым биостромам. Радиолярии позднего визе (табл. І, фиг. 40-44) разнообразнее и имеют лучшую сохранность по сравнению с позднефаменско-раннетурнейскими формами.

Освоение радиоляриями раннего-среднего карбона новой экологической ниши в более прозрачных водах рифогенно-водорослевых образований массива Карачаганак отразилось на морфологических изменениях скелета радиолярий рода Caspiaza (табл. I, фиг. 25-27, 30-33, 36-38, 43), характерной особенностью которых является развитие вокруг пилома своеобразного образования воротника. Крайнее разнообразие в его строении обусловлено, скорее всего, бентосным, прикрепленным образом жизни этих организмов (Афанасьева, 2000).

Визейский этап в развитии аммоноидей Уральского палеобассейна подразделяется на два крупных отрезка, разделенных биотическим кризисом, вызванным максимумом регрессии океана в среднем визе.

Ранневизейские сообщества известны из терригенных и карбонатных отложений внешнего края шельфа и развивались унаследовано от позднетурнейских. В их развитии отмечается сокращение разнообразия и постепенное вымирание.

В позднем визе морфологическое и таксономическое разнообразие повышается. Поздневизейские аммоноидеи, в отличие от турнейских и ранневизейских, встречаются на Южном Урале в карбонатных мелководных отложениях. На севере бассейна их находки приурочены к водорослевым биогермным постройкам (Руженцев, Богословская, 1971; Кузина, Яцков, 1999). Морфологическая структура сообществ также меняется. В конце визе возрастает число эволютных латиконовых и апертиконовых планктонных форм, которые впервые за всю историю каменноугольных аммоноидей достигают 20% видов в сообществах. Появление их связано с возникновением надсемейства Neoglyphioceratacea, представители которого являются предками многих среднекаменноугольных групп.

Серпуховский век. Радиолярии раннесерпуховского возраста в Северном Прикаспии известны практически повсеместно, но отсутсвуют на южном Урале. Наиболее обильные популяции радиолярий были приурочены к верхней половине шельфа ближе к мелководным водорослевым биостромам массива Карачаганак, где кроме планктонных сферических форм встречаются и бентосные Саѕріада (табл. І, фиг. 36-38). Массовое распространение радиолярий в верхней части шельфа вблизи биострома было обусловлено, по-видимому, хорошей аэрацией и привносом пищевых частиц северо-восточным течением. В нижней части шельфа была широко распространена богатая и разнообразная ассоциация планктонных радиолярий, имеющих сферическую форму раковин и трехгранные иглы (табл. І, фиг. 34, 35, 39).

Во второй половине серпуховского века в связи начавшимся обмелением бассейна в верхней части шельфа фиксируется смена планктонного комплекса радиолярий бентосной ассоциацией с преобладанием видов рода Caspiaza (табл. I, фиг. 30-33). По периферии шельфа продолжали существовать сферические планктонные радиолярии, а в окраинной части бас-

сейна радиолярии по-прежнему отсутствовали.

Аммоноидеи в серпуховское время были распространены в тех же частях Уральского бассейна, что и в визе. Наиболее богатые их комплексы известны из карбонатных отложений западного склона Южного Урала (Руженцев, Богословская, 1971). Южноуральские сообщества аммоноидей характеризуются максимальным видовым и морфологическим разнообразием, в них представлены все жизненные формы: планктонная, бентопелагическая, нектобентосная (табл. II). В то же время на севере Уральского палеобассейна, где аммоноидеи были приурочены к мелководным биогермным структурам, их сообщества были значительно обеднены за счет сокращения числа планктонных жизненных форм. В конце серпуховского времени отмечается значительное падение разнообразия, связанное с началом обмеления бассейна.

СРЕДНИЙ КАРБОН

Русская платформа, Урал и Прикаспийская впадина в среднем карбоне располагались преимущественно в экваториальной и тропической зоне северного полушария. Климат изменялся от гумидного в начале башкирского века до аридного в московском веке.

Башкирский век. Башкирское мелководное море было распространено только в восточных и южных районах Русской платформы, на Урале и в Прикаспии.

На склонах массива Карачаганак Северного Прикаспия формировались органогенно-детритовые, криноидно-брахиоподово-водорослевые и псевдоолитовые известняки, содержащие достаточно разнообразный комплекс фораминифер, конодонтов и радиолярий (табл. І, фиг. 25-29). В начале башкирского века завершился каменноугольный этап развития радиолярий Северного Прикаспия. Между каменноугольными и пермскими отложениями севера Прикаспийской впадины наблюдается перерыв в осадконакоплении, охватывающий практически весь интервал среднего и верхнего карбона, а, местами, включающий часть нижней перми. (Афанасьева, 2000).

Общее падение уровня Уральского океана и усиление процессов орогенеза, приведших к формированию предуральского краевого прогиба и к смене характера седиментации, вызвало сильный кризис в сообществах аммоноидей. На рубеже серпуховского и башкирского веков вымерло более 60 % родов и практически полностью обновился видовой состав. Морфологическое разнообразие также значительно сократилось среди числа бентопелагических и планктонных форм (табл. II). Для башкирского века характерны неустойчивые, быстро изменяющися сообщества аммоноидей, с преобладанием какой-либо

одной морфологической группировки, и высокие скорости эволюционных процессов, что может отражать реакцию группы на неблагоприятные условия среды. В конце башкирского времени одной из основных эволюционных тенденций становится усложнение лопастной линии, которое шло разными способами в различных семействах (Руженцев, Богословская, 1978). Морфология раковины, сильно изменявшаяся в раннем карбоне и в раннем башкире, становится более однообразной.

Московский век. В Уральском океане первые радиолярии появляются в московское время с момента формирования относительно глубоководного бассейна. Подавляющее количество радиолярий имеет сферическую форму. Однако многочисленны иглистые радиолярии, часто встречаются ставраксонные формы и отмечены единичные билатерально-симметричные. Своеобразие комплекса может свидетельстволвать о начале углубления бассейна.

Углубление бассейна и смена характера седиментации привели к сильному сокращению таксономического разнообразия аммоноидей. Известны лишь единичные виды, характеризующие бентопелагические и планктонные формы.

ПОЗДНИЙ КАРБОН

В позднем карбоне морской режим на Русской платформе сохранился, но Русское море несколько сократилось. Произошло уменьшение акватории Уральского океана, который распространялся только в предгорных впадинах к западу от молодых Уральских гор. Здесь формировались относительно глубоководные терригенно-флишевые и, реже, карбонатные осадки. Палеогеографическая приуроченность Русской платформы и Урала в позднем карбоне была похожа на поздневизейскую: от экваториальной в Донецкой области до субтропической на северном Урале. Аридизация климата резко возросла.

Наблюдается определенная закономерность в распространении радиолярий в широтном направлении: самые северные местонахождения радиолярий расположены в бассейне р. Белой. Приуроченность их только к южной части прогиба определялась климатическими условиями, в первую очередь, более высокой температурой воды на юге. Восточной границей распространения радиолярий служила мелководная прибрежная зона. Западную границу распространения определяет полоса развития линейных органогенных построек. Наиболее полно радиоляриями охарактеризованы разрезы восточного склона Предуральского прогиба (зона тонкого флиша) и депрессионной зоны прогиба. Распространение радиолярий происходило вслед за углублением бассейна при массированном вторжении теплых Тетических вод. Увеличение таксономического разнообразия радиолярий могло быть связано с моментами повышения вулканической активности (пачка с туфами в разрезе Бала-Тау) и увеличением поступления SiO2 в морскую воду (Афанасьева, и др., 2002).

В отличие от радиолярий, аммоноидеи в конце среднего карбона и в позднем карбоне не получили столь широкого распространения. Основные их местонахождения приурочены к зоне мелководного грубого флиша южных районов Урала, хотя отдельные находки известны и на севере (Приполярный Урал) бассейна (Руженцев, 1950). Обедненность таксономического состава в московское и касимовское время указывает на явный кризис, связанный, вероятно, с сокращением шельфа и исчезновением благоприятных условий обитания для аммоноидей. Возрастание их разнообразия отмечается только в гжельское время.

Касимовский век. Комплекс радиолярий касимовского возраста на Южном Урале характеризуется доминированием альбайлеллярий. Эти своеобразные билатерально-симметричные радиолярии с конической формой раковины, массивными иглами, плотной и прочной скелетной тканью играли значительную роль в сообществе (табл. І, фиг. 21-24). Подобная конструкция скелетов и, прежде всего, пластинчатая скелетная ткань, обеспечивали их повышенную резистентность к неблагоприятным условиям среды. По этой причине именно альбайлеллярии первыми осваивали биотопы позднекаменноугольных акваторий Южного Урала. Но когда условия обитания становились максимально благоприятными, в сообществах также появлялись тепловодные сферические и толерантные ставраксонные радиолярии (Афанасьева, и др., 2002).

Гжельский век. Радиолярии гжельского возраста уникальны по разнообразию и богатству форм (табл. I, фиг. 1-20) (Назаров, 1988). Несмотря на преобладание среди них тетических форм, гжельские комплексы нельзя назвать полностью тропическими, поскольку в них присутствуют и тепловодные, и холодноводные и космополитно-толерантные морфотипы. Доминируют ставраксонные (табл. I, фиг. 8-16) и билатерально-симметричные формы (табл. I, фиг. 4-6, 18-20). Сферические радиолярии менее разнообразны (табл. I, фиг. 1, 2, 17), а иглистые представлекны только одним родом (табл. I, фиг. 7). Своеобразие комплексу придает присутсие последних представителей радиолярий с пиломом (табл. I, фиг. 3).

В гжельское значительно возрастанет таксономическое и морфологическе разнообразие и у аммоноидей. Структура их сообществ также уникальна. Для нее характерно развитие трех крупных морфологических группировок, в то время как структура сообществ аммоноидей других веков состояла из одной-двух морфологических групп, составлявших в видовом отношении основу сообществ.

Возможно, это разнообразие структуры сооб-

ществ аммоноидей и радиолярий в гжельское время связано с тем, что территория Южного Урала была экотонной зоной между тропическим Тетисом, бореальным Пери-Тетисом и северо-восточными маргинальными участками океана Тетис. Богатство и разнообразие сообществ радиолярий и аммоноидей в это время можно объяснить благоприятными температурными, гидродинамическими, трофическими (привнос с биогенных элементов) условиями обитания (Афанасьева, и др., 2002).

В каменноугольное время радиолярии и аммоноидеи существовали и развивались в обстановке сравнительно неглубоких эпиконтинентальных морей, а их наибольшая продуктивность приходится на окраинные прибрежные зоны, куда сносом с берега доставлялись необходимые питательные вещества. При этом каждая региональная ассоциация радиолярия и аммоноидей имеет свои особенные черты развития.

- 1. Обедненные комплексы радиолярий раннего карбона Северного Прикаспия, и их полное отсутствие в акватории Южноуральского палеобассейна. В раннекаменноугольное время аммоноидеи развивались на внешнем крае шельфа и склоне карбонатной платформы, тяготея к областям открытого моря, удаленного от сноса терригенного материала. Сокращение этих областей привело к кризису среди аммоноидей в конце серпуховского и в московско-касимовское время.
- 2. Преимущественное развитие прикрепленных форм рода Caspiaza в среднем карбоне Северного Прикаспия, и отсутсвие радиолярий в южной акватории Уральского океана, где отмечены только морфологически однооборазные раковины аммоноиднй.
- 3. Уникальная морфологическая структура сообществ аммоноидей, повышенное разнообразие ставраксонных радиолярий и расцвет радиолярий-альбаилеллярий в позднем карбоне Южного Урала. Палеоэкологические исследования показали, что расцвет и активное распространение позднекамен-

ноугольных радиолярий и аммоноидей происходили вслед за углублением Южноуральского палеобассейна при массированном вторжении теплых Тетических вод в данную акваторию.

Работа выполнена при поддержке Программы №18 Фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», подпрограмма 2, направление «Коэволюция абиотических и биотических событий». Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя»

Список литературы

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

Афанасьева М.С., Амон Э.О., Чувашов Б.И. Радиолярии в биостратиграфии и палеогеографии карбона Прикаспия и Южного Предуралья // Литосфера. 2002. № 4. С. 22-62.

Кузина Л.Ф., Яцков С.В. Нижне- и среднекаменноугольные аммоноидеи Новой Земли // Тр. Палеонтол. ин-та РАН. 1999. Т. 275. 144 с.

Назаров Б.Б. Радиолярии палеозоя. Практическое руководство по микрофауне СССР. Справочник для палеонтологов и геологов. Л.: Недра, 1988. Т. 2. 231 с.

Руженцев В. Е. Верхнекаменноугольные аммониты Урала // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1950. Т. 29. 223 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.

Nikishin A.M., Ziegler P.A., Stephenson R.A. et al. Late Precambrian to Jurassic history of the East European Craton: dynamics of sedimentary basin evolution // Tectonophysics. 1996. Vol. 268. P. 23-63.

EVOLUTION AND MORPHOLOGICAL CHANGES IN RADIOLARIANS AND AMMONOIDS IN THE URALIAN OCEAN IN THE CARBONIFEROUS

M.S. Afanasieva, V.A. Konovalova, M.S. Boiko

Analysis of the evolution of the Carboniferous radiolarians and ammonoids has shown that both groups, at that time, inhabited relatively shallow epicontinental seas and were most productive in the coastal zones. Associations of radiolarians and ammonoids show different evolutionary patterns in each region.

ТАБЛИЦА І. РАДИОЛЯРИИ КАРБОНА

Верхний карбон, Южный Урал: фиг. 1-20 — р. Урал, пос. Никольский (Назаров, 1988); фиг. 21-24 — р. Усолка (Афанасьева и др., 2002).

Фиг. 1. Entactinia dolichoatus Nazarov, ГИН-4488/178 (штрих=158мкм). Фиг. 2. Astroentactinia insecta Nazarov, ГИН-4488/105 (=143мкм). Фиг. 3. Popofskyellum tardicarboniferum Nazarov, ГИН-4488/186 (=125мкм). Фиг. 4. Arrectoalatus cernus Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/29 (67=мкм). Фиг. 5. Haplodiacanthus circinatus Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/171 (=150мкм). Фиг. 6. Camptoalatus benignus Nazarov, ГИН-4488/178 (=86мкм). Фиг. 7. Ceratoikiscum sp., ГИН-4488/181 (=150мкм). Фиг. 8. Triactofenestrella nicolica Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/280 (=600мкм). Фиг. 9, 10. Tormentum protei Nazarov et Ormiston, (=150мкм): 9 — ГИН-4488/174, 10 — ГИН-4488/160. Фиг. 11. Tetratormentum crateris Nazarov, ГИН-4488/180 (=150мкм). Фиг. 12. Latentidiota visenda Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/169 (=167мкм). Фиг. 13. Latentidiota trigimena Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/177 (=150мкм). Фиг. 14. Latentifistula asterica Nazarov, ГИН-4488/161 (=187мкм). Фиг. 15. Tormentum sequilateralis Nazarov, ГИН-4488/152 (=107мкм). Фиг. 16. Tormentum pervagatum Nazarov et Ormiston, ГИН-4488/149 (=158мкм). Фиг. 17. Polyentactinia octupla Nazarov, ГИН-4488/15 (=115мкм). Фиг. 18. Albaillella demenita Nazarov, ГИН-4488/159 (=167мкм). Фиг. 19. Haplodiacanthus levitoflexus Nazarov, ГИН-4488/150 (=115мкм). Фиг. 20. Tormentum aequilateralis Nazarov, ГИН-4488/162 (=125мкм). Фиг. 21. Haplodiacanthus cf. circinatus Nazarov et Ormiston, ИГГ (=100мкм). Фиг. 22, 23. Albaillella cf. protractosegmentata Nazarov, ИГГ (=100мкм). Фиг. 24. Parafollicuculluc cf. fusiformis Holdsworth et Jones, ИГГ (=100мкм).

Нижний-средний карбон, Северный борт Прикаспийской впадины, массив Карачаганак (Афанасьева, 2000): фиг. 25-28 — скв. 13 (инт. 5109-5116.5 м); фиг. 29 — скв. 12 (инт. 4656-4663 м); фиг. 30-33 — скв. 20 (инт. 4748-4753 м); фиг. 34, 35, 39 — скв. 11 (инт. 4623-4638 м); фиг. 36-38 — скв. 19 (инт. 4760-4778 м); фиг. 40 — скв. 23 (инт. 4979-4985 м); фиг. 41 — скв. 21 (инт. 5097-5103 м); фиг. 42, 44 — скв. 6 (инт. 5059-5064 м); фиг. 43 — скв. 29 (инт. 5128-5135 м).

Фиг. 25. Caspiaza urceus Afanasieva, №204-00218 (=100мкм). Фиг. 26. Caspiaza aculeata Afanasieva, №203-00402 (=100мкм). Фиг. 27. Caspiaza calva Afanasieva, №205-00403 (=100мкм). Фиг. 28. Bientactinosphaera aenigma (Nazarov), №221-00326 (=46мкм). Фиг. 29. Spongentactinia fungosa Nazarov, №228-00120 (=46мкм). Фиг. 30. Caspiaza calva Afanasieva, №205-00207 (=100мкм). Фиг. 31. Caspiaza urceus Afanasieva, №204-00204 (=100мкм). Фиг. 32, 33. Caspiaza aculeata Afanasieva: 32 — №203-00320 (=115мкм); 33 — №203-02609 (=50мкм). Фиг. 34. Astroentactinia mendosa Nazarov, №223-00215 (=100мкм). Фиг. 35. Astroentactinia paronae (Hinde), №047-00205 (=40мкм). Фиг. 36. Caspiaza aculeata Afanasieva, №203-00401 (=100мкм). Фиг. 37. Caspiaza calva Afanasieva, №205-00122 (=100мкм). Фиг. 38. Caspiaza urceus Afanasieva, №204-00217 (=100мкм). Фиг. 39. Spongentactinia sp., №222-00221 (=100мкм). Фиг. 40. Spongentactinia fungosa Nazarov, №228-00121 (=100мкм). Фиг. 41. Entactiniidae gen. et sp. indet., №220-00210 (=100мкм). Фиг. 42. Tormentum ruestae (Ormiston et Lane), №216-00332 (=136мкм). Фиг. 43. Caspiaza sp., №225-00110 (=40мкм). Фиг. 44. Spongentactinia sp., №222-00509 (=100мкм).

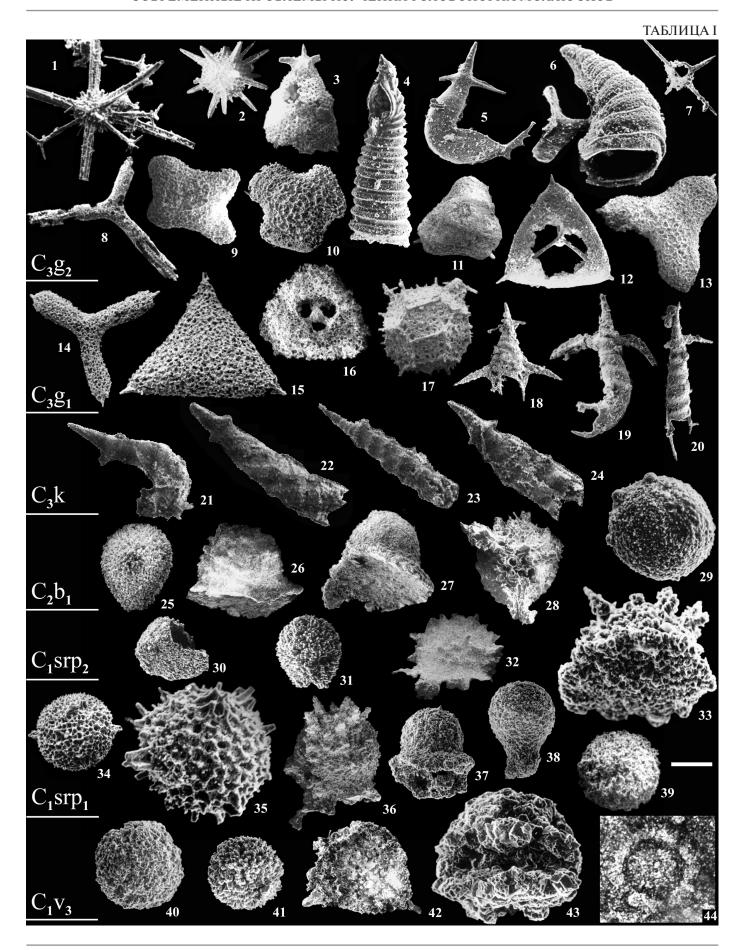


ТАБЛИЦА II

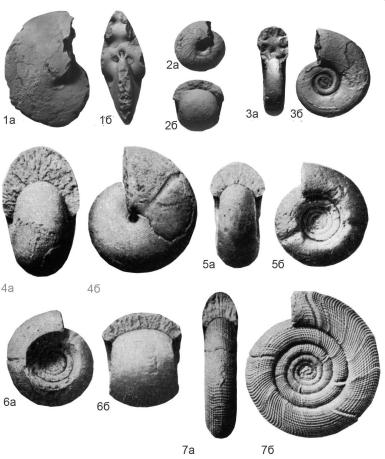


ТАБЛИЦА II. АММОНОИДЕИ НИЖНЕГО-СРЕДНЕГО КАРБОНА

Все размеры, за исключением указанных особо, даны в натуральную величину: фиг. 1— нектобентосная форма; фиг. 2-4— бентопелагические формы; фиг. 5-7— планктонные формы.

Фиг. 1. Kazakhoceras hawkinsi (Moore), ПИН №5021/5. Приполярный Урал, р. Б.Надота, обн. Nd 9, верхнее визе, генозона Beyrichoceras-Goniatites. Фиг. 2. Goniatites olysya Korn, ПИН №5021/2. Местонахождение и возраст те же. Фиг. 3. Epicanites sp. nov. 1, ПИН № 5021/1. Местонахождение и возраст те же. Фиг. 4. Dombarites liratus Ruzhencev et Bogoslovskaya, голотип — ПИН №455/22030. Домбарские холмы, выборка 16, нижний Серпухов, генозона Uralopronorites-Cravenoceras. Фиг. 5. Fayettevillea occidentalis Ruzhencev et Bogoslovskaya, ПИН № 455/33767 (х2). Правобережье р. Письмянки, выборка 2, верхний Серпухов, генозона Fayettevillea-Delepinoceras. Фиг. 6. Alaoceras bajtalense Ruzhencev et Bogoslovskaya, голотип — ПИН № 455/29791. Домбарские холмы, выборка 8, верхнее визе, генозона Нурегgoniatites-Ferganoceras. Фиг. 7. Rymmoceras gracilentum Ruzhencev, ПИН № 455/33666 (х2). Левобережье р. Жаксы-Каргалы, выборка 2, нижний Серпухов, генозона Uralopronorites-Cravenoceras.

ДИНАМИКА РАЗВИТИЯ АММОНИТОВ И РАДИОЛЯРИЙ И АНОКСИДНЫЕ ОБСТАНОВКИ В КОНЦЕ ЮРЫ НА РУССКОЙ ПЛАТФОРМЕ

В.В.Митта, В.С.Вишневская

Палеонтологический институт РАН

Конец юрского периода ознаменовался глобальными палеогеографическими перестройками, вследствие чего существенно изменились обстановки осадконакопления и обитания морских организмов. Изменения происходили постепенно, на протяжении миллионов лет, и геологическая летопись сохранила свидетельства этих изменений. Представляется любопытным и полезным сопоставить векторы и скорость эволюции в подобные кризисные отрезки таких разных по происхождению и образу жизни групп, как аммоноидеи и радиолярии. Первые являются общепризнанными ортостратиграфическими ископаемыми для юры, вторые в последние десятилетия все чаще привлекаются для установления последовательностей и расшифровки палеобиогеографии в интервалах, отвечающих эпизодам океанских

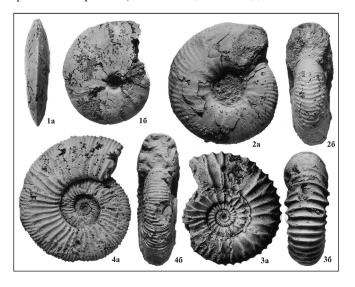


Рис. 1. Морфотипы средне- и поздневолжских аммоноидей Русской платформы.

Фиг. 1. Оксикон со струйчатыми ребрами (Garniericeras catenulatum (Fischer v. Waldgeim), ПИН РАН, экз. 3990/268, Подмосковье, зона subditus верхневолжского подъяруса). Фиг. 2. Платикон слабо скульптированный (Craspedites subditus (Trautschold), ПИН РАН, экз. 3990/269, Подмосковье, зона subditus верхневолжского подъяруса).

Фиг. 3. Дискокон хорошо скульптированный (Pavlovia pavlowi (Michalsky), ЦНИГРМузей, экз. 197/300, Москва, зона panderi средневолжского подъяруса).

Фиг. 4. Платикон средне скульптированный (Ilowaiskya schaschkovae Ilovaisky), ПИН РАН, экз. 3990/270, Среднее Поволжье, зона pseudoscythica нижневолжского подъяруса).

x = 0.5

бескислородных событий (Oceanic Anoxic Events), поскольку в отличие от других микрофоссилий всегда хорошо представлены в таких разрезах (Вишневская, 2006). Особый интерес вызывает сравнение этапов расцвета и вымирания таксонов разных организмов (Вишневская и др., 2006).

Юрские высокобитуминозные (или как часто их называют доманикоидные) отложения севера России (например, баженовская свита), как и доманиковая, кумская и майкопская свиты России — уникальные геологические объекты в глобальном масштабе. Для этих свит являются общими аномально высокое содержание органофильных элементов, повышенное содержание рассеянного органического вещества, широкий спектр химических элементов, в том числе радиоактивных, значительная протяженность и многие другие параметры. По данным Г.В.Кулевой и др. (1996) волжские сланцы из зоны panderi содержат до 13-24% органического вещества и могут рассматриваться как доманикоидные породы, сформировавшиеся в аноксидных условиях. Сходные битуминозные верхнеюрские породы хорошо известны в Западной Сибири, где они являются основной составляющей баженовского продуктивного горизонта.

Рассмотрим историю развития позднеюрских аммонитов и радиолярий на примере Русской платформы. Первые эндемичные фауны аммоноидей появляются в среднерусском бассейне еще в конце кимериджа — начале ранневолжского времени. Они еще не сильно отличаются от своих предшественников, развитых почти повсеместно в северном полушарии и имеющих преимущественно тетические корни. Наиболее значимым событием является окончательное исчезновение Cardioceratidae — крупного семейства, появившегося еще в байосе в бореальных районах и к концу средней юры имевшего субглобальное распространение.

В последующем, на протяжении всего ранневолжского времени (и части средневолжского), в среднерусском море преобладают представители двух относительно небольших семейств перисфинктоидного происхождения — Virgatitidae и Dorsoplanitidae. Раковины этих аммонитов относятся к морфотипу ребристых платиконов и дискоконов (рис. 1), определяющих их экотип как нектобентос. По-видимому, к началу средней волги (фаза Dorsoplanites panderi)

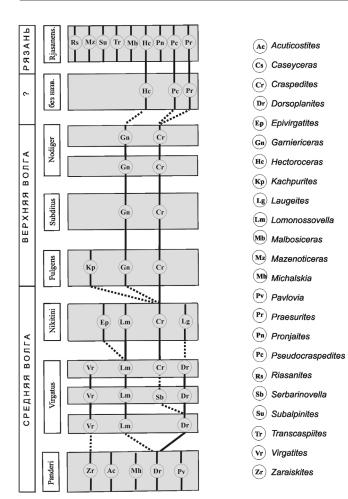


Рис. 2. Сукцессия родов аммонитов Русской платформы и их филогенетические взаимоотношения в интервале зона Dorsoplanites panderi (средний подъярус волжского яруса) — зона Riasanites rjasanensis (рязанский ярус); по Митта, 2004, с дополнениями.

окончательно исчезают мелкоразмерные оксиконы Oppeliidae. Именно к фазе panderi приурочено обширное распространение на Русской платформе фации горючих сланцев и битуминозных глин. Это было крупнейшее в поздней юре распространение аноксидных обстановок на этой территории. Предыдущие (на границе среднего и верхнего оксфорда и в середине нижнего кимериджа) и последующее (на границе юры и мела) были очень ограничены в пространстве и времени (Baudin et al., 1996; Hantzpergue et al., 1998).

На рис. 2 показана сукцессия и филогенетические взаимоотношения средне- и поздневолжских аммонитид, иллюстрирующая постепенное сокращение числа таксонов родового ранга (для ранней волги родовой состав аммонитов еще не установлен окончательно; но число их в каждую фазу близко к таковому в начале средней волги).

Уже в следующей фазе (Virgatites virgatus) средневолжского времени от дорсопланитид отделяется новый таксон — род Craspedites, родоначальник семейства Craspeditidae и последующих (уже меловых) Polyptychitidae. Эти аммониты (мелкоразмерные сла-

боскульптированные субоксиконы и субплатиконы), вероятно, оказались наиболее приспособленными к условиям сублиторали в мелеющем бассейне. Во всяком случае, в конце фазы virgatus вымерли последние виргатитиды, а в конце фазы Epivirgatites nikitini в среднерусском море исчезли и дорсопланитиды.

В поздневолжское время среднерусские аммониты представлены исключительно семейством Стаѕреditidae, отличающиеся от перисфинктоидей гладкими или слабо скульптированные платиконовыми раковинами (Craspedites, Kachpurites) и оксиконовыми со струйчатой скульптурой (Garniericeras). К середине фазы nodiger поздневолжская регрессия достигает своего максимума. Со времени milkovensis (Розанов, 1909) начинается новая трансгрессия, достигшая апогея в фазу гјаѕапеnsis рязанского яруса, когда в результате открывшихся с юго-запада, севера и северо-востока проливов в среднерусский бассейн попали мигранты тетического и бореального происхождения.

События на границе юры и мела заслуживают отдельного рассмотрения. Здесь отметим только то, что последний краспедит волжского яруса — Craspedites milkovensis (Stremooukhov), единственный из представителей рода, имеет шиповидные боковые ребра. Пока неясно, связано ли это с изменением условий обитания или же это случайное совпадение с началом трансгрессии.

Прослеживание динамики биоразнообразия радиолярий на протяжении юрского (200—140 млн. лет) периода показало, что в юре имели место несколько событий малых массовых вымираний. Это байос-батский и бат-келловейский кризисы у радиолярий, причем на рубеже бата и келловея вымирание в 3—4 раза масштабнее и оно сопровождается вспышкой скрытоцефалических и скрытотораксических форм семейства Williriedellidae. Представляется, что присутствие многочисленных представителей сферических насселлярий с погруженным цефалотораксом на кризисных геологических рубежах может быть истолковано как признак адаптации к быстро изменяющимся условиям среды обитания.

Более существенное вымирание радиолярий имело место в конце юры, причем в Среднерусском, Тимано-Печорском и Западно-Сибирском морях оно началось еще в волжское время. Установлено, что с конца кимериджа по берриас количество радиолярий уменьшилось в 3—5 раз (рис. 3). Находки радиолярий отмечались ранее в кимериджских и волжских отложениях разреза Городище (Даин, Кузнецова, 1976), но сами комплексы были охарактеризованы только при детальном изучении биоты (Вишневская, Барабошкин, 2001). Из одновозрастных отложений радиоляриевый планктон отмечался в Печорском бассейне и в баженовской свите Западной Сибири, где местами он образовал значительные скопления (Козлова,

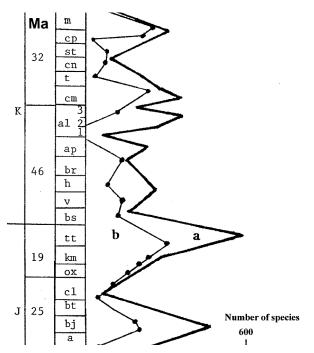


Рис. 3. Видовое биоразнообразие радиолярий в тетической (a) и бореальной (b) провинциях.

1983; 1994).

Многочисленные радиолярии нижневолжского подъяруса на Русской плите содержатся породах, представленных чередованием темных битуминозных глин и светлых известковых глин. В радиоляриевом комплексе из зоны klimovi разреза Городище при резком преобладании рода Parvicingula, доминирует зональный вид P. blowi (Pessagno). Эта ассоциация наиболее близка к комплексу, описанному из зон еиdoxus верхнего кимериджа — elegans нижней волги Северного моря (Dyer, Copestake, 1989), что в принципе отвечает последним данным о возможном соответствии части нижней волги верхам стандартного кимериджа (Mitta, Scherzinger, 2006).

