

ТРУДЫ ГЕОЛОГИЧЕСКОГО ИНСТИТУТА

Киселев Д. Н.

АММОНИТЫ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ БОРЕАЛЬНОГО И СУББОРЕАЛЬНОГО БАТА И КЕЛЛОВЕЯ





Российская академия наук

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Геологический институт Российской академии наук



Российский фонд фундаментальных исследований



Russian Academy of Sciences Geological Institute of the Russian Academy of Sciences

The Russian Foundation for Basic Research



Transactions of the Geological Institute

Founded in 1932 Vol. 628

D. N. Kiselev

Yaroslavl State Pedagogical University Geological Institute, Russian Academy of Sciences

AMMONITES AND INFRAZONAL STRATIGRAPHY OF THE BOREAL AND SUBBOREAL BATHONIANAND CALLOVIAN

Moscow GEOS 2022

Труды Геологического института

Основаны в 1932 году Вып. 628

Д. Н. Киселев

Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского Геологический институт РАН, Москва

АММОНИТЫ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ БОРЕАЛЬНОГО И СУББОРЕАЛЬНОГО БАТА И КЕЛЛОВЕЯ

Москва ГЕОС 2022

Ответственный редактор: В.А. Захаров

Редакционная коллегия:

К.Е. Дегтярев (главный редактор), Н.Б. Кузнецов (заместитель главного редактора), Г.Н. Александрова (ответственный секретарь), Ю.О. Гаврилов, А.Б. Герман, В.Ю. Лаврушин, Б.Г. Покровский, М.А. Рогов, С.Д. Соколов, С.Ю. Соколов, М.И. Тучкова, М.А. Федонкин, М.Д. Хуторской, Н.П. Чамов

Рецензент: М.А. Рогов

Труды Геологического института / Геол. ин-т. — М.: Изд-во АН СССР, 1932–1964. — М.: Наука, 1964. –. — ISSN 0002-3272.

Вып. № 628: Аммониты и инфразональная стратиграфия бореального и суббореального бата и келловея / Отв. ред. В.А. Захаров. – М.: ГЕОС, 2022.— 667 с. ISBN 978-5-89118-843-3 (в пер.). DOI: 10.54896/00023272 2021_628_1

Монография посвящена аммонитам и инфразональной стратиграфии батского и келловейского ярусов Европейской России, Украины и прилегающих районов Северного Кавказа, а также высокоширотных регионов Северного полушария (Северная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Южная Аляска, Британская Колумбия, Восточная Гренландия). В ней затронуты фундаментальные проблемы инфразональной биостратиграфии и обосновано использование инфразональных подразделений (биогоризонтов) в качестве минимальных по объему биостратонов. Получены принципиально новые данные по эволюции аммонитов верхней части средней юры. Выявлены особенности эволюционных преобразований в нескольких филогенетических линиях кардиоцератид — семейства аммонитов, ключевого для расчленения и корреляции бата, келловея и нижнего оксфорда. В результате проведенных исследований решена важная научная проблема: установлены закономерности стратиграфического и биогеографического распространения аммонитов в батских и келловейских отложениях бореальных и высокобореальных регионов Северного полушария. Автором разработаны инфразональные шкалы по аммонитам для европейской части России и центральной части Украины, а также для ключевых районов распространения батских и келловейских отложений в Арктике, таких как Северная Сибирь, Южная Аляска и Британская Колумбия. На основе полученных данных предложена схема детальной внутрибореальной корреляции инфразональных шкал бата и келловея и разработана новая версия аммонитовой шкалы Бореального стандарта. К теоретической части работы относится изложение концепции инфразональной стратиграфии, принципов построения Бореального стандарта, методов филогенетических реконструкций у аммонитов, концепции инфразональной стратиграфии, принципов построения Бореального стандарта, методов филогенетических реконструкций у аммонитов, концепции инфразональной стратиграфии, принципов построения Бореального стандарта, методов филогенетической дифференциации и инвазий вымерших организмов.

ББК 26.323

Издание осуществлено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований по проекту № 21-15-00023. Издание РФФИ не подлежит продаже

Responsible Editor: V.A. Zakharov

Editorial Board:

K.E. Degtyarev (Editor-in-Chief), N.B. Kusnetsov (Deputy Editor-in-Chief), G.N. Aleksandrova (Executive Secretary), Yu.O. Gavrilov, A.B. Herman, V.Yu. Lavrushin, B.G. Pokrovskii, M.A. Rogov, S.D. Sokolov, S.Yu. Sokolov, M.I. Tuchkova, M.A. Fedonkin, M.D. Khutorskoy, N.P. Chamov

Reviewer: M.A. Rogov

Transactions of the Geological Institute / Geological Inst. — Moscow: Publishers of the USSR Academy of Sciences, 1932.–1964. — Moscow: Nauka, 1964. —. ISSN 0002-3272

Vol. N 628: Ammonites and infrazonal stratigraphy of the boreal and subboreal Bathonian and Callovian / Ed. by V.A. Zak-harov. – Moscow: GEOS, 2022, 667 p. ISBN 978-5-89118-843-3 (B π ep.)

The monograph is devoted to ammonites and infrazonal stratigraphy of the Bathonian and Callovian stages of European Russia, Ukraine and adjacent regions of the North Caucasus, as well as high-latitude regions of the Northern Hemisphere (Northern Siberia, Franz Josef Land, Southern Alaska, British Columbia, Eastern Greenland). The work affects upon the fundamental problems of infrazonal biostratigraphy and substantiates the use of infrazonal subdivisions (biohorizons) as minimal biostratigraphic units. Fundamentally new data on the evolution of ammonites in the upper part of the Middle Jurassic have been obtained. The features of evolutionary transformations in several phylogenetic lineages of cardioceratids, the ammonite family, key for the division and correlation of the Bathonian, Callovian, and Lower Oxfordian, have been revealed. As a result of the research, an important scientific problem has been solved: the regularities of the stratigraphic and biogeographic distribution of ammonites in the Bathonian and Callovian deposits of the boreal and highly boreal regions of the Northern Hemisphere have been established. The author has developed infrazonal ammonite scales for the European part of Russia and central Ukraine, as well as for key areas of the Bathonian and Callovian deposits in the Arctic, such as Northern Siberia, Southern Alaska and British Columbia. On the basis of the data obtained, a scheme for the detailed intraboreal correlation of the Bathonian and Callovian infrazonal scales and a new version of the Boreal ammonite standard has been developed. The theoretical part of the work includes the presentation of the concept of infrazonal stratigraphy, the principles of constructing the Boreal standard, methods of phylogenetic reconstructions in ammonites, the concept of infrazonal stratigraphy, conceptual foundations of the study of paleobiogeographic differentiation and invasions of extinct organisms.

Published at fi nancial support of the Russian Foundation for Basic Research, grant 21-15-00023.

The edition of the RFBR isn't subject for sale

© Д.Н. Киселев, 2021 © ГИН РАН, 2021 © ГЕОС, 2021

ОГЛАВЛЕНИЕ

асть і.	БАТСКИЕ И КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТЫ СЕМЕЙСТВА
ARDIO	CERATIDAE
Глав	а 1.1. История изучения
Глав	а 1.2. Основные подходы к систематике кардиоцератид
	1.2.2. Систематика аммонитов и диморфизм
	1.2.3. Морфы изменчивости и их значение для систематики аммонитов
	1.2.4. Изменчивость скорости морфогенеза и систематика
Глав	а 1.3. Длина жилой камеры
	1.3.1. Материал и методика.
	1.3.2. Вариации ДЖК внутри родов и подродов.
	1.3.3. Внутривидовая изменчивость
	1.3.5. Длина жилой камеры и систематика ранних кардиоцератид
	1.3.6. Выводы по главе
Глав	а 1.4. Сравнительный морфогенез
	1.4.1. Методика изучения
	1.4.2. Периодизация морфогенеза и онтогенеза
	1.4.3. Разнообразие морфогенетических типов
Глав	а 1.5. Филогения и систематика поздних Arctocephalitinae
Глав	а 1.6. Филогения и систематика Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae
	1.6.1. Филогенетические взаимоотношения базальных кадоцератин
ратиграс	1.6.2. Проявления параллелизмов у арктических и среднерусских кадоцератин и их рическое значение
	1.6.3. Эволюция кардиоцератид в батском и келловейском веках
	1.6.4. Общие закономерности эволюции келловейских кардиоцератид
	1.6.5. Роль гетерохроний в эволюции кадоцератин
Глаг	ва 1.7. Описание аммонитов
АСТЬ 2.	ЗОНАЛЬНАЯ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ БИОСТРАТИГРАФИЯ
АТА И І	ЕЛЛОВЕЯ
Глаг	ва 2.1. Бореальный бат – базальный нижний келловей Европейской России
	2.1.1. Введение
	2.1.2. Описание разрезов.
	2.1.3. Диагностика аммонитов верхнего бата – базального нижнего келловея
	2.1.4. Стратиграфические подразделения и корреляция бата - базального нижнего

2.2.2. Описание разрезов	274
2.2.3. Диагностика аммонитов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда	336
Глава 2.3. Принципы построения инфразональной шкалы	347
2.3.1. Биогоризонты и принципы их выделения	347
2.3.2. Биогоризонты альтернативной последовательности и принципы их	
выделения	351
Глава 2.4. Зональная и инфразональная корреляция бата и келловея высокобореальных регионов Панбореальной надобласти	357
2.4.1. Введение	357
2.4.2. Северная Сибирь	358
2.4.3. Южная Аляска	388
2.4.4. Британская Колумбия	395
2.4.6. Земля Франца-Иосифа	404
Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти	409
2.5.1. Центры происхождения кардиоцератид и их инвазионный потенциал	410
2.5.2. Инвазии и изменения ареалов кардиоцератид в бате и келловее	417
2.5.3. Географическая структура инвазий	427
Глава 2.6. Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт и принципы его построе-	
ния	451
Глава 2.7. Описание стратиграфических подразделений	463
Заключение	525
Литература	526
Фототаблины и объесиения к ним	5/10

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия батский, келловейский, а также оксфордский ярусы привлекают пристальное внимание специалистов. В первую очередь, это связано с внедрением инфразонального подхода в стратиграфическое изучения юрской системы, который методически окончательно сформировался и получил широкое признание только в конце 20 века. Это дало толчок к переизучению юрской системы и средней юры в зарубежной Европе, а затем и в России. В настоящее время без перехода на инфразональную основу невозможно решать многие стратиграфические задачи в изучении юрской системы, в первую очередь определение ярусных границ и межрегиональную корреляцию на новом уровне детальности.

Существенное отставание в степени изученности средней юры разных регионов России по сравнению с Западной Европой, которое в той или иной степени преодолевается в наше время, требует особенно тщательного переизучения юрских отложений на территории Европейской России. Это связано с различными причинами. Во-первых, данная территория наиболее близка к Западной Европе (в первую очередь к Англии, Германии и Франции), где впервые разработаны инфразональные стандарты различных ярусов юры. Биохорологически они составляют Бореально-Атлантическую область, в пределах которой возможна прямая биостратиграфическая корреляция на большей части рассматриваемого интервала. Это делает особенно необходимым точную увязку инфразональных шкал Европы и европейской части России. Во-вторых, территория Европейской России является переходной (или экотонной) областью между суббореальными и высокобореальными регионами Панбореальной надобласти, поэтому она имеет ключевое значение для корреляции европейского зонального и инфразонального стандарта с биостратиграфическими шкалами Арктики по аммонитам. Точность такой корреляции во многом зависит от изученности аммонитовых последовательностей Европейской России, которые содержат аммонитовые таксоны, общие с таковыми Западной Европы, Восточной Гренландии, Северной и Западной Сибири, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Северной и Южной Аляски, Британской Колумбии и Арктической Канады. В этой связи последовательность бореальных по происхождению аммонитов бата и келловея Европейской России имеет большое значение для разработки или усовершенствования Бореального аммонитового стандарта – вторичного стандарта Арктической области, предназначенного для обеспечения корреляции стандартных шкал различных регионов Арктики.

Основное значение для осуществления межрегиональной суббореально-арктической корреляции имеет семейство Cardioceratidae, просуществовавшее с байоса по кимеридж. В докелловейское время оно было представлено в основном подсемейством Arctocephalitinae, представители которого формировали близкие аммонитовые фауны во всей Арктической области. В келловейском веке кардиоцератиды испытали взрывную диверсификацию, обусловленную во многом независимым развитием различных филолиний подсемейства Cadoceratinae в палеобассейнах, располагавшихся в пределах Арктики и суббореальных регионов Западной и Северной Европы и Европейской России. Развитие этих филолиний происходило однонаправленно и параллельно, но с неодинаковыми темпами, вследствие чего разновозрастные комплексы кардиоцератид келловея различных регионов могут быть весьма сходными. Диагностика таксонов кадоцератин существенно усложняется из-за многочисленных параллелизмов, что может привести (и приводит) к существенным ошибкам в межрегиональной корреляции, объемом в зону, подъярус или даже ярус.

Изучение батских и келловейских аммонитов важно также в связи с непрекращаюмися дискуссиями о точках глобального стратотипа границ (ТГСГ, GSSP) келловейского и оксфордского ярусов. В настоящее время предложены только кандидаты на роль лимитотипов: для келловейского яруса в Германии (Пфеффинген, Швабский Альб) и России (Просек, Нижегородская обл.) и для оксфордского яруса в Англии (Редклифф Пойнт, Дорсет), Франции (Савурнон, Прованс) и России (Дубки, Саратовская обл.). Окончательный выбор ТГСТ затрудняется, с одной стороны, тем, что упомянутые разрезы не вполне соответствуют части рекомендаций руководства Международной стратиграфической комиссии по выделению таких разрезов (Remane, 1996). С другой стороны, не вполне определен выбор ключевых корреляционных событий как для основания келловея, так и для оксфорда. В том и другом случае это появление характерных аммонитов (Kepplerites ex gr. keppleri для келловея и Cardioceras ex gr. scarburgense для оксфорда), диагностика которых во многом дискуссионна. Поэтому исключительно важным представляется как комплексное изучение разрезов с полной биостратиграфической последовательностью в пограничных интервалах, так и изучение ключевых аммонитов, имеющих значение маркеров границы и обладающих высоким корреляционным потенциалом.

Целью работы, результаты которой изложены в данной монографии, является совершенствование зональных и инфразональных шкал для верхней части средней юры, а также схем их корреляции, на основе детального изучения аммонитов. Для ее реализации была проведена ревизия систематического состава и монографическое описание характерных для Панбореальной надобласти таксонов аммонитов средней юры (главным образом семейства Cardioceratidae Siemiradzki 1891), разработаны и детализированы инфразональные шкалы для батского, келловейского ярусов и нижнеоксфордского подъяруса Европейской России с целью создания детального хроностратиграфического стандарта. Также уточнены последовательности аммонитов и предложены новые варианты биостратиграфического деления бата и келловея, включая инфразональную шкалу, в различных регионах Арктики. На основе экотонных последовательностей аммоноидей Европейской России разработаны новые схемы корреляции бата и келловея в пределах Панбореальной надобласти.

Фактическим материалом для настоящей работы послужили многолетние сборы автора (1992-2021 гг.), включающие более 3000 экз. батских и келловейских аммонитов из ключевых районов развития бореальных отложений Европейской России, прилегающих районов Северного Кавказа (Дагестан и Адыгея), Северо-Западного Казахстана (Мангышлак) и Украины (Черкасская и Донецкая области). При этом было детально изучено около 60 разрезов, характеризующихся различными типами фаций (терригенными, кремнистыми и карбонатными). В Европейской России изучены разрезы Рязанской, Московской, Тульской, Ярославской, Костромской, Вологодской, Нижегородской, Ивановской, Белгородской, Курской, Пензенской, Саратовской, Оренбургской областей, республик Коми, Мордовия, Татарстан, Чувашия. Все разрезы изучались детально, с точной посантиметровой привязкой аммонитов к слоям.

Дополнительный палеонтологический материал был получен от коллег и любителей палеонтологии М.А. Рогова, А.П., Ипполитова, Д.Б. Гуляева, В.М. Ефимова, И.А. Мелешина, А.А. Мироненко, А.В. Ступаченко, А.А. Школина, М. Шеханова, Р.А. Шамаева, М. Казаченко. Были изучены коллекции батских и келловейских аммонитов из всех бореальных регионов. Среди них - классические коллекции Г.А. Траутшольда, Э.И. Эйхвальда, А.А. Кейзерлинга, С.Н. Никитина, Д.Н. Соколова, Й.Ф. Помпецкого, И.Е. Худяева, Н.С. Воронец, Н.Т. Сазонова, Е.А. Троицкой, хранящиеся в музеях г. Москвы (ГГМ им. В.И. Вернадского РАН) и Санкт-Петербурга (Музей кафедры динамической и исторической геологии СПбГУ, ЦНИГР Музей, Горный музей), коллекции С.В. Мелединой (ЦСГМ, Новосибирск), В.Г. Камышевой-Елпатьевской и Е.А. Троицкой (СГУ, Саратов). Благодаря любезности В.Г. Князева (ИГАБМ СО РАН, Якутск) была изучена коллекция аммонитов бата и келловея разрезов восточного и западного берега Анабарской губы и о. Бегичев. Содействие коллег из ВНИИОкеангеология (В.А. Басов, Г.А. Черкашов) позволило изучить обширные коллекции аммонитов бата, келловея и нижнего оксфорда Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа и Шпицбергена (коллекции Т.М. Емельянцева [1940-1950е] и Е.С. Ершовой [1950-1960е]). Благодаря помощи сотрудника Национального музея естественной истории Украины (Киев) В.П. Гриценко были изучены коллекции аммонитов К.М. Феофилактова и А.В. Парышева из района Каневских дислокаций. Интересная коллекция аммонитов бата и келловея из разрезов Северной Сибири (Анабарский залив и низовья р. Лены) и Шпицбергена была передана М.А. Роговым (ГИН РАН, Москва).

На всех этапах работы всестороннюю поддержку автору оказывал В.А. Захаров (ГИН РАН). Вопросы инфразональной стратиграфии батского и келловейского ярусов, а также проблемы систематики аммонитов в процессе исследования обсуждались с А.С. Алифировым (ИНГГ СО РАН), Д.Б. Гуляевым (РосГео), А.П. Ипполитовым (ГИН РАН), Е.Д. Калачевой (ВСЕГЕИ), В.Г. Князевым (ИГАБМ СО РАН), Р.В. Кутыгиным (ИГАБМ СО РАН), С.В. Мелединой (ИНГГ СО РАН), В.В. Митта (ПИН РАН), М.А. Роговым (ГИН РАН), И.И. Сей (ВСЕГЕИ), а также зарубежными коллега-

ми А. Вежбовским (А. Wierzbowski, Варшава), Дж. Калломоном (J. H. Callomon, Лондон), Э. Мённигом (Е. Mönnig, Кобург). Особенно хочется отметить участие Питера Алсена (Р. Alsen, Копенгаген), благодаря которой автору удалось ознакомиться с коллекцией батских аммоноидей Восточной Гренландии, что позволило найти подходы к решению ряда весьма запутанных вопросов биостратиграфии бореального нижнего бата.

Комментарии и замечания М.А. Рогова, Н.Ю. Брагина (ГИН РАН), Т.Б. Леоновой (ПИН РАН), В.Г. Князева, Р.В. Кутыгина (ИГАБМ СО РАН), Ю.Д. Захарова (ДВГИ ДВО РАН) сделанные к рукописи, а также замечания по общим проблемам систематики аммонитов, зональной и инфразональной стратиграфии, позволили улучшить структуру работы и сделать выводы более обоснованными. Большую помощь в работе с коллекциями аммонитов, хранящихся в музеях России и зарубежных стран, оказали И.А. Стародубцева, Е.Ю. Закревская (Москва), В.А. Басов, В.В. Быстрова, А.Р. Соколов (Санкт-Петербург), В.Г. Князев (ИГАБМ СО РАН); Т.И. Нальняева (ИНГГ СО РАН), С.М. Первушов (Саратов), В.П. Гриценко (Киев). Всем перечисленным выше коллегам я выражаю свою глубокую благодарность. Кроме того, я признателен коллегам, с которыми мне довелось принимать участие в совместных полевых работах и которые оказали большую помощь в сборе материала. Это В.В. Белоусов (Кострома), А.В. Гужов (Москва), Д.Б. Гуляев (Ярославль), В.М. Ефимов (Ундоры), Н.Г. Зверьков, А.П. Ипполитов, М.И. Казаченко (Москва); Л.М. Киселева (Ярославль), С.В. Малёнкина (Москва), А.В. Маникин (Саратов), И.А. Мелешин (Саранск); А.А. Мироненко (Москва), Е.С. Муравин (Ярославль), М.А. Рогов (Москва), А.Ю. Сапоженков (Кострома), Е.Ю. Спиридонов (Ярославль), А.В. Ступаченко (Москва); А.А. Школин, Е.В. Щепетова (Москва), М.В. Шеханов (Ярославль), а также зарубежные коллеги, принимавшие участие в полевых работах в европейской части России – А. и Х. Вежбовские (A. Wierzbowski, H. Wierzbowski), Э. Гловняк (E. Glowniak), Дж. Райт (J. Wright).

В разные годы выполнение исследований было поддержано грантами РФФИ (№№ 03-05-64297, 06-05-64284, 09-05-00456, 12-05-00380, 15-05-03149, 15-05-06183, 18-05-01070). Изучение аммонитов и стратиграфии обрамления шельфа Баренцева моря (Тимано-Печорский регион, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген) проведено при поддержке гранта РНФ № 21-17-00245.

Структура содержания монографии типична для работ подобного плана, тем не менее она имеет ряд особенностей, которые необходимо специально отметить.

- 1. Несмотря на то, что для разработки биостратиграфических шкал и схем корреляции бата и келловея Панбореальной надобласти имеют значение несколько различных семейств аммонитов, в палеонтологическом разделе (часть I) описаны результаты изучения только одного семейства бореальных аммоноидей кардиоцератид. С одной стороны это обусловлено особой важностью кардиоцератид для решения вышеперечисленных задач, а с другой, ее слабой изученностью. Остальные семейства аммонитов, имеющие большое значение для биостратиграфии (в первую очередь космоцератиды), здесь не рассматриваются столь же фундаментально, как кардиоцератиды. Им отводятся лишь небольшие рубрики в главах, посвященных диагностике аммонитов (2.1.3, 2.2.3). Это связано не только с их лучшей изученностью, по сравнению с кардиоцератидами, но и с необходимостью жесткого отбора текста из-за лимита объема работы.
- 2. В разделе стратиграфического содержания (часть II), в котором приводится описание разрезов и обсуждение биостратиграфических моделей, нет дискретного разделения на главы, посвященных отдельно бату и келловею. Так, в главе 2.1 рассматривается бореальный бат и базальный нижний келловей, а в следующей главе 2.2 келловей (без зоны Elatmae) и нижний оксфорд. Такая непривычная конструкция содержания обусловлена необходимостью рассмотрения результатов изучения и определения ярусных границ, что невозможно осуществить без описания всего пограничного интервала, включающего верхнюю часть одного яруса и низы вышерасположенного.
- 3. В работе приводится много рисунков, текстовых таблиц и фототаблиц с изображениями аммонитов. Ссылки на них выделены жирным шрифтом для удобства их поиска в тексте. Чтобы не возникло путаницы с распознаванием ссылок на текстовые таблицы и фототаблицы, им даны различные обозначения (таб. для текстовых таблиц, табл. для фототаблиц).

ЧАСТЬ 1. БАТСКИЕ И КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТЫ СЕМЕЙСТВА CARDIOCERATIDAE

Глава 1.1. История изучения

Аммониты семейства Cardioceratidae Siemiradzki, включающие подсемейства Arctocephalitinae Meledina, Cadoceratinae Hyatt, Quenstedtoceratinae Hyatt и Cardioceratinae Siemiradzki, широко распространены в морских отложениях байоса, бата, келловея, оксфорда и кимериджа Панбореальной надобласти. Зачастую они доминируют в разрезах суббореальных территорий или являются единственной группой аммонитов в аммонитовых комплексах Бореальной области. В связи с этим они имеют большое значение для расчленения и корреляции морских отложений второй половины средней – начала верхней юры.

История изучения всего семейства Cardioceratidae подробно рассмотрена в работах С.В. Мелединой (1973, 1977, 1994, 1998) и Дж. Калломона (Callomon, 1985). Ниже дается обобщающая сводка, касающаяся результатов изучения таксонов, характеризующих бат и келловей, в основном подсемейств Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae и в меньшей степени Arctocephalitinae.

Кардиоцератидам бата и келловея посвящено большое количество публикаций, начиная с работы Дж. Соверби (Sowerby, 1821), где были выделены первые виды из этого семейства, и заканчивая 2021 г. В 167 ключевых работах выделяются новые таксоны, стратиграфические подразделения по кардиоцератидам (зоны и инфразональные подразделения), предлагаются новые модели систематики и филогенеза, изучается морфогенез по различным признакам и морфология раковины, рассматривается проблема диморфизма (таб. 1.1). В 96 публикациях (57%) выделяются новые виды и подвиды, в 28 работах – новые роды и надродовые таксоны. В 40 публикациях (24%) разрабатываются филогенетические модели и надвидовая систематика подсемейств, а в 23 приводятся филогенетические построения на уровне видов. В 12 публикациях (7%) приведены результаты изучения онтогенеза лопастной линии, на основе которых предложены модели макросистематики семейства. В 20 раизучение морфологического разнообразия сопровождается морфометрическими исследованиями и в 4 опубликованы результаты микроморфологического изучения раковины. Новые стратиграфические подразделения выделяются в 45 публикациях (27%).

К настоящему времени среди кардиоцератид бата и келловея (в интервале зон Greenlandicus – Lamberti) выделено 285 пригодных видов и подвидов и 43 таксона родового ранга. Большинство названий видов применяются в современных публикациях, т.е. принадлежат устойчивым таксонам, из них 166 видов и подвидов (58%) рассматриваются здесь как валидные (таб. 1.2). Остальные являются младшими синонимами или относятся к категориям MS, nomen dubium, nomen nudum и nomen provis. В подсемействах Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae выделено 267 видов, 38 рода или подрода, а остальные (18 видов и подвидов и 5 родов и подродов) относятся к арктоцефалитинам нижнего -среднего бата.

История изучения кардиоцератид бата и келловея может быть проанализирована по изменению различных показателей выявленного разнообразия таксонов различного ранга. Основным показателем для периодизации может быть динамика прироста таксонов видовой группы. За последние 200 лет прирост новых видовых и подвидовых названий протекал неравномерно, благодаря чему в истории изучения кардиоцератид можно выделить два больших периода. Ранний период (1821-1910) характеризуется слабым приростом новых названий, общее количество которых к 1910 г. составляет 51 вид, из которых большая часть (45%) выделены в Западной Европе, а остальные – в Европейской России (35 %) и Арктике (20%). Первый период совпадает с временем формирования и развитием метода зональной стратиграфии, поэтому по кардиоцератидам выделяются только зональные подразделения. Однако число их невелико, поэтому первый период является в основном описательным.

В поздний период (1911 – ныне) было выделено 229 видов, что в 4,5 раза превышает аналогичное значение в раннем периоде. Это время взрывного роста новых названий, что связано с активным

Таблица 1.1. Хронология изучения батских и келловейских кардиоцератид. Цифрами обозначено количество выделенных (колонки 3- 6) или изученных (колонки 7-10) таксонов и выделенных биостратонов (колонка 12). Символами в столбце 11 обозначены филогенетические модели на уровне родов и выше (g) и уровне видов (s).

1	2	3			4	5	6	7	8	9	10	11	12
год	Автор	Новые видовые и подвид и надвидовые таксоны (спр	новых видов или	выделено новых родов или подродов	выделено новых семейств или подсемейств	Морфометрия признаков раковины, изучение морфогенеза	рфогенеза лопастной	микроморфологические исследования	изучение полового диморфизма	филогенетическая модель	выделено новых биостратонов		
			выделено подвидов	выделено н подродов	выделено но подсемейст:	Морфометр раковины, и	изучение мс линии	микроморфол исследования	изучение по	филогенети	выделено н		
1821	Sowerby	sublaeve, lamberti, omphaloides, l	eachi		4								
1829	Sowerby	sutherlandae			1								<u> </u>
1829	Phillips	funiferus, lenticularis, flexicostati	ım		3								
1845	Orbigny	frearsi, tscheffkini			2								<u> </u>
1846	Keyserling Orbigny	ishmae, stenolobum galdrinus, chamousseti			2	-	-		-	-			—
1847 1849	Brown	dissimile			1								
1850	Grewingk	wosnessenskii			1								
1857	Hebert	Woshessenskii			1								1
1858	Quenstedt	macer, pingue			1								
	Leckenby	vertumnum, ordinarium, hyperbol	icum, longa	evum, placenta,	6								
1859	Leckenby	gregarium	. 0		О								ĺ
1859	Meek	barnstoni			1								
1865	Eichwald	carinatum			1								
1868	Eichwald	patruus			1								
1871	Eichwald	doroschini			1								<u> </u>
1875	Лагузен	stuckenbergii			1								<u> </u>
1878	Никитин	elatmae, rybinskianum			2								
1881	Никитин	milaschevici, compressum, mologo	ie		3								1
1881	Nikitin												2
1882	Fischer			Cadoceras		1							
1884	Никитин	schumarovi			1								2
1885	Nikitin	surensis, subpatruus			2								<u> </u>
1887	Quenstedt	crobyloides		0	2	1							
1887	Hyatt	na su da lambanti		Quenstedtoceras	1	1							-
1889	Sinzow	pseudolamberti			1					-			
1889	Никитин	damoni			1								-
1891	Behrendsen	geerzense		C1'4'-1	1		- 1						<u> </u>
1891	Siemiradzki	mulaula anium		Cardioceratidae	1		1						
1897	Parona, Bonarelli	primigenium			1								
1898 1899	Weissermel Sinzow	pseudolamberti, subflexicostatum			2							S	-
1900a	Pompeckj	stenoloboide, grewingki, catostom	a, schmidti,	petelini	5								1
1900b	Pompecki	nanseni			1								
1900	Hyatt			Cadoceratinae	<u> </u>		1						
1904	Madsen	crassus		· ·	1								
1905	Blake	breve			1								
1912	Douville	henrici, brasili, praelamberti, pav		Chamoussetia	4	1							
1912	Соколов	keyserlingi, nikitini, tschernichewi			3								
1918	Buckman	williamsoni, spatiatum, boreale	Ver	udocadoceras, rtu mniceras, ceras, Prorsiceras	4	4							
1919	Reeside	collieri			1								
1919	Buckman			Longaeviceras		1							
1920	Buckman	longilobatum, subordinarium	avloviceras, ssermeliceras, hwaldiceras, imberticeras	2	4								
1921	Buckman	stibarum, bathyomphalum			2								
1922	Buckman	durum, albisaxeum, intermissum	Sutl	tacephalites, herlandiceras, kelamberticeras	3	3						_	
1923	Buckman	tolype, cadiforme		2									
1924	Spath			Arcticoceras								g	
1924	Salfeld, Frebold	holdetahli			1								
1925	Бодылевский							I	1				
1926	Смородина				_	<u> </u>	-		<u> </u>			S	
1927	Buckman	laminatum, concinnum		2		1			1			1	

			1 /	iuo	л 1.	1. 1	1011	юр	visi (n S y	чені
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1927	Худяев	sysolae	1								
1928	Spath	Arctocephalites								g	
1928	Buckman										7
1928	Смородина									S	
1930	Crickmay	harvei, brooksi Paracadoceras	2	1		4					
1932	Spath	greenlandicus, freboldi, kochi, kochi pseudolamberti,michaelis, ammon, variabile, franciscus, dubium, calyx,victor, rubrum, densicostatum, simulans, orbis, quenstedti, rugosumfreboldi, kochi, kochi pseudolamberti, michaelis,	17								
1932	Maire	sintzowi	1								
1936	Gerard et Contaut	fournieri	1								
1937	Maire	orbignyi, ancestrale, antiquum, orbis, armata, roberti, zieteni, gregariaeformis, intermedia, quenstedti, pseudomariae, lahuseni, dobrasili, douvillei, weissermeli, lorioli	19								1
1939	Arkell	grande	1								1
1949	Бодылевский Imlay	novosemelicum Stenocadoceras comma, glabrum, bathomphalum, kialagvikense, tenuicostatum, moffiti, multiforme, tonniense, chisikense, multicostatum, striatum, iniskinense,bowserense, pomeroyense, crassicostatum, chinitnense	16	1							1
1953	Donovan										1
1953	Сазонов	ctonaukovi	1		_	_	_	_		_	1
1954 1956	Тучков Троицкая	stepankovi Rondiceras	1	1		_	\vdash			_	$\vdash\vdash\vdash$
1957	Сазонов	primaevum, postelatmae, irinae, principale, cumpressum, mundum	6	1						S	
1957 1958	Arkell et al. Крымгольц и др.					_	\vdash	<u> </u>		g	$\vdash\vdash\vdash$
1958	Callomon									-	2
1959	Камышова и др.	angulatum, trapezoidalis, involutus	3								
1960	Шевырев						1				
1960	Бодылевский Иванов	laptievi, ognevi, bjegitschevi, anabarense, nikolaevi, innocentii Catacadoceras	6	1		2	2				
1960 1961	<u>Иванов</u> Химшиашвили	balcaricum, daghestanicum	2		 	4		_	*	_	\vdash
1962	Makowski	buteur team, augrestanteam	-						*		
1962	Аманниязов	luppovi, krimholzi	2								
1962	Воронец	kigilakhensis, excentricum, falsum, emelianzevi, subcalyx, subtenuicostatum, subcatostoma, ventroplanum, perrarum, pura, declinatum	11								
1963	Воронец, Ершова	lenaense, tenuicostatum, intercostatum, angardamense, atyrkanense, glabroides, olenekense, originale, originale var. calliga originale var. duplex [MS]	10	2							
1963	Бодылевский	'									1
1963	Callomon								*		
1964	Frebold	septentrionale, septentrionale latidorsata, bodylevskyi, arcticum, voronetsae, canadense, barnstoni arcuata	7								
1964	Callomon										1
1965	Сазонов	cuneatum, suraense, proniense Novocadoceras	3	1		_	1	_		n	$\vdash \vdash$
1965 1968	Schindewolf Парышев	tsitovitchae	1			-	1	-		g	$\vdash\vdash\vdash$
1968	Камышова и др.	novus	1				\vdash			\vdash	$\vdash \vdash$
1973	Меледина						1			g	
1973	Lange	paucicostatum	1								
1973	Surlyk et al.				_	_	<u> </u>	ـَــا			5
1974-75						_	2	2	*	_	
1975 1975	Imlay Sykes	staffinense	1			-	\vdash	-	\vdash	_	2
1975	Ломинадзе	gunibicum, caucasicum	2			\vdash					\vdash
1976	Друщиц и др.		Ĺ					2			
1977	Друщиц и др.					2	2	2			
1977	Ломинадзе		L.				5				Ш
1977	Парышев	multicostata, recticostata, plana, furcacostatum	4		_	-	\vdash	_	<u> </u>	_	$\vdash \vdash$
1977	Меледина	lenaense, taimyrense, bodylevskii, filarum, angustatum, parvulum, insolitum Bryocadoceras, Streptocadoceras, Soaniceras	7	3	1	5	5		*	g	3
1977	Marchand								*		
1979	Marchand	sysolae eversious	1			_	_	_	\vdash	_	1
1980	Романович Callomon, Sykes	sysolae grossicus	1		_	-	\vdash	_		_	\vdash
1980 1982	Kulicki		-			-	\vdash	2	\vdash	_	2
1982	Ломинадзе		-			6	9	6		g	$\vdash\vdash\vdash$
1982	Rawson	harlandi, bluethgeni Costacadoceras	2	1			\vdash			٦	\Box
1984	Callomon										14
1985	Callomon	cranocephaloide, apertum, nordenskjoeldi	3						*	S	4
1986	Marchand	messiaeni	1	_		4	—		*	S	1
1987	Poulton	frami, belli, amundseni	3	_	_	-	\vdash	_	\vdash	_	1
1988	Callomon et al.										

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

				4	-					10	11	10
1989	2 Алексеев, Репин	3 Chamay	ssetitinae	4	5	6	7	8	9	10	11	12
1989	Callomon et al.	suevicum	sseuunae			1	\vdash	1		Н		3
1989	Callomon et al.	phillipsi, buckmani, saratovensis, whithami, polonicum		5							S	
1993	Callomon	crassiplicatum, coriniense		2								12
1994	Меледина	pishmae Quenstedtocerati	nae	1		1		5		*	g	6
1996	Митта (Герасимов и др.)	Cadochan	noussetia		1						S	
1996	Киселев (а, б)	bellator, agitabile, sasonovi, homoeomorphum Percacos	ticeras	4	1		19			*	s	
1997	Киселев	sokolovi		1								
1997	Гуляев	laetum, confusum, pisciculus		3								
1998	Меледина									Ш	*	
	Митта, Стародубцева	stupachenkoi		1							8	6
1999	Mitta										S	
1999	Гуляев, Киселев	infimum		1			<u> </u>			Ш		1
1999	Гуляев	carinatiforme, bryocostilatum, vetulum, allae, gulyaevi,			_		<u> </u>			\vdash		6
1999	Киселев	tribulatum, macellum, callomoni, diffusum, meledinae		10								
2000	Митта	· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·					_				S	2
2001a	Киселев	recidivum, alpha		2		_	3			$\vdash \vdash$		_
2001	Гуляев Gulyaev et al.				_		\vdash	_		$\vdash\vdash$	S	5
2002	Guryaev et ar.	adzvensie sibirious raricostatum Dolganites, Lon	100coras		-		_			\vdash		3
2002	Репин	lambertiforme, pechoricum, adzvavomense, pseudoleachi, dertevi Platylongocera: Transilongocera: Platychamoussi	s, as,	8	5							10
2003	Киселев и др.	Funiferites			1						S	4
2004	Киселев, Меледина	arcticoides, praestenolobum		2			3				S	
2004	Ломинадзе	tschegemicum, loginovae		2								
2005	Mitta	keuppiṇageli , efimovi		3								5
2005	Киселев										S	11
2005	Гуляев	poultoni, uzhovkensis		2			<u> </u>			Ш	S	5
2005	Navarro et al.	.1 1 11 1 .		1			5			Ш		
2006	Киселев	milaschevici khudyaevi		1			3				S	1
2006	Киселев	· 1 · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	,				1					
2006	Репин и др.	ishmae tenuicostatum, sazonovi, adzvicum, polonicum l staffinense pechoricum, komiense, stenolobum maksare	nse	7								
2007	Репин и др.	costastriatum, sedovi, nanseni planum Greend	ephalites	3	1							
2007	Киселев, Рогов						5				S	2
2007	Столярова	meledinae, aspectabile Anabar	iceras	2	1_		5	1				
2009	Киселев						6				S	
2009	Киселев	nastnisajaulus		1				6				
2009 2009	Алифиров Page et al.	postpisciculus		_1_	_		-			\vdash		3
2010	Князев и др.				<u> </u>					\vdash		4
2011	Князев и др.									\vdash		2
2011	Митта	sakharovi		1						М		
2011	Киселев						2					
2013	Киселев						1					
2012	Гуляев	Rossicadoceras, Opisthoc	adoceras		2						g	
2014	Гуляев					1				Ш	g	
2015	Гуляев (а,б)	vasily		1						Ш		1
2015	Гуляев (а,б)	chvadukasyense		1			_			$\vdash \vdash$		
2015	Князев и др.	ay angle difforms a system han-			_		_			\vdash	S	_
2015	Mitta et al.	quenstedtiforme, wutachense		2	<u> </u>	<u> </u>	\vdash	<u> </u>		$\vdash\vdash$	σε	2
2015 2016	Митта Митта	bellabimba	1		<u> </u>	\vdash	<u> </u>		\vdash	g,s g,s		
2016	Князев и др.	ocuaomiou ————————————————————————————————————	1	-				_	\vdash	5,0	1	
2017	Алифиров и др.									\vdash	g	1
2018	Князев и др.	Protolong	aeviceras		1					М	g	
2018	Алифиров и др.						6				g	
2018	Kiselev, Rogov	allae compressum, intermedium		2			3				S	
2018	Kiselev						31					
2020	Алифиров и др.	Pseudolong	aeviceras		1							
										_		

Биостратоны: **1857** Hebert – зона Ammonites lamberti; **1881** Nikitin – ярусы с Stephanoceras elatmae, Stephanoceras milaschevici; ; **1884** Никитин – горизонт с Cadoceras milaschevici; горизонт с Quensted-toceras leachi; **1928** Buckman, 1928 - гемеры Catacephalites, lamberti, vertumnus, ordinarium, sutherlandiae, gregarium, век Vertumniceratan; **1932** Spath - Arcticoceras Beds, kochi horizon, pseudichmae horizon; **1937** Maire - подзона Quenstedtoceras intermissum; **1949** Бодылевский – зона Arcticoceras ishmae;

1953 Donovan - зона Arcticoceras kochi; Сазонов – зона Quenstedtoceras henrici; 1959 Callomon – зоны Arctocephalites greenlandicus, Cadoceras variabile; 1963 Бодылевский – зона Longaeviceras keyserlingii; 1964 Callomon – горизонт Quenstedtoceras lamberti; 1973 Surlyk et al. – зоны Arcticoceras cranocephaloide, Cadoceras calyx, Cadoceras apertum, Cadoceras nordenskjoeldi, Cadoceras cf. septentrionale; 1975 Imlay - зоны Cadoceras catostoma, Stenocadoceras stenoloboide; 1977 Меледина – зоны Cadoceras emelianzevi, Cadoceras milaschevici, Eboraciceras subordinarium; 1978 Marchand - фаунистический горизонт Quenstedtoceras paucicostatum; 1980 Callomon, Sykes – подзоны Quenstedtoceras lamberti, Quenstedtoceras henrici; 1987 Poulton – зоны Cadoceras barnstoni, Cadoceras bodylevskii; 1984 Callomon - фаунистические горизонты Stenocadoceras cf. canadense, Cadoceras arcticum, Stenocadoceras canadense, Cadoceras voronetsae, Cadoceras septentrionale, Cadoceras bodylevskii, Longaeviceras pomeroyense, Stenocadoceras stenoloboide, Cadoceras wosnessenskii, Paracadoceras tonniense, Cadoceras comma; 1986 Marchand – фаунистический горизонт Quenstedtoceras praelamberti; 1988 Callomon et al. - фаунистический горизонт Cadoceras tolype; 1989 Callomon et al. - фаунистические горизонты Cadoceras suevicum a, β, Cadoceras quenstedti; 1993 Callomon - фаунистические горизонты Cadoceras apertum α , β , γ , Cadoceras cf. / aff. breve, Cadoceras nordenskjoeldi α . β , Chamoussetia phillipsi, Longaeviceras keyserlingii; 1994 Меледина – зоны Cadoceras falsum, Cadoceras anabarense, слои с Cadoceras variabile, c Cadoceras ex gr. elatmae и C. falsum, c Cadoceras pishmae; c Cadoceras simulans; с Rondiceras milaschevici и Kosmoceras sp.; 1998 Митта, Стародубцева – подзона Cadochamoussetia subpatruus, слои с Cadoceras elatmae, фаунистические горизонты Cadoceras falsum, Cadoceras tschernischewi, Cadoceras stupachenkoi, Cadochamoussetia surensis, Cadochamoussetia subpatruus, Chamoussetia saratovense; 1999 Гуляев, Киселев - зона Cadoceras infimum; 1999 Гуляев - фаунистические горизонты Cadoceras elatmae, Cadoceras sp. nov., Cadoceras tschernischewi, Cadoceras subpatruum, Cadoceras surense, Chamoussetia saratovensis; 2000 Митта - фаунистический горизонт Chamoussetia stuckenbergii; 2001 Гуляев - фаунистические горизонты Cadoceras infimum, Cadoceras cf. infimum; 2002 Gulyaev et al. - фаунистические горизонты Cadoceras poultoni, Cadoceras primaevum, Cadoceras elatmae anabarense, Cadoceras elatmae elatmae, Chamoussetia crobyloides; 2003 Репин – зоны Dolganites adzvensis, Quenstedtoceras raricostatum, Longoceras nikitini, Transilongoceras lambertiforme, Quenstedtoceras pechoricum, Percacosticeras adzvicum, Platylongoceras holdetahli, Quenstedtoceras adzvavomense, Quenstedtoceras pseudoleachi, Kosmoceras duncani - Platychamoussetia dertevi, Cadoceras allae – Longoceras sp.; 2003 Киселев и др. - фаунистические горизонты Funiferites allae allae, Funiferites allae subsp. nov., Funiferites patruus, Funiferites funiferus; 2005 Киселев – биогоризонты Cadoceras sokolovi, Cadoceras geerzense, Cadoceras tscheffkini, Cadoceras milaschevici khudyaevi, Cadoceras milaschevici milaschevici, Cadoceras milaschevici pura, Longaeviceras praestenolobum, Longaeviceras stenolobum, Longaeviceras alpha, Longaeviceras lahuseni; 2009 Page et. al. - биогоризонты paucicostatum α , β , γ , 2010 Князев и др. - зона Cadoceras tschernyschewi, зона Cadoceras tolype, слои с Cadoceras cf. sublaeve, слои с Rondiceras milaschevici и Cadoceras ex gr. durum; 2011 Князев и др. - слои с Cadoceras wosnessenskii, слои с Longaeviceras? stenolobum и Stenocadoceras ex gr. multicostatum; 2015 Гуляев - биогоризонты Paracadoceras vasily, Paracadoceras chvadukasyense; 2017 Князев и др. - зона Cadoceras durum.

Таблица 1.2. Виды и подвиды батских и келловейских кардиоцератид. Слева даны порядковые номера и оригинальные названия всех выделенных таксонов, справа — валидные названия и переопределения непригодных таксонов. Порядковые номера справа проставлены только для валидных таксонов. Родовая (подродовая) принадлежность валидных видов и видовые переопределения невалидных видов даны в трактовке автора.

№	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
1.	Ammonites sublaevis	Sowerby	1821	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve	1.
2.	Ammonites Lamberti	Sowerby	1821	Lamberticeras lamberti	2.
3.	Ammonites omphaloides	Sowerby	1821	Pavloviceras omphaloides	3.
4.	Ammonites leachi	Sowerby	1821	Quenstedtoceras leachi	4.
5.	Ammonites sutherlandiae	Sowerby	1829	[nom. dub.]	
6.	Ammonites funiferus	Phillips	1829	Funiferites funiferus	5.
7.	Ammonites lenticularis	Phillips	1829	[nom. rej.] Chamoussetia buckmani	
8.	Ammonites flexicostatus	Phillips	1829	Quenstedtoceras flexicostatum	6.
9.	Ammonites Frearsi	Orbigny	1845	Cadoceras (Paracadoceras) frearsi	7.
10.	Ammonites Tscheffkini	Orbigny	1845	Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini	8.
11.	Ammonites Tscheffkini var. stenolobus	Keyserling	1846	Longaeviceras stenolobum	9.
12.	Ammonites ishmae	Keyserling	1846	Arcticoceras ishmae	10.
13.	Ammonites galdrinus	Orbigny	1847	Funiferites funiferus	11.
14.	Ammonites chamouseti	Orbigny	1847	Chamoussetia chamousseti	12.
15.	Ammonites dissimilis	Brown	1849	Eboraciceras dissimile	13.
16.	Ammonites Wosnessenskii	Grewingk	1850	Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii	14.
17.	Ammonites Lamberti macer	Quenstedt	1858	Ouenstedtoceras macer	15.
18.	Ammonites Lamberti pinguis	Quenstedt	1858	Eboraciceras pingue	16.
19.	Ammonites vertumnus	Leckenby	1859	Quenstedtoceras leachi	
20.	Ammonites ordinarius	Leckenby	1859	Eboraciceras dissimile	
21.	Ammonites hyperbolicus	Leckenby	1859	Chamoussetia hyperbolicum	17.
22.	Ammonites longaevum	Leckenby	1859	Longaeviceras longaevum	18.
23.	Ammonites placenta	Leckenby	1859	Longaeviceras placenta	19.
24.	Ammonites gregarius	Leckenby	1859	Lamberticeras gregarium	20.
25.	Ammonites gregarius Ammonites barnstoni	Meek	1859	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni	21.
26.	Ammonites carinatus	Eichwald	1865	Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum	22.
27.	Ammonites carmaius Ammonites patruus	Eichwald	1868	Funiferites patruus	23.
28.	Ammonites doroschini	Eichwald	1871	Cadoceras (Protostenocadoceras) doroschini	24.
29.	Ammonites Stuckenbergii	Lahusen	1875	Chamoussetia chamousseti	27.
30.	Amaltheus Elatmae	Nikitin	1878	Cadoceras (Paracadoceras) elatmae	25.
31.	Amaltheus rybinskianus	Nikitin	1878	Eboraciceras rybinskianum	26.
32.	Stephanoceras Milaschevici	Nikitin	1881	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici	27.
33.	Stephanoceras compressum	Nikitin	1881	C. (R.) milaschevici morpha compressum	27.
34.	Amaltheus Mologae	Nikitin	1881	Cadoceras mologae	28.
35.	Cadoceras Schumarowi	Nikitin	1884	Cadoceras schumarovi	29.
36.	Cadoceras surense	Nikitin	1885	Cadochamoussetia surensis	30.
37.	Cadoceras surense Cadoceras subpatruum	Nikitin	1885	Cadochamoussetta surensis Cadochamoussetta subpatruus	31.
38.	Ammonites Lamberti crobyloides	Quenstedt	1887	Chamoussetia crobyloides	32.
39.	Ouensted ticeras damoni	Nikitin	1889	Quenstedtoceras leachi morpha damoni	32.
40.	Stephanocerasge erzense	Behrendsen	1891	Cadoceras geerzense	33.
41.	Quensted ticeras primigenium	Parona, Bonarelli	1897	?Quenstedtoceras sp. ind.	33.
42.	Quensted ticeras pseudo-Lamberti	Sinzow	1899	Lamberticeras pseudolamberti	34.
43.	Quensted ticeras subflexicostatum	Sinzow	1899	Lamberticeras lamberti morpha subflexicostatum	
44.	Cadoceras stenoloboide	Pompeckj	1900	Stenocadoceras stenoloboide	35.
45.	Cadoceras Grewingki	Pompeckj	1900	Pseudocadoceras grewingki	36.
46.	Cadoceras catostoma	Pompeckj	1900	Pseudocadoceras catostoma	37.
47.	Cadoceras Schmidti	Pompeckj	1900	Pseudocadoceras grewingki	31.
48.	Cadoceras Schman	Pompeckj	1900	Pseudocadoceras petelini	38.
49.	Cadoceras Nanseni	Pompeckj	1900	Pseudocadoceras perenni Pseudocadoceras nanseni	39.
50.	Cadoceras rvanseni Cadoceras crassum	Madsen	1904	Arctocephalites crassus	40.
51.		Blake	1904		41.
52.	Cadoceras breve Ouensted ticeras Henrici	Douville	1903	Cadoceras (Paracadoceras) breve	
53.	2	Douville	1912	Lamberticeras henrici	42.
	Quensted ticeras Henrici variété Brasili Quensted ticeras Henrici variété praelamberti	Douville	1912	Lamberticeras henrici morpha brasili	12
54. 55				Lamberticeras praelamberti Payloviceras praylowi	43.
				*	45.
55. 56.	Quensted ticeras Pavlowi Cadoceras Tschernichewi	Douville Sokolov	1912 1912	Pavloviceras pavlowi Cadochamoussetia tschernichewi	

№	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
57.	Cadoceras Nikitini	Sokolov	1912	Longaeviceras nikitini	46.
58.	Quenstedticeras Keyserlingi	Sokolov	1912	Longaeviceras nikitini	
59.	Quenstedtoceras Maxsei	Krenkel	1915	Funiferites funiferus	
60.	Quensted ticeras Brasili var. Bertrandi	Petitclerc	1916	Lamberticeras pseudolamberti	
61.	Quenstedtoceras williamsoni	Buckman	1918	Eboraciceras williamsoni	47.
62.	Vertumnicer as spatiatum	Buckman	1918	Quenstedtoceras leachi morpha spatiatum	
63.	Pseudocadoceras boreale	Buckman	1918	Pseudocadoceras boreale	48.
64.	Quenstedtoceras collieri	Reeside	1919	Lamberticeras collieri	49.
65.	Weissermeliceras longilobatum	Buckman	1920	Eboraciceras longilobatum	50.
66.	Eboraciceras subordinarium	Buckman	1920	Eboraciceras dissimile morpha subordinarium	
67.	Pavloviceras bathyomphalum	Buckman	1921	Pavloviceras omphaloides morpha bathyomphalum	
68.	Pavloviceras stibarum	Buckman	1921	Pavloviceras omphaloides	
69.	Catacephalites durus	Buckman	1922	Cadoceras (Cadoceras) durum	51.
70.	Sutherlandiceras albisaxeum	Buckman	1922	[nom. dub.]	
71.	Bourkelamberticeras intermissum	Buckman	1922	Quenstedtoceras intermissum	52.
72. 73.	Cadoceras tolype Eboraciceras cadiforme	Buckman Buckman	1923 1923	Cadoceras (Cadoceras) tolype	53.
	· ·			Eboraciceras dissimile morpha cadiforme	
74.	Quenstedticeras Holtedahli	Salfeld, Frebold	1924	Platylongoceras holtedahli	54.
75.	Pseudocadoceras ? laminatum	Buckman	1927	Pseudocadoceras laminatum	55.
76.	Pseudocadoceras? concinnum	Buckman	1927	Pseudocadoceras laminatum	
77.	Cadoceras Sysolae	Khudyaev	1927	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici	
78.	Paracadoceras harvei	Crickmay	1930	Cadoceras (Paracadoceras) harvei	56.
79.	Cadoceras brooksi	Crickmay	1930	Cadoceras (Paracadoceras) harvei	-7
80.	Arctocephalites greenlandicus	Spath	1932 1932	Arctiocephalites greenlandicus greenlandicus	57.
81. 82.	Arcticoceras kochi	Spath Spath	1932	Arcticoceras ishmae kochi Spath Arcticoceras sp.	58.
83.	Arcticoceras kochi var. pseudolamberti Arcticoceras michaelis	Spath	1932	Pseudocadoceras (Costacadoceras) michaelis	59.
84.	Cadoceras freboldi	Spath	1932	Arctocephalites greenlandicus freboldi	60.
85.	Cadoceras prevolai Cadoceras pseudishmae	Spath	1932	Arcticoceras ishmae morpha pseudishmae	00.
86.	Cadoceras variabile	Spath	1932	Cadoceras (Catacadoceras) variabile	61.
87.	Cadoceras variabile var. occlusa	Spath	1932	Cadoceras (Catacadoceras) variabile	01.
88.	Cadoceras calyx	Spath	1932	Cadoceras calyx calyx	62.
89.	Cadoceras franciscus	Spath	1932	Cadoceras calyx morpha franciscus	02.
90.	Cadoceras dubium	Spath	1932	Cadoceras calyx morpha dubium	
91.	Cadoceras victor	Spath	1932	Cadoceras calyx morpha victor	
92.	Paracadoceras ammon	Spath	1932	Cadoceras calyx morpha ammon	
93.	Cadoceras rubrum	Spath	1932	Cadoceras (Paracadoceras) rubrum	63.
94.	Cadoceras ruorum Cadoceras stenolobum var. densicostata	Spath	1932	,	03.
	Cadoceras sienoiobum vai. densicostata Cadoceras simulans	*	1932	Longaeviceras stenolobum	64.
95.		Spath	1932	Cadoceras simulans	04.
96.	Cadoceras orbis	Spath		Cadoceras geerzense	
97.	Cadoceras quenstedti	Spath	1932	Bullatimorphites quenstedti	
98.	Cadoceras rugosum	Spath	1932	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum	65.
99.	Pseudocadoceras Sintzowi	Maire	1932	Quenstedtoceras macer	
100.	Quenstedticeras Fournieri	Gerard et Contaut	1936	Cadoceras (Protolongaeviceras) fournieri	66.
101.	Quenstedticeras ancestrale	Maire	1937	Quenstedtoceras intermissum	
102.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) antiquum	Maire	1937	Quenstedtoceras intermissum	
103.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) intermissum var. orbis	Maire	1937	Quenstedtoceras intermissum morpha orbis	
104.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) intermissum armata	Maire	1937	Quenstedtoceras leachi morpha damoni	
105.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) roberti	Maire	1937	Quenstedtoceras intermissum	
106.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) flexicostatum var. Orbignyi	Maire	1937	Lamberticeras lamberti morpha subflexicostatum	
107.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) flexicostatum var. Zieteni	Maire	1937	Lamberticeras cf. praelamberti	
108.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Lamberti vat. gregariaeformis	Maire	1937	Quenstedticeras gregariaeformis	67.
109.	Quenstedticeras Lamberti var. intermedia	Maire	1937	Lamberticeras cf. pseudolamberti	1
110.	Quenstedticeras Lamberti var. quenstedti	Maire	1937	Lamberticeras cf. lamberti	
111.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Lamberti var. pseudo-Mariae	Maire	1937	Pavloviceras cf. omphaloides	
112.	Quenstedticeras (Bourkelamberticeras) Brasili var. Lahuseni	Maire	1937	Lamberticeras cf. pseudolamberti	
113.	Quenstedticeras Henrici var. pseudo-Brasili	Maire	1937	Lamberticeras sp. juv.	
115.	Zuensteutterus Henrici vai. pseudo-Drustii		2/01	Lamoerneerus sp. juv.	