Нижневолжский комплекс включает более 30 видов (12 из которых принадлежат роду Parvicingula), но существенно отличается от синхронных или близких по возрасту ассоциаций развитых вне Арктического пояса, что ранее было показано Г.Э.Козловой (1994) на примере радиоляриевой ассоциации из нижнего кимериджа разреза р. Пижма Печорского бассейна. В нем отсутствуют типично низкоширотные рода радиолярий, характерные для Тетической области, такие как Andromeda, Tethysetta, Bernoullius, Mirifusus, Podobursa и др., в то же время в комплексе присутствуют многочисленные виды, имеющие широкий ареал в северном секторе Восточной и Западной Пацифики, а также на полуострове Александра в Антарктиде (Вишневская, 2001). В то же время, в этом комплексе еще присутствуют пантанеллиды (Pantanellium tierrablankaense Pessagno et McLead и др.), которые являются бесспорным тепловодным элементом и указывают на связь с Тетисом или подтверждают существовавшее тетическое влияние. Также следует отметить правильное устройство гексагональных пор, расположенных в строгом шахматном порядке у рода Parvicingula (рис. 4), свидетельствующих о нормальной солености среды обитания. В глинах зон sokolovi и pseudoscythica находки радиолярий единичны, но в фосфатных конкрециях, приуроченных, как правило, к эрозионным поверхностям, в изобилии встречаются представители рода Parvicingula, хорошо распознающиеся по наличию многочисленных поясовидных обручей.

Изучение микрофауны из зоны Dorsoplanites panderi позволило обнаружить богатый радиоляриевый комплекс. Как и в кимериджских и ранневолжских ассоциациях, здесь резко преобладают представители рода Parvicingula, который является характерным для бореальной провинции. Виды этого рода составляют более 50% комплекса. Ассоциация радиолярий зоны panderi, в отличие от нижневолжской, имеет уже типично бореальный характер. Она представлена 20 видами насселлярий, среди которых уже 17 принадлежат роду Parvicingula. Наиболее характерными видами являются Stichocapsa? devorata (Rust), Phormocampe favosa Khudyaev, Parvicingula hexagonata (Heitzer), P. cristata Kozlova, P. conica (Khabakov), P. aff. alata Kozlova, P. multipora (Khudyaev), P. haeckeli (Pantanelli), P. aff. spinosa (Grill et Kozur), Plathycryphalus? pumilus Rust, Lithocampe cf. terniseriata Rust. Наряду с высококоническими парвицингулидами в комплексе появляются скрытоцефалотораксические формы сем. Williriedellidae, возникающие в процессе адаптации и указывающие на изменение условий среды обитания. В ассоциации не встречены теплолюбивые рода со вздутой постабдоминальной камерой (Eucyrtidiellum, Mirifusus, Podobursa), характерные для средиземноморского или североамериканского комплексов титона. При этом практически для всех скелетов отмечаются значительно меньшие размеры; они имеют более веретеновидную форму, выделяются более мелкими порами и трапециевидной формой цефалической части скелета, часто орнаментированной несколькими короткими иглами. Такое изменение формы цефалиса может быть истолковано как попытка погружения цефалиса и защита ядра за счет укрепления спикульного аппарата. Тем не менее, здесь еще присутствуют космополитные виды, сходные с северно-тетическими, а резкое доминирование высококонических циртоидных Nassellaria указывает на возможные условия апвеллинга (рис. 4).

В зоне Craspedites subditus верхней волги встречен совершенно иной комплекс радиолярий, в котором преобладают мелкие примитивные Stichocapsa devorata arctica Vish. (рис. 4) и армированные и орнаментированные многочисленными короткими иглами примитивные виды рода Parvicingula (P. alata Kozlova, P.? blowi (Pessagno), P. cristata Kozlova),

Spinicingula sp. Последняя форма особенно многочисленна и впервые род появляется в зоне subditus. По морфологии он очень близок к морфотипу, описанному из самых верхов разреза верхней волги Северного моря (Dyer, Copestake, 1989). Как и ниже по разрезу, среди радиолярий доминируют парвицингулиды, которые составляют здесь до 50–60%, но в отличие от средневолжского комплекса, где имеет место преобладание рода Parvicingula, в верхневолжском комплексе заметно преобладают представители рода Stichocapsa и Spinicingula sp.

Таким образом, на границе средней и верхней волги имеет место смена доминанты в радиоляриевых ассоциациях, которая фиксируется преобладанием рода Parvicingula в юрской части разреза и родов Stichocapsa и Spinicingula sp. в меловой. Поздневолжская радиоляриевая ассоциация по морфологическому облику представлена преимущественно мелкими гладкими (без обручей) формами насселлярий, для которых очень характерно наличие слабо выраженных наружных цефалических и латеральных апофизов, придающих раковинам асимметричность, простые округлые поры лишенные гексагональных рамок. Для комплекса в целом намечается закономерность сокращения количества камер и уменьшения общих размеров. По-видимому, это могло быть вызвано изменением гидродинамического режима, поскольку развитие этого комплекса совпало со временем крупных палеогеографических и структурных перестроек в северном полушарии. Северное широтное средневолжское море резко сократилось, началось его отступление на север с образованием арктического залива и только в позднем берриасе широтный план поменялся на меридиональный.

В отличие от кимеридж-титонских радиоляриевых ассоциаций Кавказа (Вишневская, 2001), радиоляриевые комплексы из разрезов Русской плиты имеют большое сходство с бореально-атлантическими сообществами Северного моря (Dyer, Copestake, 1989) или аркто-бореальными ассоциациями севера Сибири, то есть характеризуются выраженным бореальным характером. Резкое преобладание в комплексе представителей рода Parvicingula является ярким показателем принадлежности к бореальной провинции. Это полностью подтверждает выводы, полученные ранее по другим группам фауны, в первую очередь аммонитам. Постоянное присутствие парвицингулид, составляющих до 50-60% и более от всего состава радиолярий, являются хорошим индикатором возможных зон апвеллинга и бореального влияния. Из гистограмм количественного распределения радиолярий по палеогеографическим провинциям следует, что род Parvicingula в районах Баренцева и Берингова морей составляет 70-80%, в Антарктиде и флишевых разрезах Калифорнии до 50% и более, а в Альпах не более 1% (Вишневская, 2001).

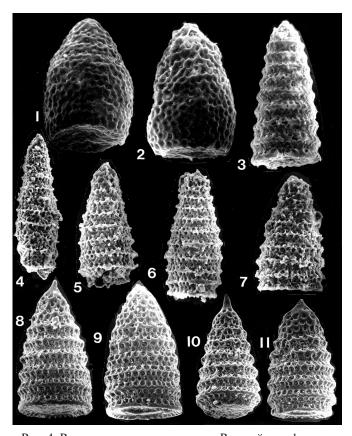


Рис. 4. Радиолярии волжского яруса Русской платформы. Фиг. 1–2 — Stichocapsa devorata arctica Vishnevskaya, фиг. 3 — Parvicingula aff. alata Kozlova, фиг. 4 — P. cf. obstinata Hull, фиг. 5-7 — P. cf. jonesi Pessagno, фиг. 8 — P. burnsensis Pessagno et Whalen, фиг. 9 — P. sodaensis Pessagno et Whalen, фиг. 10 — P. elegans Pessagno et Whalen, фиг. 11 — P. cf. haeckeli (Pantanelli). Фиг. 1-3 — увеличение 350, остальные 200. Ранневолжские формы (нижний ряд, фиг. 8–10) имеют правильную коническую структуру, хорошо проработанные поры с отчетливыми поровыми рамками и, как правило, цефалическая часть завершается рогом. Средневолжские формы из зоны panderi (средний ряд, фигуры 4—7) значительно меньших размеров, отличаются более веретеновидной формой скелетов, мелкими порами и трапециевидной формой цефалической части; вместо рога намечается несколько разнонаправленных игл. Поздневолжские экземпляры зоны subditus (верхний ряд, фиг. 1-3) очень мелкие, неравномерно пористые, продольная ребристость слабо выражена или вообще отсутствует, проявляется асимметрия в строении скелетов.

Следовательно, соотношение таксонов радиолярий высокого ранга в низких и высоких широтах существенно различается. Наибольшее сходство демонстрируют графики распределения радиолярий севера России. Радиоляриевые ассоциации североатлантической провинции (Баренцево море, Поволжье) обнаруживают большее сходство между собой, отличаясь от радиоляриевых ассоциаций тихоокеанской провинции обязательным доминированием представителей рода Parvicingula.

Таким образом, сопоставление данных по динамике разнообразия аммоноидей и радиолярий на

протяжении верхней юры показало, что в обеих группах отмечается совпадение в эпизодах существенного сокращения таксономического разнообразия (поздневолжский кризис). При этом заметно изменяется морфотип раковин аммоноидей и скелетов радиолярий. К концу волжского времени у радиолярий наблюдается прогрессивное уменьшение размера скелета, сокращается количество постабдоминальных камер, уменьшается размер пор и упрощается их строение, появляются признаки асимметрии. Массовое присутствие радиолярий в отложениях связывается с аноксидными эпизодами, тогда как для аммоноидей это не установлено определенно. Существенное вымирание радиолярий и аммоноидей в конце юры началось еще в волжском веке, и, скорее всего, связано с изменением гидродинамического режима (возможно, обмелением моря) и похолоданием. Именно в это время в Среднерусском, Тимано-Печорском и Западно-Сибирском бассейнах отмечается преобладание в сообществах радиолярий представителей холодноводного рода Parvicingula, а в сообществах аммоноидей — бореального семейства Craspeditidae.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя».

Список литературы

Дайн Л.Г., Кузнецова К.И. Фораминиферы стратотипа волжского яруса. М.: Наука. 1976. 183с.

Вишневская В.С. Радиоляриевая биостратиграфия юры и мела России. ГЕОС. 2001, 374с.

Вишневская В.С. Радиоляриевые события так называемых малых массовых вымираний // Палеострат-2006. Годичное собрание секции палеонтол. МОИП и Моск. отделен. Палеонтол. об-ва. Программа и тезисы докладов (ред. А.С. Алексеев). Москва: ПИН РАН, 2006. С. 7–9.

Вишневская В.С., Барабошкин Е.Ю. Новые данные по биостратиграфии лектостратотипа волжского яруса у д. Городище (Среднее Поволжье) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2001. т.9. N 5. C. 491–500.

Вишневская В.С., Горбачик Т.Н., Копаевич Л.Ф., Брагина Л.Г. Развитие радиолярий и фораминифер на критических рубежах альба-сеномана и сеномана-турона (Северный Перитетис) // Стратиграфия. Геологическая корреляция 2006. т.14. № 5. С.28—49.

Козлова Г.Э. Распространение радиолярий в баженовской свите Западной Сибири // Палеобиогеография и биостратиграфия юры и мела Сибири. М.: Наука. 1983. С.47–55.

Козлова Г.Э. Мезозойские радиоляриевые комплексы Тимано-Печорского нефтегазоносного района // Труды Санкт-Петербургской международной конференции. С.-Пб.: ВНИГРИ. 1994. С.60—75.

Кулева Г.В., Яночкина З.А., Букина Т.Ф. Палеоэкосистема волжского сланцеродного бассейна фазы Dorsoplanites panderi // Стратиграфия. Геологическая корреляция 1996. т.4. \mathbb{N}_2 3. С. 30-37.

Митта В.В. О последовательности комплексов аммонитов в пограничных отложениях юры и мела Московской синеклизы // Палеонтол. журн., № 5, 2004. С. 17–24.

Розанов А.Н. О распространении зоны Craspedites nodiger в окрестностях Москвы // Ежегодн. по Геол. и Минер. России, т. 11, вып. 1-3, 1909. С. 25-41.

Baudin F., Hantzpergue P., Mitta V., Olferiev A., Zakharov V. Biostratigraphic correlations and black shale deposition of the Upper Jurassic from the Russian Platform. // Abstracts of Peri-Tethys programme, Annual meeting. Amsterdam, 1996. P. 7.

Dyer R., Copestake P. A review of latest Jurassic to easliest Cretaceous Radiolaria and their biostratigraphic potential to petroleum exploration in the North Sea // Northwest European Micropaleontology and Palynology. London. 1989. P.214–235.

Hantzpergue P., Baudin F., Mitta V., Olferiev A., Zakharov V. The Upper Jurassic of the Volga basin: ammonite biostratigraphy and occurrence of organic-carbon rich facies. Correlations between boreal-subboreal and submediterranean provinces // S. Crasquin-Soleau & . Barrier (eds), Peri-tethys Memoir 4. Epicratonic basins of Peri-Tethyan platforms, M m. Mus. natn. Hist. nat., 179, 1998. P. 9–33.

Mitta V.V., Scherzinger A. New data on ammonites and stratigraphy of the uppermost Kimmeridgian — lowermost Volgian of the Middle Volga region (Russia) // Volumina Jurassica, vol. IV, 2006. P. 191–192.

DYNAMICS OF THE EVOLUTION OF AMMONITES AND RADIOLARIANS AND ANOXIC EVENTS IN THE TERMINAL JURASSIC ON THE RUSSIAN PLATFORM

V.V. Mitta, V.S. Vishnevskaya

Comparison of data on the diversity dynamics of ammonoids and radiolarians in the Late Jurassic show that the episodes of significant decrease in taxonomic diversity in both groups (Late Volgian Crisis) were synchronous. This crisis coincided with significant changes in the ammonoid morphotypes and radiolarian skeletons. Mass occurrences of radiolarians are correlated with anoxic episodes, whereas no such correlation is established for ammonites. Large extinction of radiolarians and ammonoids at the end of the Jurassic began in the Volgian, and most likely resulted from a marine regression and climatic cooling.

Биостратиграфия, биогеография, тафономия

СООБЩЕСТВО АММОНОИДЕЙ ИЗ ДОМБАРСКОГО ИЗВЕСТНЯКА (ЮЖНЫЙ УРАЛ)

С.В. Николаева

Палеонтологический институт PAH svnikol@mtu-net.ru

Раннекаменноугольные аммоноидеи из домбарского известняка Южного Урала уникальны по своему разнообразию и обилию. Домбарские известняки прослеживаются прерывистой полосой меридионального простирания на протяжении около 90 км и обнажаются по рекам Кия, Домбар, Алабайтал, Жаксы-Карагалы, Шанды, Шолак-Сай (рис. 1). Разрезы сложены известняками светло-серыми, толсто- и среднеслоистыми, обычно с чередованием прослоев криноидных известняков и известняков с многочисленными раковинами аммоноидей. Из остатков другой фауны присутствуют остракоды, гас-

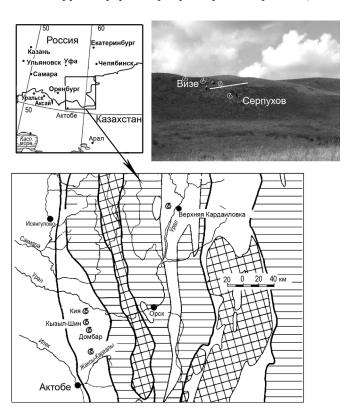


рис.1. Карта местонахождений аммоноидей на Южном Урале.

троподы, двустворки, конодонты. Микроскопически известняки микритовые (мадстоуны и вакстоуны) (Кулагина и др., 2006), реже пелитоморфно-сгустковые, залегают на визейских чанчарских сланцах (Хворова, 1961), сильно тектонически дислоцированы и имеют небольшую мощность. Верхневизейские

и серпуховские отложения этой территории подробно изучены В.Е. Руженцевым и М.Ф. Богословской (1971) и выделены в особый тип разреза «домбарского известняка».

Самая древняя часть разреза домбарского известняка изучена на севере полосы распространения, по р. Кызыл-Шин (бассейн р. Кии), где установлена верхневизейская аммоноидная генозона Веугісносегаs-Goniatites (рис. 2). Мощность отложений здесь составляет немногим более 10 м. Особенностью разреза является присутствие в основании прослоя с онколитами, а в верхней части — слоя ракушняка с двустворками. В этом же районе, в разрезе по р. Кия (Оренбургская область), обнажаются более молодые отложения, относящиеся к терминальному визейскому (аммоноидная генозона Нурегgoniatites-Ferganoceras) и серпуховскому ярусам (генозоны Uralopronorites-Cravenoceras и Fayettevillea-Delepinoceras). Отсюда известны также фораминифе-



рис. 2. Часть разреза Кызыл-Шин с местонахождениями поздневизейских аммоноидей.

ры, остракоды глубоководного тюрингского типа и конодонты (Кулагина и др., 1992).

Местонахождения поздневизейских и серпуховских аммоноидей в басс. руч. Алабайтал (район Домбарских холмов, Южный Урал, Западный Казахстан, Актюбинская область) всемирно известны. Отсюда описан богатый и разнообразный комплекс, насчитывающий 43 вида в визейской и 55 видов в серпуховской частях разреза (Руженцев, Богословская,

1971). Особый интерес представляют аммоноидеи пограничных слоев визе и серпухова (рис. 3). Большая часть видов эндемична для Урало-Казахстанской и Тянь-Шаньской областей. Раковины аммоноидей представлены различными возрастными стадиями. Преобладают взрослые экземпляры с терминальной жилой камерой однако присутствуют и мелкие раковины (в 1-3 оборота), хотя последние и немногочисленны (Руженцев, Богословская, 1971). Раковины, хорошей сохранности, без следов окатанности и потертости, многие со следами тонкой скульптуры. Известняки в этом разрезе среднеслоистые, криноидные с микритовым цементом переслаиваются с микритовыми известняками, переполненными раковинами аммоноидей. В шлифах прослои между криноидными известняками представлены мадстоунами и вакстоунами, крайне редко микробиокластовыми пакстоунами (Е. Кулагина — уст. сообщ.). Местами порода на 90% состоит из крупных и среднего размера несортированных раковин аммоноидей (средний размер 2.5-3 см, иногда до 10 см). Раковины аммоноидей почти вплотную прилегают друг к другу; плоские раковины (пролеканитиды) захоронены вдоль напластования. Встречаются многочисленные прямые наутилоидеи, фрагменты стеблей и мелкие чашечки криноидей. В криноидных прослоях довольно много остатков панцирей трилобитов. В известняках найдены остракоды, редкие брахиоподы, гастроподы, двустворки, очень редкие кораллы. Литологический анализ пород и состав фаунистических остатков из каменноугольного разреза Домбарских холмов дают возможность предполагать, что осадконакопление происходило в условиях низкой турбулентности, в бассейне, населенном преимущественно криноидеями и аммоноидеями. Криноидеи формировали основную биомассу бентоса, а многочисленные аммоноидеи населяли толщу воды. Вероятно, это были затишные условия участка морского бассейна вблизи или на окраинах полупогруженных поднятий.

Южнее, на левобережье р. Жаксы-Каргалы, обнажаются отложения нижнего серпухова (генозона Uralopronorites-Cravenoceras). Мощность разреза 10 м. Совместно с аммоноидеями встречены остракоды и брахиоподы.

В визейское и раннесерпуховское время субмеридиональная зона осадконакопления домбарского известняка вероятно была полуизолирована от соседних зон мелководья, заселенных кораллами, брахиоподами и фораминиферами, подводными течениями, связанными с погруженными меридиональными тектоническими структурами Южного Урала. Предполагается, что эта своеобразная ассоциация массивных криноидных поселений и многочисленных аммоноидей существовала в тропическом или субтропическом климате, при обилии пищевых ресурсов, поставляемых течениями и апвеллинга-

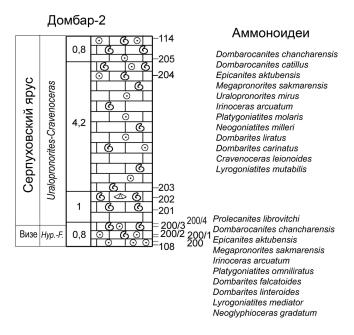


рис 3. Один из разрезов домбарского известняка в бассейне ручья Алабайтал (Домбарские холмы).

ми вблизи подводных поднятий и островных дуг, и при практически полном отсутствии специализированных хищников. При сравнении домбарского известняка с разрезами соседних глубоководных зон (например, с разрезом Кардаиловка, см. рис. 1), содержащими одновозрастную фауну, выявляются существенные различия в составе фауны и в литологии карбонатов. В кардаиловском разрезе присутствуют радиолярии и глубоководные остракоды, фауна аммоноидей в нижней, наиболее глубоководной части разреза (терминальное визе и нижний серпухов) бедная. Эта часть кардаиловского разреза реконструируется как внешняя часть открытой карбонатной платформы/рампа. Значительно большее разнообразие аммоноидей наблюдается в верхней части кардаиловского разреза (верхний серпухов), для которой реконструируются обстановки внутреннего склона карбонатной платформы близкие к склону мшанкового биогерма.

В разрезе домбарского известняка отсутствие или бедность остатков типично мелководных организмов (кораллов, брахиопод, водорослей, фораминифер), присутствие мадстоунов и вакстоунов предполагают, что осадконакопление происходило на внешней части рампа. С этим согласуется присутствие многочисленных криноидей, для поселения которых участки дна со стеногалинными условиями и хорошей циркуляцией, характерные для рампа, были оптимальными (Катте, Ausich, 2006). Тем не менее, в данном случае идеальная модель карбонатного рампа (Аhr, 1973, 1998) была, по-видимому, осложнена сильной дифференциацией морского дна, отражающей продолжающуюся тектоническую эволюцию

Южного Урала (Пучков, 2000). Территории, заселенные криноидеями и аммоноидеями, даже находясь ниже базиза волновой эрозии, тем не менее могли испытывать влияние штормов, приливов и океанических течений.

Для аммоноидей, входивших в состав сообщества домбарского известняка, были характерны высокие темпы эволюции, в основном затронувшей семейства Goniatitidae, Agathiceratidae и Cravenoceratidae, представители которых имели субсферическую и толстодискоидальную раковину с минимальной скульптурой, и были неспособны к быстрому плаванию. Кроме того, эти семейства, особенно Agathiceratidae, были очень продуктивными по числу экземпляров (найдены тысячи раковин). Подводные течения, вероятно, поставляли достаточное количество питательных веществ и мелкой фауны для питания криноидей и аммоноидей.

Сообщества такого типа (плотные поселения иглокожих, высший трофический уровень, представленный медленно передвигающимися беспозвоночными, отсутствие хищников, специализирующихся на жестко-скелетной пище) были повсеместно распространены в тропических бассейнах палеозоя. В мезозое и кайнозое такие сообщества были вытеснены в более глубокие зоны моря и в настоящее время на мелководье встречаются почти исключительно в высоких широтах (Aronson, Blake, 2001).

Работа выполнена при поддержке программы № 18 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (Подпрограмма 2). Направление «Коэволюция абиотических и биотических событий» Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя»

Список литературы

Кулагина Е.И., Румянцева З.С., Пазухин В.Н., Кочетова Н.Н. Граница нижнего—среднего карбона на Южном Ура-

ле и Среднем Тянь-Шане. М.: Наука, 1992. 112 с.

Кулагина Е.И., Николаева С.В., Ахметшина Л.З., Зайнакаева Г.Ф., Коновалова В.А., Коробков Н.Ф., Кан А. Литологические особенности и фауна домбарского известняка (карбон) Южного Урала // Литологические аспекты геологии слоистых сред // Материалы 7 Уральского регионального литологического совещания. Екатеринбург: ИГГ УрО РАН, 2006. С. 147-149.

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

Пучков В.Н. Палеогеодинамика Южного и Среднего Урала. Уфа: Даурия, 2000, 146 с.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи. М., 1971. 382 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т. 133).

Хворова И. В. Флишевая и нижнемолассовая формации Южного Урала. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 352 с. (Тр. ГИН АН СССР; Вып. 37).

Ahr W.M. The carbonate ramp; an alternative to the shelf model // Today's New Technology, Tomorrow's New Targets, Gulf Coast, Association Geological Societies Transactions, 1973. V. 23. P. 221-225.

Ahr W.M. Carbonate Ramps, 1973-1996: A Historical Review // Geol. Soc. London, Special Publication. 1998. V. 149. P. 7-14

Aronson R.B., Blake D.B. Global Climate Change and the Origin of Modern Benthic Communities in Antarctica // Amer. Zoologist. 2001. V. 41. P. 27-39.

Kammer T.W., Ausich W.I. The "Age of Crinoids": A Mississippian Biodiversity Spike Coincident with Widespread Carbonate Ramps // Palaios, 2006, V. 21, P. 238–248.

AMMONOID COMMUNITY FROM THEDOMBAR LIMESTONE (SOUTH URALS)

S.V. Nikolaeva

A unique ammonoid assemblage from the Upper Visean—Serpukhovian Dombar Limestone comes from a meridional stretch of crinoid limestones alternating with mudstones and wackestones overfilled with ammonoid shells and crinoids but with few brachiopods, gastropods, or corals. Most ammonoids recovered from the Dombar limestone had a shell shape suggesting limited swimming abilty. Sedimentation in this basin was likely to have occurred in quiet settings with good circulation beneath a fair-weather wave base and in proximity to oceanic currents.

НОВЫЕ ДАННЫЕ О РАЗВИТИИ НЕКОТОРЫХ ЮЖНОУРАЛЬСКИХ АММОНОИДЕЙ В ПОЗДНЕМ КАРБОНЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ПОСТРОЕНИЯ АММОНОИДНЫХ ЗОНАЛЬНЫХ ШКАЛ ГЖЕЛЬСКОГО ЯРУСА

К.В. Борисенков

Всероссийский геологический институт им. А.П.Карпинского

borissenkov@mail.ru

В докладе представлены результаты исследований некоторых отдельных таксонов, рассматриваемых в современной системе, принятой ведущими отечественными специалистами по палеозойским аммоноидеям (Богословская и др., 1999). Эти данные были получены автором при обработке значительной коллекции, собранной в течение нескольких полевых сезонов сотрудниками ВСЕГЕИ под руководством А.В. Попова из разрезов верхнего карбона (главным образом гжельский ярус) Южного Урала.

Согласно современной систематике в позднем карбоне существовали два отряда аммоноидей Prolecanitida Miller et Furnish, 1954 и Goniatitida Haytt, 1884.

Первый менее разнообразный и представительный разделяется на два подотряда.

Более древний - подотряд Prolecanitina Miller et Furnish, 1954 представлен в верхнекаменноугольных отложениях только одним родом Boesites Miller et Furnish, 1940. Это очень сложная для установления внутренней структуры группа. Виды Boesites, существовавшие с московского по ассельский век, очень слабо отличаются друг от друга и наметить сколь либо устойчивую тенденцию развития внутри рода пока не удается. В наиболее верхних гжельских отложениях наблюдается значительно большее разнообразие форм раковин Boesites, по сравнению с нижней частью гжельского яруса, но в настоящее время представители этого рода не могут быть использованы для создания зональной шкалы, основанной на этапах филогенеза.

Другой подотряд — Medlicottiina Zakharov, 1984. Ранние его представители из надсемейства Pronoritaceae Frech, 1901, по степени сложности лопастнойлинииближеквышерассмотренномуподотряду. В позднем карбоне это рода Metapronorites Librovitch, 1938 и Neopronorites Ruzhencev, 1936. Согласно В.Е. Руженцеву (1949) они возникли в московском и начале оренбургского веков соответственно. Исследования А.В.Попова (1985), подтверждаемые наблюдениями автора показывают, что род Neopronorites появился раньше, почти в начале гжельского века, т.е. примерно в середине жигулевского века по Руженцеву. Появ-

ления этих родов в разрезе может быть использовано (и используется) для прослеживания отдельных стратиграфических уровней, но не для дробных зональных построений. Так, появление рода Neopronorites на рубеже касимовского и гжельского веков - важный признак, который может быть положен в основу разделения касимовского и гжельского комплексов аммоноидей. Некоторые сомнения вызывает вопрос о распространении рода Metapronorites — непосредственного предка Neopronorites. Есть основания предполагать, что род Metapronorites ss. характеризует только пермские отложения, а для московских и касимовских форм следует подобрать другое родовое название. В гжельских же отложениях развит один Neopronorites.

Рассматривая в целом надсемейство Pronoritaсеае можно отметить большой консерватизм этой группы. Лопастная линия этих аммоноидей принципиально не изменилась на протяжении почти трех геологических веков (Руженцев, Богословская, 1978).

Напротив, другое надсемейство Medlicottiaceae Karpinsky, 1889 за это же время эволюционировало очень динамично и дало целый ряд последовательностей из морфологически легко различимых форм. Древнейшим родом этого надсемейства был род Prouddenites Miller, 1930. Вероятно, он возник в конце московского века (Руженцев, 1949). В верхнем карбоне Южного Урала его представители обнаружены на отдельных уровнях в небольшом количестве. В самом конце каменноугольного периода он вымер, претерпев за все это время очень незначительные морфологические изменения. Для выделения дробных зон он вряд ли может быть использован. Тем не менее, Prouddenites традиционно используется для обоснования позднекаменноугольного возраста. Однако нельзя исключить «доживание» отдельных его представителей и в пермском периоде.

На рубеже среднего и позднего карбона в надсемействе Medlicottiaceae произошел значительный рост таксономического разнообразия. В это время, вероятно практически одновременно, возникли такие рода как Daixites Ruzhencev, 1941; Uddenites Bose, 1917; Uddenoceras Miller et Furnish, 1954; составляющие семейство Uddenitidae Miller et Furnish, 1940. По всей видимости, эта вспышка разнообразия была связана с новым удачным направлением развития привентральной стороны (Руженцев, 1949). На Южном Урале их виды являются отличными реперами отдельных стратиграфических уровней, но сравнительно малое число найденных раковин (а главное неравномерность их распределения в разрезах) создает проблемы при выявлении особенности развития родов и установления дробной зональности.

Следующим значительным событием стало появление рода Artinskia Karpinsky, 1926 ознаменовавшее начало развития семейства Medlicottiidae Karpinsky, 1889 - исключительно важная группа для биостратиграфии каменноугольных и пермских отложений. Однако в верхнем карбоне представители этого рода очень редки и замечания, высказанные выше относительно семейства Uddenitidae здесь еще более справедливы.

Заканчивая обзор пролеканитид можно сделать вывод, что для построения зональной шкалы гжельского яруса наиболее предпочтительным выглядит род Uddenites.

Отряд Goniatida Haytt, 1884 гораздо более разнообразная в таксономическом и численном отношении группа. В позднем карбоне два подотряда: Тогпосегаtina Wedekind, 1918 и Goniatitina Haytt, 1884. Первый представлен на Южном Урале только одним видом Neoaganides rectilobatus Ruzhencev, 1950 редко встречающимся на отдельных уровнях. Внешний облик и таксономический состав фауны аммоноидей в каменноугольном периоде определяет подотряд Goniatitina, который к началу позднекаменноугольной эпохи был уже очень разнообразен. Ниже обзор гониатитов идет по надсемействам.

Надсемейство Neodimorphocerataceae Furnish et Knapp, 1966 в верхнем карбоне Южного Урала представлено родом Neodimorphoceras Smith, 1925 и Pinnoceras Ruzhencev, 1947 из семейства Neodimorphoceratidae Furnish et Knapp, 1966 которые, впрочем, нуждаются в дополнительном изучении и возможно должны рассматриваться как один род (Borissenkov, 2004). Два вида на очень узком стратиграфическом интервале.

Надсемейство Thalassoceratidae Haytt, 1900 большая и достаточно разнообразная группа, широко представленная в верхнекаменноугольных отложениях. Среди других гонитатитов она резко выделяется зазубренностью лопастей, предвосхитившей зазубренность цератитов. Впрочем, наиболее древние представители из семейства Bisatoceratidae Miller et Furnish, 1957 еще не обладали зазубренными лопастями. Впервые представитель этой группы примитивных талассоцератоцей на Южном Урале отмечен А.В.Поповым (1985). По моему мнению, это Bisatoceras primum Miller et Owen, 1937 ранее извест-

ный только из вирджильских отложений Северной Америки. Эволюция рода протекала медленно, в основном в сторону увеличения глубины лопастей. Его представителей находят крайне редко, на отдельных, удаленных друг от друга стратиграфических уровнях. Поэтому вряд ли этот род можно использовать для зональных построений.

Значительно больший интерес для зональной биостратиграфии могут представлять потомки Bisatoceras, «настоящие» талассоцератоцеи из семейства Thalassoceratidae Hyatt, 1900) обладающие зазубренными лопастями. В позднем карбоне это рода Prothalassoceras Bose, 1917 и Aristoceras Ruzhencev, 1940.

Ha Южном Урале вначале появляется Prothalassoceras, а затем, через небольшой промежуток Aristoceras. На протяжении гжельского - ассельского веков эти два рода развивались параллельно и их раковины найдены в большом количестве, на многих уровнях. В развитии родов можно отметить те же тенденции, что и в развитии всего семейства Thalassoceratidae в целом, но проявившиеся менее ярко. Это, прежде всего, тенденция к увеличению степени зазубренности лопастей, а так же увеличению их размеров. Можно уточнить схему развития рода Aristoceras в пределах южноуральского бассейна. Aristoceras был боковой ветвью в развитии семейства и отделился в начале гжельского века от рода Eothalassoceras Miller et Furnish, 1940. Древнейший вид A. chkalovi Ruzhencev, 1940 положил начало еще двум видам, возникшим в середине и в конце гжельского века. В целом, несмотря на некоторую экстравагантность, род Aristoceras развивался примерно в том же направлении, что и все семейство Thalassoceratidae, в ходе развития которого лопасти расширялись, зазубренность возрастала, медиальное седло уменьшалось (Руженцев. Богословская 1978). Aristoceras - один из наиболее перспективных таксонов для построения зональной шкалы в верхнем карбоне.