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

No	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
114.	Quenstedticeras (?Vertumniceras) Weissermeli	Maire	1937	Pavloviceras cf. omphaloides	
115.	Quenstedticeras (?B.) Lorioli	Maire	1937	Quenstedtoceras sp.	
116.	Quenstedticeras (Paulowiceras) Douvillei	Maire	1937	Pavloviceras omphaloides morpha bathyomphalum	
117.	Quenstedtoceras (Eboraciceras) grande	Arkell	1939	Cadoceras (Eichwaldiceras) grande	68.
118.	Quenstedticeras novosemelicus	Bodylevsky	1949	Percacosticeras novosemelicum	69.
119.	Cadoceras jungensis Cadoceras comma	Sasonov Imlay	1953 1953	[nom. prov.]	70
120. 121.	Cadoceras comma Cadoceras glabrum	Imlay	1953	Cadoceras (Paracadoceras) comma Cadoceras (Paracadoceras) glabrum	70. 71.
122.	Cadoceras bathomphalum	Imlay	1953	Cadoceras bathomphalum	72.
123.	Cadoceras tenuicostatum	Imlay	1953	Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii	
124.	Cadoceras kialagvikense	Imlay	1953	Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii	
125.	Cadoceras (Paracadoceras) moffiti	Imlay	1953	Cadoceras (Paracadoceras) moffiti	73.
126. 127.	Cadoceras (Paracadoceras) multiforme Cadoceras (Paracadoceras) tonniense	Imlay Imlay	1953 1953	Cadoceras (Paracadoceras) multiforme Cadoceras (Paracadoceras) multiforme	74.
128.	Cadoceras (Paracadoceras) chisikense	Imlay	1953	Cadoceras (Paracadoceras) chisikense	75.
129.	Cadoceras (Stenocadoceras)	Imlay	1953	Stenocadoceras multicostatum	76.
	multicostatum	•			
130. 131.	Cadoceras (Stenocadoceras) striatum Cadoceras (Stenocadoceras) iniskinense	Imlay Imlay	1953 1953	Stenocadoceras striatum Stenocadoceras stenoloboide	77.
131.	Cadoceras (Stenocadoceras) timskinense Cadoceras (Stenocadoceras) bowserense	Imlay	1953	Stenocadoceras stenoloboide Stenocadoceras stenoloboide	
133.	Cadoceras (Stenocadoceras) pomeroyense	Imlay	1953	? Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense	78.
134.	Pseudocadoceras crassicostatum	Imlay	1953	Pseudocadoceras crassicostatum	79.
135.	Pseudocadoceras chinitnense	Imlay Tuchkov	1953	Pseudocadoceras chinitnense Arcticoceras ishmae morpha stepankovi	80.
136. 137.	Arcticoceras stepankovi Cadoceras primaevum	Sasonov	1954 1957	Cadoceras (Paracadoceras) primaevum	81.
138.	Cadoceras mundum	Sasonov	1957	Pseudocadoceras mundum	82.
139.	Cadoceras postelatmae	Sasonov	1957	Cadoceras (Paracadoceras) postelatmae	83.
140.	Quenstedticeras irinae	Sasonov	1957	Lamberticeras pseudolamberti	
141.	Quenstedticeras principale	Sasonov	1957	Longaeviceras principale	84.
142. 143.	Quenstedticeras cumpressum Ouenstedticeras involutus	Sasonov Troizkaya	1957 1959	Longaeviceras cumpressum Lamberticeras pseudolamberti	85.
144.	Quenstedticeras trapezoidalis	Troizkaya	1959	Quenstedtoceras leachi morpha trapezoidalis	
145.	Quenstedticeras angulatum	Troizkaya	1959	Quenstedtoceras leachi morpha angulatum	
146.	Cadoceras (Catacadoceras) laptievi	Bodylevsky	1960	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni	
147.	Cadoceras (Catacadoceras) ognevi	Bodylevsky	1960	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha ognevi	
148.	Cadoceras bjegitschevi	Bodylevsky	1960	Cadoceras bjegitschevi	86.
149.	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense	Bodylevsky	1960	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense	87.
150.	Cadoceras nikolajevi	Bodylevsky	1960	Cadoceras nikolajevi	88.
151.	Cadoceras lahuseni	Bodylevsky	1960	Longaeviceras lahuseni	89.
151.	Cadoceras innocentii	Bodylevsky	1960	?Protolongaeviceras innocentii	90.
153.	Ouensledticeras henrici var. balcaricus	Khimshiashvili	1961	?Lamberticeras sp.	90.
	2	Khimshiashvili	1961	Lamberticeras sp.	
154.	Quensledticeras daghestanicum		1961		0.1
155.	Quenstedticeras (Quenstedticeras) luppovi	Amannyasov		Quenstedtoceras luppovi	91.
156. 157.	Quenstedticeras (Pavloviceras) krimholzi	Amannyasov Voronez	1962 1962	Properisphinctes sp. Arcticoceras ishmae excentricum	02
	Arcticoceras excentricum Cadoceras falsum	Voronez	1962	Cadoceras falsum	92.
158.	Cadoceras jaisum Cadoceras emelianzevi	Voronez	1962	Cadoceras jaisum Cadoceras emelianzevi	93. 94.
159.	Caaoceras emeilanzevi	voronez	1902		94.
160.	Cadoceras subcalyx	Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha subcalyx	
161.	Cadoceras densicostatum	Voronez	1962	[nom. nud.] Pseudocadoceras (Costacadoceras) sp.	
162.	Cadoceras subtenuicostatum	Voronez	1962	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha subtenuicostatum	
163.	Cadoceras subcatostoma	Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni	
164.	Cadoceras ventroplanum	Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni	
165.	Cadoceras perrarum	Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha perrarum	
166.	Cadoceras milaschevici var. pura	Voronez	1962	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura	95.
167.	Cadoceras declinatum	Voronez	1962	Cadoceras sublaeve declinatum	96.
168.	Arcticoceras lenaense	Voronez	1963	[MS] Arcticoceras ishmae	
	A	Voronez	1963	[MS] Arcticoceras ishmae	
169.	Arcticoceras (Incostarcticoceras) tenuicostatum	VOTORICE	ļ		
169. 170.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras)	Voronez	1963	[MS] Arcticoceras ishmae	
	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum		1963 1963	[MS] Arcticoceras ishmae [MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni	
170.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras)	Voronez		• •	
170. 171. 172.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum Cadoceras (Niigoceras) angardamense Cadoceras (Niigoceras) atyrkanense	Voronez Voronez Voronez	1963 1963	[MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni	
170. 171. 172. 173.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum Cadoceras (Niigoceras) angardamense Cadoceras (Niigoceras) atyrkanense Cadoceras glabroides	Voronez Voronez Voronez Voronez	1963 1963 1963	[MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Cadoceras (Paracadoceras) cf. glabrum	
170. 171. 172. 173. 174.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum Cadoceras (Niigoceras) angardamense Cadoceras (Niigoceras) atyrkanense Cadoceras glabroides Quenstedticeras olenekense	Voronez Voronez Voronez Voronez Voronez	1963 1963 1963 1963	[MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Cadoceras (Paracadoceras) cf. glabrum [MS] Platylongoceras sp.	
170. 171. 172. 173.	tenuicostatum Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum Cadoceras (Niigoceras) angardamense Cadoceras (Niigoceras) atyrkanense Cadoceras glabroides	Voronez Voronez Voronez Voronez	1963 1963 1963	[MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni [MS] Cadoceras (Paracadoceras) cf. glabrum	

№	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
178.	Cadoceras septentrionale	Frebold	1964	Cadoceras sublaeve	
179.	C. septentrionale var. latidorsata	Frebold	1964	Cadoceras sublaeve morpha latidorsata	
180.	Cadoceras voronetsae	Frebold	1964	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura	
181.	Cadoceras bodylevskyi	Frebold	1964	Cadoceras bodylevskyi	97.
182.	Cadoceras arcticum	Frebold Frebold	1964 1964	Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticum Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni	98.
183. 184.	Cadoceras barnstoni var. C. arcuata Cadoceras (Stenocadoceras) canadense	Frebold	1964	Stenocadoceras multicostatum morpha canadense	
185.	Pseudocadoceras cuneatum	Sasonov	1965	Pseudocadoceras cuneatum	99.
186.	Pseudocadoceras suraense	Sasonov	1965	Pseudocadoceras (Novocadoceras) suraense	100.
187.	Cadoceras proniense	Sasonov	1965		101.
188.	Quenstedticeras tsitovitchae	Paryshev	1968	Cadoceras proniense Pseudocadoceras tsitovitchae	101.
189.		· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·	1969	Quenstedtoceras sp.	102.
190.	Quenstedticeras (Quenstedticeras) novus	Troizkaya Lange	1973	Quenstedtoceras sp. Quenstedtoceras paucicostatum	103.
190.	Cardioceras paucicostatum	Maubeuge	1975	~ .	103.
	Quenstedtoceras schauenburgensis		1975	Quenstedtoceras sp. juv.	104
192.	Longaeviceras staffinense	Sykes	1973	Percacosticeras staffinense	104.
193.	Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) gunibicum	Lominadze	1975	Quenstedtoceras cf. leachi	
194.	Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) caucasicum	Lominadze	1975	Quenstedtoceras luppovi	
195.	Chamoussetia multicostata	Paryshev	1977	Macrocephalites (Eckhardites) multicostatus	105.
196.	Chamoussetia recticostata	Paryshev	1977	?Macrocephalites (Eckhardites) recticostatus	106.
197.	Quenstedtoceras planus	Paryshev	1977	Pseudocadoceras planus	107.
198.	Quenstedtoceras furcacostatus	Paryshev	1977	Pseudocadoceras furcacostatus	108.
199.	Cadoceras (Cadoceras) lenaense	Meledina	1977	Cadoceras lenaense	109.
200.	Pseudocadoceras insolitum	Meledina	1977	Pseudocadoceras (Costacadoceras) insolitum	110.
201.	Eboraciceras taimyrense	Meledina	1977	Cadoceras taimyrense	111.
202.	Longaeviceras bodylevskii	Meledina	1977	Longaeviceras bodylevskii	112.
203.	Longaeviceras filarum	Meledina	1977	Longaeviceras filarum	113.
204.	Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum	Meledina	1977	Soaniceras angustatum	114.
205.	Quenstedtoceras (Soaniceras) parvulum	Meledina	1977	Soaniceras angastatum Soaniceras parvulum	115.
206.	Cadoceras s. ampl. (ad. lib. Eboraciceras) sysolae grossicus	Romanovitch	1980	Longaeviceras stenolobum grossicus	116.
207.	Costacadoceras bluethgeni	Rawson	1982	Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni	117.
208.	Arcticoceras harlandi	Rawson	1982	Arcticoceras ishmae morpha ishmae	117.
209.		Callomon	1985		110
210.	Arcticoceras cranocephaloide	Callomon	1985	Arcticoceras cranocephaloide	118.
	Cadoceras apertum	Callomon	1985	Cadoceras apertum	119.
211.	Cadoceras nordenskjoeldi		1986	Cadoceras nordenskjoeldi	120.
212.	Quenstedtoceras messiaeni	Marchand Poulton	1987	Lamberticeras messiaeni	121.
213.	Arctocephalites amundseni			Arctocephalites greenlandicus amundseni	122.
214.	Arctocephalites frami	Poulton	1987	Arctocephalites greenlandicus frami	123.
215.	Arctocephalites(?) belli	Poulton	1987	Arctocephalites greenlandicus frami morpha crassum	101
216.	Cadoceras suevicum	Callomon, Dietl	1989	Cadoceras (Paracadoceras) suevicum	124.
217.	Chamoussetia phillipsi	Callomon, Wright	1989	Chamoussetia chamousseti	
218.	Chamoussetia buckmani	Callomon, Wright	1989	Chamoussetia buckmani	125.
219.	Chamoussetia saratovensis	Callomon, Wright	1989	Chamoussetia saratovensis	126.
220.	Pseudocadoceras whithami	Callomon, Wright	1989	Pseudocadoceras (Costacadoceras) whithami	127.
221.	Longaeviceras polonicum	Callomon, Wright	1989	Pseudocadoceras (Percacosticeras) polonicum	128.
222.	Arcticoceras crassiplicatum	Callomon	1993	Arcticoceras crassiplicatum	129.
223.	Cadoceras coriniense	Callomon	1993	[nom. prov.]	
224.	Cadoceras (Paracadoceras) pishmae	Meledina	1994	Cadoceras (Paracadoceras) elatmae pishmae	130.
225.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator	Kiselev	1996	Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator	131.
226.	Pseudocadoceras (Pseudocadoceras)	Kiselev	1996	Pseudocadoceras sasonovi	132.
227.	sasonovi Pseudocadoceras (Pseudocadoceras)	Kiselev	1996	Pseudocadoceras cuneatum	1
228.	homoeomorphum Pseudocadoceras (Pseudocadoceras)	Kiselev	1996	Pseudocadoceras agitabile	133.
229.	agitabile Cadoceras (Bryocadoceras) sokolovi	Kiselev	1997	Cadoceras (Cadoceras) sokolovi	134.
230.	Costacadoceras pisciculus	Gulyaev	1997	Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus	135.
231.	Cadoceras (Bryocadoceras) laetum	Gulyaev	1997	Cadoceras laetum	136.
		•		Cadoceras? confusum	_
232.	Stenocadoceras? confusum	Gulyaev	1997		137.
233.	Cadoceras stupachenkoi	Mitta	1998	Cadochamoussetia stupachenkoi	138.
234.	Cadoceras (Catacadoceras) infimum	Gulyaev, Kiselev	1999	Cadoceras (Catacadoceras) infimum	139.
225	Cadoceras (Cadoceras) allae	Kiselev	1999	Funiferites allae	140.
235.		1	1		1.41
236.	Cadoceras (Bryocadoceras) bryocostilatum	Kiselev	1999	Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum	141.
		Kiselev Kiselev	1999 1999	Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum Cadoceras (Cadoceras) vetulum	141.

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

№	Оригинальное название	Автор	год	Переопределение	№
239.	Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) macellum	Kiselev	1999	Pseudolongaeviceras macellum	144.
240.	Pseudocadoceras (Pseudocadoceras) tribulatum	Kiselev	1999	Pseudolongaeviceras tribulatum	145.
241.	Pseudocadoceras (Soaniceras) meledinae	Kiselev	1999	Pseudolongaeviceras tribulatum	
242.	Pseudocadoceras (Percacosticeras) gulyaevi	Kiselev	1999	Percacosticeras callomoni	
243.	Pseudocadoceras (Percacosticeras) callomoni	Kiselev	1999	Percacosticeras callomoni	146.
244.	Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum	Kiselev	1999	Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum	147.
245.	Cadoceras (Paracadoceras) recidivum	Kiselev	2001	Cadoceras (Paracadoceras) recidivum	148.
246.	Longaeviceras alpha	Kiselev	2001	Longaeviceras alpha	149.
247.	Dolganites adzvensis	Repin	2002	Dolganites adzvensis	150.
248.	Dolganites sibiricus	Repin	2002	Dolganites sibiricus	151.
249.	Longoceras raricostatum	Repin	2002	Pseudolongaeviceras raricostatum	152.
250.	Platylongoceras pechoricum	Repin	2002	Platylongoceras pechoricum	153.
251.	Transilongoceras lambertiforme	Repin	2002	Lamberticeras lambertiforme	154.
252.	Chamoussetia (Platychamoussetia) dertevi	Repin	2002	Chamoussetia sp.	134.
	Quenstedtoceras (Quenstedtoceras)	Керш		Chamoussetta sp.	
253.	adzvavomense	Repin	2002	Quenstedtoceras adzvavomense	155.
254.	Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) pseudoleachi	Repin	2002	Quenstedtoceras adzvavomense	
255.	Quenstedtoceras (Lamberticeras) pechoricum	Repin	2002	Quenstedtoceras adzvavomense	
256.	Cadoceras (Streptocadoceras) arcticoides	Kiselev, Meledina	2004	Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides	156.
257.	Longaeviceras praestenolobum	Kiselev, Meledina	2004	Longaeviceras praestenolobum	157.
258.	Cadoceras (Cadoceras) tschegemicum	Lominadze	2004	Cadoceras (Paracadoceras) breve	
259.	Cadoceras (Cadoceras) loginovae	Lominadze	2004	Cadochamoussetia tschernichewi	
260.	Paracadoceras keuppi	Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) infimum	
261.	Paracadoceras nageli	Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) nageli	158.
262.	Paracadoceras efimovi	Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) nageli morpha efimovi	100.
263.	C. poultoni	Gulyaev	2005	Cadoceras (Paracadoceras) breve	
264.	Ch. uzhovkensis	Gulyaev	2005	Chamoussetia saratovensis	
265.	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi	Kiselev	2006	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi	159.
266.	Arcticoceras ishmae tenuicostatum	Donin	2006	Anationage ishman morphy tanviagetatum	
		Repin		Arcticoceras ishmae morpha. tenuicostatum	
267.	Rondiceras stenolobum maksarense	Repin	2006	Longaeviceras alpha	
268.	Longaeviceras (Soaniceras) sazonovi	Repin	2006	Longaeviceras cumpressum	
269.	Percacosticeras adzvicum	Repin	2006	Percacosticeras novosemelicum	
270.	Percacosticeras staffinense pechoricum	Repin	2006	Percacosticeras cf. staffinense	
271.	Percacosticeras polonicum boreale	Repin	2006	Percacosticeras polonicum	
272.	Platylongoceras? komiense	Repin	2006	Platylongoceras holtedahli	
273.	Eboraciceras costastriatum	Repin	2007	Cadoceras cf. taimyrense	
274.	Pseudocadoceras sedovi	Repin	2007	?Pseudocadoceras sedovi	160.
275.	Pseudocadoceras nanseni planum	Repin	2007	Cadoceratinae sp. ind.	
276.	Anabariceras meledinae	Stolyarova	2007	Soaniceras angustatum	
277.	Anabariceras aspectabile	Stolyarova	2007	?Soaniceras sp.	
278.	Costacadoceras postpisciculus	Aly?rov	2009	Pseudocadoceras (Costacadoceras) postpisciculus	161.
279.	Cadoceras sakharovi	Mitta	2011	Cadoceras sakharovi	162.
280.	Paracadoceras vasily	Gulyaev	2015	[nom. prov.]	
281.	Paracadoceras chvadukasyense	Gulyaev	2015	[nom. prov.]	1
282.	Cadoceras quenstedtiforme	Mitta, Dietl	2015	Cadoceras quenstedtiforme	163.
283.	Cadoceras wutachense	Mitta, Dietl	2015	Cadoceras wutachense	164.
284.	Cadoceras bellabimba	Mitta	2016	Cadoceras bellabimba	165.
285.	Funiferites allae compressum	Kiselev	2018	Funiferites allae compressum	166.

изучением средней юры Арктики и Северной Америки, где было описано больше всего таксонов (37%), и Европейской России (35%). Начало позднего периода следует сразу после выхода ранних работ С. Бакмэна (Висктап, 1893, 1902, 1903), где он предлагает термин «гемера» и разрабатывает принципы детальной стратиграфии и инфразональный метод, благодаря которым в систематике

аммонитов учитываются тончайшие различия между стратиграфически дискретными видами и подвидами.

Оба периода можно разделить на этапы, каждый из которых характеризуется максимумом выделения новых таксонов в середине этапа и отделен от соседних резким понижением числа выделенных новых таксонов. Всего выделяется 6 таких этапов (рис. 1.1.1), продолжительность которых составляет от 20 до 40 лет (в среднем 35 лет), каждый из которых примерно соответствует времени активной деятельности поколения исследователей. В новый этап переходят в среднем около 15% исследователей предыдущего этапа: на II этапе – 0%, на III этапе – 25%, на IV этапе – 0%, на V этапе – 9%, на VI этапе – 40%. Смена поколений исследователей на каждом этапе сопровождается ревизией и пересмотром таксономических концепций предыдущего благодаря новым описаниям и разработке новой методологии.

Ниже дается краткое описание этапов с указанием хронологических границ, при этом в круглых скобках даются даты по первой и последней публикации, в квадратных — экстраполированные с учетом временных промежутков между этапами, где публикации отсутствуют.

I этап (1821-1829 [1830]) является начальной фазой изучения не только кардиоцератид, но и большинства других аммонитов. В это время происходит выделение и описание первых видов, происходящих исключительно из английских разрезов, двумя английскими авторами Соверби и Филлипсом. Они описали 8 келловейских видов, из которых 6 рассматриваются сейчас как валидные.

На **II этапе** (1845 [1841] — 1868 [1870]) начинается расширение географии выделения новых таксонов за пределы Англии, в основном в странах Западной Европы — Франции (d'Orbigny) и Германии (Quenstedt), но также продолжается не менее активное изучение кардиоцератид в Англии (Leckenby, Brown). Первые виды выделяются в Европейской России (Eichwald, Keyserling) и Арктике (Meek, Grewingk). На втором этапе выделено 19 видов, из которых 16 являются валидными. В это же время происходит апробация зонального метода Оппеля и выделяется первое стратиграфическое подразделение по кардиоцератидам — зона Lamberti.

На **III** этапе (1871-1900) доля новых таксонов, выделенных в Западной Европе, снижается (до 16%) и резко увеличивается количество видов (13 из 24), выделенных в России (Никитин, Лагузен, Эйхвальд, Синцов). Изучение комплексов кадиоцератид позволило Никитину выделить в среднерусской юре 5 новых стратиграфических подразделений, в целом соответствующих зонам. В поздней фазе третьего этапа (1890-1900) описываются виды из Южной Аляски, Земли Франца-Иосифа (Ротрескі) и Гренландии (Madsen). Из 24 видов, выделенных на этом этапе, 15 рассматриваются как валидные (62%). Также на этом этапе впервые выделяются два рода и семейство Cardioceratidae.

IV этап (1904 [1901] – 1939 [1940]) характеризуется следующими особенностями: 1) взрывным увеличением количества выделенных видов и подвидов, из которых наибольшую долю (65%) занимают таксоны, описанные в Западной Европе, преимущественно в Англии и Франции (Buckman, Douville, Maire, Gerard, Contaut, Krenkel, Petitclerc). На этом этапе в целом описание общего разнообразия кардиоцератид Западной Европы подходит к завершению, после чего таксономические работы имеют в основном ревизионный характер; 2) резко увеличивается число описанных арктических видов, в основном из Восточной Гренландии (Spath), что характеризует второй подъем изучения арктических кардиоцератид. В основном в позднюю фазу этого этапа было выделено 17 арктических видов, из которых 14 описаны по гренландскому материалу; 3) выделено 16 родов - максимальное значение за всю историю изучения бат-келловейских представителей семейства: 4) доля валидных видов относительно общего количества пригодных названий (66) минимально - 28%. Столь низкое значение, в основном, связано с избыточными описаниями Мэра (Maire), который выделил 16 таксонов видовой-подвидовой группы, из которых только один рассматривается здесь как валидный; 5) выделено 11 биостратонов, из которых 6 относятся к зонам, а остальные к инфразональным подразделениям (гемеры и горизонты). Это первая апробация инфразонального метода, которая затем повторится на последнем этапе.

V этап (1949 [1941] — 1989 [1990]). Основная особенность — рост числа описанных таксонов арктических кардиоцератид, который произошел благодаря работам российских (Бодылевский, Воронец, Меледина), американских (Imlay, Frebold) и английских авторов (Callomon, Rawson). Из 100 описанных в этот этап видов в Панбореальной надобласти 85 выделены по арктическому материалу. Подчиненный характер имеет разнообразие новых кардиоцератид в Европейской России и Украине

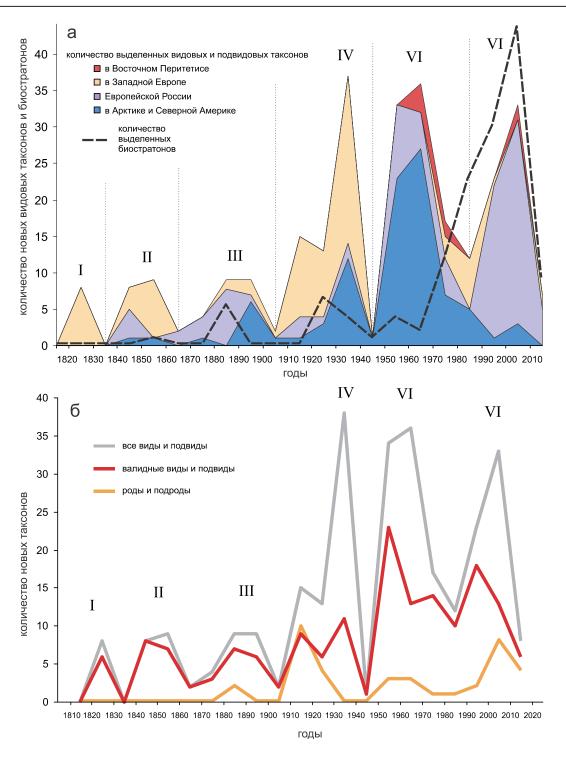


Рис. 1.1.1. Частота и этапность выделения новых таксонов кардиоцератид и биостратонов бата и келловея в 19 и 20 вв. Диаграммы представляют графики интервальных вариационных рядов с интервалом в 10 лет. а — частота выделения новых видовых и подвидовых таксонов и биостратонов. Таксоны, выделенные в различных регионах Панбореальной надобласти, показаны отдельной областью и цветом в диаграмме с накоплением областей; б — изменение соотношений количества новых видов и подвидов (пригодных, непригодных и валидных), валидных видов и подвидов и родов. Римскими цифрами обозначены этапы истории изучения кардиоцератид, пунктирными линиями — границы между этапами.

– 22 вида (Сазонов, Троицкая, Парышев) и Западной Европе – 9 видов. Впервые выделяются новые таксоны в Восточном Перитетисе (Аманниязов, Химшиашвили, Ломинадзе) – Северном Кавказе и Средней Азии (6 видов). Также этот этап отличается высокой долей валидных видов − 62%. Прогресс, достигнутый в изучении разнообразия кардиоцератид, имел выраженный биостратиграфический эффект: в общей сложности было выделено 45 биостратонов по кардиоцератидам, большинство из которых установлены в арктических разрезах. В конце пятого этапа выходит ключевая статья (Callomon et al., 1988), где предлагается новая шкала нижнего келловея Англии, впервые включающую шкалу биогоризонтов. Она предопределила особенности следующего этапа.

VI этап, современный (1993 [1991] — ныне) начинается с выхода важнейшей биостратиграфической статьи Калломона (Callomon, 1993), где он впервые публикует инфразональную шкалу средней юры Восточной Гренландии. В целом этот этап характеризуется господством и успешным применением в аммонитовой биостратиграфии инфразонального метода. В результате в бате и келловее было выделено 91 стратиграфическое подразделение по кардиоцератидам (51% за всю историю изучения), из которых более половины относятся к инфразональным. Столь выраженный стратиграфический эффект является следствием особенно интенсивных исследований средней юры в Европейской России. Из 64 видов и подвидов, выделенных на данном этапе, 54 описано по среднерусскому материалу (84%). Доля валидных видовых таксонов относительно всего количества значительна и оценивается в 58%.

На основе стратиграфического распространения кардиоцератид в бате и келловее Панбореальной надобласти выделено 154 биостратиграфических подразделений (зон, подзон, биогоризонтов, слоев с фауной) по 83 видам-индексам. Это составляет 30% всех видов данного семейства. В среднем каждый третий вид из 281 используется для выделения нового стратиграфического подразделения, из них 17 видов применяются в качестве видов-индексов более одного раза. Все это свидетельствует о большом стратиграфическом значении бат-келловейских кардиоцератид.

Для того чтобы кардиоцератиды могли служить качественными маркерами стратиграфического возраста, в особенности при выделении биостратонов инфразонального типа, их систематика должна постоянно совершенствоваться. Однако разработка естественной систематики кардиоцератид, востребованной современной биостратиграфией, встречает ряд затруднений. Как отмечал еще С.Н. Никитин (1878, с. 29), представители семейства «отличаются необыкновенной склонностью к изменчивости, необыкновенною даже среди аммонитов – организмов вообще сильно изменчивых». Эта особенность сильно затрудняет различие морфологически сходных видов, относящихся к разным родам или подродам, обладающих сходными рядами изменчивости. Поэтому основная проблема в систематике семейства – распознавание параллелизмов и параллельных филогенетических линий. Последнее возможно только при детальных филогенетических исследованиях на уровне видов, что представляет весьма трудную задачу, а некоторыми исследователями считается вообще невыполнимым. Особое значение для распознавания параллелизмов имеют кардиоцератиды среднего келловея. Поскольку они являются связующими звеньями между нижне- и верхнекелловейскими таксонами, их недостаточная изученность напрямую отражается на качестве систематики семейства (Смородина, 1926).

Реализация задачи повышения качества таксономических моделей у кардиоцератид достижима при использовании тонких методов изучения морфогенеза на обязательной морфометрической основе. Анализ истории изучения кардиоцератид свидетельствует о прямой связи между частотой сравнительно-морфологических исследований и филогенетических построений и активностью использования кардиоцератид в биостратиграфии. Эта связь подтверждается хорошей корреляцией между количеством выделенных по кардиоцератидам биостратонов и числом публикаций по морфометрии (r=0,8) и филогении кардиоцератид (r=0,81).

Глава 1.2. Основные подходы к систематике кардиоцератид

В настоящее время не разработано общепринятых критериев выделения и разграничения аммонитовых таксонов, что нередко приводит к путанице в диагнозах и понимании объема родов и видов. Распознавание пригодных таксонов низшего ранга осложняют, в первую очередь, игнорирование филогенетических принципов построения таксономических моделей и сложившаяся тенденция использования в систематике юрских аммонитов концепции полового диморфизма. В этой связи возникает необходимость обозначить частные правила или принципы, на основе которых проводится диагностика аммонитовых таксонов в данной работе.

1.2.1. Используемые принципы систематики

К макроконховой группе батских и келловейских кардиоцератид относятся следующие таксоны родового-подродового ранга, принятые в данной работе:

Arctocephalites Spath, 1928

Arcticoceras Spath, 1924

Cadoceras Fischer, 1882

Cadoceras s. str.

- C. (Catacadoceras) Bodylevsky, 1960
- C. (Paracadoceras) Crickmay emend. Imlay, 1930
- C. (Rondiceras) Troitzkaja, 1955
- C. (Eichwaldiceras) Buckman, 1920
- C. (Protolongaeviceras) Knyazev, Meledina et Alifirov, 2018
- C. (Protostenocadoceras) subgen. nov.

Chamoussetia Douville, 1912

Cadochamoussetia Mitta, 1996

Longaeviceras Buckman, 1918

Stenocadoceras Imlay, 1953

Soaniceras Meledina, 1977

Eboraciceras Buckman, 1918

Funiferites Kiselev, Rogov et Gulyaev, 2003

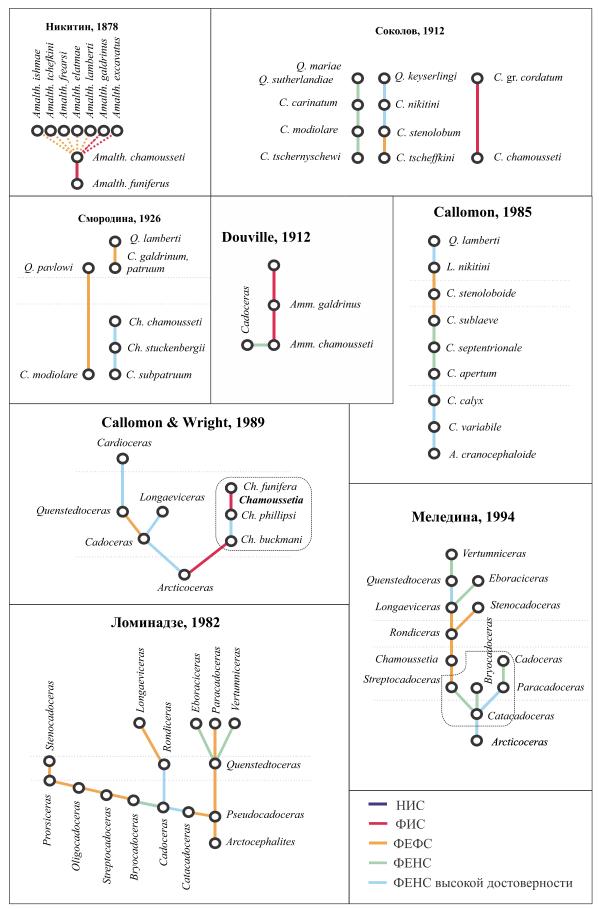
Lamberticeras Buckman, 1920

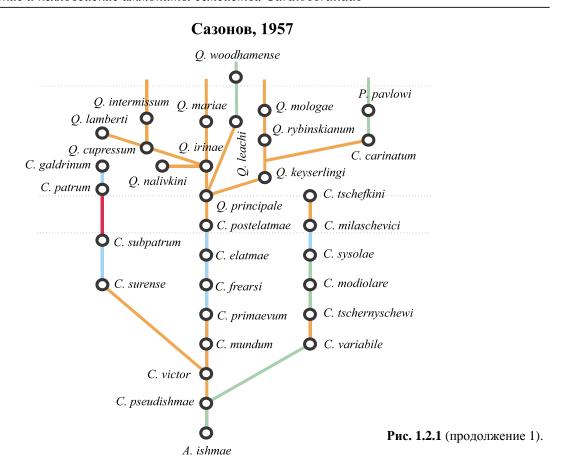
Dolganites Repin, 2002

Pavloviceras Buckman, 1920

Не существует общепринятой модели систематики кардиоцератид, поскольку видовой состав, филогенетические отношения и стратиграфическое распространение большинства таксонов окончательно не выяснены. Это хорошо видно по различиям, присутствующим в филогенетических и таксономических построениях, предлагаемых современными исследователями кардиоцератид (рис.

Рис. 1.2.1. Реконструкции филогенетических взаимоотношений таксонов различного ранга в семействе Cardioceratidae. а – реконструкции, созданные в 19 и 20 вв.; б – Линиями разного цвета показаны участки филогенетических моделей, различающиеся специфическим уровнем естественности или искусственности и принадлежащие к различным типам систематик: нефилогенетическая искусственная систематика (НИС), филогенетическая искусственная систематика (ФИС), филогенетическая естественная неформализованная систематика (ФЕНС), филогенетическая естественная формализованная систематика (ФЕФС).



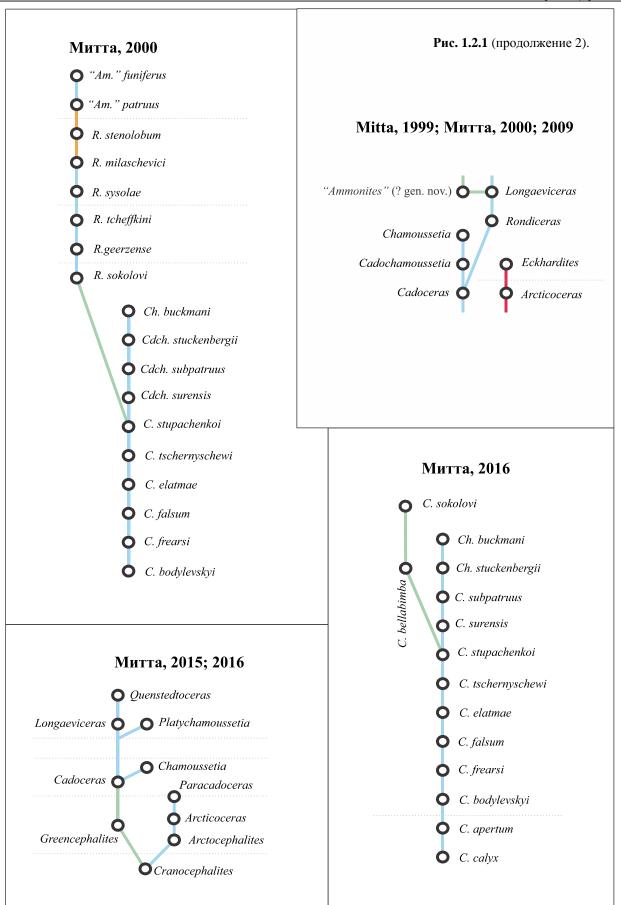


1.2.1; Сазонов, 1957; Меледина, 1977, 1994; Ломинадзе, 1982; Callomon, 1985; Mitta, 1999, 2005; Митта 2000, 2015, 2016; Гуляев, 2001, 2005, 2012, 2014; Киселев, 2001в, 2005, 2009; Киселев, Рогов, 2007а,б).

Как уже было отмечено, отсутствие единого взгляда на систематику и филогению группы объясняется присутствием многочисленных параллелизмов у различных филогенетических линий и однотипным ходом их эволюционного развития. Выявление этих параллелизмов возможно только при сравнительно-морфогенетических исследованиях на морфометрической основе с учетом стратиграфического распространения видов. К сожалению, ни в одной из вышеперечисленных работ не применялись в полной мере подобные исследования. Большинство филогенетических реконструкций разработаны чаще всего на основе стратиграфического критерия, поэтому они во многом являются бездоказательными.

В настоящее время практически общепринятыми являются модели происхождения лишь некоторых таксонов: *Cadochamoussetia* (от *C. elatmae*, по Митта, 1996, 2000; Mitta, 1996), *Chamoussetia* (от *Cadochamoussetia* по Митта (там же)) и (в меньшей степени) *Lamberticeras* s. str. (от *Longaeviceras* по Callomon, 1985, Меледина, 1994). Взаимосвязи остальных таксонов весьма дискуссионны, а самостоятельность некоторых из них подвергается сомнению.

Все имеющиеся в литературе реконструкции филогенеза келловейских *Cardioceratidae* (на уровне родов и видов) можно свести к двум моделям: одно-двухлинейной и многолинейной («кустистой»). Первая модель (используется в основном зарубежными авторами) рассматривает эволюцию группы в виде цепочки видов, почти не дающей боковых стволов. Многолинейная модель основана на представлении о параллельном развитии сходных признаков в нескольких стволах (филемах) кардиоцератид, большинство из которых достигают позднего келловея. Несмотря на большую популярность однолинейного варианта, на основе которой разработаны зональные шкалы и схемы корреляции для некоторых бореальных регионов, есть основания полагать, что она является менее объективной, чем "кустистая" модель.



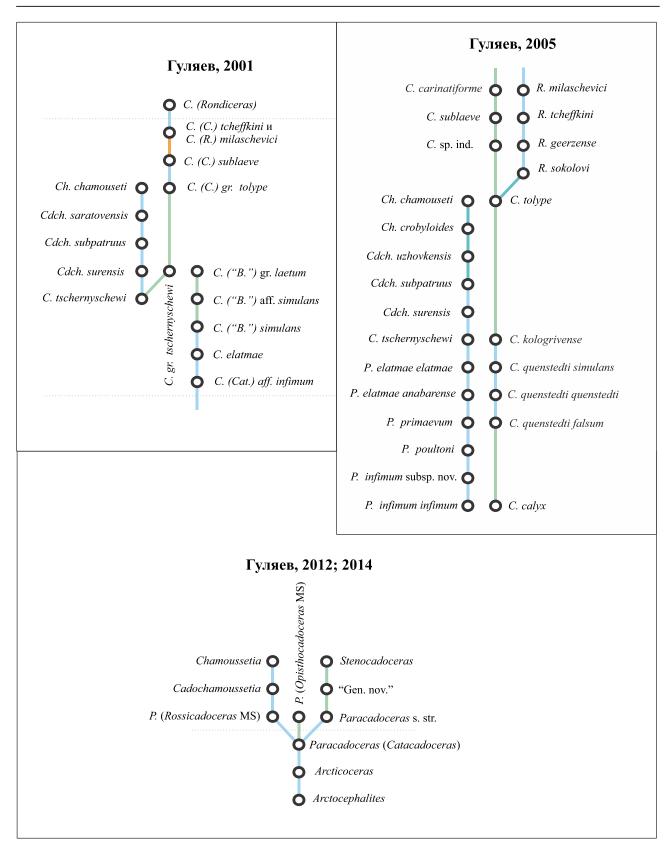


Рис. 1.2.1 (продолжение 3).

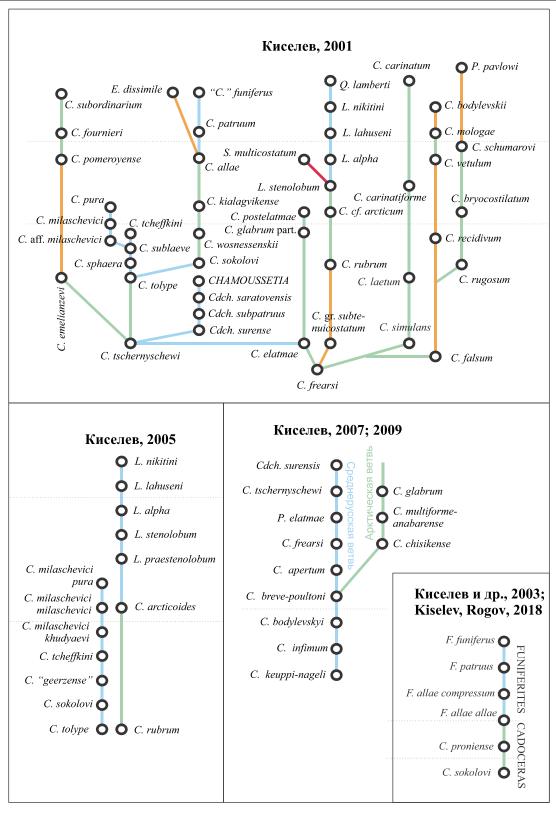


Рис. 1.2.1 (продолжение 4).

Во-первых, однолинейная модель не учитывает всего видового разнообразия внутри семейства. В основном это связано с недостатком данных на отдельных стратиграфических уровнях. В первую очередь, это характерно для среднего келловея, комплекс которого традиционно характеризовался некоторыми Rondiceras и Stenocadoceras. В литературе эти группы являются самыми популярными переходными звеньями между всеми нижне- и среднекелловейскими кардиоцератидами. Однако при таком решении интересно то обстоятельство, что большое морфологическое разнообразие келловейских видов резко снижается в среднем келловее и затем опять увеличивается в позднем келловее, при этом «заново» появляются виды, имеющие набор древних (архаичных) признаков. Последнее маловероятно, что следует из закона Долло о необратимости биологической эволюции (его следствием может быть положение: архаичный морфотип, включающий комплекс специфических признаков, раз исчезнув, не может появиться вновь). Поэтому указанные роды не могут быть предками большинства верхнекелловейских таксонов. Результаты изучения среднекелловейских кадоцератин на территории Европейской России позволяют считать реальное разнообразие этой группы в среднем келловее гораздо более высоким, чем это предполагалось ранее. Присутствие среди них видов с архаичным морфотипом, близких или идентичных видам, ранее известных только в Бореальной (Арктической) области, дает серию переходных форм для нескольких видовых нижне- и верхнекелловейских групп, имеющих неодинаковый набор архаичных и инновативных признаков.

Во-вторых, однолинейная модель более основана на эволюции признаков (семогенезе), характерных для семейства или подсемейства в целом, чем на эволюции реальных видов. Согласно этому подходу, для батских и раннекелловейских таксонов должны быть характерны архаичные признаки, и для таксонов позднего келловея – новые (инновативные). Для таксонов среднего келловея признаки имеют переходный характер или являются инновативными. К архаичным признакам (АП) (или их модальностям) бат-келловейских кардиоцератид (только!) относятся следующие: 1) наличие ребер или умбиликальных бугорков (буллы и буллоиды) на взрослых оборотах; 2) относительно высокая эволютность раковины; 3) округлый характер вентральной стороны; 4) густая скульптура; 5) низкий коэффициент ветвления. Инновативными (ИП) являются противоположные модальности вышеперечисленных признаков, а также редукция скульптуры и наличие киля. Остальные признаки и их модальности (относительная высота оборотов, форма ребер и др.) сопутствуют АП и ИП. Эти признаки не участвуют в семогенезе и по ним наблюдается высокая внутривидовая изменчивость.

Соотношение инновативных и архаичных признаков можно выразить через индекс инновативности (ИИ) (таб. 1.2.1). Максимальное различие по этому значению между докелловейскими (позднебатскими) и послекелловейскими (раннеоксфордскими) кардиоцератидами равно 5. Развитие кардиоцератид в келловее в разных филемах сопровождается постепенным увеличением числа инновативных признаков (рис. 1.2.2). В каждой филеме это происходит с различной скоростью, что служит основанием для их разделения. Если объединять виды в один таксон по принципу изохронности (согласно концепции биовида Дж. Кэлломона [Callomon 1985]), то в одном роде или даже виде могут оказаться формы с глубоко различными индексами инновативности. Например, английские авторы склонны относить к одному виду *Cadoceras (Cadoceras) durum* (Вискт.) с ИИ = 0,2 и *С. (С.)* сf. *tscheffkini* (Orb.) с ИИ = 1,4 (Page, 1988, pl. 19, fig. 7, 9 и 8). Это представляется ошибочным, поскольку вид не должен характеризоваться большим диапазоном ИИ. Представляется более логичным объединять в биовиды формы с одинаковым или близким ИИ только по признакам, сопутствующим ИП и АП (см. выше). Например, по этому принципу в данной работе разделяются изохронные таксоны *Longaeviceras* и *С. (Protolongaeviceras)* (рис. 1.2.3).

⁻

¹ От innovatum (лат.) – вводить новшество, изменять. Инновативные признаки или их модальности формируются у таксонов, находящихся в середине филолинии (или группы филолиний, составляющих кладу или филогенетическое дерево) или ее терминальной части. Архаичные признаки или их модальности формируются у базальных таксонов, но могут сохраняться вплоть до терминальных звеньев филолинии. Оба термина используются вместо ранее применявшихся (Киселев, 2001в) апоморфии и плезиоморфии, поскольку соответствуют им лишь в общем смысле, в то время как последние в строгом значении применимы лишь в кладистике для установления родства сестринских групп. Инновативные признаки могут возникать независимо и разновременно в разных филумах, поэтому не всегда пригодны для установления филогенетических связей.

Таблица 1.2.1. Соотношение инновативных и архаичных признаков у бат-келловейских кардиоцератид. Мерилом архаичного морфотипа является верхнебатский подрод *C.* (*Catacadoceras*), инновативного морфотипа – раннеоксфордский *Cardioceras* (*Scarburgiceras*). Для каждого таксона или группы вычисляется индекс инновативности, через отношения числа инновативных и архаичных признаков. С – средние обороты, В – взрослые обороты.

	Инновативные признаки														
					V	іннов	агивн	ње п	ризна						
	Отсутствие булл или буллоидов	I Version of the second	инволютноств	Высокое	оборотов	Popular Manuel M	заостренный вентер	Низкая плотность ребер	Высокий коэфф. ветвления	4	Редукция скульптуры	Ки	ІЛЬ	Синусоидальный изгиб ребер на вентере	Индекс инновативности = $\binom{n+}{n-1}$
	В	с	В	С	В	С	В	С	С	c	В	С	В	С	
C. (Catacadoceras)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0
C. (Paracadoceras) gr. elatmae	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,07
C. (Paracadoceras) gr. postelatmae	-	+	-	-	-	-	-	-	+-	-	+	-	-	-	0,3
C. (Paracadoceras) subtenuicostatum	+	+	-+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,36
C. (Paracadoceras) recidivum	-	+	-	+-	-	+-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,5
Cadoceras gr. falsum	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,07
Chamoussetia chamousseti	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	+	+	2,75
Cadoceras gr. tolype	-	+	+	-	-	+-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,36
Cadoceras sokolovi	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	0,55
Cadoceras proniense	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-	0,55
Cadoceras gr. tscheffkini	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-	1
C. (Rondiceras) milaschevici	+	+	+-	+	-	+	-	+		+	+	-	-	-	1,33
Cadoceras sublaeve	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	0,4
Cadoceras bryocostilatum	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	0,4
Cadoceras schumarovi	-	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	-	-	-	0,55
Cadoceras simulans	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,07
C. (Eichwaldiceras) carinatiforme	-	-	+	-	-	-	-	+	-	-	+	-	-	-	0,27
C. (Eichwaldiceras) carinatum	+	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+	0,55
C. (Protolongaeviceras) arcticoides	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	0,55
?C. (Protolongaeviceras) pomeroyense	-	+	+	+	-	+	-	+	+	-	-	-	-	+	1
Cadochamoussetia.tschernischewi	-	+	+	-	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-	0,27
Cadochamoussetia. surensis	-	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	0,55
Cadochamoussetia subpatruus	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	-	-	1,5
Chamoussetia stuckenbergii	+	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	-+	-+	-	1,66
Eboraciceras dissimile	+	+	+	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	+	1,33
Dolganites sibiricus	-+	+	+	+	-	+	+-	+	+	-	+	-	-	+	1,66
Pavloviceras pavlowi	-	+	+	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-	+	0,4
Funiferites allae allae	+	+	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	0,75
Funiferites allae compressum	+	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	-	-	+	1
Funiferites patruus	+	+	+	+	+	+	+	-	+	-	+	-	-	+	2,5
Funiferites funiferus	+	+	+	+	+	+	+	-	-	+	+	-	+	+	3,66
Longaeviceras praestenolobum	+	+	-	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	0,55
Longaeviceras stenolobum	+	+	+	+	-	+	-	-	-	-	+	-	-	-	0,75
Longaeviceras alpha	+	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+	-	-	-	1,33
Longaeviceras gr. nikitini	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+-	-	+	1,5
Stenocadoceras	+-	+	+	+	+	+-	+-	-	-	-	+	-	-	+-	1
Lamberticeras henrici	+	+	+	+	+	+	-	-	-	-	+	+	-	+	1,8
Lamberticeras praelamberti	+	+	+	+	+	+	+-	-	+-	-	+	+	-+	+	2,4
Lamberticeras lamberti	+	+	+	+	+	+	+-	-	+	-	+	+	-+	+	3
Lamberticeras pseudolamberti	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	-+	+	6,5
Cardioceras (Scarburgiceras)	+	+	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+	+	+	13

По характеру темпов увеличения ИИ можно различать быстро эволюционирующие филемы с инновативным морфотипом и медленно эволюционирующие (с архаичным морфотипом). К первым относятся филолинии (в порядке убывания конечного ИИ) Funiferites, Cadochamoussetia-Chamoussetia, Longaeviceras-Lamberticeras, частично Cadoceras s. str. – C. (Rondiceras), Eboraciceras, Stenocadoceras. Остальные филемы (С. (Paracadoceras), С. (Eichwaldiceras), частично Cadoceras s. str.) являются медленно эволюционирующими, сохраняющими архаичный морфотип до позднего

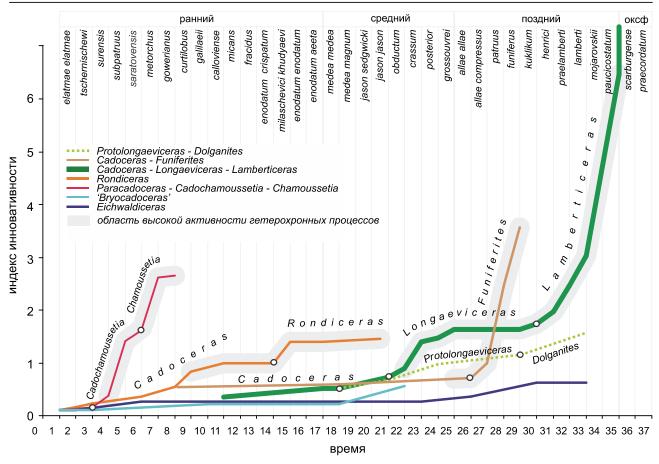


Рис. 1.2.2. Изменение индекса инновативности в различных филолиниях кадоцератин в келловее. Временная шкала представлена последовательностью гемер.