Надсемейство Somoholitaceae Ruzhencev, 1938 к началу гжельского века имело уже большую историю. Морфологически лопастная линия представителей семейства была очень простой, всего восемь лопастей. Поэтому естественно, что в ходе эволюции, на разных этапах и в разных филетических ветвях, возникали очень схожие по строению отдельных элементов формы. Это обстоятельство часто приводило к ошибкам в систематике группы и к занижению биостратиграфической значимости отдельных таксонов. Впрочем, последнее замечание справедливо для многих палеозойских аммоноидей. Согласно классификационным схемам отечественных специалистов, в верхнем карбоне надсемейство было представлено четырьмя семействами.

Семейство Glaphyritidae Ruzhencev et Bogoslovskaya, 1971 представлено в верхнекаменно-

угольных отложениях Южного Урала, пожалуй, самым многочисленным по числу найденных раковин родом Glaphyrites Ruzhencev, 1936 объединяющим в настоящее время более 50(!?) видов. Столь значительное число видов, с одной стороны, может быть объяснено продолжительным временем существования рода (от серпуховского по ассельский век), а с другой - большой изменчивостью формы раковин. Вместе с этим, не прослеживается сколь либо отчетливой тенденции в развитии рода. Род Glaphyrites безусловно нуждается в тщательной ревизии и многие его виды должны стать синонимами. Трудно дать даже самую общую схему развития рода в позднем карбоне. В настоящее время для целей зональной биостратиграфии он непригоден.

Более перспективным в этом отношении кажется род Somoholites Ruzhencev, 1938; исходный в семействе Somoholitidae Ruzhencev, 1938. Несомненно, род Somoholites связан с Syngastrioceras Librovich, 1938 из среднего карбона. Последний таксон, впрочем, считается предком многих групп аммоноидей. позднего карбона. Появление Somoholites связано с появлением лир, что произошло, вероятно, в касимовским веке. Московские формы, относимые к этому роду, следует выделить в отдельный род. Подробно этот вопрос, а так же развитие семейства Somoholitidae в Уральском бассейне были рассмотрены ранее (Борисенков, 2002, 2004а).

Основное развитие надсемейства Neoicocerataceae Hyatt, 1900 приходиться на пермский период, а в позднем карбоне оно представлено только одним небольшим семейством Neoicoceratidae Hyatt, 1900, основоположенником которого был род Neoicoceras Hyatt, 1900 из среднего карбона. По всей вероятности, он был предком, широко представленного в гжельско-ассельских отложениях Южного Урала рода Eoasianites Ruzhencev, 1933. Время появления этого рода и ранняя история его развития не вполне ясны. Вероятно, он возник в московском веке, но можно предположить и более позднее время. С касимовского (миссурийского) века известен род Trohilioceras Plummer et Scott, 1937, который некоторыми исследователями рассматривается в качестве младшего синонима Eoasianites. К сожалению, он исследован неудовлетворительно, поэтому, по моему мнению, сейчас этот вопрос окончательно решить нельзя. Однако, основываясь на тенденциях развития рода Eoasianites в гжельском веке можно предположить следующие. В позднем карбоне было две ветви в развитии рассматриваемого семейства. Это род Trohilioceras и Eoasianites. Причем первый был более представительным, но вымер к началу гжельского века или немного позднее. Eoasianites в начале гжельского века, напротив, испытал толчок в развитии, в результате чего возникло две параллельные филогенетические ветви подрод E. (Eoasianites) Ruzhencev, 1933

и подрод E. (Paraeoasianites) Borissenkov, 2004. Однако, нельзя исключить и другого решения этого вопроса, которое предполагает длительное существование двух ветвей (Trohilioceras и Eoasianites) на протяжении всего позднего карбона (Борисенков, 2004б). Вышеупомянутые две ветви в развитии рода Eoasianites, таким образом, являются продолжением развития этих родов и, следовательно, подрод Paraeoasianites должен быть отнесен к Trochilioceras или выделен в качестве самостоятельно рода. Как бы то ни было, в гжельскую эпоху на Южном Урале эоазианиты развивались в двух направлениях. Первое (подрод Paraeoasianites) характеризовалось медленными темпами развития и, вероятно, шло в сторону увеличения инволютности раковины. Другое (подрод Eoasianites) характеризовалось постепенным упрощением общей организации. Этапы развития подрода были предложены в качестве основы для создания зональной шкалы гжельского яруса (Борисенков, 2003). Конечной стадией этой тенденции стало появление в начале ассельского века (или, возможно, в самом конце гжельского) рода Svetlanoceras Ruzhnecev, 1974, характеризующегося очень простым, даже примитивным строением лопастной линии и положившего начало развитию семейства Paragastrioceratidae Ruzhencev, 1951. Согласно этой схеме (Руженцев 1974, Руженцев, Богословская, 1978), Svetlanoceras был предком широко распространенного в нижнепермских отложениях рода Paragastrioceras Tchernow, 1907. Однако допустимо и другое предположение о возникновении Paragastrioceras, согласно которому он произошел непосредственно от Eoasianites, а точнее от подрода Paraeoasianites. Если же окажется, что последний связан с Trohilioceras, то намечается линия Trohilioceras-Paraeoasianites - Paragastrioceras. Косвенным подтверждением такой точки зрения, является большая схожесть первых представителей Paragastrioceras с гжельскими Eoasianites (Paraeoasianites) eximius Ruzhencev, 1950. Начало развития другого пермского семейства Metalegoceratidae Plummer et Scott, 1937 так же связано с родом Eoasianites и сопровождалось появлением дополнительных лопастей. Таким образом, в развитии рода возможно выделение третьего направления. Однако данные о морфологии раковины и лопастной линии гжельских представителей Eoasianites пока не подтверждают такого предположения (Борисенков, 2004б).

Список литературы

Богословская М.Ф., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б. Классификация и распространение позднепалеозойских аммоноидей // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М.: ПИН РАН, 1999. С.89-124.

Борисенков К.В. Эволюция уральских сомоголитов (Ammonoidea) на рубеже карбона и перми // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер.7. 2002. Вып.1 (\mathbb{N} 2). С.78-83.

Борисенков К.В. О некоторых пермских сомоголитидах (Ammonoidea) Урала // Палентол. журн. 2004а. №1 С. 19-25.

Борисенков К.В. Аммонойдные зоны гжельского яруса на Южном Урале и их межрегиональная корреляция. // Рег. геология и Мелаллогения. 2003. №19. С. 73-84.

Борисенков К.В. Развитие рода Eoasianites (Ammonoidea) на Южном Урале // Вестник СпбГУ 2004б. Сер.9 Вып.1 С. 29-34.

Попов А.В., Давыдов В.И., Донокова Л.М. и др. К стратиграфии гжельского яруса Южного Урала // Советская геология. 1985. № 3. С. 57-67.

Руженцев В.Е. Систематика и эволюция се¬мейств Pronoritidae Frech и Medlicottiidae Karpinsky // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1949. Т.19. 206 с.

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

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидеи: Поздненамюрские аммоноидеи // Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР. 1978. Т.167. 339 с.

Borissenkov K.V. New dates for the Upper Carboniferous (Pennsylvanian) genus Neodimorphoceras (Ammonoiodea) // Absrtacts for the Sixth International Symposium Cephalopods —Present&Past. Fayeteville 2004. P.27-28.

NEW DATA ON THE EVOLUTION OF SOME UPPER CARBONIFEROUS AMMONOIDS FROM THE SOUTH URALS, AND PROSPECTS FOR GZHELIAN AMMONOID SCALES

K.V. Borissenkov

Recent data of the most important groups of the Late Carboniferous ammonoids from the South Urals are reviewed. Prospects for building zonal scales based on the succession of the Upper Carboniferous ammonoid genera are discussed.

ОСОБЕННОСТИ ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОЗДНЕТРИАСОВЫХ НАУТИЛИД И БИОГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ ПОЗДНЕТРИАСОВЫХ АКВАТОРИЙ

Е.С. Соболев

Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, Новосибирск SobolevES@uiggm.nsc.ru

Прослеживаются основные закономерности географического распределения наутилид в позднем триасе, на основании которых предлагается схема палеозоогеографического районирования позднетриасовых морей по наутилидам.

В основу районирования положен фаунистический принцип, учитывающий пространственное размещение разных таксонов и историю их формирования. Основным критерием выделения определенных палеобиогеографических подразделений (или биохорий) принят систематический ранг специфических (эндемичных) групп. При этом ранг биохорий не обязательно связан напрямую с рангом таксонов. Критерии, по которым выделяются конкретные биохории, познаются эмпирически, в результате последовательного сравнения систематического состава фауны из разных бассейнов и с учетом специфики исследуемой группы и динамики её исторического развития. Большое значение для выделения биохорий имеют и отрицательные признаки — отсутствие ряда таксонов, обычно родового и семейственного рангов.

По триасовым наутилидам довольно уверенно выделяются биохории первого порядка, в качестве которых принимаются области, т. е. территориально ограниченные акватории, обладающие единством систематического состава фауны и общностью её происхождения. Возникновение областей обусловлено в значительной степени климатическим фактором (и в первую очередь температурой морских вод) и длительностью времени изоляции.

Биохории первого ранга, как установлено в процессе изучения триасовых наутилид, характеризуются почти полным эндемизмом видов и появлением специфических таксонов родового и семейственного рангов.

В пределах областей устанавливается несколько территориально разобщенных сообществ, которые условно названы провинциями. Они имеют определенные отличия в систематическом составе фауны и более низкий по рангу эндемизм по сравнению с областями.

Во всех современных схемах палеозоогеографического районирования триасовых акваторий, разработанных по разным группам беспозвоночных, различаются Тетическая, Бореальная и Нотальная области.

В эпоху среднего триаса, наряду с фауной наутилид Тетиса, формируются специфические сообщества в акваториях, расположенных к северу и к югу от этого бассейна, и уже с этого времени по наутилидам могут быть выделены три палеозоогеографические области: Тетическая, Бореальная и Нотальная.

В карнийском веке биостратиграфическая дифференциация наутилид усиливается, более четко обособляются области. Только для Тетической области, простирающейся в этом веке от Альп до Индонезии и далее, вплоть до Запада Северной Америки, свойственны семейства Encoiloceratidae, Grypoceratidae и Syringonautilidae. Из 24-х родов наутилид, известных в карнийском веке, в Бореальной области, включающей, кроме Северо-Восточной Азии, Свальбард и Арктическую Канаду, встречены представители только шести, причем половина из них относится к эндемичным родам. Роды, имеющие более широкое распространение (Germanonautilus, Proclydonautilus), в Бореальной области представлены исключительно местными видами. В Нотальных бассейнах (Новая Зеландия) карнийские наутилиды крайне редки и однообразны, сюда не проникали таксоны-индикаторы Тетической области. Наутилиды Нотальной области характеризуются эндемичными видами родов Proclydonautilus и Cenoceras. Последний род имел в карнийском веке, вероятно, биполярное распространение.

Наряду с таксономическими различиями карнийских фаун наутилид разных широт отмечается определенная географическая дифференциация морфологии этой группы. Так, бореальные виды, относящиеся к разным родам, представлены исключительно гладкими формами, тогда как в тетических районах распространены многие резкоскульптированные роды (Trachynautilus, Phloioceras и др.). Второй отличительной чертой бореальных видов различных родов является инволютность раковины. В этом регионе полностью отсутствовали эволютные формы, широко распространенные в низких широтах. Наконец, даже при самом общем сравнении комплексов наутилид разных областей можно отметить относительно большие размеры раковин у северных видов.

В области Тетиса устанавливаются две провинции: Альпийско-Карпатская и Гималайско-Индонезийская. Обе провинции отличаются значительным эндемизмом видов и редкими эндемичными родами. Для первой характерны роды Holconautilus и Trachynautilus, для второй — род Cosmonautilus.

Широкое присутствие специфического рода Cosmonautilus в комплексах карнийских наутилид Запада Северной Америки, вероятно, свидетельствует о существующих в это время тесных связях между фаунами наутилид данного региона и Гималайско-Индонезийской провинции.

Выявленные различия таксономического состава наутилид в западных и восточных регионах Бореальной области в карнийском веке позволяют выделить две палеобиохории второго ранга — Канадскую и Сибирскую провинции. Первая включает Арктическую Канаду и Свальбард, вторая — всю Северо-Восточную Азию. Наиболее отчетливые различия отмечены в раннем карнии, когда провинции характеризовались разными родовыми составами. В западных частях Бореальной области в это время были характерны роды Germanonautilus и Grumantoceras, а в восточных — род Sibyllonautilus. Для позднего карния провинциальные различия наутилид не столь отчетливы и проявлены на видовом уровне.

Биохории второго ранга в Нотальной области не устанавливаются.

В норийском веке фауны наутилоидей Тетической, Бореальной и Нотальной областей достигают максимальных различий. Тетическая область попрежнему характеризуется высоким разнообразием наутилид. Здесь продолжают развиваться грипоцератиды, сирингонаутилиды и лироцератиды, полностью отсутствующие в регионах, расположенных к северу и к югу от Тетиса и, кроме того, появляются эндемичные гонионаутилиды. Бореальная область в норийском веке прослеживается в Северо-Восточной Азии, Приморье и Японии. Здесь развивалась генетически связанная с бореальной карнийской, сильно обедненная по сравнению с Тетисом специфическая фауна, в которой преобладают тайноцератиды и клидонаутилиды, представленные в основном эндемич-

ными видами. В середине века появились сиберионаутилиды, характерные только для этой области. Нотальная область, зафиксированная по материалам с Новой Зеландии и Новой Каледонии, как и Бореальная область, отличается от Тетической крайне низким систематическим разнообразием наутилид. Норийские наутилиды этой области представлены местными видами, известных с карнийского века родов Proclydonautilus и Cenoceras.

В пределах Тетической области сохраняется Альпийско-Карпатская провинция, охватывающая, кроме Альп и Карпат, Крым, Кавказ и Памир. Эта провинция характеризуется значительным количеством специфических родов (Juvavionautilus, Oxynautilus, Clymenonautilus, Gonionautilus) и видов. Еще более резко в норийском веке обособляется Гималайско-Индонезийская провинция, в которой, наряду с только ей свойственным комплексом видов, появляется большее количество специфических таксонов более высокого ранга (роды Indonautilus, Callionautilus). Возрастающие на протяжении позднего триаса различия между Альпийско-Карпатской и Гималайско-Индонезийской провинциями, возможно указывают на происходящую в это время дифференциацию фауны наутилоидей противоположных северной и южной прибрежных зон Тетиса.

Наутилиды норийского века Запада Северной Америки изучены крайне слабо и имеющиеся сведения явно недостаточны для их биогеографического анализа.

В пределах Бореальной и Нотальной областей в норийском веке дифференциация наутилид не устанавливается.

На рубеже нория и рэта происходит резкое сокращение систематического состава и численности наутилид. Находки рэтских наутилид во всём мире настолько редки, что имеющиеся данные не позволяют проводить по ним зоогеографического районирования.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-05-64205).

GEOGRAPHICAL DIFFERENTIATION OF LATE TRIASSIC NAUTILIDS AND BIOGEOGRAPHY OF LATE TRIASSIC BASINS

E.S. Sobolev

Major patterns of geographical distribution of the Late Triassic nautilids are discussed and a paleozoogeographic scheme of the Late Triassic seas defined by the distribution of nautilids is proposed. Three biochores of the highest rank (the Tethyan, Boreal and Notal Realms) are recognized. Four subordinate biochores are interpreted as provinces — the Alpine-Carpathian and Himalayan-Indonesian (in the Tethyan Realm), and Canadian and Siberian (in the Boreal Realm).

ПЕРВАЯ НАХОДКА ARCTOCEPHALITES (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA) В СРЕДНЕЙ ЮРЕ БАССЕЙНА ПЕЧОРЫ

В.В. Митта

Палеонтологический институт PAH mitta@paleo.ru

Первые находки аммонитов подсемейства Arctocephalitinae Meledina, являющегося предковым для всех остальных представителей обширного семейства Cardioceratidae Siemiradzki, были сделаны в бассейне р. Печора более полутора столетий назад. А.А. Кейзерлинг описал с р. Ижма Ammonites ishmae n. sp. [=Arcticoceras ishmae (v. Keyserling, 1846)]). Этот таксон стал позднее видом-индексом одной из зон т.н. «бореального бата»; арктикоцераты и их филогенетические предшественники арктоцефалиты были описаны из многих других высокоширотных районов земного шара — Восточной Гренландии, Севера и Северо-Востока Сибири, Арктической Канады и Аляски. Совсем недавно и неожиданно оба этих рода были обнаружены на юго-востоке Русской платформы, в Саратове (Митта, Сельцер, 2002), что в корне изменило сложившиеся представления о глобальности батской регрессии. Однако вплоть до настоящего времени представители рода Arctocephalites оставались неизвестными из бассейна Печоры — самыми древними юрскими отложениями здесь считались со времен Кейзерлинга слои (или зона) с Arcticoceras ishmae.

В 2006 г. нами были проведены геологические работы на речке Дрещанка (правый приток Ижмы ниже д. Аким; рис. 1), недалеко от порогов Сердце (откуда был описан вид Кейзерлинга). В итоге удалось детально изучить около десятка обнажений средней юры, от устья речки к ее верховьям. Ниже приводится обобщенное описание сводного разреза (снизу вверх, рис. 2):

0. Алевролит серый и светло-серый, слюдистый, с прослоем песка серого среднезернистого слабо глинистого (0.1 м), с многочисленными растительными остатками и редкими мелкими двустворками. Мошность более 0.35 м.

Слой наблюдался исключительно под водой. Ровная плоская поверхность дна речки (без фарватера) на этом участке свидетельствует о коренном залегании этого слоя.

1. Глина темно-серая, включениями и прослоями серая алевритистая, с частыми стяжениями пирита и углистыми остатками (1а), вверх по разрезу переходящая в алеврит и песок серый глинистый мелко- и среднезернистый(1b), иногда с прослоями аргилли-

тов темно-серых сидеритизированных. В кровле слоя песок обохрен до желтовато-бурого. Из сл. 1а происходит, по-видимому, Arctocephalites arcticus (Newton); из кровли слоя 16 — также найденный не in situ аммонит, переходный от Arctocephalites к Arcticoceras. Общая мощность до 3.9 м.

2. Песчаник серый, с поверхности желтовато-бурый, мелко- и среднезернистый, плитчатый, известковистый. Встречены многочисленные обугленные древесные остатки, раковины двустворок, ростры белемнитов, реже брахиоподы (теребратулиды) и гастроподы. Аммониты: Arcticoceras ishmae (v. Keyserling) (in situ), A. harlandi Rawson (найдены в осыпи). Мощность до 2.1 м.

Выше залегают светлые кварцевые пески с прослоем (до $0.3\,\mathrm{m}$) ледниковых галек и валунов в основании; мощностью до $5\,\mathrm{m}$.

Слои 1 и 2 представляют собой части единого цикла осадконакопления, без видимых перерывов. Границы между слоями 1а, 16 и отчасти 2 постепенные, выраженные не резко — обычно с прослоями следующего слоя в кровле предшествующего.

Как видно из описания, только в слое 2 найдены аммониты in situ. Arcticoceras ishmae найдены в коренном залегании в обнажении № 6, в верхней части песчаников, выступающих над поверхностью воды на 1.1 м. В обнажении № 5, где вскрыта вся толща этих песчаников (1.5-2.1 м; возможно, верхи срезаны четвертичными осадками), аммониты in situ найти не удалось. Но в осыпи подобраны несколько экземпляров Arcticoceras harlandi Rawson, по матриксу безусловно происходящих из слоя 2 (его нижней части?). Кроме того, тут же найден аммонит, по форме раковины и скульптуре переходный от Arctocephalites freboldi (Spath) к Arcticoceras harlandi Rawson. У этого экземпляра, выполненного в целом песчаником слоя 2, в пупке одной стороны была «пробка» из алевритов кровли слоя 1. Можно предположить с достаточным основанием, учитывая также его «переходный» облик, что аммонит этот выпал из кровли сл. 1 - подошвы сл. 2.

С учетом всех этих обстоятельств представляется обоснованным вывод о возрасте слоя 2— это зона Arcticoceras ishmae, и нижняя граница зоны проходит по подошве песчаника. Зона ishmae издавна выделя-

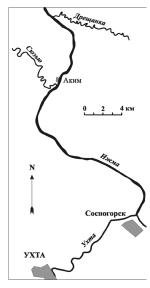


Рис. 1. Схема расположения района полевых работ

лась в бассейне Печоры, пока С.В. Меледина не предложила рассматривать этот интервал разреза как «слои с А. ishmae и A. harlandi, поскольку зональный состав видов в песчаниках, вскрытых в руч. Дрещанка, свидетельствует о конденсированном характере осадков, фактически объемлющих две зоны: А. harlandi и A. ishmae» (Меледина, 1994, с. 120). Однако наши наблюдения противоречат этим выводам — аммониты в песчаниках встречаются нечасто (1 экз. на 3-4 кв. м поверхности); раковины захоронены субгоризонтально, нередко прекрасной сохранности с полной жилой камерой и устьем. Никаких признаков конденсации ис-

копаемых в этих отложениях мы не заметили. Совместно с типичными A. ishmae изредка встречаются экземпляры с морфотипом, присущим A. harlandi; что вполне нормально для последовательных фаунистических горизонтов. Дж. Калломон выделяет в Восточной Гренландии — эта схема де-факто является бореальным стандартом, единую зону ishmae с фаунистическими горизонтами harlandi, ishmae α , ishmae β , и crassiplicatum (Callomon, 1993). По нашим представлениям, песчаник слоя 2 Дрещанки содержит ископаемые первых трех (инфрасубзональных) подразделений этой зоны.

Самый интересный аммонит найден нами (к сожалению, не in situ) на обнажении № 3, на глине слоя 1а (видимой здесь над урезом воды мощностью 1.7 м). Этот экземпляр (рис. 3) принадлежит к роду Arctocephalites. Сохранность аммонита (полностью пиритизированный фрагмокон, немного деформированный в передней части) со всей определенностью указывает на происхождение его из глины сл. 1а — только в этом интервале встречены стяжения пирита. Форма раковины, скульптура — по всем этим параметрам аммонит отождествляется с видом A. arcticus (Newton) (см. Newton et Teall, 1897, табл. 40, фиг. 1, 1а — лектотип, и фиг. 2, 2а). В этом случае слой 1а представляет собой зону arcticus, а слой 16 — зону greenlandicus; что вполне согласуется как с положением остальных аммонитов с Дрещанки, так и с восточно-гренландской схемой. Зона greenlandicus Восточной Гренландии сопоставляется нами (Mitta, 2005) с нижней зоной батского яруса на Русской платформе — зоной besnosovi; соответственно, граница слоев 1a и 16 на Дрещанке может рассматриваться как граница байоса и бата на Печорском Севере.

Обнажения в бассейне Ижмы посещались в разные годы многими исследователями. Описание разрезов на Дрещанке содержится в сводке по юре Севера СССР (Сакс и др., 1976) и монографии С.В. Мелединой (1987). В этих работах описываются два слоя песчаника с Arcticoceras ishmae — мощностью до 2.5 м (нижний), и 1.75 м (верхний), разделенных глинисто-песчано-алевритовой пачкой мощностью 2.8 м без аммонитов. Обычно толша пород такого состава и мощности (более 7 м суммарной!) в платформенных областях может быть подразделена на несколько биостратонов. Наши наблюдения показали, глинисто-песчано-

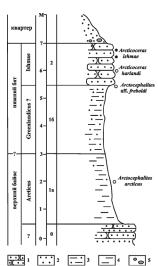


Рис. 2. Сводный разрез «бореального бата» на реч. Дрещанка. Условные обозначения: 1- песчаник и алевролит; 2- песок; 3- глинистый песок; 4- глина; 5- валуны и галька. Светлыми кругами показаны аммониты,

найленные не «in situ».

алевритовая пачка относится к пограничным зонам байоса и бата, непосредственно предшествующим в разрезе зоне ishmae; к последней относится только песчаник, залегающий выше. За «нижний слой песчаника с Arcticoceras ishmae» сибирскими коллегами, скорее всего, был принят верхний, оползший блоком в основание разреза. Возможно, ошибочному сопоставлению способствовал также перепад высот — в обнажениях ближе к устью речки песчаники зоны ishmae залегают в двух—трех метрах выше уреза воды, а выше по реке опускаются к водной поверхности и ниже ее.

На основании наших наблюдений на Дрещанке можно сделать следующее заключение по стратиграфии «бореального бата» бассейна Печоры:

- 1. Песчаник с Arcticoceras ishmae и A. harlandi относится к зоне Arcticoceras ishmae (нижний бат); подошва песчаника является нижней границей этой зоны, которую следует восстановить в стратиграфических схемах района;
- 2. Глинисто-песчано-алевритовая пачка относится к пограничным зонам байоса и бата: глины нижней части относятся к зоне Arctocephalites arcticus верхнего байоса по находке вида-индекса; алевриты и пески верхней части по положению в разрезе (учитывая отсутствие видимых перерывов и предполагаемое происхождение из кровли слоя Arctocephalites aff. freboldi) должны соответствовать зоне greenlandicus батского яруса);

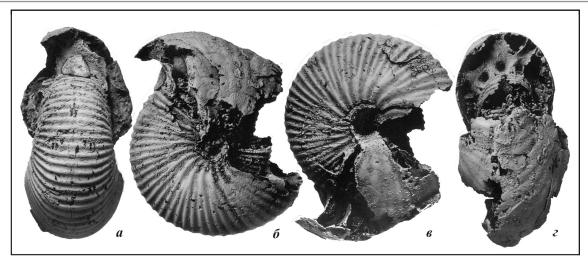


Рис. 3. Arctocephalites arcticus (Newton), ПИН РАН, экз. № 5029/051, фрагмокон в натуральную величину. Республика Коми, Сосногорский р-н, левый берег реч. Дрещанка, обнажение № 3; верхний байос, зона Arctocephalites arcticus. Сборы автора, 2006 г.

3. Залегающие ниже алевролиты с прослоями песков датируются более ранними осадками байоса.

Выражаю свою искреннюю признательность Джону Калломону (Лондон) за консультации по аммонитам и биостратиграфии юры. Я сердечно благодарен также своим полевым товарищам — Андрею Ступаченко (Москва), Оливеру Нагелю (Радеберг, Германия) и Штефану Грабенштайну (Бодельсхаузен, Германия) за дружескую помощь в описании разрезов и поисках фауны.

Работа выполнена в рамках программы Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы», проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя». Статья является также вкладом в проект International Geoscience Program IGCP 506 «Marine and Non-marine Jurassic».

Список литературы

Меледина С.В. Аммониты и зональная стратиграфия келловея суббореальных районов СССР // М.: Наука, 1987. 182 с.

Меледина С.В. Бореальная средняя юра России (аммониты и зональная стратиграфия байоса, бата и келловея) // Новосибирск, Наука, 1994. 184 с.

Митта В.В., Сельцер В.Б. Первые находки Arctocephalitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИ геол. Саратовск. ун-та. Нов. сер. 2002. Т. 10. С. 12—39.

Сакс В.Н. (ред.) и др. Стратиграфия юрской системы Севера СССР. М., Наука, 1976. 436 с.

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

Keyserling A. von. Geognostische Beobachtungen // Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Reise in das Petschora-Land im Jahre 1843. St. Petersb., 1846. S. 149–406.

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

Newton E.T., Teall J.H.H. Notes on a collection of rocks and fossils from Franz Josef Land, made by the Jackson-Harmsworth Expedition during 1894–1896 // Quart. Journ. Geol. Soc. London, vol. 53, 1897. P. 477–518.

THE FIRST DISCOVERY OF ARCTOCEPHALITES (CARDIOCERATIDAE, AMMONOIDEA) FROM THE MIDDLE JURASSIC OF THE PECHORA BASIN (NORTHERN RUSSIA)

V.V. Mitta

The results of the field work on the Boreal Bathonian sections in the Ishma River (Pechora Basin) are presented. Arcticoceras ishmae and A. harlandi are here recorded from the sandstones of the Ishmae Zone of the «Boreal Bathonian», equivalent to the upper part of the standard Lower Bathonian. Below, Arctocephalites arcticus (Newton) is found loosely in the lower part of the series of sandy clay and argillaceous sand. This species indicates the Arcticus Zone, upper zone of the standard Bajocian (in the author's opinion). The upper part of this series probably corresponds to the Greenlandicus Zone (as an equivalent of the lowest zone of the standard Bathonian). The zonal succession studied is very similar to that of Eastern Greenland.

Морфология и методы ее изучения

МОРФОМЕТРИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ В ИЗУЧЕНИИ АММОНОИДЕЙ

М.С. Бойко

Палеонтологический институт PAH boiko@paleo.ru

Морфометрические методы давно и с успехом используются при изучении аммоноидей. Существует значительное число подходов к применению этих методов, сообразно тем или иным поставленным залачам.

Одним из наиболее рациональных способов изучения и представления результатов изучения спиральных раковин беспозвоночных и аммоноидей, в частности, является методика Д. Раупа. На основе трех простых параметров (т.н. рауповские параметры): S (форма сечения оборота), D (степень инволютности) и W (форма спирали) можно описать весь спектр геометрии планоспиральной раковины. Совокупность этих трех параметров позволяет создавать объемные компьютерные модели практически любых мономорфных и значительной части гетероморфных раковин. Результаты применения этой методики могут быть представлены в виде скаттердиаграмм, на которых каждая конкретная раковина имеет свою точку в области морфологических признаков. Составленные этим способом скаттер-диаграммы позволяют оценивать соотношение таксономического (количество точек) и морфологического (распределение точек) разнообразия комплексов аммоноидей. В большинстве работ основное внимание уделялось анализу отношения пары параметров D и W, которое можно интерпретировать как показатель плавучести. (Барсков, 1989; Nikolaeva, Barskov, 1994; Saunders, Work, 1996 и др.).

Другой подход к описанию морфологического разнообразия раковин аммоноидей был предложен Р. В. Кутыгиным (1998). Используя в целом схожую идею, в своих построениях он использовал традиционную систему измерений, применяемую при монографических описаниях аммоноидей. Форма раковины в этом случае оценивается через два признака -Ду/Д (относительный диаметр умбилика) и Ш/Д (относительная ширина раковины). Определенным достоинством этого подхода является простота сбора данных, без необходимости пересчета измерений, сделанных другими авторами, или проведения новых измерений. С математической точки зрения и рауповские параметры, и традиционные методы измерения аналогичны, алгоритм пересчета одних в другие был в свое время предложен И. А. Ванчуровым (1975).

На основании сочетания принятых парамет-

ров Кутыгиным была построена таблица, включающая 35 возможных мономорфных морфотипов, для обозначения которых использованы как традиционные типологические названия (Руженцев, 1962), так и некоторые новые. Методика Кутыгина более проста, способ представления результатов в виде графиков кажется более наглядным, чем рауповские скаттер-диаграммы. С другой стороны, отсутствие в его построениях информации о высоте сечения оборотов не дает возможности в полной мере оценить объем и форму жилой камеры, что важно для оценки эффективности локомоции. Данный метод, после некоторой модификации был опробован автором настоящей статьи (Boiko, 2005), но в дальнейшем, при исследовании большого материала и расширении круга задач, его пришлось еще больше модернизировать.

Нами предлагается новый способ применения рауповских параметров для описания геометрии раковины аммоноидей, который позволяет совместить морфологический и экологический типологические подходы.