келловея.

Одно-двулинейный подход филогенетической реконструкции основан на систематике таксонов по одностороннему принципу: или на основе АП (для бат-раннекелловейских таксонов), или на основе ИП (для средне- и позднекелловейских). Нежелательными следствиями этой методики являются:

- 1.Синонимия таксонов, которые являются на самом деле самостоятельными. Примерами такого рода в литературе является объединение по ИП (синусоидальный изгиб ребер на вентере) и стратиграфическому критерию в род Lamberticeras родов Eboraciceras, Pavloviceras, Eichwaldiceras и др. и в род Longaeviceras некоторых Stenocadoceras, Cadoceras s. str., C. (Rondiceras).
- 2. Омоложение (при систематике по ИП) или удревнение (при систематике по АП) возраста таксонов (и соответствующих отложений). Так, Дж. Калломоном (Callomon, 1984b) келловейские отложения Южной Аляски, содержащие С. wosnessenskii (Grew.) (ИИ = 0,71), С. tenuicostatum Iml. (ИИ = 0,75), С. doroschini Eichw. (ИИ = 0,5) и некоторые С. (Paracadoceras) (ИИ = 0,3) (эти виды сочетают несколько АП), датируются нижним келловеем. Этот вывод противоречит полевым данным американских авторов (Imlay, 1953a, б и др.; Hall, Poulton, 2019), согласно которым указанные виды находятся в комплексе со Stenocadoceras (ИИ = 0,77) и другими среднекелловейскими видами. Также эти виды (или близкие к ним) найдены в среднем келловее Европейской России, что подтверждает их более молодой возраст.
- 3. Построение противоречивых филогенетических реконструкций. Например, происхождение Longaeviceras stenolobum (Keys. emend. Nik.) (ИИ = 0,625) часто (Ломинадзе, 1982; Меледина, 1994; Митта, 2000) или Stenocadoceras (ИИ = 0,77) (Меледина, 1994) выводится от *C.* (Rondiceras) milaschevici (Nik.) (ИИ = 1,4), что означает вторичное появление набора АП от предков, которые их утеряли, что маловероятно. Настоящие переходные формы к Longaeviceras stenolobum найдены в

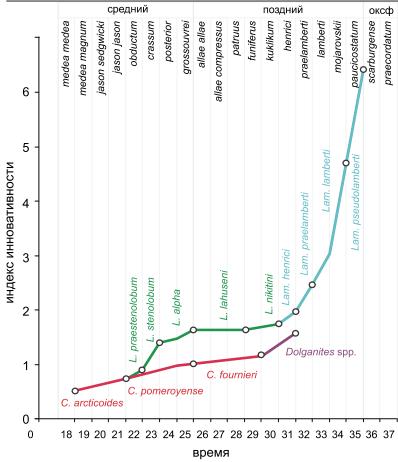


Рис. 1.2.3. Изменение индекса инновативности в двух филолиниях кадоцератин (Cadoceras (Protolongaeviceras) – Longaeviceras – Lamberticeras и С. (Protolongaeviceras) – Dolganites) в келловее. Временная шкала представлена последовательностью гемер.

разрезах Европейской России (C. arcticoides Kiselev et Meledina, [ИИ = 0,5]). То же касается предположений о происхождении C. (Rondiceras) (ИИ = 1,4) от Chamoussetia (ИИ = 2,25) (Меледина, 1994) и C. (Paracadoceras) от Quenstedtoceras (Ломинадзе, 1982), которые, кроме того, не подтверждаются и стратиграфическими данными.

Одно-двулинейная модель эволюции келловейских *Cardioceratidae*, в отличие от "кустистой", представляет пример горизонтальной систематики, где таксономические группы видового и более высокого ранга являются не столько реальными таксонами, а скорее градами

(гомологическими рядами Копа), но обозначенными по принципам линнеевской систематики. Грады могут состоять из разновозрастных таксонов (это хорошо видно на рис. 1.2.2), что может служить причиной ошибочной корреляции. Многолинейная модель не имеет подобных особенностей и представляется более приемлемой. Обоснование многолинейной модели возможно при условии как изученности стратиграфического распространения видов, выявления степени соотношения ИП и АП, так и сравнительно-морфогенетических исследований. Последнее позволяет достоверно различать параллельные таксоны или филолинии.

Построение филогенетических реконструкций — необходимое условие для создания максимально естественной систематики кардиоцератид. Тем не менее сама по себе филогенетическая модель не делает систематику естественной или объективной. Анализ опыта построения таких реконструкций у изучаемого семейства показывает, что существует целая градация таких систематик, качество которых различно в зависимости от типа. К ним можно отнести следующие:

- 1. **Нефилогенетическая искусственная систематика** (**НИС**): группировка таксонов исключительно по поверхностному конвергентному сходству без учета филетического родства. К ним относятся первые классификационные модели додарвинского периода, а также более поздние варианты. Например, объединение в один род аммонитов с оксиконической раковиной из плинсбаха (*Amaltheus*) и оксфорда (*Cardioceras*) (Neumayr, 1875; Никитин, 1878) (**puc. 1.2.1**).
- 2. **Филогенетическая искусственная систематика** (**ФИС**): выделение таксономических границ осуществляется на основе предполагаемого родства, но установление прямой филетической преемственности проводится между итеративно возникающими диахронными или изохронными таксонами по параллелизмам, с игнорированием стратиграфических диастем между ними. При этом в одну филему могут быть помещены или только таксоны с архаичным морфотипом (А-таксоны) или таксоны с инновативным морфотипом (И-таксоны). Примером таких построений может служить модель происхождения оксфордских аммонитов группы *excavatum* (род *Cardioceras*) от ранне-

Таблица 1.2.2. Показатели качества моделей систематики аммонитов семейства Cardioceratidae бата и келловея на основе анализа филетических связей между видами или родами. Качество моделей определяется по относительному содержанию филетических связей (ФЕНС %), соответствующих правилам построения ФЕНС-моделей (см. в тексте). Связи этого типа могут различаться по степени достоверности и доказанности на эмпирическом материале. Доля связей с максимальной достоверностью показана в последней колонке (ФЕНС(д) %).

Публикации	Ранг таксонов	Возраст	Всего филет. связей	ФЕНС	ФЕНС %	ФЕНС(д)	ФЕНС(д) %
Никитин, 1878	виды	cl ₁₋₃	9	0	0	0	0
Соколов, 1912	виды	cl ₁₋₃	7	5	71,4	2	28,5
Douville, 1912	виды	$cl_{1,3}$	2	1	50	1	50
Смородина, 1926	виды	$cl_{1,3}$	4	2	50	2	50
Сазонов, 1957	виды	cl_{1-3}	30	12	40	6	20
Ломинадзе, 1982	виды	bt-cl ₁₋₃	14	5	35,7	2	14,3
Callomon, 1985	виды	bt-cl ₁₋₃	8	6	75	4	50
Callomon & Wright, 1989	роды	bt-cl ₁₋₃	7	4	57,1	4	57,1
Меледина, 1994	роды	bt-cl ₁₋₃	12	9	75	3	25
Митта, 2000	виды	cl_{1-2}	17	15	88,2	14	82,3
Митта, 2000, 2009; Mitta, 1999	роды	bt-cl ₁₋₃	6	5	83,3	4	66,7
Киселев, 2001	виды	cl_{1-3}	47	39	82,9	18	38,2
Гуляев, 2001	виды	cl_{1-2}	13	12	92,3	8	61,5
Гуляев, 2005	виды	bt-cl ₁₋₂	24	24	100	18	75
Киселев, 2005	виды	cl_{1-3}	13	13	100	12	92,3
Киселев, 2007	виды	bt-cl ₁	11	11	100	8	72,7
Гуляев, 2012; 2014	роды	bt-cl ₁	9	9	100	6	66, 7
Митта, 2016	виды	bt-cl ₁	13	13	100	11	84,6
Митта, 2015, 2016	роды	bt-cl _{1,3}	9	9	100	7	77, 8

келловейской группы *Chamousseti* (род *Chamoussetia*) или позднекелловейского вида *Am. galdrinus* (*Funiferites*) от *Am. stuckenbergi* (род *Chamoussetia*) (Никитин, 1878; Соколов, 1912). Современным таким примером может быть выведение от рода *Arcticoceras* (нижний-средний бат) рода *Chamoussetia* (Callomon, Wright, 1989) или аммонитов группы *pawlowi* (род *Eckhardites*, нижний келловей) (Митта, 1999, 2000б, 2009). Положение последней группы в составе семейства Cardioceratidae или Масгосерhalitidae до сих пор является предметом дискуссий.

Также может быть искусственным предположение о связи позднекелловейских *Eichwaldiceras* с раннекелловейскими кадоцератинами с ректи- и рурзирадиатной скульптурой (группа *C. simulans*) (Соколов, 1912; Смородина, 1926; Киселев, 2001в) и филема *С. (Bryocadoceras*). Вообще любая филогенетическая модель, содержащая стратиграфические диастемы, может быть тем более искусственной, чем больше она содержит пропусков.

- 3. **Филогенетическая естественная систематика** (**ФЕС**) группировка таксонов в филолинии, при которой одна и та же филолиния может содержать как И-таксоны (в дистальной части филолинии), так и А-таксоны (в проксимальной части).
- За Филогенетическая естественная формализованная систематика (ФЕФС) группировка субтаксонов соответствует стратиграфическому и морфологическому критерию, но производится по невалидным таксонам или не отвечает принципу основного звена (Руженцев, 1962) и эмпирически установленным тенденциям развития той или иной группы. Например, построению филолиний С. (Rondiceras) Longaeviceras (Ломинадзе, 1982; Меледина, 1994) или С. (R.) milaschevici L. stenolobum (Митта, 2000) противоречит тенденция полной утраты скульптуры у С. (R.) milaschevici. Соответственно L. stenolobum, обладающий хорошо развитыми ребрами, причем с более архаичными характеристиками, чем у предков С. (R.) milaschevici, находящихся в основании филолинии С.

(Rondiceras) (фаза Koenigi), не может быть потомком последнего. Такую преемственность следует рассматривать как филогенетически запрещенную.

3б — Филогенетическая естественная неформализованная систематика (ФЕНС). Это система, учитывающая все вышеперечисленные требования и как следствие наименее субъективная. Но это не означает, что она не может быть ошибочной. Например, происхождение *Cadoceras* s. str. производится от разных предков В.В. Митта (2016) и Д.Б. Гуляевым (2005) примерно с одинаковой степенью обоснованности (см. ниже). Тем не менее только одна из этих версий систематики (рис. 1.2.1, продолжение 2, 3) может быть правильной, или же между ними может быть компромисс по принципу дополнительности.

В наибольшей степени ФЕНС-моделям могут соответствовать фрагменты филетических последовательностей, хорошо изученные в небольших стратиграфических интервалах, например в филолиниях Cadoceras – C. (Rondiceras), Cadochamoussetia – Chamoussetia, C. (Protolongaeviceras) – Longaeviceras – Lamberticeras, Cadoceras – Funiferites. Систематика остальных групп кадоцератин остается в той или иной степени искусственной и(или) формализованной.

В таксономических системах различных авторов возможно сочетание вышеперечисленных типов классификаций для любых ее узлов (таб. 1.2.2). Искусственность и формализованность таксономических моделей — неизбежный этап изучения какой-либо группы организмов. С получением новых данных, когда распознаются параллелизмы, восстанавливаются промежуточные филетические звенья, закрываются стратиграфические пропуски между членами одной филолинии, их систематика становится все более естественной и неформализованной.

Так, первая модель филогенетического соотношения видов кардиоцератид, предложенная С.Н. Никитиным (1878), вообще не содержит пригодных филетических связей (рис. 1.2.1а). В последующих исследованиях число достоверных связей увеличивается как для видовых, так и для родовых моделей. В основном такие связи легче устанавливаются в хорошо изученных группах кадоцератин, последовательность которых прослежена в разрезах без пропусков на инфразональном уровне. Остальные связи являются реконструкциями, достоверность которых может измениться в любую сторону после дополнительного изучения таксонов. Так, схема Киселева (2001в) во многом изменилась после получения новых данных по нескольким группам кадоцератин (рис. 1.2.1, продолжение 4), при этом некоторые связи теперь рассматриваются как выделенные искусственно (ФИС) или формально (ФЕФС), однако другие вошли в категорию ФЕНС-моделей. В целом за все время изучения бат-келловейских кардиоцератид в результате накопления новых данных качество филогенетических моделей неуклонно растет, что свидетельствует о том, что формирующаяся систематика этой группы испытывает явный прогресс.

Филогенетическая естественная систематика кардиоцератид, независимо от того, относится ли она к ФЕФС- или к ФЕНС-разновидностям, может объединять совокупность видов в роды или подроды на основе трех различных подходов:

- 1. Однолинейный род как совопокупность биовидов (Callomon, 1985);
- 2. Многолинейный гомологический род как гомологическая града (Соколов, 1912, Смородина, 1926; Сазонов, 1957);
- 3. Многолинейный гетерологический род как гетерологический ряд или филема (модели Мелединой, Митта, Гуляева, Киселева).

Большинство современных моделей используют третий подход, что связано с доминирующей в настоящее время практикой создания реконструкций видовых филетических последовательностей на основе более достоверных стратиграфических данных, полученных благодаря внедрению инфразонального метода. Между тем сам по себе многолинейный гетерологический подход не делает надвидовую систематику более объективной, однако он более удобен для описания и осмысления выявленного разнообразия видовых таксонов на настоящий момент времени.

1.2.2. Систематика аммонитов и диморфизм

В настоящее время в систематике таксонов низшего ранга аммонитов широко используется диморфный или полиморфный принцип, в соответствии с которым происходит объединение пригод-

ных таксонов родового и видового ранга, изначально выделенных по различным морфам. Эти морфы могут быть обозначены по-разному в различных работах.

После выхода классической работы Дж. Калломона (Callomon, 1963), посвященной половому диморфизму у аммонитов, в литературе по юрским аммонитам все мелкоразмерные формы чаще всего принято относить к микроконхам, а крупноразмерные – к макроконхам. Между тем авторская трактовка микро- и макроконхов имеет вполне конкретные ограничения. Во-первых, истинные микро- и макроконхи имеют различия в форме конечного устья (Callomon, 1963, р. 28, step 4a). У микро-конхов конечное устье имеет сложную форму: в одних семействах аммонитов присутствуют ушки (например, Kosmoceratidae, Oppeliidae), в других – вентральный ростр (Cardioceratidae). У макроконхов конечное устье всегда простое. Таким образом, первое ограничение связано со строением устья. Во-вторых, у микро- и макроконхов основные различия наступают на стадии зрелости, а морфогенез ранних стадий проходит одинаково (Callomon, 1963, р. 28, step 5a) – морфогенетический критерий. На примере оппелиид (Palframan, 1969) и кадоцератин (Иванов, 1960; Киселев, 1996) неоднократно показано, что этот критерий для микро- и макроконхов действительно выполняется.

Несмотря на то что Калломон рассматривал проявление диморфизма у аммонитов с биологических позиций как половой диморфизм, его концепция является исключительно морфологической, что отражено в названиях морф.

При широком понимании диморфизма устьевой и морфогенетический критерии сводятся в основном к конечному диаметру. Сам Калломон придерживался широкой трактовки диморфизма. Между тем выявленное разнообразие диморфизма по конечному диаметру раковины уже не вписывается в границы первоначальной концепции. В частности, во многих аммонитовых семействах вышеуказанные диагностические критерии не работают (Brohwicz-Lewinski, Rozak, 1976). Поэтому микро - и макроконхи следует рассматривать не как диморфные группы, а как морфологические типы, входящие в состав диморфных групп наряду с другими морфологическими типами.

К настоящему времени выделено несколько морфотипов аммонитов, различающихся по конечному диаметру раковины и(или) продолжительности морфогенеза:

- 1. Четыре типа морф, различающиеся по числу оборотов, на основе которых установлено два типа диморфизма: А и В (Makowski, 1962). Соответственно могут быть выделены два морфотипа с крупной раковиной (A^1 и B^1) и два с мелкой (A^2 и B^2).
 - 2. Макроконхи и микроконхи Дж. Калломона.
 - 3. Мегаконхи А.Н. Иванова (1975).
- 4. Интерморфы модифицированные микро- и макроконхи, характеризующиеся смешанным набором признаков обеих морф: макроконхи, обладающие микроконховым устьем, и, наоборот, микроконхи с простым устьем, свойственным макроконхам (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, 1976; Enay, 1977). Оба модифицированных типа могут "обмениваться" друг с другом и другими признаками, например особенностями ребристости. Интерморфы могут интерпретироваться как результат смены пола у аммонитов или гермафродитизма (Parent et al., 2008; Frau, Boursicot, 2021).
- 5. Полиморфные разновидности микро- и макроконхов, различающиеся не только по конечным размерам, но и по другим признакам по форме оборотов и скульптуре (Tintant, 1977; Marchand, 1977; Charpy, Thierry, 1977).
- 6. Миниконхи разновидность микроконхов с меньшим конечным диаметром, выделенная Б.А. Матыем (Matyja, 1986).

Все это разнообразие вписывается в дуалистическую концепцию морфотипов, которая подразумевает существование двух форм аммонитов — относительно крупноразмерных и мелкоразмерных. Разница между ними по конечному диаметру составляет 2-9 раз, хотя в некоторых случаях размеры морф почти неотличимы и в существенной степени перекрываются (Вауег, 1972). Различные морфотипы, принадлежащие к одной и той же морфологической группе, различаются по целому комплексу признаков, поэтому ранее (Киселев, 2015, 2017; Киселев, Рогов, 2018) было предложено все мелкоразмерные морфы называть миниморфами, а крупноразмерные — макроморфами.

K миниморфам относятся микроконхи, миниконхи, морфотипы A^2 и B^2 и в отдельных случаях макроконхи.

Группа макроморфов объединяет макроконхи (частично), мегаконхи и морфотипы A^1 и B^1 .

В каждую группу могут входить различные интерморфные разновидности.

Таблица 1.2.3. Роды и подроды аммонитов, использующиеся в данной работе, и их отношение к морфам. Расположение микро- и макроконховых таксонов по горизонтали производится в основном по стратиграфическому и географическому критерию и в меньшей степени по морфологическому (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

			Роды, по	дроды				
Семе	ейство, подсемейство		Макроконховые таксоны		Микроконховые таксоны			
	Arctocephalitinae Meledina, 1968		oceras Spath, 1924 (типовой вид eras subpatruum Nikitin, 1885)	Costacadoceras Rawson, 1982 (типовой вид Cos. bluethgeni Rawson, 1982)				
		Cadochamoussetia Mitta, 1996 (типовой вид Cadoceras subpatruum Nikitin, 1885)						
			oussetia Douville, 1912 (типовой вид nites chamouseti Orbigny, 1847)	Buckn	Pseudocadoceras Buckman, 1918			
	Cadoceratinae Hyatt, 1900	Cadoceras Fischer, 1882	Catacadoceras Bodylevsky, 1960 (типовой вид Catacadoceras laptievi Bodylevsky, 1960) Paracadoceras Crickmay, 1930	Pseudocadoceras Buckman, 1918	(типовой вид Ps. boreale Buckman, 1918)			
		Cau Fiscl	emend Imlay, 1953 (типовой вид <i>Cadoceras harveyi</i> Crickmay, 1930)	Pseu				
zki, 1891	Cadoceratinae Hyatt, 1900	Cadoceras Fischer, 1882	Садосегаs Fischer, 1882 (типовой вид Ammonites sublaevis J. Sowerby, 1814) Rondiceras Troizkaya, 1955 (типовой вид Stephanoceras milaschevici Nikitin, 1881) Protolongaeviceras Knyazev, Meledina et Alifirov, 2018 (типовой вид Cadoceras arcticoides Keselev et Meledina, 2004) Protostenocadoceras subgen nov.	Pseudocadoceras Buckman, 1918	Pseudocadoceras Buckman, 1918 (типовой вид Ps. boreale Buckman, 1918)			
iemiradz			Eichwaldiceras Buckman, 1920 (типовой вид Ammonites carinatus Eichwald, 1868)	Pseu	Novocadoceras Sasonov, 1975 (типовой вид N. suraense Sasonov, 1975)			
AE S			rites Kiselev et al., 2003 (типовой вид nites funiferus Phillips, 1829)		Не изучено			
CARDIOCERATIDAE Siemiradzki, 1891		Longaeviceras Buckman, 1918 (типовой вид L. longaevium Buckman, 1918) Dolganites Repin, 2002 (типовой вид Dolganites adzvensis Repin, 2002)			Pseudolongaeviceras Alifirov , Knyazev, 2020 (типовой вид Longoceras rararicostatum Repin, 2002) Platylongoceras Repin, 2002 (типовой вид Platylongoceras pechoricum Repin, 2002) Percacosticeras Kiselev, 1996 (типовой вид Longaeviceras polonicum Callomon, Wright, 1998)			
CARDI	Quenstedtoceratinae Meledina, 1977	Soaniceras Meledina, 1977 (типовой вид Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum Meledina, 1977)						
		Amm. Eborae Ammor	erticeras Buckman, 1920 (типовой вид lamberti Sowerby, 1821) ciceras Buckman, 1918 (типовой вид mites dissimilis Brown, 1849) ciceras Buckman, 1920 (типовой вид tedticeras paylowi R.Douville, 1912)		stedtoceras Hyatt, 1877 (типовой mmonites leachi Sowerby, 1819)			
		~	Cardioceras Neumayr et Uhlig, 1881 (типовой вид Ammonites cordatus Sowerby, 1813)		priceras Buckman, 1920 (типовой dorsale Buckman, 1920)			
		Cardioceras Neumayr et Uhlig, 1881	Scarburgiceras Buckman, 1924 (типовой вид Ammonites scarburgense Young et Bird, 1828)	(типо	cardioceras Schirardin, 1958 вой вид <i>Quenstedtoceras</i> ordatum Douville, 1912)			
	Cardioceratinae Siemiradzki, 1891	Cardi, et	Scoticardioceras Buckman, 1925 (типовой вид Ammonites excavatus Sowerby, 1815)		Не обозначено			
		Goliathiceras Buckm., 1919	Goliathiceras Buckman, 1919 (типовой вид Nautilus ammonoides Young et Bird, 1828) Pachycardioceras Buckman, 1926 (типовой вид P. robustum Buckman, 1926)	-	hoceras Buckman, 1920 (типовой . korys Buckman, 1920)			

Таблица 1.2.3. (продолжение).

			Роды, по	дроды			
Семе	йство, подсемейство		Макроконховые таксоны		Микроконховые таксоны		
KOSMOCERATIDAE Haug, 1887	Kosmoceratinae Haug, 1887	Ковтосетая Waagen, 1869 (типовой вид Ammonites spinosus Sowerby, 1829) Lobokosmoceras Buckman, 1923 (типовой вид Cosmoceras proniae Teisseyre, 1887) Zugokosmokeras Buckman, 1923 (типовой вид Z. zugium Buckman, 1923) Gulielmites Buckman, 1923 (типовой вид G. conlaxatum Buckman, 1923)			Spinikosmoceras Buckman, 1924 (типовой вид S. acutistriatum Buckman, 1924) Gulielmiceras Buckman, 1920 (типовой вид Ammonites gulielmi Sowerby, 1821)		
ASPIDOCERATIDAE Zittel, 1895	Peltoceratinae Spath, 1924	Ammon Peltoco athleta	ppeltoceras Spath, 1928 (типовой вид nites chauvinianus Orbigny, 1847) eras Waagen, 1871 (типовой вид Amm. Phillips, 1829) eratoides Spath, 1924 (типовой вид P.	He обозначено *Rursiceras* Buckman, 1919 (типовой вид Amm. reversus* Leckenby, 1859) *Parawedekindia* Schindewolf, 1925			
ASPIDOC Zittel	Aspidoceratinae Zittel, 1895	semiru Euaspi	idoceras Spath, 1930 (типовой вид <i>F.</i> gosum Waagen, 1875)	(типовой вид Amm. arduennensis Orbigny, 1848) Mirosphinctes Schindewolf, 1926 (типовой вид Perisphinctes mirus Bukowski, 1887)			
	DOPERISPHINCTIDAE Schindewolf, 1925	Perispa Binatis вид An Oriona	ntia Siemiradzki, 1898 (типовой вид hinctes cobra Waagen, 1875) sphinctes Buckman, 1921 (типовой nm. binatus Leckenby, 1859) pides Spath, 1931 (типовой вид	Grossouvria Siemiradzki, 1898 (типовой вид Amm. sulciferus Oppel, 1857) Okaites Sasonov, 1965 (типовой вид Amm. mosquensis Fischer, 1843) Не обозначено			
P.	ERISPHINCTIDAE Steinmann, 1890	Perisp	hinctes pseudoorion Waagen, 1875) hinctes Waagen, 1869 (типовой вид variocostatus Buckland, 1836)	Alligaticeras Buckman, 1923 (типовой вид Amm. alligatus Leckenby, 1859) Properisphinctes Spath, 1931 (типовой вид Perisphinctes bernensis Loriol, 1898)			
PA	ACHYCERATIDAE Buckman, 1918	Amm. o	noceras Hyatt, 1900 (типовой вид coronatus Bruguiere, 1789) rites Jeannet, 1951 (типовой вид noceras renardi Nikitin, 1881)		Не обозначено Не обозначено		
OPI	OPPELIIDAE Bonarelli, 1894		nyiceras Gerard et Contaut, 1936 wi вид Harpoceras pseudopunctatum en, 1883) nuloceras Spath, 1928 (type species ceras lairense Waagen, 1875) iceras Zeiss, 1956 (типовой вид oceras zieteni Tsytovitch, 1911) nsiceras Gerard et Contaut, 1936 wi вид Harpoceras rossiense yre, 1883) n Rouillier, 1913 (типовой вид mites subdiscus Orbigny)	Brightia Rollier, 1922 (типовой вид Amm. hecticus nodosus Quenstedt, 1849) Putealiceras Buckman, 1922 (типовой вид Amm. putealis Leckenby, 1859) Lunuloceras Bonarelli, 1894 (типовой вид Amm. lunula auct. = A. fonticola Menke, 1830)			

Миниморфы и макроморфы — это не морфологические типы, а диморфные группы, которые объединяют морфологические типы на дуалистической основе. Чаще всего эти морфы понимаются как проявления полового диморфизма у аммонитов, что служит основанием для объединения таксонов, изначально выделенных по разным морфам, в единый род или вид. При объединительном подходе происходит сокращение числа пригодных таксонов, из которых около половины считаются валидными, а остальные являются синонимами. Ниже изложены принципы разграничения морф, на основе которых происходит демаркация таксонов аммонитов в данной работе (таб. 1.2.3).

1 принцип. Концепция полового диморфизма не должна проявляться в систематике аммонитов в виде каких-либо специфических критериев выделения или объединения таксонов видового, подродового и родового ранга, которые могли бы заменить собой морфологический критерий.

Использование концепции полового диморфизма в систематике аммонитов, следствием которого становится ситуация, когда один таксон, выделенный по номенклатурному типу-миниморфу, сводится в синонимику другого таксона, выделенного по макроморфу (или наоборот), представляется неудачным решением, независимо от состояния, в котором находится систематика данной родовой группы на тот или иной момент времени. Половая природа микро- и макроконхов никогда не будет установлена достоверно по причине специфических свойств палеонтологического материала; аналогичная проблема возникает и в том случае, если признавать его неполовую природу. Все современные концепции полового диморфизма у аммонитов (Makowsky, 1962; Callomon, 1963) или полиморфизма (Matyja, 1986, 1994) являются не более чем моделями, объясняющими примеры разнообразия у аммонитов, но не доказательствами его половой природы. В какой-то мере косвенным подтверждением половой природы «классического» диморфмизма у аммоноидей служат немногочисленные примеры псевдогермафродитизма с переносом некоторых характерных признаков с одного предполагаемого пола на другой (Parent et al., 2008; Frau, Boursicot, 2021). При этом в подавляющем большинстве случаев невозможно однозначно соотнести микро- и макроконховые таксоны на видовом уровне. Фактически единственный используемый критерий, по которому микро- и макроконхи объединяются в пары – совместная встречаемость (см., например, Howarth, 2017). При этом известно, что во многих филолиниях скорости морфогенеза у микро- и макроконхов различны.

Филогенез любой диморфной группы может сопровождаться сменой морфологических типов. Например, у волжских атаксиоцератид и дорзопланитин наблюдается смена микроконхов классического типа (с ушками) на микроконхи неклассического типа (без ушек) (Рогов, 2013). Последние в узком смысле соответствуют макроконхам. Таким образом, микроконхи могут переходить в макроконхи, оставаясь при этом миниморфами.

Предполагается и более радикальный переход морф друг в друга: из микроконхов в классические макроконхи-макроморфы (т.е. различающиеся не только типом конечного устья, но и размером), с постепенной редукцией сложной апертуры (например, уменьшение длины ушек) при возрастании конечного диаметра (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, 1976). Возможны и обратные переходы. Например, среди характерных оксфордских макроконховых перисфинктин рода *Kranaosphinctes* отмечаются карликовые формы (конечный диаметр около 200 мм) со сложным строением устья, как у микроконхов (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, p. 56).

Не исключено, что разнообразие морфологических типов, связанных с конечными размерами, превышает перечень, известный к настоящему времени, и переходы между разными морфологическими группами могут оказаться сложнее. Например, редукция сложного устья наблюдается у микроконховых перисфинктин при повышении инволютности раковины, без увеличения конечного диаметра (Brochwicz-Lewinski, Rozak, 1975, р. 56). Также известна филогенетическая смена микроконхов с переходом на другой тип сложного конечного устья. Это можно видеть на примере рода *Propectinatites*, у которого в филогенезе наблюдается смена микроконхов с ушками на микроконхи с вентральным ростром, при этом промежуточное состояние (*P. primitivus*) характеризуется микроконхом без ушек и без ростра, который может напоминать макроконхи (Dzik, 1994).

До сих пор в литературе крайне редко описываются результаты методически безупречных (с использованием морфометрических и статистических методов) сравнительно-морфологических исследований, в которых показаны морфологическое сходство и отличие макроконхов и микроконхов. Без таких исследований любые попытки объединения микро- и макроконхов в один таксон являются декларацией своих взглядов на систематику.

2 принцип. Микроконхи и макроконхи рассматриваются как самостоятельные таксоны, при этом в силу сложившихся для разных групп аммонитов традиций в одних случаях (для большинства семейств рассматриваемых в работе аммонитов) они обособляются как на уровне видов, так и на уровне родов, в других (например, у пахицератид, у которых отсутствуют выраженные устьевые модификации и чей диморфизм или полиморфизм плохо изучены) – только на видовом уровне.

Следует отметить, что изменчивость многих батских и келловейских аммонитов пока недостаточно изучена, и статус совместно встречающихся морфотипов, принадлежащих к тому или иному роду, во многих случаях не совсем ясен.

1.2.3. Морфы изменчивости и их значение для систематики аммонитов

В систематике аммонитов, как и других палеонтологических групп, часто встречается ситуация, когда выделение новых таксонов проводится по малозначащим признакам, которые широко варьируют в выборке. Виды, выделенные по таким признакам, признаются невалидными после ревизии. Чаще всего новые невалидные названия видовой группы присваиваются одному экземпляру или выборке, у которых тот или иной признак находится в маргинальной части поля изменчивости ранее выделенного вида. Экземпляры такого типа могут сильно отличаться от видовой нормы и производить впечатление, что они принадлежат норме другого вида. Между тем они остаются в пределах поля изменчивости прежнего вида. Для того чтобы различать такие формы и нормы изменчивости разных видов, необходимо правильно описывать изменчивость таксонов и отделять ее от признаков, использующихся в систематике. Одним из способов описания изменчивости, который может быть приложен для решения проблем в систематике, является выделение и анализ морф изменчивости.

Морфа изменчивости — это проявляющаяся в морфотипе особи или группы особей комбинация свободно варьирующих невидоспецифических признаков, модальности которых могут сочетаться друг с другом любым образом (Киселев, 2021). Некоторые сочетания модальностей могут далеко отклоняться от нормы вида и производят впечатление глубоких видовых отличий. Именно по таким морфам часто производится выделение новых видов, которые впоследствии оказываются невалидными.

Морфы изменчивости не являются модификациями, единицами политипической изменчивости или морфологическим проявлением дискретных адаптивных норм, число которых ограничено. Теоретически, морф изменчивости может быть столько же, сколько возможно выделить комбинаций модальностей видоспецифических признаков, т.е. n^m (где n — число звеньев рефрена, m — количество признаков). Тем не менее в популяции чаще всего распознается (или имеет смысл распознавать) ограниченное число морф, которые хорошо выделяются по специфике морфотипа. Смысл выделения таких морф состоит в закреплении за ними статуса единицы внутривидовой изменчивости, благодаря чему морфологические границы вида становятся более определенными. Выделение морф изменчивости позволяет сократить число пригодных видов и ложное видовое разнообразие. В первую очередь, выделение морф изменчивости призвано решать задачи систематики, но если в дальнейшем выяснится, что некоторые из таких морф окажутся модификациями или единицами дискретных адаптивных нормам, то их сущность и биологический смысл усложнятся.

Названия морф изменчивости не регламентируются правилами МКЗН, поэтому могут регулироваться по любому принципу. В данной работе морфы называются латинским названием любого пригодного вида, по которому эта морфа была первоначально выделена как самостоятельный таксон. Такая практика наименования морф нередко применяется при ревизии аммонитовых групп (Marchand, 1986; Bonnot, 1995; Киселев, 2020 и др.) и уже во многом является традиционной.

Описание и изучение морф изменчивости удобно проводить с использованием концепции рефрена. Рефрен, по Мейену (1978), — это ряд или последовательность состояний или модальностей признака или класса признаков (мерона), который позволяет описать максимально возможные потенциальные пути его преобразования в филогенезе или в ненаправленно изменяющейся популяции. Для описания морф изменчивости требуется анализ рефренов по всем признакам, которые в той или иной мере рассматриваются или рассматривались как отличительные. Технически несколько рефренов образуют решетку, позволяющую распознавать сочетания признаков и их модальностей, и на их основе проводить сравнение морф изменчивости или таксонов. Для изучения морф изменчивости

решетка рефренов строится по неспецифическим для вида признакам или, при необходимости, с добавлением малоспецифических признаков. К таким признакам у видов аммонитов относятся пропорции поперечного сечения оборотов и раковины в целом, относительный диаметр умбилика (но не тренд его изменения в морфогенезе), частота и рельефность ребер и др. Сумма неспецифических признаков может меняться у разных таксонов, при этом признак, не специфический у одного таксона, может быть видоспецифическим у другого таксона. Поэтому для каждого таксона, в котором признаки изменяются по одному и тому же морфологическому тренду – подрода, рода или таксона более высокого ранга, необходимо составление собственной решетки рефренов (хотя решетки рефренов разных родов могут в той или иной мере не совпадать).

Рефренная решетка рода или подрода характеризует *потенциальное пространство признаков* (ППП) видов и подвидов или морф. Индивидуальное сочетание заполненных модулей для видов, подвидов и морф относится к *реализованному пространству признаков* (РПП). При заполнении рефренной решетки аммонитовых таксонов учитывается морфотип как взрослых, так и средних стадий развития. Соответственно если в морфогенезе (онтогенезе) вида или морфы те или иные признаки изменяются, то число заполненных ячей увеличивается.

Рассмотрим метод анализа и свойства морф изменчивости на примере некоторых видов подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*). В этом подроде выделено 16 пригодных видов, из которых 7 в данной работе рассматриваются как валидные (см. разд. 1.7). Наибольшее количество морф изменчивости выделено у вида *C.* (*Cat.*) barnstoni. Эти морфы обозначены видовыми названиями, в том числе и невалидными (perrarum, subcalyx, subcatostoma, ognevi). Решетки рефренов построены для четырех морф *C.* (*Cat.*) barnstoni, двух морф *C.* (*Cat.*) infimum, двух морф *C.* (*Cat.*) nageli. Для остальных видов (таб. 1.2.5) морфы не выделены. Анализ этих решеток позволяет оценить широту и конфигурацию реализованного пространства признаков каждой морфы или таксона и сходство между морфами и таксонами.

Свойства пространства признаков морф изменчивости включают широту, конфигурацию, структуру и таксономическую специфичность.

Широта реализованного пространства признаков (ШРП) характеризует его размер и определяется числом заполненных ячей рефренной решетки. Для подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) ППП составляет 46 ячей (модулей) (**таб. 1.2.4**), а ШРП - 31 (**рис. 1.2.5**, **фиг. Г**). Соответственно потенциальное пространство признаков подрода заполнено на 67%.

Каждый вид или морфа занимает определенное количество модулей (**рис. 1.2.4**). Широта пространства признаков характеризует в основном сложность морфологии вида или морфы или онтогенетическую изменчивость признаков. Соответственно максимальная морфологическая сложность в данном признаковом пространстве характерна для C. (Cat.) barnstoni и C. (Cat.) infimum, а минимальная – для C. (Cat.) imlayi (Tab. 1.2.5).

Конфигурация реализованного пространства признаков (КРП) — это уникальное сочетание модулей признакового пространства морфы или таксона, которое определяет их морфологическую уникальность. Все рассматриваемые морфы и виды имеют собственную КРП, уникальность которой выражается расположением или рисунком из реализованных модулей в рефренной решетке, которые не повторяются не только у видов, но и у морф. Именно поэтому для наименования морф некорректно пользоваться названиями отдельных признаков или их модальностей (морфа груборебристая, вздутая, широкая, инволютная и пр.), поэтому они должны обозначаться более символической маркировкой (в данном случае латинскими названиями видов).

Виды и морфы могут занимать одну и ту же или различную часть потенциального пространства признаков, следовательно, на основе учета числа совпадений рефренных модулей можно оценить степень сходства между видами или морфами. Изучение сходства по рефренной решетке, составленной из малоспецифических признаков, показывает, что морфы изменчивости вида *C.* (*Cat.*) barnstoni совпадают друг с другом на 57-79% (в среднем на 68%). Если сравнивать морфы того же вида с другими видами катакадоцерасов, то их сходство будет примерно таким же или даже больше – 58-93% (в среднем 83%). Например, максимальное сходство 93% по неспецифическим признакам наблюдается между нормой *C.* (*Cat.*) barnstoni и нормой *C.* (*Cat.*) infimum, в то время как со своими разно-

Таблица 1.2.4. Пространство признаков подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) в виде рефренной решетки. Светло-серой заливкой обозначены признаки с незначительным таксономическим весом, темно-серой – видоспецифические, без заливки – преимущественно невидоспецифические признаки.

П			Звенья рефрена								
Признак или парам	етр	1	2	3	4						
Форма раковины относительно навивания оборотов	A	инволютная	полуинволютная	полуэволютная	эволютная						
Поперечное сечение оборотов	В	низкое	изометрическое	высокое	очень высокое						
Форма вентральной стороны	С	субтреугольная	округлая	уплощенная							
Плотность ребер	D	низкая	средняя	высокая							
Коэффициент ветвления	E	< 2	2	2 или 3	> 3						
Наклон ребер	F	рурзирадиатный	ректирадиатный	прорзирадиатный	резко прорзиради- атный						
Форма ребер	G	прямая	дуговидная	серповидная							
V-изгиб ребер на вентере	Н	нет	слабый	сильный							
Рельефность ребер	I	слабая	умеренная	сильная	Очень сильная						
Сглаживание ребер на вентере КЖК	J	нет	слабое	сильное							
Стадия гладкой раковины на КЖК	K	отсутствует	Вторая половина КЖК	Средняя часть КЖК							
Стадия высоких оборотов	L	не выражена	слабо выражена	выражена	сильно выражена						
U%-тренд	М	нисходящий	не выражен	восходящий	нисходящий на ВО						

видностями C. (Cat.) barnstoni сходен в среднем на 68%. Сходство между пятью видами C. (Catacadoceras) составляет 60-87% (в среднем 70%).

Анализ сходства показывает, что разница между различными морфами одного вида, с одной стороны, и между морфами разных видов – с другой, примерно одинакова или меняется в ту или другую сторону. Это свидетельствует о том, что неспецифические признаки, по комбинации которых выделяются морфы, могут варьировать настолько широко и одинаково у разных видов, что разница между морфой изменчивости и видом становится несущественной. Поэтому, если исследователь принимает неспецифический признак за специфический, он может выделить видов ровно столько, сколько найдет морф. Примером служит работа Мэра (Маire, 1937), в которой выделено 16 новых видов *Quenstedtoceras*, из которых только 1 вид можно считать валидным (таб. 1.1.2).

Анализ рефренных решеток, построенных по видоспецифическим признакам, дает иную картину сходства: между морфами *C.* (*Cat.*) barnstoni процент сходства увеличивается до 75-100% (среднее значение 88%), а между морфами того же вида и другими видами катакадоцерасов – уменьшается: 33-67% (среднее значение 58%). Сходство между тремя видами *C.* (*Catacadoceras*) составляет в среднем 48%. Эти соотношения сходства соответствуют теоретическим представлениям о большей величине межвидовых различий по сравнению с внутривидовыми.

Структура реализованного пространства признаков (СРП) — это уникальное сочетание наиболее часто повторяющихся модулей в признаковом пространстве вида или более крупного таксона. СРП характеризует морфологическую норму таксона и может быть выявлена у вида при наложении

Таблица 1.2.5. Широта и сходство реализованного пространства неспецифических или малоспецифических признаков у видов и морф различных видов подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*).

Dura way works you converse	ППЫ	ШРП, %	Сходство,	cp. ap., %
Вид или морфа изменчивости	ШРП	ШРП, %	с морфами	с видами
Cadoceras (Catacadoceras)	31	100		
C. (Cat.) barnstoni (Meek)	22	71		
C. (Cat.) barnstoni morpha barnstoni (Meek)	15	48,4	67	85
C. (Cat.) barnstoni morpha subcalyx Voronetz	14	45	64	87,5
C. (Cat.) barnstoni morpha subcatostoma Voronetz	14	45	67	75
C. (Cat.) barnstoni morpha perrarum Voronetz	12	39	72,3	79
C. (Cat.) infimum Gulyaev et Kiselev	22	71		
C. (Cat.) infimum morpha infimum Gulyaev et Kiselev	20	64,5	58,7	60
C. (Cat.) infimum morpha cf. perrarum Voronetz	15	48,4		
C. (Cat.) nageli (Mitta)	19	61,3		
C. (Cat.) nageli morpha nageli (Mitta)	16	51,6	74,6	77
C. (Cat.) nageli morpha efimovi (Mitta)	14	45		·
C. (Cat.) imlayi nom. nov.	15	48,4	66,7	78
C. (Cat.) sakharovi Mitta	19	61,3	61,3	66,7

РПП всех морф изменчивости (по малоспецифическим признакам (рис. 1.2.4, фиг. М-О); по видоспецифическим признакам (рис. 1.2.5, фиг. А, Б), а у подрода или рода — наложением РПП видов (рис. 1.2.5, фиг. В, Г). Соответственно РПП морфы изменчивости само по себе не имеет структуры, но ее изучение позволяет определить структуру РПП вида и как следствие — видовую морфологическую норму. Поэтому, чем детальнее изучены морфы изменчивости, тем качественнее выделяется структура пространства признаков. Например, у С. (Cat.) infimum и С. (Cat.) nageli выделены только по две морфы изменчивости, поэтому их СРП определяется рисунком из модулей с двойным наложением или частотой 2 (рис. 1.2.4, фиг. Н, О). СРП вида С. (Cat.) barnstoni моделируется по 4 морфам, поэтому структуру образуют модули с различной частотой, от 1 до 4 (рис. 1.2.4, фиг. М).

Таксономическая специфичность (TC) морфы изменчивости определяется числом таксонов, у которых она может быть встречена, а также рангом этих таксонов. В зависимости от TC морфы изменчивости можно разделить на узкоспецифичные, малоспецифичные и универсальные. Первые характерны только для видов или подвидов, вторые — для рода или подрода и третьи — для нескольких родов или подродов. При описании морф узкоспецифичные морфы предлагается обозначать видовыми-подвидовыми латинскими названиями, неспецифичные — в открытой номенклатуре или кавычках. Например, одна из морф вида С. (Cat.) barnstoni, выделенная по младшему синониму С. (Cat.) perrarum Voronetz, должна называться С. (Cat.) barnstoni morpha perrarum Voronetz. У другого вида того же подрода она будет обозначена как С. (Cat.) infimum morpha cf. perrarum. В данном случае открытая номенклатура свидетельствует о том, что данная морфа только похожа на морфу другого вида, но не тождественна ей. Отсутствие тождества двух морф изменчивости подтверждается различной конфигурацией и широтой их РПП (рис. 1.2.4, фиг. Б, 3). Наоборот, их подобие определяется величиной сходства по ключевым признакам.

Неспецифичные морфы изменчивости (малоспецифичные и универсальные) имеют большое значение как для систематики, так и для стратиграфии. В систематике игнорирование таких морф может привести к неоправданной синонимии и неправильной диагностике видов и даже родов и как следствие возраста отложений. В первую очередь, это свойственно для универсальных морф, в особенности для тех, чьи диагностические особенности наиболее характерны для какой-то одной (а не всех изученных) стадии морфогенеза. Если такие морфы встречаются у представителей разных подродов или родов в различных стратиграфических интервалах, то путаница в их распознавании может привести к серьезным стратиграфическим ошибкам. Примером таких морф могут служить три вида: Cadoceras calyx (верхний бат Арктики), C. (Cadoceras) proniense (верхи нижнего келловея –

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

\overline{r}	J	Ι	Н	G	ᅥ	Ħ	D	C	В	Α	призі	наки		X	J	I	Н	G	Ħ	E	D	С	В	\triangleright	призн	наки	
											1	3В(C. (C.												-	3В(morp
											2	звенья рефрена	C. (Cat.) barnstoni morpha subcalyx												2	звенья рефрена	ha bar
											3	ефре	rnston bcalyx												3	ефре	morpha barnstoni
											4	на	a.												4	На	
$\overline{}$	J	I	Н	G	F	Ħ	D	\Box	В	A	призі	наки		K	J	I	Н	G	Ħ	Ħ	D	С	В	A	призн	наки	
											1	зве	C. (Cat.) nageli morpha nageli												1	зве	morph
											2	нья ре	at.) na												2	нья ре	morpha perrarum
											3	звенья рефрена	igeli geli												ω ·	звенья рефрена	arum
											4	22		Ш											4	Ω.	
\nearrow	J	I	Н	G	Ħ	H	D	C	В	\triangleright	призі	наки		K	J	I	Н	G	H	Ħ	D	С	В	Þ	призн	наки	moi
											1	звен	C. (Cat.) nageli morpha efimovi												1	звен	morpha subcatostoma
											2	звенья рефрена	π.) na, na efin												2	звенья рефрена	norpha subcatostom
											3 4	ррена	geli 10vi												3 4	ррена	stoma
													l														i
\nearrow	J	Ι	Η	G	Ħ	H	D	С	В	Α	призн		C.	\overline{X}	J	I	Η	G	Ħ	Ħ	D	С	В	\triangleright	призн		
												звень	(Cat.)												1 2	звень	norpha
											2 3	звенья рефрена	C. (Cat.) barnstoni												2 3	звенья рефрена	morpha infimum
											4	рена	toni												4	рена	l m
_											призі	191411	l 												призн	таки	l I
$\overline{}$	J		Η	G	H	H	D	C	В	Α	призи		C.	K	J	I	H	G	Ħ	E	D	С	В	Α	призи		morp
											2	венья	(Cat.)												2	венья	ha cf.
											₃	звенья рефрена	C. (Cat.) nageli												3	звенья рефрена	morpha cf. <i>perrarum</i>
											4	ена	i												4	ена	um
$\overline{}$	J	I	Н	G	H	Ħ	D	<u></u>	В	\triangleright	призн	наки		\nearrow	J		Н	G	H	Ħ	D	<u></u>	В	⊳	призі	наки	ĺ
				42	-		_	()			-		C. (<u> </u>	_				-		-	3E	5
											2	звенья рефрена	C. (Cat.) infimum												2	звенья рефрена	C. (Cat.) ımlayı
											3	рефре	nfimu												သ	рефре	ımıayı
											4	эна	<i>"</i>												4	эна	

Рис. 1.2.4. Реализованное пространство привнаков (РІШ) видов и
морф изменчивости
подрода *Cadoceras*(*Catacadoceras*) на основе решетки рефренов
(см. таб. 1.2.4). Серой
валивкой показано
РІШ морф изменчивоти, разноцветной —
РІШ видов (разными
цветами обозначено
соличество совпадений
морф в одном модуле
показано
по

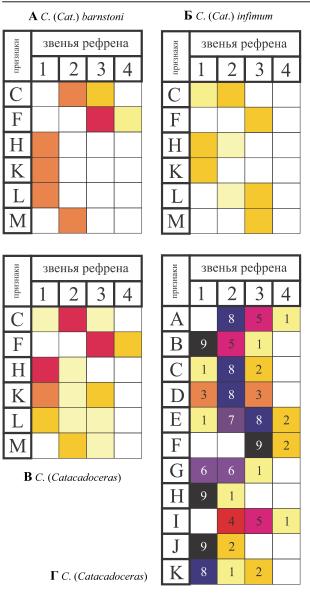


Рис. 1.2.5. Структура реализованного пространства признаков подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) на основе решетки рефренов (см. таб. 1.2.4): А-В – по видоспецифическим признакам (А, Б – для видов; В – для подрода); Γ – по малоспецифическим признакам, для подрода. Разными цветами и цифрами обозначено количество совпадений разных видов в одном модуле пространства признаков.

среднего Центральной России), C. (Protostenocadoceras) wosnessenskii (верхи нижнего келловея Южной Аляски). Эти виды иногда почти не отличимы на стадии высоких оборотов и начальных взрослых оборотов с изометрическим сечением, покрытых скульптурой (рис. 1.2.6). Последняя состоит из изящных ректирадиатных или слабо прорзирадиатных пучковидных трехветвистых ребер, иногда чередующихся с двухветвистыми и вставными. Эту морфу условно можно назвать morpha wosnessenskii (по старшинству названия). Она характерна как минимум для трех видов и двух подродов, но, вероятно, их число больше. Обнаружение такой универсальной морфы в разрезе со скудной палеонтологической охарактеризованностью дает повышенный риск стратиграфической ошибки, вплоть до подъяруса.

Рассмотренные примеры показывают, что одна из причин (возможно, основная) выделения видов, которые в дальнейшем признаются невалидными, состоит как минимум в переоценке таксономического веса неспецифических признаков, использующихся в систематике. Такая переоценка естественна на первых стадиях изучения таксона, но в дальнейшем должна преодолеваться. Выделение

морф, описывающих изменчивость по комплексу признаков, является одним из путей преодоления подобного рода затруднений.

Возможна и недооценка таксономического веса признаков, когда единственным видоспецифическим признаком, определяющим сущность самостоятельного палеонтологического вида, де-факто становится стратиграфический возраст. К такому подходу в систематике очень близка концепция биовида Дж. Калломона (Callomon, 1985), который предлагал рассматривать аммонитов одного семейства из одного фаунистического горизонта как один-единственный вид. Соответственно любые признаки, кроме семейственных, игнорируются. Несмотря на то что многие фаунистические горизонты бата и келловея действительно содержат моновидовые комплексы кардиоцератид, в особенности в Бореальной области, принцип биовида не должен приводить к искусственному сокращению разнообразия.

1.2.4. Изменчивость скорости морфогенеза и систематика

Неодинаковость темпов изменения различных признаков одного и того же организма в онтогенезе или филогенезе – фундаментальный принцип концепции гетерохроний, который постулировался в большинстве работ теоретического плана на эту тему (Соре, 1868; Северцов, 1921, 1939; de

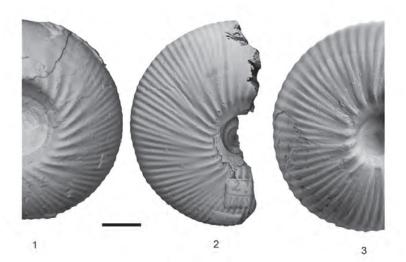


Рис. 1.2.6. Морфа "wosnessenskii" у трех видов кадоцератин: 1 – Cadoceras calyx Spath, экз. № ЈНС, GMC 4427, верхний бат В. Гренландии; 2 – С. (Protostenocadoceras) wosnessenskii (Grewingk), экз. № ЦНИГР 2/11065, верхи нижнего келловея Ю. Аляски; 3 – С. (Cadoceras) proniense Sasonov, нижний келловей, подзона Enodatum, разрез Никитино, Ц. Россия.

Веег, 1930, 1940; Шмальгаузен, 1935, 1938; Gould, 1977; McNamara, 1986 и др.). На основании этого принципа предложено различать общую (или глобальную) гетерохронию, осуществляющуюся в масштабе всего организма, и диссоциированную (локальную, мозаичную) гетерохронию, которая проявляется лишь у отдельных признаков (McKinney, 1984; McKinney, McNamara, 1991). Этот же принцип применяется при анализе других разновидностей гетерохроний. В частности, возможность диссоциированного развития признаков предполагается в большей степени для неотении, постдисплайсмента, акселерации, предисплайсмента и в меньшей степени для прогенеза и гиперморфоза (МсNamara, 1986). В крайнем выражении такая мозаичность может привести к ситуации, когда в онтогенезе одного и того же организма по одним признакам происходит задержка развития, а по другим – ускорение (Леонова, 2012; McNamara, 2012).