При традиционном применении методики Раупа три параметра рассматриваются попарно на двух графиках, что затрудняет оценку и сравнение общей морфологии каждого из анализируемых экземпляров и морфотипов. Разработанный способ позволяет отобразить все три параметра на одном графике. По одной из осей откладывается параметр D (степень инволютности оборотов), по другой отношение W (скорость расширения оборотов, форма спирали)/ S (высота оборотов). Возрастание параметра D следует рассматривать как показатель относительной ширины умбилика; большие значения W/S указывают на широкое и низкое сечение оборотов, малые — на узкое и высокое. Таким образом, разнообразие морфологии было сведено к 9 основным морфотипам, адекватно описывающим планиметрию раковины аммоноидей. Этот подход, но нашему мнению, позволяет достаточно наглядно и полно проанализировать таксономическое и морфоэкологическое разнообразие конкретных комплексов аммоноидей и проследить его динамику во времени и пространстве. Поскольку экологические характеристики аммоноидей могут быть с определенной достоверностью определены по морфологическим особенностям раковины, то экологическая структура сообществ аммоноидей

СОВРЕМЕННЫЕ ПРОБЛЕМЫ ИЗУЧЕНИЯ ГОЛОВОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ

Табл. 1 Морфо-экологическая типология раковин аммоноидей

морфотип	название	батиметрическая зона	экологический тип	питание	комментарии
	оксикон	сублитораль	нектобентосный	хищник	прочность — низкая плавучесть — низкая скорость — низкая маневренность — высокая
00	пахикон	глубоководная	бентопелагический, нектонный	падалеяд, бентофаг	прочность — высокая плавучесть — низкая скорость — высокая маневренность — средняя
	сферокон	глубоководная	бентопелагический	падалеяд, бентофаг	прочность — высокая плавучесть — низкая скорость — низкая маневренность — низкая
	платикон	сублитораль	нектобентосный	микрофаг	прочность — низкая плавучесть — средняя скорость — низкая маневренность — средняя
	дискокон	пелагиаль	нектонный	хищник	прочность — средняя плавучесть — средняя скорость — средняя маневренность — средняя
	кадикон	глубоководная	бентопелагический, бентосный	падалеяд, бентофаг	прочность — средняя плавучесть — средняя скорость — низкая маневренность — низкая
	офиокон	эпипелагиаль	планктонный	планктонофаг	прочность — средняя плавучесть — высокая скорость — средняя маневренность — высокая
	апертикон	эпипелагиаль	планктонный	планктонофаг	прочность — низкая плавучесть — высокая скорость — низкая маневренность — низкая
	латикон	эпипелагиаль	планктонный	планктонофаг	прочность — низкая плавучесть — высокая скорость — низкая маневренность — низкая

может быть выявлена по соотношению морфотипов, выделенных с помощью указанных параметров, и представленных в сообществах.

Результаты изучения морфологии, раковины аммоноидей и предполагаемая адаптивная (экологическая) интерпретация, обусловленная особенностями морфологии приведены на табл. 1.

Основными характеристиками, определяющими принадлежность цефалопод с наружной раковиной, действующей как газово-жидкостный поплавок, к той или иной жизненной форме должны являться:

- 1. Форма раковины, как параметр, определяющий гидростатику (положение центров приложения сил) и гидродинамику (поведение в движущейся среде) и устойчивость к внешнему давлению.
- 2. Длина и сечение жилой камеры, как параметры рабочего тела движителя мантийной полости.
- 3. Строение гидростатического аппарата (сифона и перегородок), как параметр механизма плавучести.
- 4. Форма и размеры просвета устья, как параметр трофического поведения.

Исходя из этого, можно предложить следующую адаптивную интерпретацию основных типов формы раковины:

- форма раковины близкая к сферической свидетельствует о низкой плавучести, но высокой прочности, а, соответственно, о больших глубинах обитания;
- форма раковины близкая к змеевидной свидетельствует о высокой плавучести и невысокой прочности, и указывает на небольшие глубины обитания;
- узкая раковина свидетельствует о высокой маневренности;
- широкая раковина свидетельствует о низкой маневренности;
- короткая изометричная жилая камера указывает на развитые локомоторные способности и возможность охоты на относительно крупную добычу;

• длинная и уплощенная жилая камера указывает на невысокие скоростные характеристики и неспособность атаковать добычу крупного и среднего размера.

Работа выполнена при поддержке программы № 18 фундаментальных исследований Президиума РАН «Происхождение и эволюция биосферы» (Подпрограмма 2). Направление «Коэволюция абиотических и биотических событий » Проект «Коэволюционные процессы в морской пелагической биоте и ее ответ на абиотические изменения в критические эпохи палеозоя и мезозоя».

Список литературы

Барсков И.С. Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М.: Изд-во МГУ. 1989. 161 с.

Барсков И.С. Почему у аммоноидей сложные перегородки и лопастные линии? // Ископаемые цефалоподы: новейшие достижения в их изучении. М. 1999. С. 53—61.

Ванчуров И. А. О взаимосвязи признаков в процессе роста организмов // Палеонтол. журн. 1975. №3. С. 127—132.

Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 1998. № 1. С. 20—31.

Руженцев В. Е. Надотряд Ammonoidea. Общая часть// Основы палеонтологии. Головоногие 1. Изд-во Академии наук. 1962. С.252—255.

Boiko M.S. Morphological evolution and systematics of early Permian family Paragastrioceratidae (Ammonoidea) // Paleontol. Journ. V. 3. Suppl. 5. P. S587—S605.

Nikolaeva S.V., Barskov I. S. Morphogenetic trends in the evolutions of Carboniferous ammonids // Neues Jarbuch fr Geologic und Pal ontologie. 1994. Abhandlungen. 193. P. 401-418.

Saunders B. W., Work D.M. Shell morphology and suture complexity in upper carboniferous ammonoids // Paleobiology. 1996. V. 22. №2. P. 189–218.

Raup D.M. Geometric analysis of shell coiling: General problems // J. Paleontol. 1967. V. 47, N 1. P. 556–574.

MORPHOMETRIC METHODS IN AMMONOID STUDIES

M.S. Boiko

A new approach to morphometric ammonoid studies based on the synthesis of several previously proposed methods, and a new morphoecological typology of ammonoid shells are proposed

О ПРИМЕНЕНИИ БИОМЕТРИИ ДЛЯ ВЫЯВЛЕНИЯ ОСОБЕННОСТЕЙ ОНТОГЕНЕЗОВ РОСТРОВ БЕЛЕМНИТОВ РОДА HIBOLITHES MONTFORT, 1808 И РЕШЕНИЯ СИСТЕМАТИЧЕСКИХ ЗАДАЧ

А.П. Ипполитов

Московский Государственный Университет им. М. В. Ломоносова ippolitov.ap@gmail.com

Введение. В настоящее время не существует единой схемы описания для описания ростров белемнитов веретеновидной формы. Данная работа ставит целью, во-первых, предварительную оценку возможности использования биометрического подхода для изучения онтогенеза ростров рода Hibolithes и использования системы измерений для решения систематических задач, во-вторых, выявление особенностей онтогенезов у юрских представителей Hibolithes, как частных, относящихся к отдельным видам, так и общих. Автор выражает благодарность М. А. Рогову за помощь при сборе фактического материала и определения возраста вмещающих пород и И. С. Барскову за ряд ценных замечаний и исправлений, внесенных в рукопись.

Материал. Изучались ростры белемнитов, собранные автором в разрезах Дубки (Саратовская обл., верхний келловей, зона Q. lamberti — нижний оксфорд, зона mariae) Змеинка (Рязанская обл., среднийверхний келловей, зоны E. coronatum — P. athleta),

Puc. 1. Схема измерений ростров Hibolithes

Дядьково (Рязанская обл., средний келловей), Городище (Ульяновская нижневолжский подьярус, зона І. pseudoscythica, п / з о н а tenuicostatum, фаун. гор-т А. neoburgense), также материалы коллекций П. Герасимова, хранящиеся Палеонтологическом институте РАН (колл. № 5135), а также В. Густомесова (Государственный геологический музей им. В. И. Вернадского), представленные сборами из многих местонахождений. Всего изучено 224 экземпляра, сохранность которых допускает проведение биомет-

рических исследований по описанной ниже методике.

В резуль-

тате изучения разнообразия представителей рода Hibolithes Montfort, 1808, происходящих из средне- и верхнеюрских отложений Русской платформы, нами было уста-

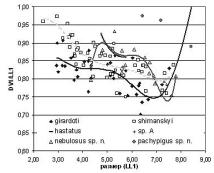


Рис. 2. Онтогенетические изменения степени сжатия dv1/ll1 у келловейских Hibolithes. Апроксимационные кривые — графики полиномиальных функций.

новлено наличие трафики полиномиальных функции. 15 видов и морф, относящиеся к 3 подродам. В настоящей работе мы не будем обсуждать вопросы систематики данной груп-

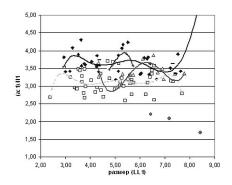
пы, и ограничимся приведением списка установленных видов. Он включает:

Н. (Hibolithes) hastatus (Blainville, 1827), H. (H.) subhastatus (Zieten, 1827), H. (H.) girardoti Loriol, 1902, H.

(H.) shimanskyi Gustomesov, 1976, H. (H.) nebulosus sp. n., Н. (Н.) sp. A и H. (H.) sp. B, H. (Hemihibolites) i v a n o v i Gustomesov, 1976, H. (H.) mniovnikensis Gerasimov litt.. (H.)sangensis semisulcatus

(Muenster,

1830),



sangensis (Boden, датерального удлинения ростра a:1/ll1 1911), H. (H.) ex. у келловейских Hibolithes. Условные gr. semisulcatus обозначения см. рис. 2

H. (H.) zitteli (Sintzow, 1877), H. (H.) pachypygus sp. n., H. (H.) trapezoides n. sp., H. (Suebibelus) surensis Gerasimov in litt.

Методы. Для ростров хиболитов с помощью штангенциркуля с ценой деления нониуса 0,02 мм были измерены следующие параметры (рис. 1):

R — длина сохранившейся части ростра

III — максимальный латеральный диаметр

dv1 — дорзовентральный диаметр в сечении максимального латерального диаметра

112 — максимальный дорзовентральный диаметр dv2 - латеральный диаметр в сечении максимального дорзовентрального диаметра

а:1 – расстояние от конца ростра до сечения

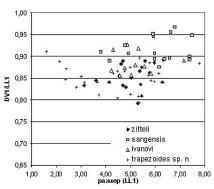


Рис. 4. Онтогенетические изменения степени сжатия dv1/ll1 у преимущественно оксфордских Hibolithes. Апроксимационные кривые и составляет 0,1 графики полиномиальных функций. мм.

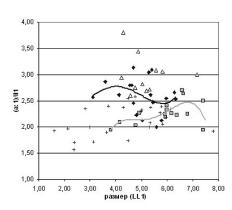
максимального латерального диаметра

a:2 - pacстояние от конростра πо сечения максимального дорзовентрального диаметра

Точность измерений для параметров а:1, а:2 несколько ниже остальных

Использо-

вались следующие производные характеристики:



dv1/111, dv2/112 - степень сжатия ростров в сечениях максимального патерального дорзовентральдиаметного ров, соответственно. Речь идет о степени латерального

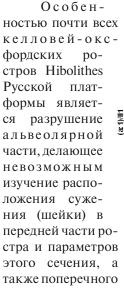
сжатия, то есть Рис. 5. Онтогенетические изменения латерального удлинения ростра (а:1)/111 для ростров с у преимущественно оксфордских Hibo- дорсовентральlithes. Условные обозначения см. рис. 4 ным сжатием, в частности,

представителей Hibolithes, увеличение значений dv/ll отвечает уменьшению уплощенности.

(a:1)/111 и (a:2)/dv2 — удлинение заднего конца, латеральное и дорсовентральное, соответственно.

После предварительного определения, измере-

ния и рассмотрения получендиаграмм ных ИЗ выборки были исключены аберрантные экземпляры (8 шт., или 3,57% от общего объема выборки).



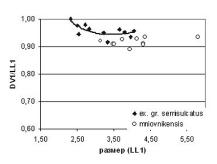
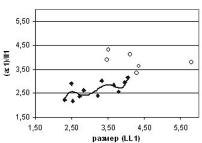


Рис. 6. Онтогенетические изменения степени сжатия dv1/ll1 у волжских Hibolithes



передней части ро- Рис. 7. Онтогенетические изменения латерального удлинения (a:1)/ll1 у волжских Hibolithes. Условные обозначения см. рис. 6

сечения в месте начала альвеолы. Эта же особенность сводит на нет использование длины ростра R и длины постальвеолярной части как общей характеристики размера, в качестве которой мы будем рассматривать значение максимального латерального диаметра (ll1). По-видимому, латеральное расширение имеет существенно большее значение для балансировки ростра, чем дорсовентральное.

Промежуточные расчеты и построение графиков проводились с помощью программы MS Excel.

Результаты

Некоторые особенности онтогенетических изменений ростров

Отмечавшаяся выше особенность – разрушение переднего конца ростра делает невозможным проведение онтогенетических исследований степени сжатия dv/ll по описанной в литературе методике (Барсков, Вейс, 1992). На сагиттальных сечениях возможно изучение онтогенетических изменений параметров dv2 и а:2. Изучение изменений II1 и а:1 на поперечных сечениях затруднительно из-за изгиба апикальной линии к брюшной стороне. Поэтому основным способом выявления онтогенетических изменений основных параметров у Hibolithes становится изучение этих параметров по выборкам, содержащим ростры различных размеров.

Результаты представлены на рис. 2-10. Как видно из рис. 2, у келловейских видов Н. (H.) girardoti, Н. (Н.) shimanskyi и Н. (Н.) nebulosus в онтогенезе несомненно устанавливается циклическое изменение степени сжатия на фоне общего снижения значений dv1/ll1. Количество циклов составляет до 2 у Н. (Н.) girardoti и Н. (Н.) shimanskyi при размере (ll1) от 3 до 7,5 мм. Самые мелкие ростры сжаты слабее, соотношение dv/ll меняется от 0,82 до 0,97; у крупных ростров всех трех видов dv1/ll1 составляет от 0,75 до 0,84 максимум. В онтогенезе видов — Н. (Н.) sp. А и Н. (Hemihibolites) расһурудиѕ — достоверно установлено наличие тренда к уменьшению парамера dv/ll. Для нижневолжского Н. (Н.) ех. gr. semisulcatus (Muenster, 1830) можно четко говорить о постепенном уменьшении dv1/ll1.

Латеральное удлинение a1/ll1 для H. (H.) girardoti, H. (H.) shimanskyi и H. (H.) nebulosus также меняется циклически, но определенного тренда не выявлено: удлинение и крупных, и мелких экземпляров примерно одинаково. Для H. (H.) girardoti и H. (H.) shimanskyi установлена прямая корреляция между степенью сжатия dv/ll и латеральным удлинением a1/ll1: сравнение рис. 2 и 3 показывает, что перегибы графиков во всех случаях совпадают. Это также показано на рис. 8 . Та же закономерность характерна и для нижневолжских H. (Hemihibolites) ex. gr. semisulcatus (рис. 9).

Для парывидов H. (H.) girardoti - H. (H.) shimanskyi почти точно (с незначительным сдвигом) совпадает положение максимумов и минимумов на графиках онтогенетических изменений dv1/ll1 и (a:1)/ll1. Это может

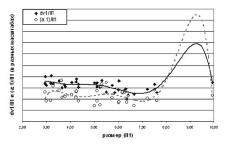


Рис. 8. Связь онтогенетических изменений dv1/ll1 и (a:1)/ll1 у Hibolithes (H.) shimanskyi

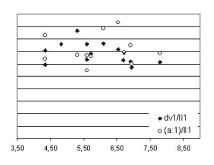


Рис. 9. Связь онтогенетических изменений dv1/ll1 и (a:1)/ll1 у Hibolithes (Hemihibolites) ex. gr. semisulcatus удлинения a:1/ll1.

служить дополнительным доводом в пользу того, что данные «виды» представляют собой не что иное, как половые диморфы (см. статью Ипполитова, 2006 в наст. сборнике).

В онтогенезе Н. (Н.) trapezoides при $111 = 4_{MM}$ блюдается четкий переход от уменьшения значений степени сжатия dv/ll к увеличению у более крупных ростров, а также постепенное слабое увеличение латерального

Для видов подрода Hemihibolites (H. (H.) sangensis, H. (H.) ex. gr. semisulcatus) отмечается слабое и постепенное увеличение значений a:1/ll1.

Таким образом, у нескольких видов юрских Hibolithes, в онтогенезе установлена цикличность изменений степени сжатия и латерального удлинения. Биологическое значение этих изменений и корреляция их с циклами абиотической природы остается невыясненной. Можно предположить что это связано с сезонными изменениями условий обитания, которые могут быть вызваны миграциями, сменой этологических особенностей животных, сменой характера воздействия абиотических факторов, либо с изменениями особенностей секреции мантии белемнитов. Возможно, подобная цикличность имеет место и у представителей других родов белемноидей.

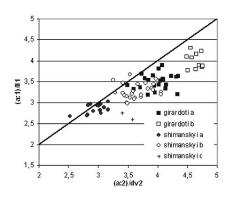
Направленные изменения формы ростра в онтогенезе ранее обсуждались Густомесовым (1974), который, рассматривая скачкообразные изменения, объяснять их изменениями образа жизни. Цикличность изменения признаков ранее не отмечалась.

Форма поперечного сечения придонных животных может в определенной степени отражать образ жизни пелагических животных. Дорсовентрально сжатые ростры характерны для придонных (нектобентосных) форм, округлые ростры без выраженных уплощений — для нектонных мезопелагических видов, слабо связанных с донными биоценозами. Действительно, как показано Густомесовым (1976б) сильно сжатые ростры приурочены к более мелководным отложениям. Ареалы же форм, обитавших и охотившихся исключительно в толще воды, слабо зависели от донных сообществ, и остатки этих видов могут встречаться в более глубоководных отложениях.

Применение графических методов для решения систематических задач

Из-за значительной изменчивости и малого количества измеряемых параметров определение ростров мелких хиболитов является непростой задачей. Так, несмотря на казалось бы, очевидные различия Н. (Н.) girardoti и Н. (Н.) shimanskyi, в массовом материале обнаруживаются довольно многочисленные экземпляры с переходными признаками. Из рассмотрения графиков, представленных на рисунках 2, 3 и 10, складывается впечатление, что разделение на виды на основании только морфометрических данных невозможно. Действительно, видовые определения возможно проводить только с учетом всех признаков ростра.

Из опробованных графических способов разделения хиболитов на морфы, наиболее удачным является построение двумерной диаграммы удлинений, на которой по осям координат откладываются значения латерального и дорзовентрального удлинений (a:1/ll1 и a:2/dv2). Поскольку утолщение ростра в задней части, характерное для Hibolithes, играет важную роль в балансировке животного, можно рассматривать со-



Pис. 10. Диаграмма удлинений для Hibolithes (H.) shimanskyi и H. (H.) girardoti

вокупность точек на диаграмме как некое адаптивное поле для данного вида. Степень сжатия dv1/ll1, как следует из рис. 2, варьирует в очень широких пределах для всех видов, и потому, скорее всего, несет меньшую адаптивную нагруз-

ку. Контуры полей могут в дальнейшем использоваться определения видовой принадлежности единичных экземпляров.

В других случаях такие графики позволяют разделить ростры одного вида на морфологические группы как у Н. (Н.) ех. gr. semisulcatus (Ипполитов, 2006 в этом сборнике). Кроме того, они могут способствовать обоснованию разделения на морфы, единственным отличием которых является величина удлинения, но при этом ни вентральное, ни латеральное удлинение по отдельности не могут служить основанием для разлеления.

Пример исследования структуры выборки видов (H. (H.) girardoti и H. (H.) shimanskyi) с помощью диаграммы удлинений представлен на рис. 10. На ней совокупности, соответствующие каждому из видов четко разделяются на два крупных адаптивных поля, выявляется также небольшое количество аберрантных форм. При этом на гистограммах распределения, построенных отдельно для значений a:1/ll1 и a:2/dv2, группы не выделяются. Соотношение экземпляров по двум главным группам составляет 1:2,2 и 1:1,7 для H. (H.) shimanskyi и H. (H.) girardoti, соответственно. Различий в стратиграфическом распространении данных форм на нашем, хотя и весьма немногочисленном материале, не выявляется: все они встречаются начиная с зоны jason до конца среднего келловея. Неравные соотношения в выборке свидетельствует, что данные группы, скорее всего, не могут быть объяснены с позиций наличия полового диморфизма. Их природа остается невыясненной и требует дальнейшего исследования на более представительном материале.

Выводы

- 1. Для представителей подрода Hibolithes (H. (H.) girardoti, H. (H.) shimanskyi и H. (H.) nebulosus, H. (H.) sp. A) и H. (Hemihibolites) расһурудиз в онтогенезе ростра выявлено постепенное уменьшение степени сжатия dv/ll
- 2. Для представителей подрода Hemihibolites (H. (Hemihibolites) sangensis, H. (H.) ex gr semisulcatus, H. (H.) zitteli) характерно увеличение dv1/ll1, по крайней мере, начиная с ll1=3 мм.
- 3. В онтогенезе видов (Hibolithes (H. (H.) girardoti, H. (H.) shimanskyi и H. (H.) nebulosus) выявлены циклические изменения параметров dv/ll и a:1/ll1.
- 4. В онтогенезе Н. (Hibolithes) girardoti и Н. (Н.) shimanskyi, Н. (Hemihibolites) ex. gr. semisulcatus выявлена прямая корреляция между онтогенетическими изменениями величин dv/ll и a:1/ll1
- 5. У большинства представителей подрода Hemihibolites онтогенетических трендов в изменении параметров dv/ll и a:1/ll1 не выявляется.
- 6. Построение и анализ двумерной диаграммы удлинений (связь (a:1)/ll1 и (a:2)/dv2) может служить важным инструментом для систематики хиболитов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №06-05-64284

Список литературы

Барсков И.С., Вейс А.Ф. Об онтогенезе некоторых раннемеловых белемноидей // Палеонт. журн. 1992. № 2. С. 58-70.

Ипполитов А. П. О возможном проявлении полового диморфизма у средне- и верхнеюрских белемнитов рода Hibolithes Montfort, 1808 Русской платформы. 2006.См. в наст. сборнике

Густомесов В. А. Форма и функция ростра Belemnoidea // Палеонт. журнал. 1974. № 4. С. 45-52.

Густомесов В. А. О позднеюрских белемнитах рода Hibolites Русской платформы // Палеонтологический журнал. 1976 а. \mathbb{N}_2 4. С. 51-60

Густомесов В. А. Белемниты в соотношении с фациями и развитием бассейна обитания // Бюллетень МОИП, отд. геологии. 1976 б. Т. LI (6). С. 107-117

Густомесов В. А. Белемниты в соотношении с фациями и развитием бассейна обитания // Бюллетень МОИП, отд. геологии. 1976 б. Т. LI (6). С. 107-117

BIOMETRIC APPROACH TO ONTOGENETIC STUDIES OF HIBOLITHES MONTFORT, 1808 AND ITS SIGNIFICANCE FOR CLASSIFICATION

A.P. Ippolitov

Ontogenetic curves drawn based on biometric data for Middle and Upper Jurassic species of the belemnite genus Hibolithes from Central Russia are discussed. The use of biometric graphs (in particular the elongation diagram) in the classification of Hibolithes is discussed.

КОЛИЧЕСТВЕННОЕ ОПИСАНИЕ ФОРМЫ ПОПЕРЕЧНОГО СЕЧЕНИЯ РАКОВИНЫ АММОНИТОВ НА ОСНОВЕ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНОГО ПОДХОДА

Д.Н. Киселев

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

Форма поперечного сечения оборотов (ФПСО) планоспиральных раковин аммонитов, как и других наружнораковинных головоногих, является важнейшим диагностическим признаком. Тем не менее, до сих пор не существует общепринятого количественного способа его описания. Широко используемое при описании видов отношение высоты оборота к ширине (относительная высота оборотов, устьевое отношение и пр.), является описанием пропорции поперечного сечения (ППС), и лишь косвенно выражает ФПСО. Общепринятые качественные способы описания ФПСО на основе понятийных формулировок и контурных рисунков не позволяют достаточно точно оценивать различия морфологически близких таксонов по этому признаку.

Существующие работы по количественному описанию ФПСО предлагают различные способы его выполнения: геометрическое моделирование на основе анализа числового ряда Фурье (Kuhl, Giardina, 1982; Liang, Smith, 1997; Bachnou, Hariri, 2004 и др.); выделение ориентиров (landmark) на раковине и их расположение относительно базальной линии в единой системе координат (Neige 1995; Neige et al. 1997; Neige 1999); использование дополнительных коэффициентов пропорций, например коэффициента вентральной заостренности (Saunders, Work, 1997; McGowan, 2004).

Характерной особенностью вышеприведенных способов является их выраженная нумеричность — измерение как самоцель на основе произвольно выбранных параметров. Поскольку ФПСО определяется ее функцией, предпочтителен выбор такого принципа ее измерения, который отражает функциональные особенности формы.

В настоящей статье рассматривается методика количественного изучения ФПСО на функциональной основе, которая предполагает моделирование не столько морфологического, сколько морфофункционального пространства. Соответственно, необходимо определить удельное соотношение основных функций ФПСО.

Исследованию функций ФПСО посвящены работы, которые имеют, в основном, экспериментальный характер (Chamberlain, 1976; 1980; Chamberlain, Westermann, 1976; Jacobs, 1992, Jacobs et al., 1994; Jacobs, Chamberlain, 1996). Они рассматривают преимущественно гидродинамические свойства ФПСО - обтекаемость (streamling), лобовое сопротивление (pressure drag) и сопротивление поверхностного трения (skin-friction drag). Не вдаваясь в подробный разбор результатов этих исследований, отметим, что главный вывод, касающийся функциональной значимости ФПСО, заключается в том, что раковина с более высокими оборотами является более обтекаемой и испытывает меньшее лобовое сопротивление. Столь тривиальное и предсказуемое заключение, даже подтвержденное экспериментально, не вносит в понимание функции ФПСО ничего нового, тем более, что оно касается ППС оборота, а не его формы. Большую значимость, на наш взгляд, представляют данные, доказывающие изменение гидродинамических свойств раковины с одинаковыми ППС при изменении ее абсолютных размеров (Jacobs, 1992; Seki et al, 2000) и раковин с различной скульптурой (Chamberlain, Westermann, 1976).

Таким образом, функциональное значение ФПСО практически не изучено, что требует в данном направлении специального исследования. Разрешение поставленных вопросов может быть осуществлено при использовании сведений из теоретической аэро- и гидродинамики и механики конструкций.

Функциональные свойства ФПСО можно поделить на три группы: гидродинамические (обтекаемость), гидростатические (сопротивление гидростатическому давлению и плавучесть) и ударно-механические (сопротивление точечным ударным воздействиям). Ниже будут рассмотрены только первые две группы, применительно лишь к гладкой раковине.

Обтекаемость. Поведение раковины в потоке воды удобно показать на модели плавающего цилиндра (рис. 1). Обтекающая вода оказывает неодинаковое воздействие на разные стороны цилиндра, что позволяет выделять в нем две части — лобовая поверхность, отбрасывающая воду (CAD) и поверхность, всасывающая воду (CBD), за которой вода представляет область вихревых струй. Четыре точки на поверхности цилиндра являются критическими: А — точка, испытывающая наибольшее лобовое давление при минимальной скорости потока; С, D —

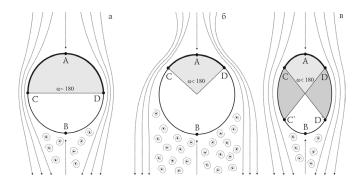


Рис. 1. Схема поведения модельного цилиндра в водном потоке: а — при слабом течении; б — при быстром течении; в — сплющенного цилиндра при быстром течении. Жирной линией обозначена лобовая поверхность, пунктирной линией — силовые линии потока и вихревые струи.

Остальные объяснения см. в тексте.

точки, испытывающие наименьшее лобовое давление воды при максимальной скорости потока; В – полюс всасывания воды. При увеличении скорости потока лобовое сопротивление на цилиндр усиливается, при этом линии обтекания расходятся под тупым углом и точки С и D смещаются в сторону точки A (рис. 1б). Это приводит к уменьшению лобовой поверхности и увеличению зоны турбулентности. Чтобы при возросшей силе потока уменьшить лобовое сопротивление до предыдущего уровня, необходимо либо уменьшить размер цилиндра до диаметра с длиной СD (рис. 1б), или изменить форму цилиндра. Изменение округлого сечения на овальное должно сопровождаться уменьшением площади лобовой поверхности, радиуса ее кривизны и (или) угла. Между лобовой поверхностью и поверхностью всасывания вклинивается промежуточная поверхность СС' и DD', которая сохраняет

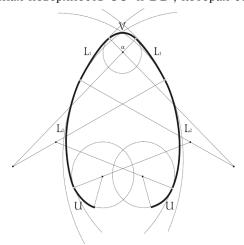


Рис. 2. Контур поперечного сечения 4,5 оборота Cadoceras milaschevici (Nik.), обр. № Ч 3/14. Пунктирными линиями обозначены вписанные окружности; тонкими линиями — радиусы образующих дуг. V — вентральная сторона, L — латеральная сторона, U — умбиликальная сторона.

свойства точек С и D — минимальное лобовое давление при максимальной скорости потока (рис. 1в).

Поперечное сечение оборота аммонитов по форме приближается к модели сплющенного цилиндра. Вентральная сторона соответствует лобовой поверхности, боковые стороны — промежуточной, и умбиликальная стенка — поверхности всасывания. Таким образом, чтобы описать ФПСО, необходимо найти точки пересечения всех окружностей, вписанных в его контур. Часть этих точек будут строго определенными границами сторон оборота. Радиусы и количество вписанных окружностей устанавливается с помощью проведения касательных, построенных параллельно внутренним осям и хордам контура поперечного сечения оборота (рис. 2).

На основе метода вписанных окружностей можно описать ФПСО, используя три параметра: радиус, длина дуги и угол дуги вписанной окружности. По данной методике было измерено на поперечных пришлифовках 17 образцов 11 видов аммонитов родов Cadoceras и Pseudocadoceras, из которых 9 образцов изучено начиная с протоконха, остальные — на средних и поздних оборотах.

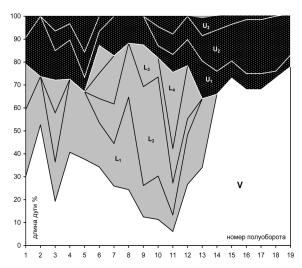


Рис. 3. Изменение длины дуг и сторон раковины, образующих контур поперечного сечения оборота в онтогенезе Cadoceras milaschevici (Nik.) № Ч 3/4.

Изучение ФПСО по рассматриваемой методике дало следующие результаты:

- 1. Количество образующих дуг в поперечном сечении оборота изменяется у разных видов и в течение онтогенеза от 2 до 7 (для половины внешней стороны). Число дуг характеризует сложность ФПСО. Наибольшая сложность наблюдается у высоких оборотов, которые у кадоцератин характерны для средних стадий онтогенеза (рис. 3).
- 2. Вентральная сторона состоит только из одной дуги, остальные могут состоять из нескольких (до четырех).

- 3. Постоянными, никогда не исчезающими, сторонами раковины являются вентральная и умбиликальная. Латеральные стороны могут отсутствовать.
- 4. Повышение относительной высоты оборота (высота/ширина) сопровождается уменьшением вентральной стороны (коэффициент корреляции R2=0,3-0,6).
- 5. Уменьшение вентральной стороны обеспечивается примерно в одинаковой степени уменьшением радиуса вентральной дуги (R2=0,6-0,77) и ее угла (R2=0,68-0,85). Однако изменение радиуса и угла вентральной стороны происходит совместно только на ранних оборотах, включая 2,5 витка спирали (R2=0,6-0,8). На более поздних оборотах их вклад в уменьшение вентральной стороны происходит независимо (R2<0,5).

На основе полученных результатов можно сделать, по крайней мере, два вывода.

- а. Существуют четкие геометрические критерии выделения сторон раковины и границ между ними, что приводит к упразднению произвола в их определении.
- b. Особенности конструкции и сложность ФПСО не окончательно определены гидродинамическими факторами, о чем свидетельствует R2<1 для параметров площади лобового сопротивления (вентральной стороны), наличие сложной структуры боковой стороны, образованной более чем одной дугой и др. Следовательно, действительная ФПСО определяется (не менее чем на 40%, а в ряде случаев на все 100%) другими факторами, в первую очередь гидростатическими.

Сопротивление гидростатическому давлению. С точки зрения деформационной механики раковина головоногих представляет тонкостенную оболочку, обладающую структурой. В отличие от простых оболочек, характеризующихся двумя радиусами, ФПСО внешней стороны может быть сформировано 13-15 окружностями с радиусами различной длины. Следовательно, различные участки раковины характеризуются неодинаковой кривизной. В данном случае, кривизна обратно пропорциональна радиусу и длине дуги вписанной окружности. Как известно, высоким сопротивлением к внешнему давлению обладают пластины с наибольшей кривизной. Следовательно, раковина аммонитов неодинаково прочна по периметру поперечного сечения. Самые прочные участки раковины описываются дугами небольшой длины и короткими радиусами. К ним относятся области умбиликального перегиба и вентральная сторона высоких оборотов. Между ними расположены ослабленные участки с наименьшей кривизной, которые будут раздавлены гидростатическим давлением в первую очередь. Таким образом, менее прочные части раковины, с точки зрения деформационной механики, представляют криволинейные пластины, закрепленные с двух сторон зажимами. Роль зажимов играют наиболее прочные участки раковины. В связи с этим, прочностные качества раковины аммонитов резко отличаются от простых оболочек, деформация которых происходит по всему периметру.