Явление модулярности лучше всего проявляется во внутривидовой изменчивости онтогенетических процессов, чем в филогенезе, где уже виден конечный результат таких изменений. Диссоциированность развития признаков раковины аммонитов можно наблюдать в том случае, когда изучается морфогенез одновременно по нескольким признакам, при условии четкой фиксации измерений параметров признаков к диаметру раковины. Уже А.Н. Ивановым (1945а, 1976) на примере рода Kepplerites было показано, что основные признаки, использующиеся для периодизации морфогенеза (диаметр раковины, при котором: а) исчезают боковые бугорки, б) относительная высота оборотов равна единице и в) боковые бугорки покрываются последующим оборотом), развиваются разными темпами, вследствие чего у разных особей граница морфогенетических стадий может выделяться по одному признаку или сочетанию двух или трех признаков. Тем не менее разграничение стадий морфогенеза у Kepplerites (субкосмоцерасовой и кепплеритовой) А.Н. Ивановым проводится по сочетанию всех признаков, которые среднестатистически изменяются почти синхронно.

Если различная скорость развития отдельных признаков становится филогенетическим трендом, то эволюция таксонов происходит путем задержки или ускорения развития одного или нескольких модулей. Этот процесс не приводит к надставке или аббревиации. Для процессов филогенетического замедления развития такой вид гетерохронии был назван А.Н. Ивановым (1969) частичной брадигенией. Впоследствии подобные разновидности, отмеченные и у других гетерохроний, были названы локальными (McKinney, McNamara, 1991).

Одним из следствий модулярности развития раковины у аммонитов может быть появление *высокого разнообразия морфологических типов в пределах одного вида*. Это создает определенные трудности для систематики, поскольку формы с различным сочетанием развития признаков на разных стадиях морфогенеза могут выделяться в самостоятельные виды.

Изменчивость скорости развития у кардиоцератид, как и у других аммонитов, выражается в

неодновременном появлении у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). Для изучения изменчивости в качестве универсального хронометра развития используется диаметр раковины (по Иванов, 19456, 1976), относительно которого фиксируется появление или исчезновение того или иного признака. Замедленное развитие признаков приводит к тому, что морфотип, характерный в норме для более ранних оборотов, наблюдается у некоторых особей при большем диаметре раковины (брадиморфия [Schmidt, 1925]). В отдельных случаях задержка развития может привести к увеличению конечного диаметра раковины или брадигеронтии (Teisseyre, 1889 emend. Митта, 1990). Ускоренное развитие приводит к появлению характерных признаков при меньшем диаметре (тахиморфия [Schmidt, 1925]) или уменьшению диаметра терминальной раковины (тахигеронтия [Teisseyre, 1889 emend. Митта, 1990]). Соответственно в выборке можно различать, с одной стороны, брадигеронтные, нормогеронтные и тахигеронтные экземпляры и с другой – брадиморфные, нормоморфные и тахиморфные. Норма развития определяется по среднестатистическим показателям.

Остальные признаки раковины (параметры пропорций поперечного сечения, относительный диаметр умбилика и частота ребер) также могут использоваться для периодизации морфогенеза. Тем не менее анализ гетерохроний по ним затруднен, поскольку имеющийся материал не пригоден для изучения этих признаков на всех оборотах у каждого экземпляра в качественной выборке. В основном измерения этих признаков удается сделать на одном-двух соседних оборотах.

Для оценки эффекта замедления или ускорения развития используется понятие *широты гете-рохронии*. Для индивидуальных гетерохроний она вычисляется как временная или размерная продолжительность морфогенеза (онтогенеза) особи, соответствующая величине гетерохронного сдвига относительно той стадии или момента в морфогенезе, которые характеризуются средними величинами признака для всей выборки. Первоначальное значение широты гетерохронии вычисляется в размерных величинах (диаметр раковины), после чего оно переводится в число оборотов раковины. Для филогенетических гетерохроний широта вычисляется как интервал между теми моментами в морфогенезе предка и потомка, где зафиксированы среднестатистические значения признака.

Изменчивость скорости морфогенеза является одной основных причин появления внутривидовых морф изменчивости. Их разнообразие разобрано в данной главе, а также ранее на примере рода *Arcticoceras* (Киселев, 2020б), а также аммонитов других семейств (Киселев, Рогов, 2018).

Глава 1.3. Длина жилой камеры

В публикациях, посвященных описанию таксонов юрских аммонитов, весьма редко приводятся сведения об относительной длине жилой камеры (ДЖК) для решения вопросов систематики и филогенетических реконструкций. В ведущих справочниках по палеозойским и мезозойским аммоноидеям (Arkell et al., 1957; Луппов, Друщиц, 1958; Богословский и др., 1962; Wright et al., 1996) ДЖК не упоминается вообще при описании родов и более крупных таксонов. Это означает, что большинство валидных таксонов аммоноидей выделены и диагностировались без учета длины жилой камеры. В более современных справочных руководствах длина жилой камеры приведена в диагнозе семейств и отдельных родов (Howarth, 2013, 2017).

Одним из первых значение последней камеры в раковине аммонитов признал Иоганн Рейнеке, который в описании вида *Nautilus costatus* (=*Paltopleuroceras costatus* (Rein.)) дает указание на ее размер относительно длины оборота (Reinecke, 1818, p. 87).

Первое использование термина «жилая камера» «habitation of the animal» при описании видов наружнораковинных головоногих дано Джеймсом Соверби (Sowerby, 1812, р. 10), хотя он не применял постоянного термина и обозначал жилую камеру разными названиями: «terminal chamber», «outer chamber», «finishing chamber» (ibid.). Первое указание на длину жилой камеры приводится Соверби при описании вида *Ammonites excavatus* (Sowerby, 1818). Позднее указание на длину жилой камеры при описании мезозойских аммонитов использовалось многими авторами (Hyatt, 1877; Waagen, 1875; Buckman, 1881, 1909-1930; Blake, 1905; Arkell, 1939 и др.; Spath, 1927-31; Oppel, 1862; Pompeckj, 1892; Quenstedt, 1886-87; Neumayr, 1871 и др.).

Среди российских исследователей первое указание на ДЖК при описании юрских аммонитов, по всей вероятности, принадлежит С.Н. Никитину (1881, 1884). При характеристике видов рода Amaltheus Никитин (1878) использует понятие «жилая камера», но не дает указания на ее длину ни для рода, ни для входящих в него видов. В более поздних работах он использует длину жилой камеры для характеристики вида Amaltheus lamberti (Никитин, 1881) и рода Cadoceras (Никитин, 1884). Этот признак использовали также в своих описаниях Н.П. Вишняков (Vischiakoff, 1878, 1882), И. Лагузен (1883), А.П. Павлов (Павлов, 1886; Pavlow, Lamplugh, 1892) и А.О. Михальский (1890). Последний изучал изменчивость ДЖК и отметил, что этот признак не является устойчивым для диагностики родов (ibid., с. 286). После этих работ, являющихся классическими, упоминание ДЖК в последующих исследованиях стало широко распространенной практикой. Однако количество таксонов родового и видового ранга, для которых приводится ДЖК, различается у разных исследователей (таб. 1.3.1). В приведенной выборке публикаций 63% авторов указывают ДЖК для менее чем половины описываемых в их монографиях родов. Для видов этот показатель составляет 54%.

П.б.		Роды		Виды				
Публикация	всего	с указанием ДЖК	с указанием ДЖК, %	всего	с указанием ДЖК	с указанием ДЖК, %		
Михальский, 1890	6	2	33	23	3	13		
Крымгольц, Соколова, 1949	28	6	21	90	11	12		
Сазонов, 1957	4	1	25	40	5	13		
Аманниязов, 1962	8	0	0	52	2	3,8		
Михайлов, 1966	5	0	0	38	29	76		
Меледина, 1973	8	4	50	37	21	57		
Князев, 1975	4	2	50	26	19	73		
Меледина, 1977	18	11	61	46	29	63		
Сазонова, 1977	17	2	12	39	5	13		
Митта, 1993	10	4	40	26	15	58		
Митта, 2000б	6	5	83	23	6	26		

Таблица 1.3.1. Использование признака длины жилой камеры (ДЖК) при описании аммонитовых таксонов в некоторых монографиях, посвященных систематике юрских или меловых аммонитов.

Таким образом, указание на длину жилой камеры при описании юрских и меловых аммонитов не является общепринятым правилом. Иногда из-за плохой сохранности, но чаще по причине незначительного таксономического веса этого признака ему не придается большого значения. Однако идея о возможности распознавания видов и филогенетических линий по ДЖК, впервые высказанная еще в позапрошлом веке (Suess, 1865; Haug, 1898), находит свое выражение и у некоторых современных авторов (Митта, 1993, 2005, 2016).

Насколько возможно построение моделей филогенеза и систематики аммонитов с учетом сходства и различий в ДЖК? Очевидно, что ответ на этот вопрос может быть получен лишь после изучения изменчивости этого признака на родовом и видовом уровне². При высоком уровне изменчивости внутри рода и низкой внутривидовой изменчивости ДЖК следует рассматривать как хороший диагностический признак и наоборот. Соотношение различных форм изменчивости может различаться в разных семействах, однако существующие примеры исследований в этом направлении свидетельствуют о том, что внутривидовая изменчивость может быть весьма значительна. Так, уже А. Хайет показал, что изменчивость ДЖК в отдельных видах семейства Arietidae настолько велика, что этот признак невозможно использовать для систематики (Hyatt, 1877, р. 362).

Изучение изменчивости ДЖК в онтогенезе юрских аммонитов (онтогенетическая изменчивость, по Baets et al., 2015) на примере *Cadoceras elatmae* (Nik.) впервые проведено В.И. Бодылевским (1925). Им показано, что у этого вида начиная со стадии аммонителлы и до конечной жилой камеры ДЖК не меняется, вследствие чего «длина жилой камеры является признаком весьма постоянным в индивидуальном развитии». Для поздних стадий развития изменчивость ДЖК показана С.В. Мелединой (1977) для трех взрослых экземпляров *Eboraciceras taimyrense* Meled. Изучение изменчивости ДЖК ювенильных оборотов с применением статистического анализа проведено Н. Ландманом, который отмечает, что коэффициент вариации по данному признаку (7,63) отражает большой диапазон изменчивости (Landmann, 1987), что может быть связано не только с пластичностью данного признака, но и с неполной сохранностью самих жилых камер (Landmann, Waage, 1993).

Дискретная (полиморфная) внутривидовая изменчивость ДЖК предполагается для вида *Amaltheus margaritatus*, у которого в популяции выделяются морфы с широкими сглаженными оборотами и более короткой жилой камерой, и особи с широкими груборебристыми оборотами с более длинной жилой камерой (Hammer, Bucher, 2006).

Несмотря на солидный опыт изучения внутривидовой изменчивости у аммонитов (Baets et al., 2015), до сих пор не получены результаты, которые позволили бы статистически достоверно определить, насколько изменчивость ДЖК является непрерывной или дискретной. Это в той же степени, что и дефицит данных о величине изменчивости, препятствует решению вопроса о таксономической значимости этого признака.

Представляется весьма актуальным изучение изменчивости длины жилой камеры в семействе кардиоцератид (кадоцератины и арктоцефалитины). Эта группа характеризуется высоким морфологическим разнообразием, поэтому представляет интерес выяснить, насколько длина жилой камеры зависит от формы оборотов, пропорций поперечного сечения и других особенностей раковины аммонитов.

1.3.1. Материал и методика

Материалом для данной работы послужили изображения конечных и временных жилых камер, полученные по экземплярам из различных коллекций и публикаций. Основной объем выборки составляют конечные жилые камеры (КЖК). Их распознавание не представляет трудностей, если на раковине присутствует терминальная перегородка, предустьевой пережим и другие признаки (Pompeckj, 1894; Руженцев, 1962; Callomon, 1963). Если же у конечной жилой камеры не сохранился не только устьевой край, но и предустьевой пережим, то измерение угловой длины может быть про-

²Здесь и далее понятие изменчивости используется не только для описания внутривидовых вариаций, т.е. в классическом смысле, но и для изучения вариабельности признака внутри рода. Это связано с тем, что границы палеонтологических видов (в данном случае аммонитов) часто носят условный характер, поэтому не всегда таксоны разного ранга можно надежно отделить друг от друга.

ведено на основе других маркирующих признаков. В частности, у многих кадоцератин на КЖК происходит плавное уменьшение толщины умбиликальной стенки в 1,2-1,7 раза (до 50-80% от максимальной толщины) перед устьем (табл. 3, фиг. 1-3; табл. 4, фиг. 3, 4; табл. 5, фиг. 1, 2). Одновременно изменяется угол умбиликальной стенки: вблизи последней перегородки он почти перпендикулярен плоскости навивания, а вблизи конечного устья имеет небольшой наклон, иногда до 30-40 градусов. Эти признаки позволяют достаточно точно рассчитать близость устьевого края.

Временные жилые камеры (ВЖК), образующиеся на протяжении всего морфогенеза до появления конечной жилой камеры, распознаются труднее, поскольку реже сохраняются целиком. Они использовались для измерения лишь в том случае, если у них сохранялись остатки устья или признаки близости устьевого края.

В данной работе используются несколько критериев и способов коррекции длины ВЖК: 1) длина жилой камеры измерена правильно, если на раковине сохраняется временный устьевой край, симметрично выраженный на боковых латеральных сторонах раковины, имеющий правильные очертания и серповидный изгиб (табл. 3, фиг. 4); 2) для оценки образцов, у которых устьевой край сохранился не полностью, используются референтные образцы хорошей сохранности, которые рассматриваются как норма. Непригодными считаются образцы, у которых ДЖК отличается более чем на 10% (среднее значения коэффициента вариации для видов) в ту или иную сторону от нормы; 3) если вблизи края неполного устья зафиксировано уменьшение толщины стенки раковины, то такой экземпляр считается пригодным для измерения; 4) ДЖК может быть измерена, даже если жилая камера полностью или частично отсутствует, но на фрагмоконе сохраняется умбиликальный шов в виде спиральной линии или полоски. Соответственно ДЖК не сохранившейся жилой камеры измеряется по краю умбиликального шва.

Таким образом, в выборке обязательно присутствуют образцы жилых камер, измеренные с незначительной погрешностью. Небольшие ошибки измерения существуют, но в целом не меняют статистической картины распределения и изменчивости ДЖК.

Для анализа варьирования ДЖК (L°) в данной работе используются следующие параметры:

- 1. Широта варьирования (V°) амплитуда между максимальным и минимальным значением L°. Применяется для таксонов любого ранга как показатель максимальной вариации.
- 2. Средняя широта варьирования (V_i°) амплитуда между среднестатистическими максимальным и минимальным значениями L° . Выражается как сумма стандартных отклонений, вычисляемых отдельно для массивов положительных и отрицательных значений, т.е. $V_i^\circ = S_x^- + S_x^+$. Применяется для таксонов любого ранга как показатель нормы максимальной вариации, исключающий случайные редкие отклонения и выскакивающие варианты. Этот параметр позволяет различать дискретную и непрерывную изменчивость, а также определять кажущуюся дискретную изменчивость, вызванную случайным «дрейфом» значений в небольшой выборке.
- 3. Относительная широта варьирования (V_r) отношение широты варьирования подчиненного таксона к широте варьирования таксона более высокого ранга, выраженное в процентах, например: $V_r = V_{\text{вида}}^{\circ}/V_{\text{семейства}}^{\circ}*100$ или $V_r = V_{\text{рода}}^{\circ}/V_{\text{семейства}}^{\circ}*100$ (возможны любые комбинации). Этот показатель обозначает диапазон перекрытия таксонов по изучаемому признаку.
- 4. Темп варьирования (V_t) отношение максимального значения ДЖК (L^o max) к минимальному (L^o min), взятых из одной выборки значений: V_t = L^o max / L^o min. Это безразмерная величина, обозначающая максимальный масштаб увеличения ДЖК (и соответственно мягкого тела аммонита) в выборке таксона вследствие изменчивости.

Вышеперечисленные параметры удобны для оценки таксономической дистанции между видами или родами.

Изменчивость длины жилой камеры в семействе Cardioceratidae Siemiradzki, 1891 была изучена у 9 макроконховых родов с 4 подродами, принадлежащих к подсемействам Arctocephalitinae Meledina, 1968 и Cadoceratinae Hyatt, 1900. Жилые камеры измерены у 66 видов, из которых только 27 вида имеют выборку, по которой можно судить об изменчивости ДЖК. Из них 5 видов имеют выборку более 10 экз. и три вида, у которых выборка превышает 20 экз. Общее число экземпляров с достоверными определениями составляет 302, из них 215 представлены конечными жилыми камерами (таб. 1.3.2).

Таблица 1.3.2. Длины жилой камеры (L^o) и параметры ее изменчивости у видов, подродов и родов ранних кардиоцератид. Обозначения: ЖК – жилая камера; КЖК – конечная жилая камера; V^o – широта варьирования (в градусах); V_i – относительная широта варьирования (в % от V^o семейства); V_i – относительная средняя широта варьирования (в % от V^o семейства) (из [Kiselev, 2018]).

				значение	Парам	етры изм	енчивос	ти L°
Роды, подроды и виды	N _{обр.}	$N_{\kappa\kappa\kappa}$	по всем ЖК	только для КЖК	V^{o}	V^{o}_{i}	$V_{\rm r}$	V_{t}
CARDIOCERATIDAE Siemiradzki	302	215	268,8	262,7	283	78,3	100	3,06
CADOCERATINAE Hyatt	254	167	272,19	271	283	77,17	100	3,06
Funiferites Kiselev et al.	22	16	276	261	223	131	78,8	2,62
F. allae (Kiselev)	9	5	328,2	326	98	87,33	34,6	1,37
F. patruus (Eichwald)	7	5	301	294	114	74,66	40,3	1,46
F. funiferus (Phillips)	6	6	167,67	167,7	63	38,66	22,3	1,46
Chamoussetia Douville	14	4	248,2	-	205	122,2 8	72,44	2,32
Ch. buckmani Callomon et Wright	7	4	202,43	170	135	115,6	47,7	1,87
Ch. hyperbolicum (Buckm.)	7	0	284,71	-	155	108,4	54,8	1,75
Cadochamousettia Mitta	41	31	272	265,2	196	60,8	69,26	2,03
Cad. subpatruus (Nik.)	8	8	240	240	117	67,9	41,3	1,61
Cad. surensis (Nik.)	8	6	286	274	61	46,9	21,5	1,24
Cad. tschernyschewi (Sok.)	25	17	290	281,6	146	50,6	51,59	1,61
Cadoceras Fischer	174	119	274,7	280,12	240	69,57	84,8	2,47
C. (Rondiceras) milaschevici (Nik.)	38	20	277,4	303	207	75,48	73,1	2,15
Cadoceras s. str.	59	27	302,7	294,4	230	63,6	81,27	2,33
C. (C.) tscheffkini (Orb.)	20	7	268,7	290,2	149	62,7	52,6	1,78
C. (C.) geerzense (Behrendsen)	7	2	317,4	281	82	68,6	28,97	1,29
C. (C.) sokolovi Kiselev	20	8	315	314	145	52,4	51,2	1,53
C. (C.) sublaeve (Sow.)	10	6	314,7	300,3	69	47	24,38	1,25
C. (C.) ex gr. calyx Spath	5	3	285	277,8	82	66,9	28,97	1,37
C. (Paracadoceras) Crickmay	49	42	272,16	273,4	180	62,28	63,6	2,05
C. (P.) elatmae (Nik.)	26	24	258	258,3	180	57,59	63,6	2,05
C. (P.) frearsi (Orb.)	3	2	238,3	252,5	53	42,5	18,7	1,25
C. (P.) anabarense (Bodyl)	6	5	278,6	284,4	60	50,5	21,2	1,24
C. (P.) ex gr. multiforme Iml.	10	8	286,1	282,6	99	49,66	34,98	1,45
C. (P.) quenstedtiforme (Mitta)	4	3	254	245	51	33	18	1,22
C. (P.) suevicum Call. et Dietl	1	1	318	318	-	-	-	-
C. (Catacadoceras) Bodylevsky	30	30	249,6	249,6	140	68,3	49,47	1,82
C. (Cat.) barnstoni (Meek)	8	8	256,6	256,6	72	41,2	25,4	1,33
C. (Cat.) ex gr. infimum Gul. et Kis.	6	6	185,43	185,43	52	32,5	18,37	1,31
C. (Cat.) variabile Spath	7	7	244	244	87	48,3	30,7	1,43
C. (Cat.) catostoma Iml.	2	2	283	283	4	24.5	1,4	1,01
C. (Cat.) nordenskjoeldi Call.	4	4	284,7	284,7	47 174	34,5	16,6	1,18
ARCTOCEPHALITINAE Meledina	41	41	248,24	248,24	174	60,18	61,48	1,93
Arcticoceras Spath	9 3	9	223,7	223,7	61	29,8	21,5	1,29
A. cranocephaloide Callomon	6	3 6	206,6	206,6	38	31	13,4	1,2
A. ischmae (Keys.)	19	19	231	231	32	29,16	11,3	1,15
Arctocephalites Spath			265,7	265,7	142 75	52,96	50,17	1,65
Cranocephalites Spath	12	12	230,5	230,5		33,46	26,5	1,36
Greencephalites Repin	1	1	355	355	-	-	-	-
Eckhardites Mitta	7	7	238,7	238,7	133	80,3	46,9	1,63

Виды со спорным таксономическим статусом (возможные синонимы) и (или) чья выборка недостаточна для изучения изменчивости, объединены искусственно по географическому или морфологическому принципу с указанием на группу.

- 1. Cadoceras (Cadoceras) ex gr. calyx Spath C. (C.) calyx Spath, C. (C.) apertum Callomon, C. (C.) simulans Spath;
- 2. Cadoceras (Paracadoceras) ex gr. multiforme Imlay раннекелловейские кадоцератины Ю.Аляски и С. Канады, такие как С. (P.) multiforme Imlay, С. (P.) glabrum Imlay, С. (P.) comma Imlay, С. (P.) harveyi Crickmay, С. (P.) wosnessenskii (Grewingk) sensu Imlay 1953, part., С. (P.) chisikense Imlay.
- 3. Cadoceras (Catacadoceras) ex gr. infimum Gulyaev et Kiselev C. (Cat.) infimum Gulyaev et Kiselev, C. (Cat.) keuppi (Mitta), C. (Cat.) nageli (Mitta), C. (Cat.) efimovi (Mitta). В эту группу включено несколько близкородственных или синонимичных видов из Среднего Поволжья со сходным или идентичным стратиграфическим положением в объеме верхнего бата (Гуляев, Киселев, 1999; Mitta, 2005; Киселев, Рогов, 2007а, б).

Для отдельных родов изменчивость на видовом уровне не изучалась из-за недостаточности материала. В таких случаях результаты измерений даны для рода в целом. К таким родам относятся следующие:

- 1. Cranocephalites Spath C. vulgaris vulgaris Spath, C. vulgaris var. densicostata Spath, C. vulgaris var. compressa Spath, C. pompeckji (Madsen) var. laevis Spath, C. costidensus (Imlay), C. rotundum (Imlay), C. alaskanus Imlay, C. cf. ignekensis Imlay.
- 2. Arctocephalites Spath A. arcticus (Newton), A. elegans Spath, A. nudus Spath, A. spathi Poulton, A. callomoni Poulton, A. praeishmae Poulton, A. amundseni Poulton, A. kigilakhensis Voronetz.

1.3.2. Вариации ДЖК внутри родов и подродов

Общее распределение ДЖК у среднеюрских кардиоцератид отвечает нормальному (рис. 1.3.1a) и находится в широком интервале значений от 137° до 420°. Среднее значение составляет 268°, поэтому все жилые камеры с меньшей ДЖК могут рассматриваться как короткие, а с большей ДЖК – как длинные. Однако для дальнейшего анализа разнообразия необходимо использовать группировку жилых камер по длине на менее формальной основе.

Разработано несколько классификаций длины жилой камеры аммонитов. Первая из них, учитывающая фактическое распределение, использована для палеозойских аммонитов (Haug, 1898) и включает две группы – бревидомы (Brevidoma) с короткой жилой камерой (180°-360°) и лонгидомы (Longidoma) с длинной жилой камерой (больше 360°). Формальная классификация ДЖК предложена Г.Я. Крымгольцем (1960), который выделил три группы – с короткой ЖК (до 180°), средней (180°-360°) и длинной (больше 360°). Неформальные виды классификаций используют, по возможности, более объективные границы между группами. В классификации Г. Вестерманна (Westermann, 1996) в качестве границ приняты угловые значения ДЖК, относительно которых гидростатические свойства раковины и ориентация устья существенно меняются в ту или иную сторону. Вестерманн выделяет три группы жилых камер по длине: бревидомы (меньше 220°), мезодомы (220°-320°) и лонгидомы (больше 320°). По тем же критериям проведена группировка жилых камер А. Лукенедером (Lukeneder, 2015), однако его система выглядит несколько противоречивой, поскольку содержит пропуски между группами (рис. 1.3.1в, колонка 3).

Объективные границы между группами можно уточнить или проверить по статистическим критериям. На кумулятивной кривой (рис. 1.3.1б) выделяются критические точки (203° и 340°), по которым возможно выделение трех групп: бревидомная (меньше 203°), мезодомная (203°-340°) и лонгидомная (больше 340°). Это деление наиболее близко к классификации Вестерманна, но отличается в силу специфики выбранного материала. Поскольку положение критических точек на кумулятивной кривой рис. 1.3.1б нестабильно и может зависеть от объема выборки, в данной статье используется классификация Вестерманна, разработанная на основе различных моделей гидростатики раковин аммонитов (по Saunders, Shapiro, 1986; Ebel, 1990).

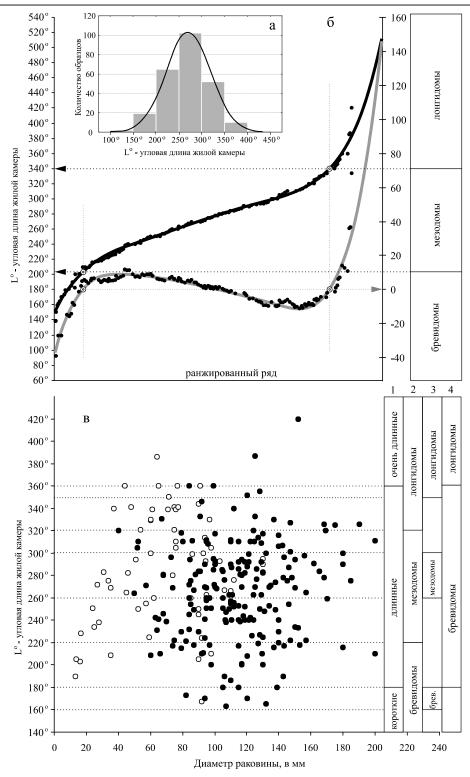


Рис. 1.3.1. Распределение экземпляров кардиоцератид (кадоцератины и арктоцефалитины) по относительной длине жилой камеры. а – частотное распределение; б – классификация жилых камер по критическим точкам ранжированного распределения 273 образцов. Черной линией показана теоретическая кривая ранжированного распределения, серой линей – кривая отклонений значений длины ЖК от теоретических значений линейной регрессии. Критические точки, по которым выделяются границы между бревидомным, мезодомным и лонгидомным классами, обозначены двойными кружками; в – распределение относительно диаметра раковины. Черными кружками обозначены конечные жилые камеры, белыми кружками – временные жилые камеры. Классификации жилых камер (справа) даны по Крымгольц, 1960 (1); Westermann, 1996 (2); 3 – Lukeneder, 2015 (3); 4 – Haug, 1898 (4) (из [Kiselev, 2018]).