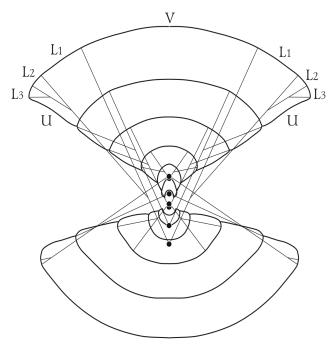


Рис. 4. Расположение центров окружностей, образующих дуги вентральной стороны взрослого кадикона Cadoceras simulans Spath (контур поперечного сечения взят из Nikitin, 1885, fig. 1).

Для высоких оборотов самой непрочной стороной является латеральная, что предполагает мелководный образ жизни головоногих с окси- и дискоконической раковиной. Тем не менее, на стадии высоких оборотов у Cadoceras часто происходит вставка в середину латеральной стороны узкого сегмента с большей кривизной. Есть основание считать, что подобное усложнение структуры боковой стороны связано с ее укреплением, где рассматриваемый сегмент играет роль ребра жесткости. Характерно, что такое усложнение структуры свойственно совершенно гладким раковинам С. milaschevici (Nik.). У Cadoceras со скульптурированными высокими оборотами такого сложного строения боковой стороны не наблюдается. Очевидно, в этом случае роль ребер жесткости играет скульптура.

Для низких оборотов наиболее хрупкой стороной является вентральная, которая на взрослых оборотах Cadoceras часто вытесняет латеральную и смыкается с умбиликальной. Несмотря на это кадиконический тип раковин в целом представляется наиболее прочным. Центры окружностей, образую-

щих дуги вентральной стороны всех оборотов кадикона находятся примерно в одной области раковины — в геометрическом центре, в районе протоконха (рис. 4). Это значит, что векторы гидростатического давления, перпендикулярные к раковине в любой точке, тоже сходятся в центре. По этому признаку кадикон отвечает конструкции так называемых скрепленных цилиндров, где стенки всех оболочек параллельны друг другу, за счет чего внутренние оболочки распределяют давление от внешней по всему объему. Следовательно, наличие кадиконической раковины предположительно определяет относительно глубоководный или придонный образ жизни соответствующих аммонитов.

Список литературы

Bachnou A., Hariri K.E. Describing Ammonite shape using Fourier analysis // Journal of African Earth Sciences. 2004. 39. P. 347–352.

Chamberlain J. A. Flow patterns and drag coeffi-cients of cephalopod shells // Palaeontol. 1976. 19. P. 539–563.

Chamberlain J. A. The role of body extension in cephalopod locomotion // Palaeontol. 1980. № 23. P. 445–461.

Chamberlain J. A., Westermann G. E. G. Hydrodynamic properties of cephalopod shell ornament // Paleobiology. 1976. P. 316—331.

Jacobs D. K. Shape, drag, and power in ammonoid swimming // Paleobiology. 1992. 18. P. 203–220.

Jacobs D. K., Chamberlain J.A. Buoyancy and hydrodynamics in

ammonoids // Ammonoid Paleobiology: Plenum. New York.1996. P. 169–224.

Jacobs D. K., Landman N. H., Chamberlain J.A. Ammonite shell shape covaries with facies and hydrodynamics: iterative evolution as a response to changes in basinal environment // Geology. 1994. 22. P. 905–908.

Kuhl F. P., Giardina C. R. Elliptic Fourier features of a closed contour // Computer Graphics and Image Processing. 1982. 18, P. 236–258.

Liang B., Smith P. L. The Jurassic ammonite image database 'Ammon' // Palaeontol. 1997. 40, 1 P. 99–112.

McGowan A. J. The effect of the Permo—Triassic bottleneck on Triassic ammonoid morphological evolution // Paleobiology. 2004., 30, 3. P. 369—395.

Neige P., Dommergues, J.L. Morphometrics and phenetic versus cladistic analysis of the early Haploceratinae (Pliensbachian ammonites) // V. Jb. Geol. Palaont. Abh. 1995. 196, 3. P. 411–438.

Neige P., Chaline J., Chone T., et all. La notion d_espace morphologique, outil d_analyse de la morphodiversite des organisms // Geobios. memoire special 1997. 20. P. 415–422.

Neige P. The use of landmarks to describe ammonite shape. Examples from the Harpoceratinae // Advancing research in living and fossil cephalopods. 1999. P. 233–272.

Saunders W. B., Work D. M. Evolution of Shell Morphology and Suture Complexity in Paleozoic Prolecanitids, the Rootstock of Mesozoic Ammonoids // Paleobiology. 1997. 23, 3. P. 301–325.

Seki K., Tanabe K., Landman N. H., et all. Hydrodynamic analysis of Late Cretaceous desmoceratine ammonites // Revue Paleobiol. Geneve. 2000. 1. 8. P. 141–155

QUANTITATIVE DESCRIPTION OF THE SHAPE OF THE CROSS SECTION OF THE AMMONITE SHELL BASED ON ITS FUNCTIONAL MORPHOLOGY

D.N. Kiselev

Measuring the shape of the cross section of ectocohliate cephalopods using a method of inscribed circles allows a comparative morphological approach and gives an insight into the hydrodynamics, hydrostatics and deformational mechanics of the shell. The method proposed is most useful for smooth shells, and has been successfully used for the Jurassic ammonite family Cadoceratinae.

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ФОРМЫ РАКОВИН АММОНОИДЕЙ НА ПРИМЕРЕ ПЕРМСКИХ ГОНИАТИТОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

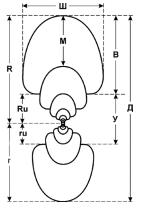
Р.В. Кутыгин

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

Пермские гониатиты Северо-Востока Азии весьма малочисленны и их находки часто носят спорадический характер. Изучение этой группы фауны осложняется чрезвычайной редкостью выборок, поскольку только в них с достаточно полной степенью уверенности, можно выяснить пределы внутривидовой изменчивости, наиболее четко ограничить морфологические характеристики таксона и установить направленность морфогенетических изменений. Среди аммоноидей карбона — нижнего мела в регионе наихудшей сохранностью отличаются именно пермские. До сих пор никем не выполнено ни одного полного «разворачивания» раковины, которое позволило бы изучить онтогенез всех основных признаков от протоконха до терминальной стадии. Большинство известных в регионе пермских гониатитов обладают очень консервативными характеристиками основных признаков - лопастной линии и скульптуры. Если рассматривать данную группу как сообщество, развивавшееся в пределах крупного бассейна, то морфогенез лопастной линии и скульптуры представляют обрывочные, часто не согласующиеся фрагменты общей картины эволюции этих признаков в течение пермского периода. Это обусловлено не только тем, что рассматриваемое сообщество представляют множество обрывающихся и родственно несвязанных между собой филогенетических линий и не только большим влиянием миграционного фактора, но, прежде всего, невозможностью выявления онтогенетических преобразований скульптуры и лопастной линии, вследствие неудовлетворительной сохранности большинства раковин. Самым доступным для исследования признаком является внешняя форма раковины. Но основными критериями различий таксонов в форме раковины до сих пор остаются: «большая» или «меньшая» ширина (высота) оборота, «более широкое» или «более узкое» умбо, что, конечно, не может служить точными критериями для систематики аммоноидей. Из вышеизложенного становится ясным, что для дальнейшего развития исследований пермских гониатитов Северо-Востока России необходимо переизучение всех известных коллекций на новом уровне методики обработки с переосмыслением таксономического значения признаков.

Нельзя не отметить отставание в подходах к изучению формы раковины от использования методик изучения такого признака как лопастная линия. Уже достаточно давно стало ясно, что наибольшее значение имеют не формы и количество основных элементов сформировавшейся лопастной линии, а место и

последовательность их зарождения и направленность изменения конфигурации. Однако к форме раковины до сих пор исследователи часто подходят так же как к лопастным линиям в позапрошлом веке - ограничиваются внешними характеристиками взрослых оборотов. Не может не удивлять нередко используемые в описаниях таксонов сравнения ширин оборотов и размеров умбо разноразмерных раковин без изучения изменений этих параметров хотя бы в интервале онтогенеза между сравниваемыми экземпляров. Одной из основных причин занижения значения данного признака при разграничении родовых и выше таксонов является часто отмечаемая исследователями идентичность формы раковин неродственных таксонов. Однако если на отдельных стадиях онтогенеза и встречаются "неотличимые" по своей форме генетически не связанные раковины, то, исследуя индивидуальное развитие этих "гомеоморфов", выясняется. что они приобретали сходную форму совершенно разными путями. Исходя из этого, для полноценного исследования формы раковины необходимо выяснение направленности и интенсивности формоизменения и пределов изменчивости характеристик. Посколь-



Основные измерения раковины гониатита:

Д — диаметр раковины,

Ш — ширина оборота,

В — высота оборота,

М — медиальная высота оборота,

У — диаметр умбо,

R и г — большой
и малый
радиусы раковины (полуоборота),

ку направленность изменения основных пропорция является очень выдержанной в пределах видового таксона и закономерна в таксонах более высокого иерархического уровня, чаще оказывается важнее не то, является одна раковина «шире» или «уже» другой, а то сужается она или расширяется в определенном промежутке онтогенеза.

Ru и ru — большой

и малый радиусы умбо

Оборот нормально навивающейся раковины аммоноидей обычно ограничен вентральной, двумя боковыми и дорсальной сторонами, а также двумя умбональными стенками (см.: Руженцев, 1962, рис. 1). Умбональный шов разграничивает дорсальную сторо-

ну и умбональные стенки, а умбональный край — умбональные стенки и боковые стороны. Кроме того, умбональный край обычно очерчивает внешний контур умбо (умбональной воронки). При исследовании формы раковины использованы измерения основных параметров (рис. 1) почти всех экземпляров коллекции (все размеры приводятся в миллиметрах). Замеры целой раковины проводились хотя бы для наиболее отдаленно доступных стадий онтогенеза раковины, что важно для проверки правильности измерения и определения направленности формоизменения. Особое внимание следует уделять точности измерения диаметра раковины, поскольку большинство соотношений формы раковины связано именно с этим показателем. Ширина оборота (Ш) замеряется между буграми, ребрами и другими скульптурными образованьями (рис. 2а). Обычно наименее сложным для измерения является диаметр умбо (У). С геометрической

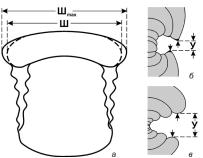


Рис. 2. Измерение ширины скульптированной раковины (а) и диаметра умбо с нависающими (б) и выпуклыми отвесными (в) умбональными стенками

точки зрения диаметр умбо – расстояние между двумя параллельными касательными к умбональной стенке, проходящими перпендикулярно навиванию вдоль плоскости поперечного сечения раковины. Проше говоря, У – это проекция на плоскость навивания отрезка между двумя ближайшими точками начала и конца полуоборота. У нормально навивающихся аммоноидей диаметр умбо обычно измеряется между противоположными точками умбонального шва. Однако, если умбональные стенки нависающие, то измерения следует проводить между точками пересечения плоскости поперечного сечения раковины с умбональным краем (рис. 26). В случае с очень выпуклыми отвесными умбональными стенками расстояние измеряется между наиболее приближенными противоположными частями умбональной стенки (рис. 2в).

Общая форма плоскоспиральной раковины определяется скоростью навивания и относительной шириной оборотов. В данной работе рассматриваются аммоноидеи с нормально навивающимися (приращение спирали за оборот около 20—30%) соприкасающимися оборотами. Их скорость навивания прямо пропорциональна относительной высоте оборота и обратно пропорциональна размеру умбо. В итоге, для определения общей формы раковины достаточно иметь значения двух пропорций: отношения ширины оборота к диаметру раковины и диаметра умбо к диаметру раковины. Под расширением раковины понимается увеличение в онтогенезе относительной ширины раковины (Ш/Д), под сужением раковины — уменьшение этого

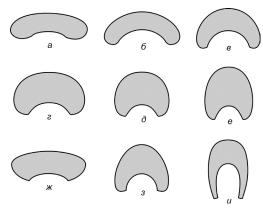


Рис. 3. Поперечные сечения оборотов: а — чашевидное, б — дугообразное, в — месяцевидное, г — широко-овальное, д — субкруглое (субквадратное, субквадратно-округлое), е — высокоовальное, ж — субтрапециевидное (трапециевидно-округлое), з — тюльпановидное, и — арковидное

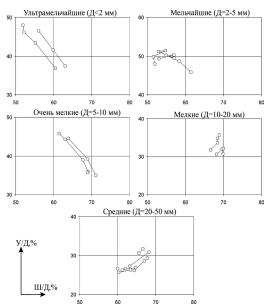


Рис. 4. Графики зависимости размера умбо от относительной ширины раковин Tumaroceras yakutorum Ruzhencev на различных стадиях роста

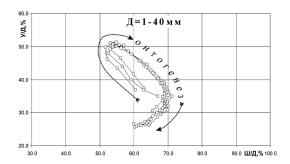


Рис. 5. График зависимости размера умбо от относительной ширины раковин Tumaroceras yakutorum Ruzhencev в онтогенезе

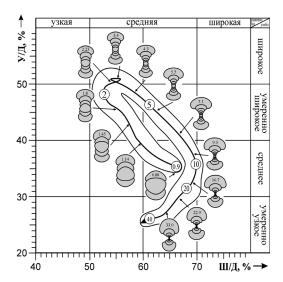


Рис. 6. Модель развития формы раковины Tumaroceras yakutorum Ruzhencev

показателя. Под расширением умбо рассматривается увеличение размера умбо (У/Д) в онтогенезе, под сужением умбо — уменьшение этого показателя. Форма поперечного сечения оборота полностью зависит от этих двух значений в случае, если боковая и вентральная стороны выпуклые, а вентро-латеральный и умбональный край – округлые. При отсутствии общепринятой классификации форм поперечных сечений оборотов в работе используется авторская терминология (рис. 3). Классификация формы раковин аммоноидей, разработанная В.Е. Руженцевым (1962) сопровождалась наглядными изображениями раковин, но не имела числовых выражений, что в какой-то мере уменьшало степень ее объективности. Позднее В.Е. Руженцев и М.Ф. Богословская (1971) определили основные типы формы раковины отношением ее ширины к диаметру. В той работе отмечалось большое влияние размера умбо на общую форму раковины, что и было отражено в различии между соответственно: (суб)офиоконом и (суб)дискоконом, (суб)кадиконом и (суб)сфероконом; однако, пахиконовая группа по размерам умбо не подразделялась. Основные типы формы раковины и размера умбо (по Руженцеву и Богословской, 1971) позже было предложено рассматривать в качестве групп форм раковин, а комбинации этих групп – как типы форм раковины (Кутыгин, 1998).

При описании онтогенеза раковин аммоноидей обычно используется или порядковый номер оборота

(оборотные стадии) или диаметр раковины (размерные стадии). Целесообразно использование обеих систем с приоритетом диаметра раковины. Традиционно в качестве первого оборота обозначается часть раковины от протоконха до первичного пережима, тогда как все последующие представляют полные обороты (360) раковины после первичного пережима. Для постэмбриональной стадии развития раковины аммонита, на основе анализа скоростей навивания оборотов, качественного изменения основных признаков и количественного изменения параметров раковины, с учетом исторической стадийности развития, были выделены семь размерных стадий. Для большинства видов была выполнена серия поперечных пришлифовок, измерения которых проводились с помощью микрометра микроскопа начиная от протоконха через каждые полоборота с проведением взаимного контроля связанных между собой значений: а) высота оборота В и диаметр умбо У; б) диаметр раковины Д и медианная высота оборота М. После проведения измерений строились графики изменения всех основных параметров в онтогенезе (рис. 4, 5), которые совместно с серией изображений поперечных сечений раковины образуют онтогенетическую модель формы раковины индивидуального уровня. Эти графики представляют собой костяк, связывающий массовые измерения раковин в общую конструкцию, образующую модель развития формы раковины вида (рис. 6). Только сравнительный анализ всех видовых моделей и построение графиков распределения видов по форме раковины для различных стадий онтогенеза и морфогенеза позволяют выявить основные тенденции формоизменения у таксонов родового, семейственного и выше уровней.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 04-04-49792 и № 06-05-96123-р $_{-}$ восток).

Список литературы

Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // Палеонтологический журнал. 1998. № 1. C_{20-31}

Руженцев В.Е. Надотряд Ammonoidea. Общая часть // Палеонтология беспозвоночных. М.: Изд-во Московск.ун-та. 1962. С.229—251.

Руженцев В.Е., Богословская М.Ф. Намюрский этап в эволюции аммоноидей. Ранненамюрские аммоноидеи. М.: Наука, 1971. 382 с. (Тр. ПИН АН СССР; Т.133).

METHODS FOR STUDYING AMMONOID SHELL SHAPE (EXAMPLE OF PERMIAN GONIATITIDA FROM NORTHEASTERN ASIA)

R.V. Kutygin

Methods for studying planispiral shells are reviewed. A method of graphic interpretation of the evolution of the shell shape in taxa of different taxonomic ranks is proposed based on the example of Permian goniatitids of Northeastern Asia.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ФОРМЫ РАКОВИН ПЕРМСКИХ ГОНИАТИТОВ СЕВЕРО-ВОСТОКА АЗИИ

Р.В. Кутыгин

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

Наиболее доступным для исследования признаком у пермских гониатитов Северо-Востока России является форма раковины. Однако его использование в палеонтологических работах долгое время носил формальный характер. Анализ основных характеристик и геометрии внешней формы раковины позволил выявить минимальный набор параметров, позволяющий объективно охарактеризовать как собственно форму, так и особенности ее изменения в онтогенезе и морфогенезе: относительная ширина (Ш/Д), размер умбо (У/Д), приращение медиальной спирали (М/Д) и изменение этих отношение в процессе роста ра-ковины (зависимость от Д), определяющееся интенсивностью расширения (сужения) раковины и умбо, а также скоростью роста раковины. Наиболее важным для систематики аммоноидей стало взаимоотношение показателей ОШ и РУ.

Протоконх. Размеры протоконха у пермских гониатитов региона варьируют от мелкого (0,3 мм) до крупного — весьма крупного (0,75 мм), но наибольшее распространение получили средние размеры. Самыми маленькими диаметрами обладают протоконхи циклолобин, представленных в регионе родами Biarmiceras (Дпк 0,32-0,44 мм) и Tabantalites (Дпк 0,33 мм). Они же обосабливаются от изученных гониатитин преимущественно веретеновидной формой вместо преобладающей валиковидной, реже шаровидной, у последних. Самыми крупными размерами протоконха отличаются уралоцерасы (Uraloceras subsimense с $\Pi \pi \kappa = 0.75$ мм). Этот факт не может не удивлять, поскольку у исследовавшихся М.Ф. Богословской (1959) уральских U. fedorowi протоконх имеет значительно меньшие диаметры (0,38-0,4 мм), а аммонителла по размеру равна протоконху верхоянского Uraloceras subsimense.

Аммонителла. У северо-восточных гониатитов эта стадия изучена наиболее слабо, так как для исследования внешней формы аммонителл необходимо развернуть раковину до оборота, имеющего первичный валик. Подобные онтогенетические разворачивания выполнены только для нескольких экземпляров. Продольные сечения позволяют четко определить диаметры аммонителл (Дамм), но не дают информации о внешней форме. Для решения этой проблемы были использованы измерения в поперечных сечениях, на основе которых для большинства видов построены средние кривые зависимости ширины оборота и размера умбо от диаметра раковины. С помощью таких графиков удалось рассчитать вероятную форму аммонителлы для установленного в продольном сечении диаметра. Исходя из полученных данных, установлено, что наименьшими размерами обладают аммонителлы с самыми мелкими протоконхами (представители родов Biarmiceras и Tabantalites с Дамм 0,75-0,85 мм). Наибольшие же размеры имеют аммонителлы с наиболее крупными протоконхами – Uraloceras subsimense (Дамм 1,4-1,5 мм) и Pseudosverdrupites budnikovi (Дамм 1,2-1,3 мм). Относительная ширина (Шамм/Дамм) у аммонителл варьирует от 60 до 85 %, причем наиболее широкими являются Epijuresanites musalitini и Biarmiceras subtumarense, а наиболее узкими Somoholites andrianovi и Neoshumardites angustilobus. Умбо обычно умеренно узкое, реже среднеразмерное. Судя по полученным характеристикам, аммонителлы пермских гониатитов рассматриваемого региона обычно имели субглафиконовую (широкая раковина с умеренно узким умбо), реже тумариконовую (среднеширокая раковина с умеренно узким умбо) форму по классификации автора (Кутыгин, 1998а). Основной характеристикой длины жилой камеры аммонителлы является угол первичного пережима (пп). В изученных шлифах пермских гониатитов угол первичного пережима варьирует в пределах от 349° до 375°. Обычно длина жилой камеры (ЖК) чуть меньше длины полного оборота медианной спирали (длинная ЖК) и только у представителей рода Bulunites жилая камера превышает длину оборота (весьма длинная ЖК). Необходимо отметить, что и взрослые раковины Bulunites отличаются наиболее длинными жилыми камерами, составляющими 1,3 оборота и более, тогда как у остальных изученных таксонов во взрослом состоянии жилая камера приблизительно равна одному обороту или немногим меньше его. Значение приращения диаметра аммонителлы относительно диаметра протоконха (Дамм/Дпк) входит в интервалы от 171% (у Tumaroceras

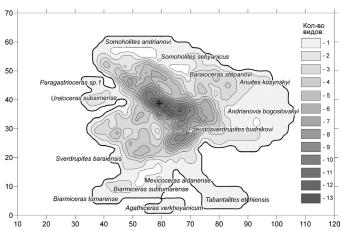


Рис. 1. Распределение видов пермских гониатитов Северо-Востока России по форме раковины на всех стадиях роста (n=39). Крестиком показан центр распределения

уакитогит и Pseudosverdrupites budnikovi) до 195% (у Biarmiceras tumarense), следовательно, аммонителла увеличивается в размерах относительно протоконха менее чем в два раза и значительно более чем в полтора, причем приращение аммонителлы интенсивнее при меньших размерах протоконха.

Если рассматривать пермских гониатитов Северо-Востока Азии на всех стадиях постэмбрионального роста то выясняется, что форма раковины у представителей этого сообщества изменяются в очень широких пределах от узких до очень широких с умбо от узких до очень широкого размера (рис. 1). Не известно ни одной очень узкой раковины. Рассматривая отдельные ростовые стадии (Кутыгин, 1998а,б), устанавливаются отчетливые закономерности формоизменения на каждой стадии роста. Причем перемещение центра распределения видов на графике зависимости РУ от ОШ имеет форму своеобразной петли (рис. 2). Рассмотрим особенности развития формы раковины пермских гониатитов региона на каждой размерной стадии.

Ультрамельчайшие раковины (до 2 мм). Момент начала этой первой постэмбриональной стадии не всегда удается установить четко, поскольку возможность для наблюдения первичного пережима представляется очень редко. Во всех выявленных онтогенезах в самом начале постэмбрионального развития происходят значительное сужение раковины и немногим менее су-

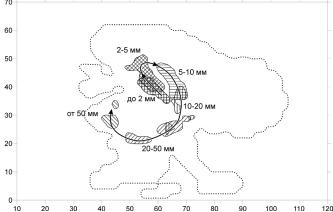


Рис. 2. Перемещение центра распределения видов пермских гониатитов Северо-Востока России по форме раковины на различных стадиях роста. Пунктирной линией показан контур распределения видов

на всех стадиях роста.

щественное расширение умбо (эоювенильная фаза постэмбриональной стадии). Другого варианта развития было бы затруднительно представить, поскольку после первичного пережима раковина гониатита максимально быстро приобретает более типичную для гониатитов форму. Оборот, ранее объемлющий очень широкий (преимуще-ственно валиковидный) протоконх стремительно сужается (быстрое уменьшение относительной ширины ОШ) а умбо чуть менее существенно расширяется (быстрое увеличение размера умбо РУ). При этом часто ширина первого после первичного пережима оборота почти не увеличивается, что при быстром навивании приводит к существенному формоизмене-

нию самой раковины. У всех изученных видов график изменения формы раковины на этой стадии проходит по обратно направленной диагонали. Интенсивность формоизме-нения у большинства видов очень сильная и нередко превышает 20-25 процентных единиц. Видовые и родовые таксоны почти не обособляются. Выделяется лишь Somoholites andrianovi, обладающий наиболее узкой раковиной и наиболее широким умбо. У большинства видов эоювенильная фаза формоизменения продолжается до конца размерной стадии, тогда как у некоторых других видов она прекращается раньше. В частности у Biarmiceras subtumaerense уже при Д=1,25 мм расширение умбо сменяется сужением, при этом и сама раковина продолжает сужаться. У Pseudosverdrupites budnikovi и Epijuresanites musalitini сужение раковины прекращается в конце этой размерной стадии, тогда как умбо продолжает расширяться. При ультрамельчайших размерах распределение видов на графике ОШ-РУ имеют наибольшую плотность и наименьшую площадь поля изменчивости. Кроме того, эта размерная стадия отличается от остальных одинаковой для большинства видов направленностью и интенсивностью формоизменения. Формоизменение происходит в основном в направлении: субкадикон (у некоторых таксонов) — парагикон — металикон субофикон (у отдельных таксонов).

Мельчайшие раковины (2-5мм). При размерах раковин от 2 до 3 мм у большинства видов завершается эоювенильная фаза и дальнейшее формоизменение происходит самыми различными, присущими только данному виду (роду), направлениями. Выяснение этих направление, при условии полноценного анализа особенностей формоизменения семейств и надсемейств, позволит не только ограничить конкретный таксон, но и установить его филогенетическое место в общей эволюции аммоноидей. Это, совместно с изучение онто- и морфогенетического развития лопастных линий, должно значительно улучшить обосно-ванность и объективность систематики аммоноидей. Завершение эоювенильной фазы сопровождается сменой сужения раковины расширением. В течение всей размерной стадии продолжают сужаться лишь раковины Biarmiceras tumarense, P. subtumarense и Uraloceras subsimense. Только у этих трех видов эоювенильная фаза формоизменения завершается не началом расширения раковины, а началом сужения умбо. Причем, у последнего вида наблюдается наиболее продолжительная, среди изученных гониатитов, эоювенильная фаза, продолжающаяся почти до конца мельчайшей размерной стадии. Развитие умбо происходит разными путями. У некоторых гониатитов (прежде всего у многочисленных тумароцерасов) в середине стадии происходит смена расширения умбо сужением, тогда как у других (андриановии, попаноцерасы, табанталиты, булуниты) в течение всей стадии наблюдается сужение умбо. Расширяется умбо в течении всей стадии только у Somoholites andrianovi и Uraloceras subsimense. Распределение видов на графике ОШ-РУ на данной размерной стадии не такое однородное, как у ультрамельчайших раковин. Наибольшая концентрация распределения наблюдается в области среднешироких раковин с умеренно широким умбо (металикон). Именно в этой области компактно располагаются графики формоизменения тумароцерасов и свердрупитов.

Очень мелкие раковины (5-10 мм). При очень мелких размерах раковин дифференциация видов становится еще более выраженной. Наблюдается очень большое разнообразие направления и интенсивности формоизменения таксонов. В распределении видов наибольшая концентрация наблюдается в области среднеширокой раковины с умеренно широким умбо (металикон), т.е. в близкой к предыдущей размерной стадии, но несколько смещенной в сторону более широких раковин (рис. 2).

Мелкие раковины (10-20 мм). Существует мнение, что именно с размеров 10-20 мм начинается диагностика аммоноидей. Однако анализ предыдущих стадий показал то, что форма раковины более ранних стадий может тоже служить очень четким признаком для разграничения видовых и родовых таксонов. Тем не менее, именно при мелких размерах обнаруживаются тенденции изменений формы раковины направленные на ее стабилизацию во взрослом состоянии. На графике распределения отчетливо видно, что близкородственные виды и роды располагаются в общих областях, тогда как представители отдаленных семейств сильно обособлены. С другой стороны, именно на этой стадии даже не родственные таксоны начинаю приобретать форму, наиболее типичную для большинства гониатитов - среднеширокую и широкую раковину с умбо среднего и узкого размера (парагикон, тумарикон, субкадикон и субглафикон). В качестве закономерности формоизменения на рассматриваемой размерной стадии отмечена общая направленность почти всех таксонов к сужению раковины и сужению умбо.

Средние раковины (20-50 мм). При средних размерах дифференциация формы раковины изученных гониатитов ослабевает. Это, вероятно, связано с тем, что при существенном увеличении размеров параметры раковин большинства таксонов нивелируются. Наиболее широкие раковины (андриановии) на этой стадии существенно сужаются, становясь к концу стадии среднеширокой. Необходимо отметить, что сужение раковины на этой стадии характерно для всех изученных таксонов, что, вероятно, является неизбежным направлением формоизменения на взрослой и терминальной стадиях.

Крупные и очень крупные раковины (более 50 мм). Завершающие размерные стадии изучены слабо, поскольку многие крупные и очень крупные ракови-

ны деформированы или представлены лишь облом-ками оборотов. Поперечные пришлифовки при столь крупных размерах не выполнялись. Направление формоизменения обычно удавалось выяснить по фрагментам жилых камер. Но даже при столь недостаточном материале устанавливается отчетливая общая направленность формоизменения, выраженная сужением раковины и расширением умбо. Причем эти изменения обычно проходили очень медленно.

В результате проведенных исследований выяснено, что каждый из изученных таксонов обладает особым онтогенетическим формоизменением, которое можно наглядно представить в виде модели развития формы раковины. Моделирование формоизменения раковин показало отсутствие одинаковых онтогенезов формы раковины неродственных таксонов. Это свидетельствует об очень низкой степени гомеоморфизма данного признака и значительно расширяет возможности использования формы раковины в таксономических построениях и диагностике. Установлено, что в пределах видовых, родовых и иногда семейственных таксонов наиболее выдержанным и важным, в таксономическом отношении, признаком являются не различия в каких-либо пропорциях скелета раковины, а направленность и интенсивность изменения этих пропорций в онтогенезе. Следовательно, в систематике плоскоспиральных нормально навивающихся аммоноидей ключевыми должны быть не собственно внешние отличия в форме, а различия в онтогенетической динамике формоизменения, которую наиболее точно можно установить в сериях поперечных сечений раковин. Исходя из этого, даже на основании одного поперечного сечения раковины, не имея данных по скульптуре и лопастной линии возможно выполнение достаточно точной таксономической диагностики экземпляра. Это особенно важно при изучении экземпляров плохой сохранности, или таксонов с консервативными характеристиками скульптуры и лопастной линии.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты № 04-04-49792 и № 06-05-96123-р_восток).

Список литературы

Богословская М.Ф. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей // Палеонтол. журн. 1959. № 1. С. 49—57.

Кутыгин Р.В. Форма раковин пермских аммоноидей Северо-Востока России // Палеонтол. журн. 1998а. № 1. С. 20—31.

Кутыгин Р.В. Графическое моделирование развития формы раковины аммоноидей // Отечественная геология. 1998б. № 6. С. 32-37.

PERMIAN GONIATITIDS OF NORTHEASTERN ASIA: EVOLUTION OF THE SHELL SHAPE

R.V. Kutygin

Stages in the evolution of the shell shape of Permian goniatitids of Northeastern Asia are discussed and trends in the shell morphogenesis are identified.

История изучения цефалопод

ПЕРВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ИСКОПАЕМЫХ ЦЕФАЛОПОД В РОССИИ

И.А. Стародубцева

Государственный геологический музей им. В.И. Вернадского РАН

Изучение ископаемых головоногих моллюсков началось в конце XVII в., когда английский естествоиспытатель М. Листер (М. Lister) ввел родовое название Belemnites и описал два относящихся к нему вида. В 1732 г. И. Брейниус (І. Breynius) объединил всех ископаемых головоногих с прямой раковиной в род Orthoceras. С середины XVIII в. началось изучение ископаемых наутилоидей. В конце XVIII в. Ж.-Г Брюгьер (J.G. Brugui re) установил род Ammonites, включив туда всех свернутых головоногих, имеющих более сложную, чем у наутилуса, лопастную линию. К середине XIX в. палеонтологическую характеристику получили первые представители бактритоидей, актиноцератоидей и теутоидей.

В России ископаемые головоногие впервые были описаны в 1829 г. Г.И. Фишером фон Вальдгеймом в небольшой статье «Sur les с phalopodes de Moscou et de ses environs», опубликованной в первом томе Бюллетеня МОИП. Эта статья представляет собой текст доклада, прочитанного им на заседании Императорского Московского общества испытателей природы (МОИП), состоявшегося 26 октября 1829 г. в честь приезда в Россию выдающегося естествоиспытателя А. фон Гумбольта. На этом заседании «директор Г. Фишер взял слово и рассуждал об ископаемых головоногих Москвы и ее окрестностей и показывал эти объекты в натуре» (в Fischer, 1829, р. 314).

В статье Фишер привел краткие описания головоногих из каменноугольных отложений окрестностей Москвы и отнес их к «Ortocerathites», «Melia», «Sannionites», «Nautiloides». Среди «Ortocerathites» Фишер описал две формы O. spiralis и O. sulcatus, как происходящие из известняков бассейнов рек Протва и Ока, но которые на самом деле характерны для ордовика Прибалтики. К Cephalopoda Фишер причислил также ископаемые гастроподы рода Bellerophon и остатки простейших отряда Fusulinida. Таблицы изображений в статье отсутствуют, но после каждого описания приведены ссылки на номера таблиц к монографии Фишера «Oryctographie du gouvernement de Moscou», увидевшей свет в 1837 г. Сюда Фишер включил, с некоторыми изменениями, и описания головоногих, опубликованные в 1829 г.

В 1830 г. была издана монография Х.И. Пандера «Beitr ge zur Geognosie des Russischen Reich», в которой охарактеризованы и изображены два представителя Серhalopoda из ордовикских отложений окрестностей Санкт-Петербурга, определенные им как «Orthocera undulata» и «Orthocera spiralis» (рис. 1). Пандер писал,

что оба вида «отличаются друг от друга своей внешней формой и строением раковины; мы назвали их именами, как Фишер в своем описании и изображении ископаемых окрестностей Москвы, которым он с нами любезно поделился. Из тех рисунков мы видим, что оба там также встречаются, хотя, однако, между остальными окаменелостями из окрестностей Санкт-Петербурга и Москвы господствуют большие различия; через эти обе формы между тем будут намечать определенные соответствия в формациях обоих областей» (Pander, 1830, s. 108). Пандер охарактеризовал эти формы так: «Orthocera undulata, Fig. 1. Внешне раковина поперечно полосатая. Полосы волнообразные, образующие внутри отдельные стенки камер. Внешняя форма полностью круглая. Сифон в сравнении со следующим меньше» (Pander, s. 109). Описание другого вида следующее: «Orthocera spiralis, Fig. 2. Стенки камер образуют очень высокие, крутые дуги, так что когда смотришь со стороны, можно подумать,

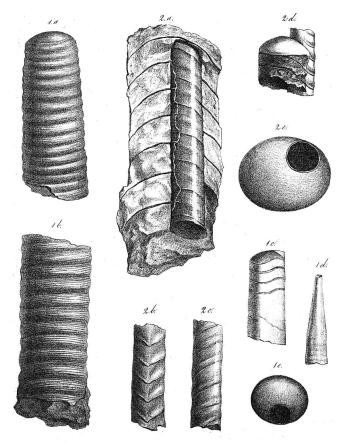


рис. 1. Изображения эндоцератид из ордовика окрестностей Санкт-Петербурга (Таb. X работы: Pander, 1830)

они идут спирально <...>. Поверхность раковины гладкая, не полосчатая, и в целом форма животного больше овальная. Очень часто встречаются одни ядра сифонов, на их фрагментах часто отличаются камеры, а эти часто стерты и потому они кажутся все гладкими ...» (там же).

В то время как синонимы родового названия Orthoceras употреблялись так же Orthocerarites и Orthocera. Род Orthocetras объединял всех головоногих моллюсков с прямой раковиной независимо от положения сифона. В настоящее время описанные Пандером формы относятся к эндоцератитам. Здесь необходимо заметить, что род Endoceras был установлен американским палеонтологом Дж. Холлом (J. Hall) в 1847 г.

В 1835 г. С.С. Куторга в работе, посвященной геологии и палеонтологии Дерпта (ныне г. Тарту, Эстония) описал из ордовикских отложений два сифона эндоцератид, определенные им как Orthoceratites spiralis Fischer и O. gigantei Sowerby.

В 1837 г. была опубликована монография Фишера «Огустодгарніе du gouvernement de Moscou», в палеонтологической части которой в том числе описаны и изображены Серhalорода из каменноугольных и юрских отложений Подмосковья, 2 формы — из ордовика Прибалтики и 2 — из меловых отложений юга Российской империи. Характеризуя головоногих в целом, Фишер писал: «Раковины головоногих многокамерны, другими словами разделены на несколько камер, которые сообщаются между собой только посредством многочисленных сифонов <...> Живые организмы, похожие на осьминогов, занимают первую камеру, тело их заканчивается жилистой мускульной трубкой, прикрепленной к сифону, перегородки которого пронизывают раковину» (Fisher, 1837, р. 121).

Из известняков окрестностей Москвы, относящихся в настоящее время к различным подразделениям каменноугольной системы, Фишер описал формы, принадлежащие по современной систематике к наутилоидеям и ортоцератоидеям. Здесь же он поместил описание ископаемых рода Bellerophon (ныне в классе Gastropoda), о которых писал, что раковины Bellerophon — округлые, удлиненные, инвалютные, последний оборот окружает и скрывает все другие. В то время систематическое положение этих ископаемых не было еще точно определено. Фишер отметил, что Ж.-Б. Ламарк не указал место этих окаменелостей в систематике, Блейнвиль поместил их рядом с аргонавтами, сам же Фишер считал, что эти ископаемые внешне очень похожи на Nautilus. К Cephalopoda он отнес и остатки фузулинид. Он писал, что это многокамерные раковины, их удлиненные камеры «окружают ось спирали», т.е. расположены по спирали, и они «принадлежат к семейству Foraminiferes d'Orb. <...> Они найдут свое место рядом с родом Lingulina». Фишер отметил, что в просторечье эти ископаемые называют «fossil bl petrifie (окаменелая рожь)». Он указал также, что А. Броньяр считал эти окаменелости растительными остатками рода Carpolithes. Фишер, еще раз подчеркнув, что это раковины многокамерные, поместил их описания в разделе Cephalopoda.

К ортоцератитам им отнесены все головоногие с прямой раковиной. Приведенная их краткая характеристика сводится к следующему: «Прямая, конусообразная раковина, разделенная на камеры поперечными перегородками, пронизанными сифоном». Здесь описаны те же формы, что и в работе 1829 г. Но, характеризуя вид O. spiralis, он отметил, что этот вид описан «с образца, который не является обычным для известняков Москвы. Известняк, в котором он обнаружен, имеет, наоборот, характеристики ископаемых Готланда или Дюдерхофа, что близ Петербурга ... Но я решил его поместить сюда, так как в московском известняке находят достаточно часто отдельные сифоны, принимая их порой на первый взгляд за белемниты, случайно искривленные» (там же, р. 124). Внес он изменения в другой вид, описанный им в 1829 г., O. sulcatus, отметив, что «этот вид мне был представлен как найденный в московском известняке, но он, разумеется, имеет другое происхождение. Я думаю, что он из Готланда или из окрестностей Санкт-Петербурга. Оригинал впрочем затерялся в ассамблее общества Натуралистов (Общества испытателей природы — И.С.) и все, что мне осталось, это несколько конечных перегородок» (там же, р. 125).

Из юрских ископаемых в работе описаны представители отрядов Ammonitida и Belemnitida. Давая характеристику аммонитам, Фишер писал: «Раковина с перегородками, дискообразная, спиралевидная, со сходными витками. Перегородки поперечные, разделенные на доли, с четкими контурами, пронизанные верхним сифоном, который прикреплен к окружности долей» (Fischer, 1837, р. 166). Фишер поясняет в своей работе, что у аммонитов различается шесть основных долей перегородок: верхняя, или спинная, которая охватывает сифон и заканчивается в глубине двумя щупальцами, где перегородка прикрепляется к сифону. Две наиболее близких друг к другу доли, располагающиеся с двух сторон от спинной, называются боковые внешние доли, а те, которые более удалены — боковые внутренние доли. Доля, расположенная напротив спинной доли и сифона, называется брюшной. Между спинной долей и боковой внешний расположен спинной слой; между боковой внешней долей и боковой внутренней — боковой слой. Слой между внутренней боковой долей и брюшной носит название брюшной слой.

Фишер отметил, что аммониты, известные в «простонародье как Рога Аммона» привлекали внимание многих исследователей, а в последнее время А. д'Орбиньи, Бронн, Л. фон Бух и другие «способствовали распространению информации об этих живот-

ных, представляющих интерес как для зоологии, так и для геологии» (там же, р. 167). Фишер подчеркнул, что Бух «предпочел использовать весь свой талант, чтобы сделать полезные открытия и для одной и для другой науки. Он нашел способ распределять с легкостью, ясной и полезной, аммониты по семействам» (там же). Основываясь на форме лопастной линии Бух выделил 12 семейств: Arietes, Falciferi, Amalthei, Capricorni, Planulati, Dorsati, Coronatii, Armati, Dentati, Macrocephali, Ornati, Flexuosi.

Фишер в своей работе придерживается классификации Буха, показав на одной из таблиц характерные для этих семейств различные типы лопастных линий. При этом он заметил, что при определении видов возникают большие сложности, так как аммониты «образуют подчас скопления, где не сохранился верхний слой, а вместе с ним и рисунок долей» (Fischer, 1837, p. 168). Он описал 18 видов аммонитид из семейств Arietes, Falciferi, Amalthei, Planulati, Coronati, Macrocephali, Ornati, Dentati. Фишер выделил новый вид Ammonites catenulatus [=Garniericeras catenulatum (Fischer)] (рис. 2). Приведем первое описание этого аммонита характерного для верхневолжских отложений Центральной России: «Очень приплюснутые, с острой спинкой. Хотя образец невелик, разделение на доли заслуживает между тем большого внимания и отличает этот вид от других Falciferi. Доли очень тонкие, зазубренные так, что смотрятся как цепочки гор на позолоченном темном фоне. Под лупой рисунок зазубренных краев долей подчиняется общему закону, но спинной слой демонстрирует только один зубчик, а боковая внешняя доля выглядит лапчатой. Элегантность вида заставляет меня жалеть о том, что не могу воспроизвести его в прекрасном состоянии. Внутренние поверхности сияют перламутром. Из Татарово» (Fischer, 1837, р. 169). Для того, чтобы показать, как изменились подходы к описанию этой группы ископаемых, приведем описание этого же самого вида из работы П.А. Герасимова (1969, с. 95): «Плоская дисковидная раковина с острой вентральной стороной. Обороты сильно обхватывающие. Пупок узкий. Пупковая стенка последнего и предпоследнего оборотов круто спадает. Начальные обороты (до 7-8 мм в диаметре) округло-овальные, с высотой немного большей, чем толщина. Последующие обороты становятся более и более высокими, со слабо выпуклыми боковыми сторонами и килеватой вентральной. Последние 2-3 оборота очень высокие, стрельчатые. Длина жилой камеры немного меньше трех четвертей оборота. Поверхность раковины покрыта тончайшими, очень частыми, иногда слегка волнистыми нитевидными ребрышками — струйками (пучки очень сближенных, низко ветвящихся ребер), из которых некоторые бывают рельефные. Лопастная линия с довольно узкой первой боковой лопастью, наибольшая срединная доля которой обычно бывает рассеченной». Далее приводятся обязательные для современного описания размеры диаметра, ширины пупка, боковой высоты и толщины; стратиграфическое и географическое распространение.



рис. 2. Первое изображение Ammonites catenulatus [=Garniericeras catenulatum (Fischer)] (Таb. VIII, fig. 4 работы: Fischer, 1837)

Еще одна группа ископаемых головоногих, характерная для юрских отложений, белемниты, представлена в работе Фишера четырьмя видами. Надо отметить, что Фишер первым из отечественных исследователей привел их описания в бинарной номенклатуре. Характеризуя белемниты в целом, Фишер писал: «Раковина правильная, узко-коническая, состоящая из двух различных и разделяющихся частей». Внешняя часть, ростр по современной терминологии — это прочный полный чехол, имеющий коническое углубление. Внутренняя часть, т.е. фрагмокон — заостренный конус, многокамерный по всей длине и пронизанный центральным сифоном.

Таким образом, «Ориктография» Фишера стала первой в России монографией, где не только охарактеризованы и палеозойские и мезозойские головоногие, но и приведены сведения по их систематике. Г.Е. Щуровский (1866, с. 3) писал о работе Фишера: «Как зоолог, он с замечательною проницательностью описал многие ископаемые, принадлежащие Московским формациям, и тем положил основание к более точному их определению». Конечно, Фишер не избежал некоторых ошибок, но Щуровский (1878, с. 115)

отметил, что «не имея под руками богатых иностранных коллекций и сравнивая Московские ископаемые с одними описаниями и рисунками, находящимися в известных сочинениях, Фишер необходимо должен был впасть в некоторые неточности. Самая наука об ископаемых в начале нынешнего столетия заключала в себе очень много неопределенного, особенно относительно низших или беспозвоночных животных».

К середине XIX в. отечественными естествоиспытателями были опубликованы описания головоногих моллюсков из каменноугольных и юрских отложений окрестностей Москвы (Г.И. Фишер фон Вальдгейм, А. Фаренколь, К.Ф. Рулье и А. Фаренколь, И.Б. Ауэрбах и Г. Фриэрс, Э.К. Чапский), из юрских отложений бассейна Печоры (А.А. Кейзерлинг), из ордовика Прибалтики (Э.И. Эйхвальд). Необходимо отметить, что в 1866 г. впервые из юрских (верхневолжских) отложений Симбирской губернии Г..А. Траутшольд описал остатки теутоидей (дд. Городище и Поливна), определенные им как Coccoteuthis hastiformis R ppen [=Trachyteuthis zhuravlevi E. Gekker et R. Gekker]. Траутшольду принадлежит и первая, изданная в России в 1871 г. работа «О способе сохранения русских аммонитов», посвященная следам предполагаемых мускульных отпечатков у меловых аммонитов из Средней России. В 1875 г. Н.П. Вишняков первым из отечественных исследователей описал аптихи, найденные им в юрских отложениях у с. Городище и высказал предположение об их принадлежности к аммонитам рода Aspidoceras. В 1878 г. он опубликовал статью, посвященную характеристике жилых камер некоторых аммонитид Центральной России. Здесь он описал свои наблюдения над размерами конечной жилой камеры и вариациями устья у разновозрастных (келловейских, средне- и верхневолжских) аммонитов, относящихся к различным систематическим группам.

Список литературы

Герасимов П. А. Верхний волжский подъярус центральной части Русской платформы. М.: Наука. 1969. 144 с.

Щуровский Г. Е. История геологии Московского бассейна // Изв. ОЛЕАиЭ. 1866. Т. 1. Вып. 1. 138 с.

Щуровский Г. Е. Готтгельф Фишер фон Вальдгейм, относительно его заслуг по минералогии, геологии и палеонтологии // Изв. ОЛЕАиЭ. 1878а. Т. 33. Вып. 2. С. 105-126.

Fischer G. Sur les cephalopodes de Moscou et de ses environs // Bull. Soc. Nat. de Moscou. 1829. T. 1. P. 314-333.

Fischer de Waldheim G. Oryctographie du gouvernement de Moscou: in folio, avec un Atlas de 51 planches. M. 1837. 202 p.

Pander Ch. H. Beitrage zur Geognosie des Russischen Reich. S.-Petersb. 1830. 150 s.

EARLY STUDIES OF FOSSIL CEPHALOPODS IN RUSSIA

I.A. Starodubtseva

The first Russian publications describing fossil cephalopods from the Ordovician, Carboniferous and Jurassic of the Baltic and Moscow regions are reviewed. The publications by G.I. Fischer (1829, 1837) and Ch.I. Pander (1830) are discussed.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ЮРСКИХ ЦЕФАЛОПОД В НИЖНЕМ ПОВОЛЖЬЕ

В.Б. Сельцер

Саратовский Государственный университет geoecologia@info.sgu.ru

Юрские отложения в Нижнем Поволжье изучают более 150 лет. Естественные выходы юры приурочены к областям развития положительных тектонических структур (Саратовские и Дон-Медведицкие дислокации, Пугачевский свод и структуры соляной тектоники дальнего Заволжья). По мере развития геологосъемочных и геологопоисковых работ установлено широкое и повсеместное распространение юры (в пределах региона), однако на большей части площади эти отложения перекрыты плащом более поздних образований. История изучения остатков головоногих неразрывна с историей изучения юрских отложений в целом, в которой выделены: период накопления данных, период палеофаунистических исследований и разработки биостратиграфических схем, период систематизации данных и детализации выделенных стратонов (Сельцер, Салтыков, 2005).

Для первого этапа характерным является факт установления юрских образований, в том числе и по находкам цефалопод. И.Ф. Синцов, описывая юрские и меловые окаменелости Саратовской губернии, пожалуй, впервые для нижневолжского края, привел описание и изображение фауны аммонитов Am. Lamberti Sow., Am. Tschevkini d'Orb. var., Am. ornatus Schloth. (1872). Позднее сведения о юрских головоногих приводятся в работах А.П. Павлова и С.Н. Никитина (1896-1899 гг.). Павлов (1904) по находкам Parkinsonia Parkinsoni Sow. устанавливает наличие отложений «верхнего доггера». А.Г. Ржонсницкий (1905, 1914) при подробном описании юрских отложений саратовских дислокаций приводит сведения о находках аммонитов только лишь в списках фауны собранной в изученных разрезах. Аналогичный подход был принят и А.Д. Архангельским (1906) описавшим юрские образования Камышинского и Аткарского уездов Саратовской губернии. В 1902 году П.А. Православлев приводит сведения о юрской фауне при описании горы Улаган в окрестностях оз. Эльтон. Из исследований сопредельных регионов новые данные приведены в работе А.А. Борисяка (1908), где рассматривается аммонитовая фауна донецкой юры. Отсюда описывается новый вид аммонита Cosmoceras Michalskii Bor.

Изучая разрезы междуречья Иловли и Медведицы А.Н. Мазарович (1923) собрал достаточно представительную коллекцию аммонитов и предположил наличие отложений байоса и сдвумя зонами: нижней Stephanoceras humphresianum и верхней Parkinsonia Parkinsoni. Из нижней зоны он описал (без изображе-

ния) аммонит Sonninia Mojarowskii.

Таким образом, к концу XIX, начала и первой четверти XX века, сведения о юрских аммонитах приведились главным образом в виде списков при обосновании возраста описываемых отложений. Эта ситуация сохранилась вплоть до 30—х годов.

Изучая коллекцию Мазаровича, П.К. Мурашкин (1930) приводит монографическое описание и изображение аммонитов «Parkinsonia (?) Mojarowskii Masar.» (голотип по монотипии) и Parkinsonia subcompressa sp. nov. Кроме этого автором был выделен новый род Pseudocosmoceras с типом рода Cosmoceras Michalskii Bor. и дано описание «вариететов» Ps. Michalskii var. minor, Ps. Michalskii var. media и новый вид Ps. Masarowici nov. sp., также имеющий «вариететы» var. descendens, var. conjungens и var. inclara. Было выдвинуто предположение о принадлежности слоев с P. subcompressa к верхнему доггеру немецкой юры и одновозрастности слоев с Pseudocosmoceras в Поволжье и Донецкой области.

В 1935 году при Саратовском университете по инициативе ученика Павлова Б.А Можаровского, был организован научно-исследовательский институт геологии, на базе которого изучение юрских отложений продолжила В.Г. Камышева-Елпатьевская. С этого момента наступает период палеофаунистических исследований. Ее кандидатская диссертация посвящена изучению юрских отложений и фауны окрестностей оз. Эльтон. Во втором томе трудов за 1939 год приведено описание и изображение представителей 5 семейств, 7 родов и 23 видов аммонитов из этого района. Вместе с тем, в научном отчете работы института за 1938 год приведены сведения о том, что в целом для территории Нижнего Поволжья юрская аммонитовая фауна монографически остается не изученной, а в планах работы на 1938 и 1939 годы ставилась тема — «Верхнеюрские аммониты бассейна реки Чардым».

При обзоре юрской фауны, взятой из керна глубокой скважины около станции Озинки и доставленной геологом Саратовской геологической конторы С.С. Бауковым, был найден аммонит, весьма близкий «по общему облику к фауне верхнего лейаса» (аален в современном понимании). Впоследствии Камышева-Елпатьевская (1958) определила его как Leioceras opalinum (Rein.) (образец считается утерянным — авт.). Это послужило основанием для выделения ааленских отложений в дальнем Заволжье. Таким образом, изучая фонды НИИ Геологии Саратовского университе-

та, удалось восстановить историю появления сведений о ааленском аммоните. Позднее эта форма указывается Н.Т. Сазоновым, из Новоузенской опорной скважины (1967).

В годы Великой Отечественной была поставлена тема по составлению атласа руководящих ископаемых Саратовских и Доно-Медведицких поднятий. Финансирование работ осуществлялось Наркоматом нефти СССР. Атлас вышел в свет в 1947 году, авторы —Камышева-Елпатьевская и А.Н. Иванова. В нем впервые была дана сводка представленная описаниями и фототаблицами юрской фауны всего нижневолжского региона. В 1948 году Камышева-Елпатьевская защищает докторскую диссертацию, которая была посвящена изучению юрских отложений Юго-Востока Европейской части СССР.

В дальнейшем монографическое изучение аммонитов продолжила Е.А. Троицкая (1954), описавшая 4 семейства (Cardioceratidae, Macrocephalitidae, Aspidoceratidae, Haproceratidae), 10 родов и 42 вида, из которых 5 видов были описаны впервые. Рассмотрение онтогенетического развития ряда видов рода Cadoceras приводит ее к выводу о необходимости выделения нового рода Rondiceras с типовым видом Rondiceras milachevici (Nik.). В работе посвященной раннекелловейским аммонитам Центральной России (Митта, 2000) была подтверждена валидность этого рода. Другим направлением исследований стало изучение перегородочных линий. На обширном ископаемом материале было показано, что в качестве критерия для родов и видов этот признак рекомендован быть не может. Отдельное исследование было посвящено тенденциям в изменении локомоции юрских аммонитов, а также полиморфизму некоторых видов рода Ouenstedtoceras.

Камышевой-Елпатьевской, Троицкой, В.П. Николаевой и другими авторами было описано семейство аспидоцератид, а также надсемейства Stephanocerataceae, Kosmocerataceae и Perisphinctaceae в Основах палеонтологии (1958), была создана уточненная схема келловейских отложений Саратовского Правобережья.

Все полученные данные были обобщены в сводке (Тр. ВНИГРИ, 1959, вып. 137). Троицкой принадлежит описание аммонитовой фауны волжского яруса (1960) из заволжской степи. Она, вероятно, была первым автором, применившим понятие фаунистический горизонт (1954, с. 10). В настоящее время этот термин используется при создании инфразональных схем.

Не менее подробно были изучены представители семейства космоцератид, разнообразие которых пополнилось двумя новыми родами и 4 видами (Николаева, 1956, 1968, 1973). Изучение их вертикального распространения было использовано при разработке местной биостратиграфической схемы. Проводя ревизию данных Мурашкина, и анализируя собственный коллекционный материал Николаева описала новый род Medvediceras, с типовым видом Pseudocosmoceras masarowici (Mur.), считая его раннебатским, при иссле-

довании верхнекелловейской фауны, был выделен род Mojarowskia с типовым видом Kosmoceras mojarowski Nik. et Rozh.

Со второй половины 80—х годов начинается период анализа информации, полученной при изучении разрезов и аммонитов.

Ревизовав собственные сборы с территории Дон-Медведицких дислокаций Троицкая отмечает, что большинство форм считавшихся ранее Parkinsonia parkinsoni (Sow.) — байос, принадлежат более поздним Oraniceras w rtembergicum (Opp.) — бат. Батский возраст был принят и для слоев с Pseudocosmoceras michalskii (Bor.). Это послужило основой для пересмотра в регионе биостратиграфии отложений байоса и бата (Троицкая, Хабарова, 1986). В последующем было показано, что аммониты, объединяемые видом Pseudocosmoceras michalskii (Bor.), следует рассматривать в рамках последней зоны верхнего байоса — зона parkinsoni (Безносов, Митта, 1993, Митта, Сельцер, 2002).

Особый интерес представляет обнаружение в одном разрезе тетических (Oraniceras) и бореальных (Arcticoceras и Arctocephalites) аммонитов. Из окрестностей Саратова описан новый вид паркинсониид Огапісегаs besnosovi Mitta et Seltzer (Митта, Сельцер, 2002, 2004) и выделен новый род — Sokurella Mitta, представленный типовым видом S. galaczi Mitta (Митта, 2004). Дана характеристика близко родственных родов Pseudocosmoceras и Medvediceras. Повторно и с лучшим качеством изображены аммониты из коллекции Мазаровича.

Пробел в исследовании стратотипического разреза келловея в Малиновом овраге (Саратовская обл.) был восполнен С.В. Мелединой (1986, 1987), С.Н. Алексеевым и Ю.С. Репиным (1986), но наиболее полно этот разрез охарактеризован Г.В. Кулевой и др. (1988). Общим для всех этих работ является утверждение о стратиграфической неполноте разреза (нижний, средний и верхний келловей) на основании сборов аммонитов. Однако интервалы лакун представлялись по-разному. Меледина считает, что в отложениях среднего келловея не устанавливается присутствие зоны јаѕоп, а присутствуют отложения зоны согопатит. В то же время Алексеев и Репин (1986) и Кулева с соавт. (1988) предполагают обратное — средний келловей представлен только отложениями зоны јаѕоп.

Репиным и Н.Х. Рашваном (1996) была проанализирована хорология келловейских аммонитов. Было показано, что описываемые ассоциации в Саратовском Поволжье несут признаки экотона, промежуточного между сообществами бореальных и тетических палеобассейнов. Анализируя фотоизображения аммонитов из сборов Сазонова, Камышевой-Елпатьевской и Троицкой, Калломон и Райт (Callomon, Wright, 1989) выделяют новый вид раннекелловейского аммонита Chamoussetia saratovensis, подчеркивая в названии вида его географическую позицию.

В последние годы было обнаружо нового уникальное местонахождение верхенкелловейской и нижнеоксфордской фауны (Сельцер, 1999) и находка аммонитов Cadoceras bodylevskyi Freb.и Kepplerites cf. kepleri (Орр.) (Сельцер, 2002), указывающих на присутствие самых нижних горизонтов келловейского яруса. Появилась возможность проведения достаточно обоснованных корреляций среднеюрских отложений Нижнего Поволжья с центральными районами Русской платформы и Западной Европы.

Менее изученной, для нижневолжского региона остается фауна белемнитов. Первое упоминание приведено в работе Синцова (1872) описавшего «Belemnites Panderianus d'Orb., B. borealis d'Orb., B. magnificus d'Orb. и B. absolutus Fisch.» и не давшего их изображений. Ржонсницкий (1914), упоминает их присутствие только среди других окаменелостей и не дает никаких определений. Лишь в 1938 году в отчете НИИ Геологии Саратовского ун-та значится «... под общим руководством старшего научного сотрудника Института Геологии, доцента В.Г. Камышевой была организована экспедиция по сбору аммонитовой фауны в бассейне реки Курдюма. ... Помимо аммонитовой фауны, студентом В.Н. Березиным была собрана богатая фауна белемнитов, что дало возможность наметить институту тему по их изучению. Предполагается, что разработка этой темы будет поручена В.Н. Березину». Дальнейшее продолжение этих исследований неизвестно, что, видимо, связано с началом войны. Только в 1947 году А.Н. Иванова описывает 9 юрских видов (Атлас руководящих форм...).

В последующей сводке (Тр. ВНИГРИ, 1959, вып. 137) описание белемнитов представлено более подробно и полно с биометрическими характеристиками. Иванова впервые описывает байосские и батские формы — Mesoteuthis bajosicus А. Ivan. и Megateuthis sp. Несколько ранее С.П. Рыков (1953), изучая песчаный комплекс на Донской Луке, указывает, что на размытой поверхности песков и песчаников в вышележащих коричневых глинах с сидеритовыми конкрециями обнаружены белемниты «Megateuthis aalensis Volt., М. elliptica Mill., и М. quinquesulcata Bl.».

Повторно описания келловей — волжских белемнитид приведены во втором выпуске Атласа мезозойской фауны... (1969). В последующие годы изучение

этой фауны на региональном уровне не проводились. Лишь только в 2004 году публикуются новые данные о раннебатских белемнитах из окрестностей Саратова, откуда описаны представители трех семейств — древних Nannobelidae, Megateutidae и более молодых Cylindroteuhidae. Описано два новых вида Nannobelus bellus и N. parabellus (Барсков, 2004).

Еще более скудная информация касается сведений о юрских наутилидах. Представители этой группы встречаются в разрезах исключительно редко и чаще всего в виде фрагментов. Единственное описание приведено В.Н. Шиманским двух видов происходящих из разрезов в окр. Саратова — Жаренный Бугор и в окр. села Разбойщина (ныне Жасминная — авт.) Рагасепосегая okensis (Nik.) и Р. calloviensis (Орр.). Автор описания вынес вердикт — «Юрские наутилоидеи Саратовского Поволжья не описаны» (Атлас., 1969).

При изучении нового местонахождения юрских цефалопод (Сельцер, 1999) собрана небольшая коллекция наутилид и показано, что в общем объеме келловейского ориктокомплекса они занимают всего 0,52 %.

Таким образом, историческая ретроспектива показала, что на территории Нижнего Поволжья остатки цефалопод были и остаются основным объектом изучения при исследованиях юрских отложений. Наиболее изученными оказались аммоноидеи из отложений келловейского яруса. Пока остаются мало изученными наутилиды и белемноидеи.

Собранные материалы легли в основу создания монографических коллекций. Описывались новые таксоны. Изученное вертикальное распространение аммонитов позволило создать местные биостратиграфические схемы. Эти данные отчасти послужили базисом для создании унифицированной шкалы Русской платформы. В последнее десятилетие появились новые данные о таксономическом разнообразии и биогеографии аммонитов, в результате чего пересматриваются прежние взгляды на стратиграфическое положение отдельных таксонов и создается основа к разработке инфразональной шкалы.

A HISTORY OF THE STUDY OF JURASSIC CEPHALOPODS IN LOWER POVOLZHYE

V.B. Seltser

The history of the study of Jurassic cephalopods in Lower Povolzhye (Russia) is discussed. The first data on these cephalopods were published in the second half of the 19th century and at the beginning of the 20th century. Progress in these studies has been related to progress in Jurassic geology. Ammonoids are the best described group, belemnoids are less well studied, whereas nautilids are not studied at all. As a result of this study, new taxa are described and a biozonal scheme of the Jurassic on the right bank of the Volga near Saratov is proposed.

СПИСОК РАБОТ В.Н. ШИМАНСКОГО

составлен Н.Б. Феофаровой

1940

Шиманский В.Н. Гигантеллы визейских отложений рек Подчерем, Щугор, Вуктыл и бассейна Верхней Печоры (Северный Урал) // Уч. зап. МГПИ им. Ленина. М. 1940. Т.23, кафедра геологии, вып. 2. С.83—122.

1941

Шиманский В.Н. Современный наутилус и меловые наутилоидеи Кавказа и Крыма // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биолог. наук. М. 1941.

1945

Шиманский В.Н. Определитель важнейших родов ископаемых беспозвоночных. Свердловск, 1945. 18 с.

Заблуда Г, Шиманский В.Н. Школа биологов на Урале // Свердловск, 1945, Уральский рабочий. № 271 (9081).

1947

Шиманский В.Н. К вопросу о систематике ринхолитов // Докл. АН СССР. 1947. Т. 58, № 7. С. 1475—1478.

1948

Шиманский В.Н. О некоторых верхнемеловых наутилоидеях из г. Вольска // Уч. зап. МГПИ им. В.И.Ленина. 1948. Т.52, вып. 3. С. 153-163.

Шиманский В.Н. Некоторые новые ортоцераконы из артинских отложений Южного Урала // Докл. АН СССР. 1948. Т.60. №1. С. 119—121.

Шиманский В.Н. К вопросу о ранних стадиях развития верхнепалеозойских ортоцераконовых наутилоидей // Докл. АН СССР. 1948. Т. 60. № 5. С. 871–874.

Шиманский В.Н. Современный наутилус и его значение для изучения ископаемых головоногих // Уч. зап. МГПИ им В.И.Ленина. 1948. Т. 52, вып.3. С. 77—151.

1949

Шиманский В.Н. О систематическом положении ринхолитов // Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. 1949. Т. 20. С. 199-209.

Шиманский В.Н. Некоторые замечания об эволюции и географическом распространении меловых наутилоидей // Докл. АН СССР. 1949. нов. сер. Т. 68. № 2. С. 385—388.

Шиманский В.Н. Верхнекаменноугольные наутилоидеи Южного Урала // Докл. АН СССР. 1949. нов. сер. Т. 60. № 5. С. 929—932.

Шиманский В.Н. Отряд Nautiloidea // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. М. 1949. Т. 11., с?.

1951

Шиманский В.Н. Прямые и согнутые головоногие нижней перми Южного и Среднего Урала // Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. наук // ПИН АН СССР. М. 1951. 29 с.

Шиманский В.Н. К вопросу об эволюции верхнепалеозойских прямых головоногих // Докл. АН СССР. 1951. нов. сер. Т. 79. \mathbb{N} 5. С. 867–870.

Шиманский В.Н. О распространении меловых наутилоидей в СССР // Тр. МОИП. 1951. отд. геол. Т. 1. С. 152–160.

1952

Шиманский В.Н. Краткий учебный определитель родов ископаемых беспозвоночных. М.: Изд-во МГУ. 1952. 78 с.

1953

Шиманский В.Н. К вопросу о захоронениях наутилоидей // Докл. АН СССР.1953. нов. сер. Т. 89. № 6. С. 1095—1098.

Шиманский В.Н. Прения по докладу В.Е.Руженцева // Материалы Палеонтологического совещания по палеозою. 14—17 мая 1951 г. М.: Изд—во АН СССР. 1953. С. 53—55.

1954

Шиманский В.Н. Прямые наутилоидеи и бактритоидеи сакмарского и артинского ярусов Южного Урала // Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. 1954. Т. 44. 156 с.

Шиманский В.Н. Некоторые вопросы систематики ископаемых организмов // Бюлл. МОИП. 1954. отд. геол. Т. 29. № 3. С. 101-102.

Шиманский В.Н. О принципах выделения наиболее крупных систематических групп цефалопод // Бюлл. МОИП. 1954. отд. геол. Т. 29. № 5, С. 98—99.

Руженцев В.Е., Шиманский В.Н. Нижнепермские свернутые и согнутые наутилоидеи Южного Урала // Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. 1954. Т. 50. 152 с.

1955

Шиманский В.Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований // Бюлл. МОИП. 1955. отд. геол. Т. 30. № 4. С. 88—89

Шиманский В.Н. К ревизии некоторых групп головоногих моллюсков // Бюлл. МОИП. 1955. отд. геол. Т. 30. № 1. C.96-97.

Шиманский В.Н., Эрлангер А.А. О находках триасовых наутилоидей в СССР // Бюлл. МОИП. 1955. Т. 30. № 3. С.95-96.

1956

Шиманский В.Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований // Конспект лекций. 1956. Изд—во МГУ. 95 с.

Шиманский В.Н. Журавлева ФА. Стратиграфическое значение наутилоидей // Бюлл. МОИП. 1956. отд. геол. Т. 31. № 3. С. 112-113.

1957

Шиманский В.Н. О семействе Pseudonautilidae Hyatt, 1900 // М., 1957, Докл. АН. СССР, новая серия, Т. 112, №1, с. 127–129.

Шиманский В.Н. Каменноугольные Oncoceratida // Докл. АН СССР. 1957. нов. сер. Т. 112. № 3. С. 530—532.

Шиманский В.Н. Новые представители отряда Nautilida в СССР // Материалы к Основам палеонтологии. вып. 1 // Из-во АН СССР. 1957. С. 35—41.

Шиманский В.Н. Новый род меловых цефалопод // Материалы к Основам палеонтологии, вып. 1. // Из-во АН СССР. 1957. С. 43—44.

Шиманский В.Н. Систематика и филогения отряда Nautilida // Бюлл. МОИП. 1957. отд. геол. Т. 32. № 4. С. 105—120.

1958

Шиманский В.Н. О некоторых случаях конвергенции у наутилоидей // Бюлл. МОИП. 1958. отд. геол. Т. 33. №3. С. 157—158.

Шиманский В.Н. Проблемы и задачи палеонтологических исследований. // Конспект лекций (на кит. яз.). 1958. Издво МГУ.

Шиманский В.Н. О протоконхе бактритоидей // Докл. АН СССР. 1958. нов. сер. Т. 122. № 4. С. 702-705.

1959

Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А., Безносова Г.А. О морфологической терминологии в зоологии и палеозоологии беспозвоночных // Палеонтол. журн. 1959. № 1. С. 132—137.

Шиманский В.Н. Хроника. Совещания и конференции // Палеонтол. журн. 1959. № 1. С. 146—148.

Шиманский В.Н. Всесоюзное палеонтологическое совещание по вопросам систематики и филогении ископаемых животных. Заседание секции палеонтологии беспозвоночных. Хроника // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 136—137.

Шиманский В.Н. Новые палеонтологические журналы // Палеонтол. журн. 1959. № 2. С. 141–142.

Шиманский В.Н. 175—летний юбилей Палеонтологического руководства // Палеонтол. журн. 1959. № 4. С. 151–153.

Шиманский В.Н. Некоторые данные об анатомии ископаемых наутилоидей // Бюлл. МОИП. 1959. отд. геол. Т. 34. №2. С. 151.

Шиманский В.Н. О высших систематических единицах у наутилоидей // Бюлл. МОИП. 1959. отд. геол. Т. 34. №2. С. 151-152.

Шиманский В.Н. Сообщения о защите диссертаций // Палеонтол. журн. 1959. \mathbb{N}_2 2. С. 143.

Шиманский В.Н. Новый представитель Tainoceratidae из Верхоянья // Палеонтол. журн. 1959. № 4. С. 110—114.

Шиманский В.Н. Новые виды наутилоидей из рода Teichertia // Материалы к Основам палеонтологии, вып. 3. 1959. Издво АН СССР. С. 52-57.

Найдин Д.П., Шиманский В.Н. Cephalopoda. Головоногие моллюски. М.: Гостоптехиздат. 1959. С. 166—220.

1960

Шиманский В.Н. Наутилиды. Надотряд Nautiloidea // Атлас нижнемеловой фауны Северного Кавказа и Крыма. М.: Гостоптехиздат. 1960. С. 239—248.

Шиманский В.Н. Палеозойские белемноидеи (Обзор литературных данных) // Бюлл. МОИП.1960. отд. геол. Т. 35. № 3. С. 170—171.

Шиманский В.Н. В палеонтологической секции Московского Общества испытателей природы // Палеонтол. журн. 1960. №1. С. 147—148.

Шиманский В.Н. Новые миссисипские белемниты. Флауэр, Гордон. [Moore Mississippian Belemnites. Flower Roussean H. and Gordon Mackenzie Jr. J. Paleont., 1959, vol. 33, № 5, р. 809–842, pl.112–116] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1960. №1. С. 158–162.

1961

Шиманский В.Н. Argocheilus Shimansky, nom. nov. // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 128.

Шиманский В.Н. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1960г. // Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 140-141.

Шиманский В.Н. К систематике позднемезозойских наутилид и особенности иберийских Nautilinae d'Orb. // Палеонтол. журн. 1961. № 4. С. 174—177.

Шиманский В.Н. Spirula и Nautilus, как объекты исследования палеонтолога // Бюлл. МОИП. 1961. отд. геолог. Т. 36. № 3. С. 148.

Шиманский В.Н. Палеозоология [Ehrenberg K. Palaozoologia. Wien, Springer, 1960, 407 s.] (Рецензия) // М. 1961, Изд-во Иностр. литер. Новые книги за рубежом. Серия В. Биология, медицина. №6. С. 31–33.

Шиманский В.Н. Объем и распространение Syrionautilus // Палеонтол. журн. 1961. №2. С. 125—127.

Шиманский В.Н. Об издании справочника "Основы палеонтологии"// Палеонтол. журн. 1961. № 2. С. 139.

Шиманский В.Н. К эволюции каменноугольных актиноцератоидей // Палеонтол. журн.1961. №3. С. 33—40.

Шиманский В.Н. [Рец.] Палеонтология беспозвоночных [Easton W.H. Invertebrate Paleontology. N.Y. Harper, 1960, 701р.] (Рецензия) // М. 1961. Из—во иностр. литер. Новые книги за рубежом. Серия А. Математика, механика, астрономия, физика, геофизика, химия, геохимия, геология. №6. С. 105—107.

Шиманский В.Н., Журавлева Ф.А. Основные вопросы систематики наутилоидей и родственных групп // Труды ПИН АН СССР. 1961. Т. 90. 205 с.

Шиманский В.Н. К систематике позднемезозойских наутилид и в особенности иберийских Nautilinae d'Orb.[Zur Systematik Jungmezozoischer Nautiliden unter besonderer Berucksichtigung der iberischen Nautilinae d'Orb. Palaeontographica, 1960, 115, Abt. A, Lief. 1−6, S. 144−206] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1961. №4. С. 174−177.

1962

Шиманский В.Н. Общая харакгеристика головоногих // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I // 1962. М.: Наука. С. 15–17.

Шиманский В.Н. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. І // 1962. М.: Наука. С. 18-32.

Шиманский В.Н. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи. Общая часть // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I // 1962. М.: Наука. С. 33—72.

Шиманский В.Н. Отряд Nautilida. // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I // 1962. М.: Наука. С. 115—152.

Шиманский В.Н. Ринхолиты. // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. I. 1962. М.: Наука. С. 152–154.

Шиманский В.Н. Надотряд Actinoceratoidea. Актиноцератоидеи. Общая часть. // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. І. 1962. М.: Наука. С. 207—214.

Шиманский В.Н. Надотряд Bactritoidea. Бактритоидеи // Основы палеонтологии. Моллюски—головоногие. І. 1962. М.: Наука. С. 229—242.

Шиманский В.Н. О скульптированных формах в надсемействе Lirocerataceae // Палеонтол. журн. 1962. №1. С. 74—78.

Шиманский В.Н. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1961г. // Палеонтол. журн. 1962. №2. С. 175—177.

Шиманский В.Н. Об одной малоизвестной группе моллюсков // Бюлл. МОИП. отдел. геолог. 1962. Т. 37. №2. С. 164—165

Шиманский В.Н. Глава І. Предмет и задачи палеонтологии // Палеонтология беспозвоночных. 1962. М.: Изд—во МГУ. С. 5-16.

Шиманский В.Н. Основные принципы систематики и номенклатуры // Палеонтология беспозвоночных. 1962. М.: Изд—во МГУ. С. 38-43.

Шиманский В.Н. Класс Cephalopoda. Головоногие моллюски // Палеонтология беспозвоночных //1962. М.: Изд—во МГУ. С. 210—211.

Шиманский В.Н. Подкласс Ectocochlia. Наружнораковинные // Палеонтология беспозвоночных // 1962. М.: Изд-во МГУ. С. 211–212.

Шиманский В.Н. Надотряд Nautiloidea. Наутилоидеи // Палеонтология беспозвоночных //1962. М.: Изд—во МГУ. С. 212-226.

Шиманский В.Н. Подотряд Bactritoidea. Бактритоидеи // Палеонтология беспозвоночных.// 1962. М.: Изд—во МГУ. С. 227—228.

Шиманский В.Н. Подкласс Endocochlia. Внутрираковинные // Палеонтология беспозвоночных // 1962. М.: Изд—во МГУ. С. 251-260.

Шиманский В.Н. Палеонтология. Изд. 8. Беспозвоночные. [Palaeontology. 8th ed. Invertebrate. Cambridge. University Press. 1961. 477р.] (Рецензия) // 1962. М.: Из—во иностр. литер. Новые книги за рубежом. Серия В. Биология, медицина, сельское хозяйство. № 6. С. 28—33.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. О некоторых этапах развития органического мира в палеозое // Бюлл. МОИП. 1962. отд. геолог. Т. 37. № 3. С. 135-136.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Об объеме палеозойской эры // Доклады АН СССР, 1962. Т. 144. № 5. С. 1115—1118. Орлов Ю.А., Друщиц В.В., Астрова Г.Г., Мерклин Р.Л., Шиманский В.Н. Предисловие // Палеонтология беспозвоночных. 1962. М.: Изд—во МГУ. С. 3—4.

[Редактирование] Орлов Ю.А., Друщиц В.В., Астрова Г.Г., Мерклин Р.Л., Шиманский В.Н. Предисловие. В .кн.: Палеонтология беспозвоночных // М., 1962, Из—во МГУ, 468с.

1963

Шиманский В.Н. Палеонтологическая секция Московского общества испытателей природы в 1962г. // Палеонтол. журн. 1963. № 2. С. 160—161.

Шиманский В.Н. Систематическое положение и объем Xenoconchia // Палеонтол. журн. 1963. № 4. С. 53-63.

Шиманский В.Н. Палеопатология. Паталогические явления у животных геологического прошлого [Tasnadi—Kubaeska A. Palaeopatalogie. Patalogie der Vorzeitlichen Tiere. Jena. Fischer. 1962. 169s.] (Рецензия) // 1963. М.: Из-во иностр. литер. Новые книги за рубежом. Серия В. Биология, медицина, сельское хозяйство. № 2. С. 29—31.

1965

Шиманский В.Н. Наутилоидеи // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. 1965. (Труды Палеонтол. ин—та. АН СССР, Т. 108. С. 40—47.)

Шиманский В.Н. Тип Mollusca. Класс Cephalopoda. Надотряд Nautiloidea. Отряд Nautilida // Развитие и смена морских организмов на рубеже палеозоя и мезозоя. 1965. (Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. Т. 108. С. 157—165.)

Шиманский В.Н. О некоторых проблемах системы и филогении головоногих моллюсков // Моллюски. Вопросы теоретической и прикладной малакологии. Тез. докл. Сборник 2. 1965. Наука. С. 27—28.

Шиманский В.Н., Безносова Г.А., Журавлева Ф.А. Палеонтологический словарь. 1965. Наука. 615с.

1966

Шиманский В.Н. Цефалоподы. Наутилоидеи и бактриты // Стратиграфия СССР. Пермская система 1966. М. Недра, с?.

Иванова Е.А., Астрова Г.Г., Шиманский В.Н., Ильина Т.Г. Инструкция по учету и хранению коллекций Палеонтологического института АН СССР // М.: ПИН АН СССР.1966. 5с.

1967

Шиманский В.Н. Каменноугольные Nautilida // Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. 1967. Т. 115. 258с.

Шиманский В.Н. О некоторых проблемах исторического развития органического мира // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. 1967. № 2. С. 140—152.

Шиманский В.Н., Иванова Е.А., Обручев Д.В., Родендорф Б.Б., Руженцев В.Е. Инструкция по систематическому описанию остатков организмов в Трудах Палеонтологического института АН СССР // 1967. ПИН АН СССР. 10с.

Шиманский В.Н. Палеонтологический словарь У. Лемана. [U. Lehmann. Palaeontologisches Worterbuch. 1964, Ferdinand Enke Verlag, Stuttgart, S.1–335] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1967. № 2. С. 135–137.

Мерклин Р.Л., Шиманский В.Н. Программа по палеонтологии беспозвоночных для кандидатского минимума // 1967. ПИН АН СССР. 24с.

1968

Шиманский В.Н. Каменноугольные Orthoceratida, Oncoceratida, Actinoceratida и Bactritida // М.: Наука. 1968. 151с. (Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. Т. 117).

Шиманский В.Н. Состояние и перспективы изучения наутилоидей и родственных групп // II Всесоюзный колоквиум по наутилоидеям и родственным группам (2–5. 02.1968). Тез. докл. М.: Изд–во МГУ. 1968. С. 11–12.

Шиманский В.Н. Современное состояние изученности наутилоидей, эндоцератоидей, актиноцератоидей, бак-

тритоидей // Итоги науки. Стратиграфия и палеонтология. 1967. М.: Наука. 1968 С. 160—180.

1969

Шиманский В.Н. Новый ринхолит из маастрихта Донбасса // Палеонтол. журн. 1969. \mathbb{N}_2 3. С. 143—144.

Шиманский В.Н. Отряд Nautilida. // Атлас мезозойской фауны и споропыльцевых комплексов Нижнего Поволжья и сопредельных областей. Вып. II. Головоногие моллюски. Саратов. Изд—во Саратовского универс. С. 5—13.

Шиманский В.Н. Nautiloidea, Actinoceratoidea, Endoceratoidea, Bactritoidea // Бондаренко О.Б., Михайлова И.А., Краткий определитель ископаемых беспозвоночных // М.: Недра. 1969, с?.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Основные задачи подготовки кадров палеонтологов. // Совещание по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов (февраль 1969). Тез. докл. Пленарные заседания. 1969, ПИН АН СССР, С.17—21.

1970

Шиманский В.Н. О необходимости сокращения палеонтологических описаний. В кн.: Совещание " проблемы палеонтологического описания и документации палеонтологического материала" // МОИП. 1970. С. 21.

Иванова Е.А., Шиманский В.Н. Каталоги палеонтологических коллекций. // Совещание "проблемы палеонтологического описания и документации палеонтологического материала" // МОИП. 1970. С. 45—48.

Шиманский В.Н. Мягкие части наружнораковинных палеозойских цефалопод на рентгеновских снимках и их палеонтологическое значение [A.Zeiss. Weichtiele ectocochleater palaozoischer Cephalopoden in Rontgena fnahmen und ihre palaontologische Bedeutund. Palaontologische Zeitschrift, 1969, Bd.43, N1/2, S.13—27, Taf.1—3] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1970. №2. С. 125—126.

Шиманский В.Н., Барсков И.С. Новые данные об отряде Toxeumophorida // Палеонтол. журн. 1970. № 3. С. 145–161.

Иванова Е.А., Астрова Г.Г., Ильина Т.Г., Шиманский В.Н., Беляева Е.И., Обручев Д.В. Инструкция по коллекциям // М.,1970. ПИН АН СССР. 3 с.

1971

Шиманский В.Н. О некоторых захоронениях меловых и палеогеновых наутилоидей // Бюлл. МОИП. 1971. отд. геолог. Т. 46. № 4. С. 164-165.

Шиманский В.Н. Мезозойские и кайнозойские наутилоидеи (Особенности исторического развития и стратиграфическое значение) // III Всесоюзный коллоквиум по палеонтологии и родственным группам. Тез. докл. Ленинград 26—29 января 1972г. // Л., 1971. с. 7—9

Шиманский В.Н. Некоторые проблемы систематики вымерших беспозвоночных // Современные проблемы палеонтологии // М.: Наука. 1971. С. 309—331. (Труды ПИН АН СССР, Т. 130)

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1970г. // М., 1971. ПИН АН СССР. 40с.

Васильев И.В., Вахрамеев В.А., Григорьева А.Д., Заклинская.Е.Д., Занина И.Е., Коробков Н.А., Крымгольц Г.Я., Невесская Л.А., Ржонсницкая М.А., Руженцев В.Е., Степанов Д.Л., Шиманский В.Н. Инструкция по описанию ископаемых остатков растительных и животных организмов в палеонтологических работах // М.: Наука. 1971. 68 с.

Иванова Е.А., Беляева Е.И., Обручев Д.В., Шиманский В.Н., Яновская Н.М., Эндельман Л.Г. Инструкция по составлению каталога оригиналов, хранящихся в Палеонтологическом институте АН СССР // М.: ПИН АН СССР. 1971. 9 с.

Обручев Д.В., Шиманский В.Н. Предисловие // Современные проблемы палеонтологии М.: Наука, 1971. с. 5—6. (Труды ПИН АН СССР, Т. 130)

1972

Шиманский В.Н. Верхнемеловые и палеогеновые наутилоидеи Северной и Западной Африки // Научная конференция по проблеме "Стратиграфия и палеонтология мезозоя и кайнозоя Северо—Западной Африки. М.: НИИ-Зарубежгеология. 1972. С.36—37.

Шиманский В.Н. Некоторые вопросы исторического морфогенеза Nautilida // Бюлл. МОИП. 1972. отд. геолог. Т. 47. № 2. С. 158—159.

Шиманский В.Н. Об учебниках и учебных пособиях по палеонтологии [на примере учебников В.В.Друщица и О.П.Обручевой "Палеонтология" (1971) и С.Х.Миркамаловой "Палеонтология беспозвоночных" (1971)] // Бюлл. МОИП. 1972. отд. геолог. Т. 47. № 4. С. 148—149.

Шиманский В.Н. Основные вопросы хранения палеонтологических коллекций на современном этапе палеонтологии // Тез. докл. Совещание по хранению палеонтологических коллекций (октябрь 1972). М.: ПИН АН СССР. 1972. С. 2—8

Шиманский В.Н. О создании эталонных коллекций стратотипов // Тезисы докладов. Совещание по хранению палеонтологических коллекций (октябрь 1972). М.: ПИН АН СССР1972. С. 23–24.

Шиманский В.Н. Основы палеонтологии. [Raup D.M., Stenl S.M. Principles of Paleontology. San. Francisco, Freeman, 1971, 388 р.] (Рецензия) // М.: Из−во иностр. литер. 1972. Новые книги за рубежом. Серия В. Биология, медицина, сельское хозяйство. № 6. С. 33—35.

Шиманский В.Н. [Редактирование] Барсков И.С. Позднеордовикские и силурийские головоногие моллюски Казахстана и Средней Азии // М., 1972. Наука. с.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. [Редактирование] Тезисы докладов и методические материалы Совещания по теме "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" (апрель 1972) // М., 1972. Наука. 58с.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1971 г. // М. 1972. ПИН АН СССР. 48 с.

Варсанофьева В.А., Вартанян Г.С., Кузнецова Е.А., Ланге О.К., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Петрушевский Б.А., Тихомиров С.В., Швецов М.С., Шиманский В.Н., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. Памяти Алексея Алексевича Богданова // Бюлл. МОИП. 1972. отд. геолог. Т. 47. № 5. С. 5–9.

Варсанофьева В.А., Вартанян Г.С., Ланге О.К., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Петрушевский Б.А., Тихомиров С.В., Швецов М.С., Шиманский В.Н., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. Восьмидесятилетие Ефрема Александровича Кузнецова // Бюлл. МОИП. 1972. отд. геолог. Т. 47. № 4. С. 5-7.

Найдин Д.Н., Москвин М.М., Бланк М.Я., Соловьев А.Н., Шиманский В.Н., Эндельман А.Г. Палеогеографические особенности позднемеловой фауны Северной Африки // Научная конференция по проблеме "Стратифафия и палеонтология мезозоя и кайнозоя Северо—Западной Африки // М.: НИИЗарубежгеология. 1972. С.37—41.

1973

Шиманский В.Н. Новый ринхолит из сеномана Крыма // Палеонтол. журн. 1973. № 3. С. 132—133.

Шиманский В.Н. Головоногие моллюски (наутилоидеи) // Триасовая система М.: "Недра". 1973. С. 423—426.

Шиманский В.Н. Современный этап в систематике ископаемых беспозвоночных. // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1972 г. М.: "Наука". 1973. С. 19–29.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1972г. // М., 1973. Изд—во "Наука". 50с.

Петрушевский Б.А., Варсанофьева В.А., Вартанян Г.С., Кузнецова Е.А., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Тихомиров С.В., Шиманский В.Н., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. Октавий Константинович Ланге // Бюлл. МОИП. 1973. отд. геолог. Т.48. №2. С. 5-8.

1974

Шиманский В.Н. Новый род скафопод из карбона Донбасса // Палеонтол. журн. 1974. № 1. С. 134—136.

Шиманский В.Н. Надотряд наутилоидеа // Атлас верхнемеловой фауны Донбасса // М.: "Недра". 1974. С. 195—196.

Шиманский В.Н. К вопросу о состоянии изученности ископаемых беспозвоночных // Бюлл. МОИП. 1974отд. геолог. Т. 49. № 3. С. 152—153.

Шиманский В.Н. Палеозоологические исследования в Академии Наук за 250 лет // Палеонтол. журн. 1974. № 2. С. 3-13.

Шиманский В.Н. О некоторых вопросах инвентаризации ископаемых остатков. // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1973 г. // М.: ПИН АН СССР. 1974 . С. 30–33.

Шиманский В.Н. [В составе редколлегии] Юрий Михайлович Шейман (1901—1974) // Бюлл. МОИП. 1974. отд. геолог. Т. 49. № 3. С. 159.

Акопян В.Т., Атабелян А.А., Шиманский В.Н. Головоногие // Атлас ископаемой фауны Армянской СССР. Ереван. Изд—во АН Арм.ССР. 1974. С. 264—278.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о

деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1973 г. // М., 1974. ПИН АН СССР. 74с.

Барская В.Ф., Шиманский В.Н. Г.Г. Астрова как педагог и методист // Бюлл. МОИП. 1974. отд. геолог. Т. 49. №3. С. 153-154.

Друщиц В.В., Макридин В.П., Шиманский В.Н. Программа курса "Палеонтология беспозвоночных с основами биостратиграфии". Для кандидатского минимума по специальности 04.00.09—"палеонтология и стратиграфия". М.: МГУ. 1974. 26 с.

Друщиц В.В., Макридин В.П., Шиманский В.Н. Программа по "Палеонтологии беспозвоночных, химическому и минералогическому составу их скелетных образований (палеонтология беспозвоночных с основами геохимической палеонтологии)". Для кандидатского минимума по специальности "Палеонтология и стратиграфия". (04.00.09.). Харьков.: ХГУ. 1974. 33 с.

Шевырев А.А., Шиманский В.Н. Головоногие моллюски // Атлас ископаемой фауны Армянской СССР. Ереван. Изд—во АН Арм. ССР1974. С. 119—126.

1975

Шиманский В.Н. Меловые наутилоидеи // М.: Наука. 1975. 208 с. (Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. Т. 150)

Шиманский В.Н. Об объеме и распространении рода Hercoglossa Conrad. // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новые данные о развитии фауны. М.: Наука. 1975. С. 74—86.

Шиманский В.Н., Алексеев А.С. Ринхолиты из датского яруса Крыма // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новые данные о развитии фауны. М.: Наука. 1975. С. 87—90.

Шиманский В.Н. Nautiloidea, Orthoceratoidea, Actinoceratoidea, Bactritoceratoidea (наутилоидеи, ортоцератоидеи, актиноцератоидеи, бактритоидеи) // Палеонтологический атлас каменноугольных отложений Урала. Л.: Недра. 1975. С. 107—110. (Труды ВНИГРИ, вып. 383)

Шиманский В.Н. Изменение фауны головоногих на рубеже мезозоя и кайнозоя // Моллюски, их система, эволюция и роль в природе. Авторефераты докладов. Сборник 5. Пятое Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Л.: Наука. 1975. С. 183—185.

Шиманский В.Н. О работе по теме "Развитие и система органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1974 г. М.: ПИН АН СССР: 1975. С. 12–20.

Шиманский В.Н. Палеонтологические музеи Академии наук СССР и Академий Союзных республик // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1974 г. М.: ПИН АН СССР. 1975. С. 71–80.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. [Редактирование] Развитие органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новые данные о развитии фауны // М., 1975. Наука. 163 с.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о

деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1974 г. // М., 1975. ПИН АН СССР. 82с.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Метазой—особый этап развития органического мира // Совещание по проблеме "Этапность в развитии органического мира". Тез. докл. // М.: ПИН АН СССР. 1975. С. 14—18.

Меннер В.В., Москвин М.М., Найдин Д.П., Соловьев А.Н., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Новые данные о развитии фауны // М., 1975. Наука. 163 с. Петрушевский Б.А., Вартанян Г.С., Милановский Е.Е., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. Творческий путь Ю.М. Шеймана // Бюлл. МОИП. 1975. отд. геолог. Т. 50. № 3. С. 5—15.

1976

Шиманский В.Н. О некоторых задачах в области систематики животных на современном этапе // Тезисы докладов. Совещание по проблеме "Основные проблемы систематики животных". М.: ПИН АН СССР.1976. С. 3–6.

Шиманский В.Н. О новом учебнике палеонтологии беспозвоночных. [Друщиц В.В. Палеонтология беспозвоночных. М., 1974. Изд—во МГУ. 528 с.] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1976. № 1. С. 129—131.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Октавий Константинович Ланге (1883—1975) // М., 1976. Бюлл. МОИП, отд. геолог., Т. 51, № 2, с. 160.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Науки о Земле в свете решений XXV съезда КПСС // М., 1976. Бюлл. МОИП, отд. геолог., Т. 51, № 4, с. 5-7.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] М.С. Шевцов и О.К. Ланге // М., 1976. Бюлл. МОИП, отд. геолог., Т. 51, № 6, с. 5.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Ефрем Александрович Кузнецов (1892–1976) // М., 1976. Бюлл. МОИП, отд. геолог., Т. 51, № 6, с. 150–151.

Шиманский В.Н. Этапы развития органического мира // М.: ВДНХ СССР. 1976. Павильон АН СССР.?

Шиманский В.Н. [Отв. редактор] Тезисы докладов. Совещание по проблеме" Основные проблемы систематики животных"// М., 1976. ПИН АН СССР. 50 с.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1975 г. // М., 1976. ПИН АН СССР. 64с.

Беляева Е.И., Иванова Е.А., Каландадзе Н.Н., Осипова А.И., Старостина Л.П., Расницын А.П., Шиманский В.Н. Инструкция по учету и хранению палеонтологических коллекций. М.: ПИН АН СССР. 1976. 16 с.

Петрушевский Б.А., Вартанян Г.С., Дороватовский Н.С., Маракушев А.А., Меннер В.В., Милановский Е.Е., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Сазонова Л.А., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Эфрон К.М., Яншин А.Л. Вера Александровна Варсанофьева (1890—1976) // Бюлл. МОИП. 1976. отд. геолог. Т. 51. № 5. С. 5—7.

Петрушевский Б.А., Вартанян Г.С., Маракушев А.А., Милановский Е.Е., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. Октавий Константинович Ланге (1883—1975) // Бюлл. МОИП. 1976. отд. геолог. Т. 51. № 6. С. 34—37.

1977

Шиманский В.Н., Кузина Л.Ф. Раннекаменноугольные головоногие Приполярного Урала // Бюлл. МОИП. 1977, отд. геолог. Т. 52. № 6. С. 79—90.

Шиманский В.Н, Барская В.Ф. Вера Александровна Варсанофьева как педагог // Бюлл. МОИП. 1977. отд. геолог. Т. 52. № 6. С. 15—19.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Ефрем Александрович Кузнецов (1892—1976) // Бюлл. МОИП. 1977. отд. геолог. Т. 52. № 4. С. 5—8.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] 70—летие Владимира Владимировича Белоусова // Бюлл. МОИП. 1977. отд. геолог. Т. 52. № 6. С. 139—141.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Советская геологическая наука к 60—летию Октября // Бюлл. МОИП. 1977. отд. геолог. Т. 52. № 5. С. 5—10.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1976 г. // М., 1977. ПИН АН СССР. 58с.

Пейве А.В., Меннер В.В., Крашенниников В.А., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя // М., 1977. Наука. 132 с.

Druschits V.V., Shimansky V.N. Metasoic cycle in the organic World DeVelopment // Journal of the Palaeontological society of India. Jurij Alexandrovich Orlov memorial number. 1977 (for 1975), v.20, P. 62–68.

1978

Шиманский В.Н. Изученность ринхолитов // Бюлл. МОИП. 1978. отд. геолог. Т. 53. № 4. С. 144.

Шиманский В.Н. I Всесоюзная школа по моллюскам // Палеонтол. журн. 1978. № 4. С. 132—134.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. О некоторых вопросах этапности развития органического мира // Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные. М.: Наука. 1978. С. 5–16.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. [Редколлегия] Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя. Позвоночные // М.: Наука. 1978. 135с.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1977 г. // М., 1978. ПИН АН СССР. 76с.

Друщиц В.В., Макридин В.П., Шиманский В.Н. Программа кандидатского экзамена по специальности 04.00.09. "Палеонтология и стратиграфия" для палеонтолога // М.: МГУ. 1978. 50 с.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Метазойский этап развития органического мира. В кн.: Проблемы стратиграфии и исторической геологии // М.: МГУ. 1978. С. 115—127.

Найдин Д.П., Яншин А.Л., Белоусов В.В., Вартанян Г.С., Дороватовский Н.С., Казьмина Л.Б., Кропоткин П.Н., Маракушев А.А., Меннер В.В., Милановский Е.Е., Пермякова А.И., Сороколетова С.П., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Эфрон К.М. 70 лет Борису Абрамовичу Петрушевскому // Бюлл. МОИП. 1978. отд. геолог. Т. 53. № 3. С. 5.

Петрушевский Б.А., Вартанян Г.С., Казьмина Л.Б., Маракушев А.А., Милановский Е.Е., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Сороколетова С.П., Тихомиров С.В., Цейслер В.М., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. К 70—летию Михаила Владимировича Муратова // Бюлл. МОИП. 1978. отд. геолог. Т. 53. № 2. С. 5.

Пономаренко А.Г., Шишкин М.А., Шиманский В.Н., Яковенко Л.А. О новой экспозиции Палеонтологического музея // Жизнь Земли. М.: Музей землеведения МГУ. 1978. вып. 15. С?.

Shimansky V.N. Changes in the Cephalopod of the Mesozoic—Cenozoic boundary. In: Molluscs. Ther Systematics, Evolution and Significance. Abstract., Leningrad, 11–14 February, 1975 // Mallacological Review. 1978. 119. P. 141–142.

1979

Шиманский В.Н. Наутилида (изученность, стратиграфическое и географическое распространение, этапы развития) М.: Наука. 1979. 67с. (Тр. Палеонтол. ин—та. АН СССР. Т. 170)

Шиманский В.Н. К проблеме систематики (вступительное слово) // Тез. докл. Всесоюзное совещание "Новые методы исследований и принципы систематики цефалопод (аммоноидеи)" 21–23 мая 1979г. М.: МГУ. 1979. С. 3–4.

Шиманский В.Н. Новые наутилоидеи верхнего палеозоя Закавказья // Бюлл. МОИП. 1979. отд. геолог. Т. 54. №3. С. 54–61.

Шиманский В.Н. О работах по изученности органического мира. // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1978 г. М.: ПИН АН СССР. 1979. с. 66–70.

Шиманский В.Н., Друщиц В.В., Соловьев А.Н. Некоторые особенности крупных перестроек биосферы в фанерозое. // Палеонтология и эволюция биосферы. Тез. докл. XXV сессии ВПО // Л.: ВСЕГЕИ. 1979. С. 52–53.

Амитров О.В., Афанасьева Т.А., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1978 г. // М., 1979. ПИН АН СССР. 84с.

Вартанян Г.С., Казьмина Л.Б., Маракушев А.А., Милановский Е.Е., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Петрушевский Б.А., Сороколетова С.П., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Яншин А.Л. К 150—летию "Бюллетеня Московского Общества испытателей природы" // Бюлл. МОИП. 1979. отд. геолог. Т. 54. № 1. С. 3—9.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Совещание по вопросам систематики животных и растений в учебной литературе // Палеонтол. журн. 1979. № 2. С. 154—156.

1980

Шиманский В.Н. Палеонтологический институт и подготовка кадров палеонтологов. // Палеонтологический институт Академии Наук СССР. 1930—1980. М. 1980. С. 48—52.

Шиманский В.Н. Издательская деятельность Палеонтологического института. // Палеонтологический институт Академии Наук СССР. 1930—1980. М. 1980. С. 53—70.

Шиманский В.Н. Каменноугольные и пермские бактритоидеи Северной Америки (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1980. $\mathbb N$ 3. С. 148—149.

Шиманский В.Н. Еще раз о хранении палеонтологического материала [Каталог голотипов видов фауны и флоры, хранящихся в ЦНИГРмузее. Выпуск 1. Составители Л.В. Романовская, Т.М. Мельчевская и Н.М. Кадлец. Науч.редактор М.В. Куликов. Л.,1979. 292 с.] (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1980. № 4. С. 134.

Шиманский В.Н., Амитров О.В. [Отв. редактор] Палеонтология (Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977—1978гг.) // М.: Наука. Изд—во вост. литер. 1980. 108с.

Шиманский В.Н., Кабанов Г.К. Новые данные о триасовых белемноидеях СССР. // Палеонтология. (Материалы научных заседаний секции палеонтологии МОИП за 1977—1978гг.). М.: Наука. 1980. с. 91.

Шиманский В.Н., Кордэ К.Б. Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова // Палеонтологический институт Академии Наук СССР. 1930—1980. М. 1980. С. 38—47.

Шиманский В.Н., Новодворская И.Я. О некоторых вопросах хранения палеонтологических коллекций. В кн.: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1979 г. // М.: Наука. Главная редакция восточной литературы1980. С. 55–60.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. Предисловие // Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие // М.: Наука. 1980. С. 3.

Шиманский В.Н. (в соавторстве) Константин Генрихович Войковский—Кригер // Бюлл. МОИП. 1980. отд. геолог. Т. 55. \mathbb{N} 4. С. 128—129.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1979 г. // М., 1980. ПИН АН СССР. 82с.

Геккер Р.Ф., Иванова Е.А., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. Палеонтологический институт Академии наук СССР // Палеонтол. журн. 1980. № 1. С. 3–13.

Меннер В.В., Москвин М.М., Найдин Д.П., Соловьев А.Н., Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие // М., 1980. Наука. 176с.

Петрушевский Б.А., Вартанян Г.С., Казьмина Л.Б., Макарычев Г.И., Маракушев А.А., Меннер В.В., Милановский Е.Е., Муратов М.В., Найдин Д.П., Пейве А.В., Пермякова А.И., Сороколетова С.П., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Яншин А.Л. К 70—летию Николая Александровича Штрейса.// Бюлл. МОИП. 1979. отд. геолог. Т. 55. № 6. С. 126—131.

Соловьев А.Н., Шиманский В.Н. [Отв. редактор] Развитие и смена беспозвоночных на рубеже мезозоя и кайнозоя. Мшанки, членистоногие, иглокожие. М.: Наука. 1980. 176с.

Татаринов Л.П., Невесская Л.А., Розанов А.Ю., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Палеонтологический институт Академии Наук СССР. 1930—1980 //М., 1980. Наука. 96 с.

Шишкин М.А., Шиманский В.Н., Пономаренко А.Г. Новый Палеонтологический музей Ю.А. Орлова // Жизнь Земли. 1980. вып. 15. С. 145—152.

1981

Шиманский В.Н. О некоторых аномалиях строения раковины наутилоидей и близких групп // Бюлл. МОИП. 1981. отд. геолог. Т. 56. № 1. С. 148—149.

Шиманский В.Н. О деятельности комиссии по систематике и филогении. // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1980 г. М.: ПИН АН СССР. 1981. С. 37—39.

Шиманский В.Н. Демьян Игнатьевич Гордеев // Бюлл. МОИП. 1981., отд. геолог. Т. 56. № 6. С. 106—107.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] От редакции // М., 1981. Бюлл. МОИП, отд. геолог., Т.56. № 2, с. 3-6.

Шиманский В.Н., Нероденко В.М. Новое о раннемеловых ринхолитах Крыма // 1981. Бюлл. МОИП, отд. геолог. Т. 56. № 4. С. 117—118.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. Предисловие. // Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя // М.: Наука.1981. С. 3.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. [Отв. редактор] Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя // М.: Наука. 1981. 84 с.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. [Отв. редактор] Развитие и смена моллюсков на рубеже мезозоя и кайнозоя // М.: Наука. 1981. 144c.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1980 г. // М.: ПИН АН СССР. 1981. 60с.

Валяев Б.М., Гафаров Р.А., Гурарий Г.З., Шахварстова К.А., Вартанян Г.С., Маракушев А.А., Милановский Е.Е., Мурашов М.В., Найдин Д.П., Пермякова А.И., Петрушевский Б.А., Пущаровский Ю.М., Тихомиров С.В., Хаин В.Е., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А., Яншина А.Л. К 70—летию Петра Николаевича Кропоткина // Бюлл. МОИП. 1981. отд. геолог. Т. 56. № 1. С. 139—141.

Меннер В.В., Москвин М.М., Найдин Д.П., Соловьев А.Н., Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Развитие и смена простейших, кишечнополостных и червей на рубеже мезозоя и кайнозоя // М.: Наука. 1981. 84 с.

Петрушевский Б.А., Шлезингер А.Е., Вартанян Г.С., Казьмина Л.Б., Маракушев А.А., Меннер В.В., Милановский Е.Е., Найдин Д.П., Пейве А.В., Пермякова А.И., Сороколетова С.П., Тихомиров С.В., Чернов В.И., Шиманский В.Н., Штрейс Н.А. К юбилею Александра Леонидовича Яншина // Бюлл. МОИП. 1981. отд. геолог. Т.56. №2. С. 109—113.

1982

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. Рубеж мезозоя и кайнозоя в развитии органического мира. М.: Наука. 1982. 39 с.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1981 г. М.: ПИН АН СССР. 1982. 56с.

Вартанян Г.С., Маракушев А.А., Найдин Д.П., Тихомиров С.В., Шиманский В.Н., Шлезингер А.Е., Штрейс Н.А. Геологические науки к 60-й годовщине образования СССР // Бюлл. МОИП. 1982. отд. геолог. Т. 57. № 6. С. 3–4.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Основные вопросы систематики наружнораковинных головоногих // Бюлл. МОИП. 1982. отд. геолог. Т. 57. № 6. С. 94-107.

1983

Шиманский В.Н. О возможности сопоставления высших таксонов у вымерших цефалопод // Систематика и экология головоногих моллюсков. Сборник научных трудов // Л.: Зоолог. ин—т АН СССР. 1983. С. 12—13.

Шиманский В.Н. Древние и современные наутилиды // Систематика и экология головоногих моллюсков. Сборник научных трудов //Л.: Зоолог. ин—т АН СССР 1983. С. 14_{-18}

Шиманский В.Н. О подготовке справочника по систематике ископаемых организмов // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 1. С. 147—148.

Шиманский В.Н. Наиболее дискуссионные вопросы систематики ископаемых беспозвоночных на уровне классов // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 1. С. 150.

Шиманский В.Н., Аничков Г.А., Смирнов Г.П., и др. Музеи Академии Наук СССР и Академий Наук Союзных республик // М.: Наука. 1983. 127 с.

Шиманский В.Н., Нероденко В.М. Новый подрод ринхолитов Місговессиѕ из раннего мела // Палеонтол. журн. 1983. N4. С. 36—41.

Шиманский В.Н., Соловьев А.Н. О завершении работ по палеонтологической сводке "Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя" // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1982 г. // М.: ПИН АН СССР. 1983. С. 49—55.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Михаил Владимирович Муратов // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 1. С. 143.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] 75 лет Борису Абрамовичу Петрушевскому // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 3. С. 132—133.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Владимир Васильевич Друщиц // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 4. С. 128—129.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] 60 лет Евгению Евгеньевичу Милановскому // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 5. С. 118—119.

Алексеев А.С., Барсков И.С., Богословский В.Н., Головина М.А., Горбачик Т.Н., Кузмичева Е.И., Меннер В.В., Михайлова И.А., Обручева О.П., Розанов А.Ю., Соколов Б.С., Смирнова Т.Н., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н., Юрина А.Г., Янин Б.Т. Владимир Васильевич Друщиц. 1916—1983 // Палеонтол. журн. 1983. № 2. С. 141—142.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1982 г. // М.: ПИН АН СССР. 1983, 84 С.

Друщиц В.В. Шиманский В.Н. Некоторые задачи систематики и филогении животных. В кн.: Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М.: Наука. 1983. С. 29—40.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н, Соловьев А.Н. Особенности перестроек биосферы в фанерозое // Палеонтология и эволюция биосферы //Л.: Наука. 1983 с. 78—87. (Труды XXV сессии ВПО)

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Всесоюзное совещание по систематике и филогении головоногих моллюсков // Палеонтол. журн. 1983. № 1. С. 140-142.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Головоногие моллюски // Бюлл. МОИП. 1983. отд. геолог. Т. 58. № 1. С. 149.

1984

Шиманский В.Н. Моллюски // Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп). М.: Наука. 1984. С. 29—33.

Шиманский В.Н. О неполноте палеонтологической летописи // Бюлл. МОИП. 1984. отд. геолог. Т. 59. №6. С.3—10.

Шиманский В.Н. Nautiloidea, Endoceratoidea, Actinoceratoidea, Bactritoidea // Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных // Недра. 1984. C.254—266, 271—275.

Шиманский В.Н. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. Краткий определитель ископаемых беспозвоночных (Редактирование) // Недра. 1984. 536 с.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Георгий Павлович Леонов // Бюлл. МОИП. 1984. отд. геолог. Т. 59. № 1. С. 119—121.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Евгения Петровна Емельянова // Бюлл. МОИП. 1984. отд. геолог. Т. 59. \mathbb{N} 1. С. 152—153.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Памятные страницы истории отечественной геологии // Бюлл. МОИП. 1984. отд. геолог. Т. 59. № 5. С. 116—117.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1983 г. М.: ПИН АН СССР. 1984. 100 с.

Друщиц В.В., Шиманский В.Н. Головоногие.моллюски // Справочник по систематике ископаемых организмов (таксоны отрядной и высших групп). М.: Наука. 1984. С. 41–47.

Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Отв. редактор] Справочник по систематике ископаемых организмов (Таксоны отрядной и высших групп). М.: Наука. 1984. 225 с.

1985

Шиманский В.Н., Кабанов Г.К. Некоторые актуальные вопросы изучения ископаемых головоногих моллюсков // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М. Наука. 1985. С. 5—18.

Шиманский В.Н. Историческая смена ринхолитов // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука, 1985. С. 155—167.

Шиманский В.Н. О состоянии и некоторых вопросах систематики в палеозоологии // Бюлл. МОИП. 1985. отд. геолог. Т. $60. \ Noto 5. \ C. \ 8-18.$

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Геологические секции Московского общества испытателей природы в годы Великой Отечественной войны // Бюлл. МОИП. 1985. отд. геолог. Т. 60. № 4. С. 3–5.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] К 90—летию со дня рождения и 65—летию научной деятельности Дагмары Максимовны Раузер—Черноусовой // Бюлл. МОИП. 1985. отд. геолог. Т. 60. № 6. С. 119—120.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] К 75—летию со дня рождения Петра Николаевича Кропоткина //Бюлл. МОИП.1985. отд. геолог. Т. 60. № 6. С. 121—122.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] К 75—летию со дня рождения Николая Александровича Штрейса // Бюлл. МОИП. 1985. отд. геолог. Т. 60. № 6. С. 123—124.

Шиманский В.Н. [Редколлегия] Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука. 1985. 182c.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Большакова Л.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1984 г. М.: ПИН АН СССР. 1985. 74с.

Барсков И.С., Богословский Б.И., Журавлева Ф.А., Кабанов Г.К., Михайлова И.А., Шиманский В.Н. Состояние и перспективы изучения ископаемых головоногих моллюсков в СССР // Ископаемые головоногие моллюски: Основные направления изучения. М.: Наука. 1985. С. 24—52.

1986

Шиманский В.Н. Этапность в развитии основных групп цефалопод // Важнейшие биотические события в истории Земли. Тезисы докладов XXXII сессии ВПО (Таллин 27–30 января 1986 г.). Таллин, 1986, С. 68–69.

Шиманский В.Н. Ринхолиты подродов Arcuatobeccus и Dentatobeccus из меловых отложений Крыма // Палеонтол. журн. 1986. № 2. С. 13–22.

Шиманский В.Н. Наутилоидеи // Парастратиграфические группы флоры и фауны триаса. Л.: Недра. Труды ВСЕГЕИ. 1986. Нов. сер. Т. 334, С. 78–86.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Александр Леонидович Яншин (К 75—летию со дня рождения) // Бюлл. МОИП. 1986. отд. геолог. Т. 61. № 2. С. 3—6.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Борис Абрамович Петрушевский // Бюлл. МОИП. 1986. отд. геолог. Т. 61. \mathbb{N} 3. С. 3—4.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Юрий Михайлович Пущаровский (К 70—летию со дня рождения) // Бюлл. МОИП. 1986. отд. геолог. Т. 61. № 6. С. 114—116.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Наши задачи в свете решений XXVII съезда КПСС //. Бюлл. МОИП. 1986. отд. геолог. Т. 61. № 5. С. 3-6.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Большакова Л.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1985 г. // М.: ПИН АН СССР. 1986. 69с.

1987

Шиманский В.Н. Историческое развитие биосферы // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука. 1987. С. 5— 45.

Шиманский В.Н. О некоторых аномалиях в строении ринхолитов // Бюлл. МОИП. 1987. отд. геолог. Т. 62. №2. С.110—116.

Шиманский В.Н. Бондаренко О.Б., Михайлова И.А. "Методическое пособие по изучению ископаемых беспозвоночных" М.: Недра. 1987. (Рецензия). // Палеонтол. журн. 1987. №3. С.119—120.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] К 70—летию Великого Октября // 1987. Бюлл. МОИП. отд. геолог. Т. 62. \mathbb{N} 5. С. 3—7.

Шиманский В.Н. Наутилоидеи // Стратиграфия СССР. Меловая система. Полутом 2. М.: Недраю 1987. С. 225—226.

Шиманский В.Н., Шевырев А.А., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б. Борис Иванович Богословский // Палеонтол. журн. 1987. № 1. С. 140—141.

Амитров О.В., Бельская Т.Н., Большакова Л.Н., Новодворская И.М., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1986 г. М.: ПИН АН 1987. СССР. 72 с.

Богословский Б.И., Шиманский В.Н. Значение конвергенции в эволюции наружнораковинных головоногих // Моллюски. Результаты и перспективы их исследования. 8 Всесоюзное совещание по изучению моллюсков. Ленинград, апрель, 1987. Л.: Наука. 1987. С. 47—49.

1988

Шиманский В.Н. Палеонтологические проблематики // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое применение. Т.1. М.: Недра. 1988. с.?

1989

Шиманский В.Н. События в историческом развитии цефалопод. В кн.: Основные события исторического развития цефалопод // М., 1989. ВИНИТИ, № 2042—В89, с. 2—38.

Богословская М.Ф., Журавлева Ф.А., Шиманский В.Н. Палеозойские головоногие Южной Монголии // Основные результаты исследований Совместной Советско—Монгольской палеонтологической экспедиции за 1969—1989 годы (Тез. докл.) М.: ПИН АН СССР. 1989. С.24—25.

1990

Шиманский В.Н. Предисловие // Ископаемые цефалоподы. М.: Наука. 1990. С. 3—4. (Труды ПИН АН СССР, Т. 243)

Шиманский В.Н. Новые находки эмбриональных раковин бактритоидей в пермских отложениях Южного Урала // Ископаемые цефалоподы. М.: Наука. 1990. С. 66—70. (Труды ПИН АН СССР, Т. 243)

Шиманский В.Н. Верхнепалеозойские Nautilida северных районов СССР // Бюлл. МОИП. 1990. отд. геолог. Т. 65. № 3. С. 60-74.

Шиманский В.Н. К проблеме высших таксонов // Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука. 1990. С. 13—19

Шиманский В.Н. К 100—летию со дня рождения Веры Александровны Варсанофьевой. Вера Александровна Варсанофьева и её школа // Бюлл. МОИП. 1990. отд. геолог. Т.65. №4. С. 3–10.

Шиманский В.Н. Воспоминания // Вера Александровна Варсанофьева. Сыктывкар, 1990. Коми научный центр Уральского отделения АН СССР. С.138—143.

Амитров О.В., Шиманский В.Н. Предисловие // Систематика и филогения беспозвоночных. М.: Наука. 1990. С. 3—4.

Богословский Б.И., Шиманский В.Н. Роль конвергенции в историческом развитии наутилоидей и — аммоноидей // Ископаемые цефалоподы. М.: Наука. 1990. С. 5—14. (Труды ПИН АН СССР, Т. 243)

1991

Шиманский В.Н. Новые раннекаменноугольнные Nautilida и Васtritida Новой Земли // 1991. Бюлл. МОИП. отд. геолог. Т. 66. № 6. С. 71–77.

Шиманский В.Н. Этапность развития основных групп цефалопод // Важнейшие биотические события в истории Земли // Таллин. 1991. Труды XXXII сессии ВПО, с. 129—134

Шиманский В.Н. Новый вид Reticycloceras (Cephalopoda) из карбона Пай–Хоя // Палеонтол. журн. 1991. №3. С. 110—

Шиманский В.Н. Учитель! Перед именем твоим. Памяти Анатолия Николаевича Иванова // "За педагогические кадры". 29 марта 1991 г. №4 (1304) Ярославского Госуд. Педагогю ин—та.

Шиманский В.Н. Михайлова И.А., Бондаренко О.Б., Обручева О.П., Общая палеонтология. Изд—во МГУ. 1989. 383 с. (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1991. № 4. С. 133—135.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] К 75—летию Всесоюзного палеонтологического общества // Бюлл. МОИП. 1991. отд. геолог. Т. 66. № 5. С. 122.

Амитров О.В., Банников А.Ф., Бельская Т.Н., Большакова Л.Н., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н., [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме "Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов" в 1989 г. М.: ПИН АН СССР. 1991. 84с.

1992

Шиманский В.Н. Пермские Nautilida Памира // Бюлл. МОИП. 1992. отд. геолог. Т. 67. № 3. С. 77–84.

1993

Шиманский В.Н. Новые раннекаменноугольные тригоноцератиты (Nautiloidea) Новой Земли // Палеонтол. журн. 1993. № 1. С. 17—24.

Шиманский В.Н. Пермские бактритоидеа Памира // Палеонтол. журн. 1993. № 3. С. 120-124.

Шиманский В.Н. Вступительное слово на заседании, посвященном 50—летию секции палеонтологии МОИП // Секция палеонтологии МОИП за 50 лет // М.: МОИП. 1993. С. 3—6.

Шиманский В.Н. О школах в отечественной палеонтологии // Секция палеонтологии МОИП за 50 лет // М.: МОИП. 1993. С. 67—82.

Шиманский В.Н. Юрий Александрович Орлов (к 100—летию со дня рождения) // 1993. Бюлл. МОИП. отд. геолог. Т. 68. № 3. С. 123—130.

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] Памяти Романа Федоровича Геккера (1900—1991) // Бюлл. МОИП. 1993., отд. геолог. Т. 68. № 2. С. 125.

Шиманский В.Н., Алексеев А.С. [Отв. редактор] Секция палеонтологии МОИП за 50 лет // М.: МОИП. 1993. 83 с.

1994

Шиманский В.Н. Динамика изменения родового разнообразия и экологической структуры цефалопод (кембрий—карбон) // Экологические перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1. М.: Недра. 1994. С. 86–94.

Барсков И.С., Богословская М.Ф., Журавлева Ф.А., Киселев Г.Н., Кузина Л.Ф., Леонова Т.Б., Шиманский В.Н., Яцков С.В. Основные морфологические события в историческом развитии цефалопод в палеозое // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 1994. Т. 2. № 1. С. 55–61.

Соловьев А.Н., Вискова Л.А., Марков А.В., Шиманский В.Н., Наймарк Е.Б. Изменения морской биоты на рубеже мезозоя и эволюции биосферы // Экологические перестройки и эволюция биосферы. Вып. 1 // М.: Недраю 1994. С. 151—160.

Шульга В.Ф., Шиманский В.Н. О фауне неамоноидных головоногих из карбона Львовско—Волынского угольного бассейна // Доклады Академии Наук Украины. 1994. № 4. С. 111—115.

Shimanskiy V.N., Shkolin A.A. New early carboniferous nonaammonoid cephalopods from the Moscow region. Paleontol. Journ. 1994. № 28 (1A). P. 134–142.

Barskov I.S., Shimanskiy V.N. The morphological diversity and systematics of the bactritoids (Cephalopoda) // Paleontol. Journ. 1994. N 28 (1A). P. 143–156.

Shulga V.F., Shimanskiy V.N., Dorodnova I.V. Lower Carboniferous tentaculites—Like organisms from the L'vow—Volhynian Basin // Scripta Technica In. Paleontol. Journ. 1994. № 28 (1A). P. 97—106.

1995

Шиманский В.Н. [В составе редакционной коллегии] От редколлегии // Бюлл. МОИП. 1995. отд. геолог. Т.70. №3 С. 3-6.

Шиманский В.Н. Пригласительный билет как исторический документ // 1995. Бюлл. МОИП. отд. геолог. №3. С. 99.

Шиманский В.Н., Амитров О.В. Владимир Васильевич Меннер [к 90—летию со дня рождения] // Бюлл. МОИП. Т.70. №6. С.95—99.

Шиманский В.Н. Латеральные группы при "кризисных" ситуациях в развитиии биоты. // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы, вып.2. М.: ПИН АН СССР. 1995. C.35—36.

Шиманский В.Н. Л.П. Брюшкова. Коллекция геологических музеев как часть культурного наследия (Рецензия) // Палеонтол. журн. 1995. №1. С.132—133.

Шиманский В.Н., Соболев Е.С. Архивы и коллекции—основа дальнейшего развития большинства естественно—исторических наук // Новосибирск: Университетская жизнь. 1995. №11—12 (472—473). С.?

Очев В.Г., Красилов В.А., Зінов'єв М.С., Раутіан О.С., Макридін В.П., Шуменко С.І., Кузьмичова О.І., Шиманьский В.Н., Борисенко Ю.А., Гладенков Ю.Б., Пегета В.П. Палеонтологія, еволюційна теорія, стратиграфія: словник—довідник. Харків: Око. 1995. 287с.

Очев В.Г., Красилов В.А., Зиновьев М.С., Раутиан А.С., Макридин В.П., Шуменко С.И., Шиманский В.Н., Кузьмичева Е.И., Борисенко Ю.А., Гладенков Ю.Б. Пегета В.П. Палеонтология и палеоэкология. Словарь—справочник // М.: Недра. 1995. 494 с.

Соловьёв А.Н, Вискова Л.А., Марков А.В., Шиманский В.Н. Предыстория кризиса морской биоты на рубеже мела и палеогена [головоногие моллюски, мшанки, морские ежи] // Бюлл. МОИП. 1995. отд. геолог. Т.70. №1. С. 49—61.

Шульга В.Ф., Шиманский В.Н., Дороднова И.В. Первые находки тентакулитов в карбоновой угленосной формации Львовско—Волынского бассейна // Киев. Геолог. Журн. 1995. №3-4, С.96-100.

1996

Шиманский В.Н. Новые ортоцератоидеи [Cephalopoda] из карбона Новой Земли // 1996, Бюлл. МОИП. 1996 отд. геолог. Т.71. №3. С.78-81.

Шиманский В.Н. Анализ изменений наземной ископаемой фауны в приграничных слоях меловой и палеогеновой систем // Бюлл. МОИП. 1996. отд. биолог. Т. 101. №2. С. 3—17.

Шиманский В.Н. Пермские неаммоноидные цефалоподы Памира // Палеонтол. журн. 1996. №3. С.34—37.

Шиманский В.Н. Каменноугольные неаммоноидные головоногие моллюски Новой Земли // Палеонтол. журн. 1996. №4. С.24—29.

Шиманский В.Н. Биос и "биосфера" В.И. Вернадского // Проблемы изучения биосферы. Тезисы докладов Всероссийской научной конференции. Саратов: Изд—во Сарат. ун—та 1996. С.15—16.

Шиманский В.Н. Пригласительные билеты—документы истории культуры. // Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира // М.: ПИН РАН. 1996. С.7—19.

Шиманский В.Н. Предисловие І. Загадочные группы в палеонтологии и палеобиологии // Всероссийский симпозиум "Загадочные организмы в эволюции и филогении". Тез. докл. 21—22 ноября 1996 г. М.: ПИН РАН. 1996. С. 6—10.

Шиманский В.Н., Амитров О.В., Сондерс У.Б. Современного наутилуса нельзя считать реликтом М.: Ruthenica. 1996. Т.6. №1. С.81.

Шиманский В.Н., Журавлев А.Ю., Вейс А.Ф. [Редактирование] Всероссийский симпозиум "Загадочные организмы в эволюции и филогении". Тез. докл. 21—22 ноября 1996 г. М.: ПИН РАН. 1996. 98с.

Шиманский В.Н., Феофарова Н.Б. Петр Александрович Герасимов [К 90—летию со дня рождения] // Бюлл. МОИП. 1996. отд. геолог. Т.71. №6. С.100—101.

Амитров О.В., Большакова Л.Н., Розанов А.Ю., Татаринов Л.П., Шиманский В.Н. [Редколлегия] Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблемам палеобиологии и эволюции органического мира // М.: ПИН РАН. 1996. С.33—69.

Saunders W.B., Shimansky V.N., Amitrov O.V. Clarification of Nautilus praepompilius Shimansky from the late eocene of Kazakhstan // 1996, J. Paleontol. V. 70. № 4. P. 609–611.

1999

Шиманский В.Н. "Биосфера" В.И. Вернадского и ее место среди геосфер Земли // Проблемы изучения биосферы. Избранные труды Всероссийской научной конференции,

посвященной 70—летию выхода в свет "Биосферы" В.И. Вернадского // Саратов: ГосУНЦ "Колледж". 1999. С. 46—48

О Викторе Николаевиче Шиманском

Научная и педагогическая деятельность Виктора Николаевича Шиманского (к 70—летию со дня рождения). // Бюлл. МОИП. 1986. отд. геолог. Т. 61. № 1. С. 109—112.

Муравин Е. Забытая область коллекционирования // Ярославль, 1994. 28 января. Пятница. За педагогические кадры. № 1. (1336), С. 2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

И.С. Барсков. В.В. Друщиц и В.Н. Шиманский	1
О.В. Амитров, А.С. Алексеев. Деятельность В.Н. Шиманского и В.В. Друщица в Московском обществе испытателей природы	(
А.Н. Соловьев. Роль В.Н. Шиманского в организации и проведении работ по теме «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя»	9
Л.А. Догужаева. Эмбриональные раковины головоногих в свете исследований В.Н. Шимано (ПИН), Б.И. Богословского (ПИН), В.В. Друщица (МГУ)и современное состояние проблем	
Новое в систематике цефалопод	
В.В. Аркадьев. Морфология берриасских аммонитов семейства Neocomitidae Горного Крыма и вопросы их систематики	15
Е.Ю. Барабошкин, И.А. Михайлова. Theodorites — новый род нижнеготеривских гетероморфных аммонитов Горного Крыма	19
Т.Н. Богданова. О малоизвестном роде раннемеловых аммонитов Neodeshayesites Casey, 1964	22
В.В.Митта, В.Б. Сельцер. О среднеюрских гетероморфных аммонитах Европейской России	25
И.А. Михайлова, Е.Ю. Барабошкин. Гетероморфные аммониты апта Среднего Поволжья: биоразнообразие, экология, стратиграфическое значение	29
Му Линь. Представители рода Daubichitesиз северо-западной части провинции Гансу и западной части Внутренней Монголии (Китай)	32
М.А.Рогов, И.А. Михайлова. Новые находки аптихов (Ammonoidea) в пограничных отложениях юры и мела и их значение для систематики аммонитов	34
О.П. Шиловский. Неаммоноидные цефалоподы из казанского яруса Волго-Уральского региона	37
Эволюция, филогенез, экология цефалопод	
А.В. Попов. Синтетическая теория эволюции и макроэволюция	41
И.С. Барсков. Основные тенденции в эволюции цефалопод	45
Т.Б. Леонова. Особенности филогенеза среднепермских аммоноидей	48
Г.Н.Киселев. Жизненные формы цефалоподв силурийский период	51
В.А. Коновалова. Морфологическая и экологическая эволюция аммоноидей Уральского палеобассейна на рубеже визе и серпухова	54
А.П. Ипполитов. О возможном проявлении полового диморфизма у средне- и верхнеюрских белемнитов рода Hibolithes Montfort, 1808 Русской платформы	57
М.С. Афанасьева, В.А. Коновалова, М.С. Бойко. Эволюция и морфологические преобразованиярадиолярий и аммоноидей в Уральском океанев каменноугольный период	61
В.В.Митта, В.С.Вишневская. Динамика развития аммонитов и радиолярий и аноксидные обстановки в конце юры на Русской платформе	68
Биостратиграфия, биогеография, тафономия	
С.В. Николаева. Сообщество аммоноидей издомбарского известняка (Южный Урал)	73
К.В. Борисенков. Новые данные о развитии некоторых южноуральских аммоноидей в позднем карбоне и перспективы построения аммоноидных зональных шкал гжельского я	pyca 76
Е.С. Соболев. Особенности географической дифференциации позднетриасовых наутилид и биогеографическое районирование позднетриасовых акваторий	80

бассейна Печоры	82
Морфология и методы ее изучения	
М.С. Бойко. Морфометрические методы в изучении аммоноидей	85
А.П. Ипполитов. О применении биометрии для выявления особенностей онтогенезов ростров белемнитов рода Hibolithes Montfort, 1808 и решения систематических задач	88
Д.Н. Киселев. Количественное описание формы поперечного сечения раковины аммонит на основе морфофункционального подхода	ов 92
Р.В. Кутыгин. Методика изучения формы раковин аммоноидей на примере пермских гониатитов Северо-Востока Азии	96
Р.В. Кутыгин. Особенности развития формы раковин пермских гониатитов Северо-Востока Азии	99
История изучения цефалопод	
И.А. Стародубцева. Первые исследования ископаемых цефалопод в России	102
В.Б. Сельцер. История изучения юрских цефалопод в Нижнем Поволжье	106
Список работ В.Н. Шиманского	109

Научное издание Современные проблемы изучения головоногих моллюсков Материалы Всероссийского совещания

Ответственные редакторы: И.С. Барсков, Т.Б. Леонова

Подписано в печать 25 сентября 2006 г. Печать офсетная, 8 печ. листов. Тираж 200 экз. Палеонтологический институт РАН Москва, Профсоюзная, 123

Отпечатано в типографии ИП Скороходова.