Большинство экземпляров изученных кардиоцератид относятся к мезодомной группе (69,2%). Бревидомная и лонгидомная группы имеют примерно равное соотношение и низкое значение – 16,4 и 14,4%. Насколько это распределение отражает внутривидовую изменчивость и связано с таксономическим разнообразием, можно определить, изучив корреляции ДЖК с другими признаками.

Зависимость ДЖК от диаметра раковины в общей выборке полностью отсутствует как в целом, так и в пределах бревидомной, мезодомной и лонгидомной групп (рис. 1.3.1в). Это означает, что никакого морфогенетического тренда, общего для всех изученных кардиоцератид, не существует. Причем отсутствие какой-либо зависимости наблюдается как для конечных жилых камер, так и для жилых камер всех стадий морфогенеза.

Незначительная корреляция наблюдается между ДЖК и относительной высотой или шириной раковины (рис. 1.3.2). Благодаря этому видна тенденция сокращения длины жилой камеры для дискоконических, оксиконических и платиконических раковин и увеличения ДЖК у раковин кадиконического или пахиконического типа. Первые три типа раковин характерны для родов *Chamoussetia*, *Cadochamoussetia*, *Funiferites* и *Arcticoceras*, другие типы раковин более свойственны *Cadoceras*, *Arctocephalites* и *Cranocephalites*. Тем не менее выявленная корреляция настолько мала, что вряд ли может служить доказательством существования зависимости между признаками. Разброс значений ДЖК внутри родов в такой степени высок, что в 8 из 11 изученных родов и подродов наблюдаются экземпляры с жилыми камерами *всех* трех типов, и в 3 из 11 случаев – двух типов (таб. 1.3.3, рис. 1.3.3). И ни один род не обладает жилой камерой только одного типа, что проявляется у большинства родов и подродов кардиоцератид. В едином морфологическом пространстве располагаются *Arctocephalites*, *Cadoceras* s. str., *C.* (*Paracadoceras*), *C.* (*Catacadoceras*), *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia* и *Funiferites*, (рис. 1.3.4). В другом морфологическом поле находятся *Cranocephalites* и *Arcticoceras*.

В этой связи устанавливать таксономическое единство или различия, а также филогенетическую преемственность между таксонами на основе сходства и различия ДЖК практически невозможно. Так же сложно определить преемственность между различными таксонами, исходя из их стратиграфической последовательности и сходства соотношения типов жилых камер (рис. 1.3.3).

Общая форма и пропорции раковины, как известно, влияют на ее гидродинамические качества и соответственно на адаптивные возможности. К таким параметрам принадлежит относительная высота раковины, которая, как показано выше, не имеет выраженной корреляции с ДЖК. Для другого важнейшего параметра геометрии раковины – скорости расширения спирали (whorl expansion rate или W) хорошая корреляция с ДЖК показана для меловых аммонитов и наутилид (Okamoto, 1996), а также девонских аммоноидей (Klug, 2001). Между этими признаками выявлена отрицательная зави-

Таблица 1.3.3. Соотношение экземпляров с разными типами длины жилых камер в различных родах и подродах кардиоцератид (в процентах).

Волу (полнолу)	Ти	пы длины жилых н	камер
Роды (подроды)	бревидомная	мезодомная	лонгидомная
Cranocephalites	45	55	0
Arctocephalites	5,3	84,2	10,5
Arcticoceras	40	60	0
Cadoceras (Catacadoceras)	24	76	0
Cadoceras (Paracadoceras)	10	88	2
Cadoceras (Cadoceras)	4	65	31
Cadoceras (Rondiceras)	17	63	20
Cadochamoussetia	11,2	80,5	8,3
Chamoussetia	35,8	42,8	21,4
Funiferites	27,3	31,8	40,9

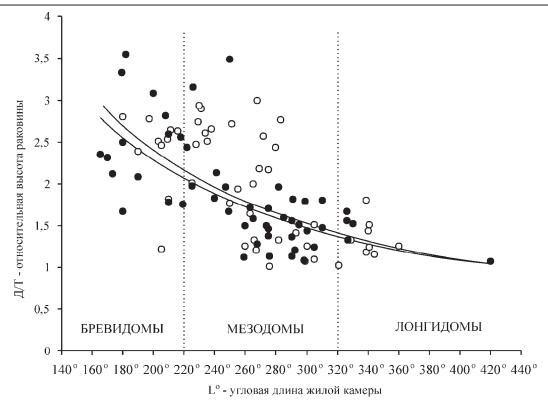


Рис. 1.3.2. Зависимость между относительной длиной жилой камеры и относительной высотой раковины (отношение диаметра раковины к ширине оборота) у кардиоцератид. Черными кружками обозначены конечные жилые камеры, белыми кружками – временные жилые камеры. Линии тренда степенной зависимости даны отдельно для всех образцов ($R^2 = 0.45$) и для конечных жилых камер ($R^2 = 0.5$) (из [Kiselev, 2018]).

симость: ДЖК максимальна у видов с минимальными темпами расширения спирали. У кадоцератин и арктоцефалитин между этими признаками корреляция практически отсутствует (**рис. 1.3.5**). Эти группы характеризуются значениями W в интервале 1,1-1,5, что соответствует очень низкому темпу расширения спирали (Klug et al., 2015, p. 7). Не исключено, что этот диапазон значений в пределах очень низкой скорости расширения спирали слишком мал, чтобы корреляция между W и L $^{\circ}$ могла проявиться. Все примеры отрицательной корреляции этих признаков показаны в широком диапазоне заведомо выше значения W = 1,5 (Okamoto, 1996, fig. 6).

Распределение видов по ДЖК большинства родов и подродов кардиоцератид в целом можно охарактеризовать как эвриморфное, т.е. находящееся в широком морфологическом диапазоне, и изоморфное (перекрывающееся у большинства таксонов). Это свидетельствует об отсутствии выраженных различий надвидовых субтаксонов кадоцератин и арктоцефалитин по данному признаку. Наиболее широко и равномерно перекрываются между собой виды, принадлежащие *Cadoceras* (*Paracadoceras*), *C.* (*Catacadoceras*), *Cadochamoussetia* и *Chamoussetia*, которые занимают середину ранжированного ряда и находятся в основном в мезодомном интервале значений ДЖК (рис. 1.3.6). При этом *C.* (*Catacadoceras*) и *Chamoussetia* расположены как в мезодомном, так и бревидомном интервале значений, а *C.* (*Paracadoceras*) и *Cadochamoussetia* — целиком в мезодомном. Более узкий диапазон значений ДЖК свойствен видам *Arcticoceras*, которые характеризуются значениями в маргинальных областях общего диапазона значений.

Изучение изменчивости длины жилой камеры позволяет оценить, насколько существенна ковариация этого признака с другими особенностями раковины в различных филогенетических линиях. Выше было показано (рис. 1.3.2), что у ранних кардиоцератид в целом ковариация ДЖК с формой оборотов (в виде отрицательной корреляции) достаточно слаба, чтобы ее можно было рассматривать в качестве правила, наряду с другими правилами ковариации признаков раковины аммоноидей (1 и

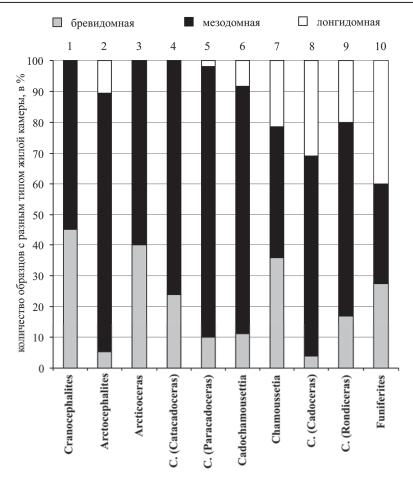


Рис. 1.3.3. Количественное соотношение экземпляров с разным типом жилой камеры у родов и подродов кардиоцератид. Цифрами 1-10 обозначен относительный возраст таксонов, соответствующий их стратиграфической последовательности (из [Kiselev,

2 правила ковариации Бакмена) (Westermann, 1966, 1996). Рассмотрим, как изменялась длина жилой камеры в филогенетическом ряду *Cadochamoussetia-Chamoussetia*, терминальные члены которого обладают дискоконической и оксиконической раковиной. Принято считать, как на основе эмпирических данных (Mitta, 2005; Митта, 2016), так и по теоретическим расчетам (Hammer, Bucher, 2006), что усиление латерального сужения раковины должно сопровождаться уменьшением ДЖК. В целом это правило проявляется в роде *Cadochamoussetia* постепенным уменьшением средних значений ДЖК (наряду с увеличением латерального сжатия раковины) в филеме *Cad. tschernyschewi – Cad. surensis – Cad. subpatruus*: 290° – 279,4° – 240°. Между тем в пределах каждого вида существуют вариации, которые обусловливают существенное перекрытие морфологических полей этих видов (рис. 1.3.8). Жилые камеры *Cad. tschernyschewi* преимущественно мезодомные (86%) и в меньшей степени лонгидомные (14%). У *Cad. surensis* жилые камеры полностью мезодомные, а у *Cad. subpatruus* к этой же группе относится 50% экземпляров, остальные относятся к бревидомной группе.

Раковины *Chamoussetia* характеризуются более оксиконическим и килеватым морфотипом, чем *Cad. subpatruus*, однако средний показатель ДЖК у этого рода выше (248,2°). Это связано с тем, что жилые камеры шамусеттий располагаются во всех группах — лонгидомной (21,4%), мезодомной (42,8%) и бревидомной (35,8%). Длинные жилые камеры характерны в целом для *Ch. hyperbolicum* (Buckm.) (=*Ch. phillipsi* Call. et Wright, pars.), обладающие более вздутым морфотипом раковины (табл. 2, фиг. 1). У *Ch. buckmani* Call. et Wright жилые камеры чаще всего бревидомные (табл. 2, фиг. 3), тем не менее в выборке встречаются и мезодомные формы, с ДЖК до 280° (табл. 2, фиг. 2). По относительной широте варьирования (V_r) изменчивость видов *Chamoussetia* максимальна среди кардиоцератид (таб. 1.3.2).

Аналогичная ситуация наблюдается в роде *Funiferites*: вид *F. patruus* значительно отличается от *F. allae* формой и пропорциями оборотов, однако соотношение в выборке лонгидомных и мезодом-

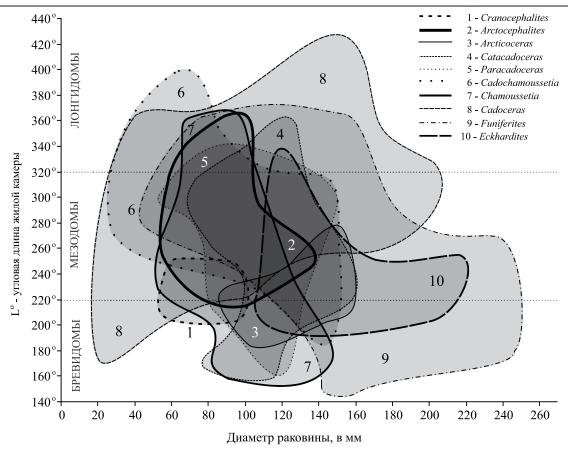


Рис. 1.3.4. Распределение родов и подродов кардиоцератид по угловой длине жилой камеры и диаметру раковины. Каждый таксон характеризуется ареалом в морфологическом пространстве. Положение экземпляров для большинства таксонов показано на рис. 6-8 из [Kiselev, 2018].

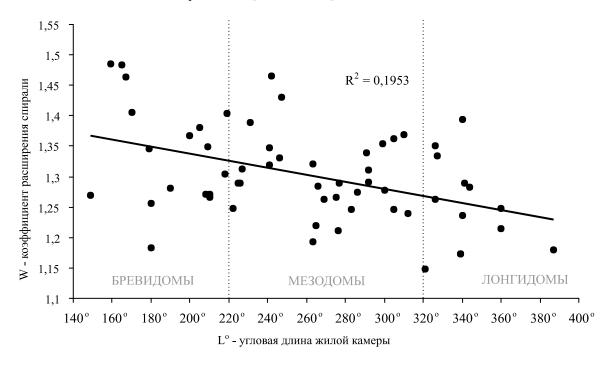


Рис. 1.3.5. Зависимость между угловой длиной жилой камеры и коэффициентом расширения спирали у кардиоцератид (из [Kiselev, 2018]).

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

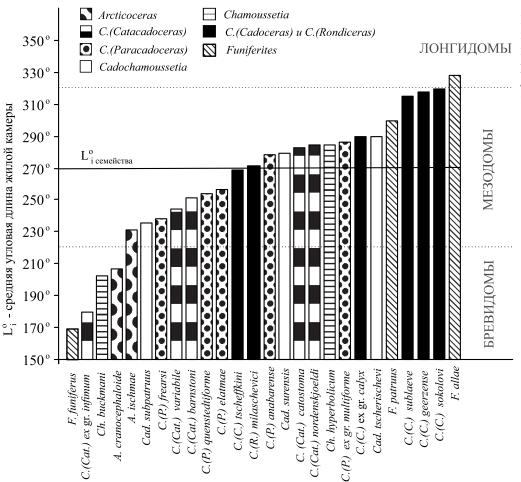


Рис. 1.3.6. Ранжированное распределение видов кардиоцератид по угловой длине жилой камеры (из [Kiselev, 2018]).

ных образцов этих видов почти одинаковое. И только терминальный вид этого рода F. funiferus представлен исключительно бревидомными формами.

В филогенетической последовательности *Cadochamoussetia-Chamoussetia* и роде *Funiferites* правило ковариации ДЖК с высотой оборотов работает противоречиво, поэтому его диагностическая ценность представляется весьма незначительной.

1.3.3. Внутривидовая изменчивость

Особенности внутривидовой изменчивости будут рассматриваться только для видов, которые представлены достаточно большими выборками (таб. 1.3.2). В этих выборках преобладают конечные жилые камеры, поэтому на этом материале можно судить об изменчивости на терминальной стадии развития.

У *С. milaschevici* длина жилой камеры может составлять более одного оборота, тем не менее основная часть выборки взрослых оборотов (кадоцерасовая и терминальная стадии) приходится на мезодомный класс (67% для КЖК). Остальная часть выборки относится к лонгидомному классу (33%). Минимальное значение ДЖК для взрослых оборотов составляет 266°, а максимальное – 397° (табл. 3, фиг. 5). На взрослых оборотах, предшествующих конечной жилой камере, длина ЖК в целом меньше, чем на терминальном обороте, поэтому наблюдается слабая тенденция увеличения длины ЖК в морфогенезе (рис. 1.3.9). Эта тенденция нарушается наличием единичных экземпляров из лонгидомного класса. На средних оборотах, характеризующихся сжатой с боков, иногда дискоконической, раковиной (предкадоцерасовая стадия, по Иванов, 1960) ДЖК значительно короче (до 180 -200°), чем на взрослых кадикоконических оборотах, т.е. в эту стадию жилая камера является бревидомной (40% образцов данной стадии) или укороченной мезодомной (60% образцов) (табл. 3, фиг. 4).

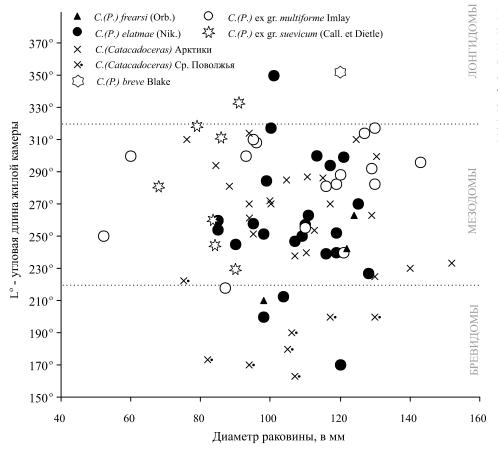


Рис. 1.3.7. Распределение экземпляров различных видов *Cadoceras* (*Catacadoceras*) и *C.* (*Paracadoceras*) относительно угловой длины жилой камеры и диаметра раковины (из [Kiselev, 2018]).

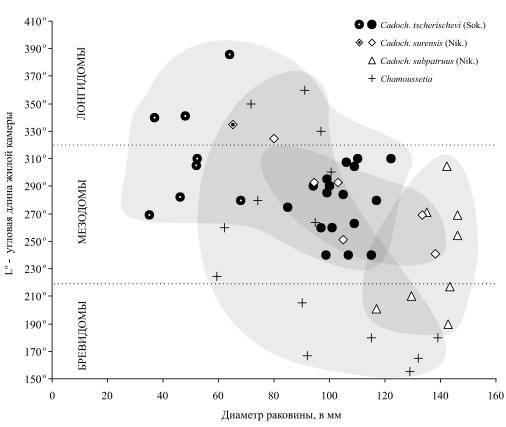


Рис. 1.3.8. Распределение экземпляров Chamoussetia и различных видов Cadochamoussetia относительно угловой длины жилой камеры и диаметра раковины. Точками отмечены временные жилые камеры, сплошными фигурами – конечные жилые камеры (из [Kiselev, 2018]).

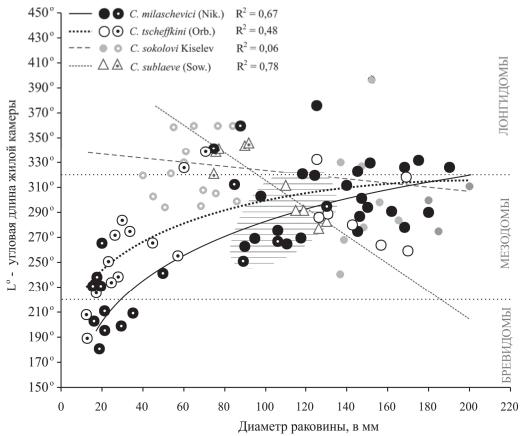


Рис. 1.3.9. Распределение экземпляров различных видов *Cadoceras* (*Cadoceras*) и *C.* (*Rondiceras*) относительно угловой длины жилой камеры и диаметра раковины. Точками отмечены временные жилые камеры, сплошными фигурами – конечные жилые камеры (из [Kiselev, 2018]).

У остальных кадоцератин длина ЖК остается в морфогенезе более или менее постоянной, например у C. elatmae (Бодылевский, 1925), или в той или иной степени незакономерно варьирует. Последнее наблюдается также у C. sokolovi, базального вида в филеме Cadoceras s. str. - C. (Rondiceras) (рис. 1.3.9, табл. 1, фиг. 2-4).

У некоторых кадоцератин, например *С. milaschevici*, проявляется взаимосвязь между размером раковины и ДЖК на конечной жилой камере: наименьшая длина ЖК чаще всего характерна для карликовых особей с относительно высокими пропорциями терминальной раковины (**табл. 3, фиг. 1**), в то время как более крупные, брадигеронтные, особи с относительно широкими оборотами имеют длинную жилую камеру (**табл. 3, фиг. 3; табл. 5, фиг. 4**). Учитывая общий тренд удлинения ЖК с возрастом у *С. milaschevici*, можно предположить, что у карликовых (тахигеронтных) особей проявляется брадиморфия по длине ЖК. Особи с замедленным развитием сохраняют более короткую ЖК, которая ненамного длиннее, чем на предкадоцерасовой стадии. Брадиморфные особи находятся в размерном диапазоне Д = 90-130 мм, представляющим интервал совместной встречаемости тахигеронтных, нормогеронтных и брадигеронтных особей (**рис. 1.3.9**, заштрихованная область перекрытия).

У *С. elatmae* (при среднем значении $L^{\circ} = 258^{\circ}$ – середине нижней половины мезодомного класса) встречаются экземпляры экстремально бревидомные ($L^{\circ} = 170\text{-}200^{\circ}$) и лонгидомные ($L^{\circ} = 350^{\circ}$). В таком распределении не наблюдается корреляции длины ЖК с размером раковины и пропорциями

поперечного сечения (**рис. 1.3.7**). Однако уменьшение длины ЖК отмечается у экземпляров с брадиморфным состоянием скульптуры (**табл. 4, фиг. 1**). У тахиморфных и нормоморфных особей жилая камера, как правило, длиннее и достигает максимальных размеров (**табл. 4, фиг. 2**).

Длина ЖК взрослых оборотов Cadochamoussetia tschernyschewi также весьма вариабельна (рис. 1.3.8). На конечной жилой камере наблюдается тенденция уменьшения ДЖК у относительно высоких раковин (табл. 4, фиг. 3-5), однако выраженной корреляции между этими признаками не найдено. У этого вида для всего морфогенеза прослеживается слабая тенденция уменьшения ДЖК с возрастом: средние обороты располагаются в мезодомном классе (62,5% выборки) и лонгидомном (37,5%), в то время как все измеренные КЖК находятся в мезодомном классе. Наблюдаемая обратная зависимость (r = 0.45) весьма слаба и может быть лучше изучена при более полной выборке. Однако даже и на нашем материале хорошо заметно, что она противоположна той, что описана у С. milaschevici. У Cad. surensis этот же тип зависимости хорошо проявляется даже на незначительном материале: образец на предкадоцерасовой стадии характеризуется лонгидомной ВЖК (табл. 5, фиг. 3), а конечные жилые камеры относятся в основном к мезодомному классу (табл. 5, фиг. 1). При этом у тахигеронтных особей этого вида ДЖК, как правило, длиннее, чем у брадигеронтных, и иногда выходит в лонгидомный класс (табл. 5, фиг. 2). В этой связи логично предположить, что удлинение ЖК у карликовых зрелых особей является проявлением брадиморфоза, т.е. замедления развития, как и в случае C. milaschevici. Если это так, то изменение скорости развития отдельных признаков у разных особей происходит неравномерно: одни признаки развиваются с большей скоростью, другие медленнее, причем в индивидуальных вариациях возможны любые сочетания замедленно и ускоренно развивающихся признаков. У С. milaschevici и Cad. surensis брадиморфия по ДЖК сочетается с тахигеронтностью и тахиморфией по признакам умбилика, в то время как у C. elatmae брадиморфия по ДЖК может происходить одновременно с замедлением развития скульптуры независимо от финального размера раковины.

Обратная корреляция между ДЖК и диаметром раковины выявлена и у *С. sublaeve* (рис. 1.3.9): все экземпляры жилых камер средней стадии морфогенеза относятся к лонгидомному классу, а экземпляры с терминальной раковиной – к мезодомному. Неотчетливо эта тенденция просматривается у *С. sokolovi*: лонгидомными на средних оборотах являются 50% образцов и только 25% для терминального оборота.

Таким образом, видоспецифические черты по ДЖК для отдельных стадий морфогенеза у кадоцератин проявляются редко и неотчетливо. Более надежным признаком является не фиксированное значение ДЖК, а тренд изменения длины жилой камеры в морфогенезе. Он характерен для немногих видов, у которых наблюдается выраженный контраст между формой оборотов на разных стадиях развития. Вариабельность признака у большинства видов настолько высока, что для диагностических целей им пользоваться можно только в отдельных единичных случаях.

1.3.4. Оценка различных типов изменчивости ДЖК

Вариации ДЖК у всех изученных видов кардиоцератид характеризуются в целом непрерывным типом изменчивости. Это свидетельствует о том, что длина жилой камеры не относится к признакам, по которым может проявляться полиморфизм или политипизм. Такое заключение справедливо для видов небольшого объема. Если некоторые виды рассматривать в более широком объеме, вследствие чего их географические ареалы увеличатся, то распределение может стать дискретным. Такую изменчивость будет правильно трактовать как политипическую, как это показано выше на примере арктического вида *С.* (*Catacadoceras*) *barnstoni* и его викариатов из Европейской России.

Дискретная изменчивость ДЖК может быть установлена только у видов с большой широтой варьирования, в выборке которых преобладают варианты с крайними значениями длины жилой камеры. Вследствие этого средняя широта варьирования (V_i) вида может превышать таковую для всего семейства, в то время как по относительной широте варьирования (V_i) этот вид находится заведомо ниже значений семейства (100%). К таким видам относятся *Chamoussetia buckmani, Ch. hyperbolicum* и *Funiferites allae* (**таб. 1.3.2**, **рис. 1.3.10**). В настоящее время преждевременно делать заключение о форме дискретности изменчивости этих видов, поскольку значения их широты получены по небольшим выборкам. Если после изучения ДЖК этих видов по более представительному материа-

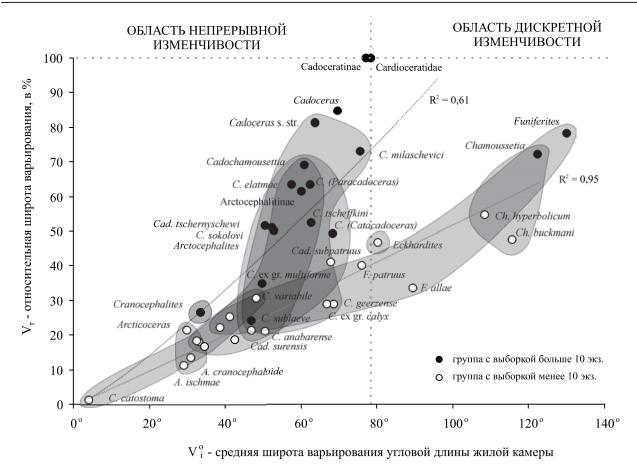


Рис. 1.3.10. Зависимость между разными параметрами изменчивости ДЖК таксонов кардиоцератид. Относительная широта варьирования (V_r) (отношение широты варьирования подчиненного таксона к широте варьирования всех изученных кардиоцератид (подсемейства кадоцератины и арктоцефалитины) в процентах) показывает сравнительную величину изменчивости всех таксонов, при условии, что V_r семейства = 100%. Средняя широта варьирования (V_i^o) (разница между среднестатистическим максимумом и минимумом значений) позволяет выделить таксоны с дискретной изменчивостью, у которых $V_{r \, \text{вида, рода}} > V_{r \, \text{семейства}}$. Роды и подроды обозначены ареалами морфологического пространства. Пунктирной линией показан критический уровень по значению семейства (из [Kiselev, 2018]).

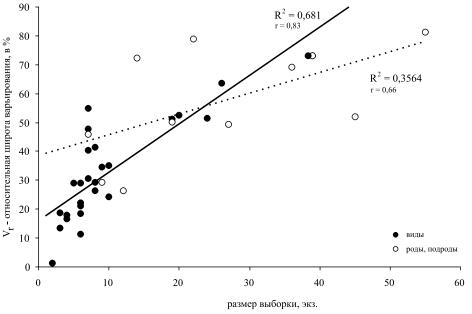


Рис. 1.3.11. Зависимость между величиной изменчивости ДЖК видов и родов кардиоцератид от размера выборки. Показателем изменчивости служит относительная широта варьирования (V_r) – отношение широты варьирования подчиненного таксона к широте варьирования всех изученных кардиоцератид (подсемейства кадоцератины и арктоцефалитины) в процентах (из [Kiselev, 2018]).

лу картина распределения сохранится, можно утверждать, что шамусетиям свойственна реальная дискретность изменчивости (полиморфизм), а не кажущаяся. Насколько велика изменчивость ДЖК у видов кардиоцератид? По коэффициенту вариации (в среднем для видов $C_v = 9,68\%$) она вполне сопоставима с изменчивостью других признаков раковины. В *систематике* ответ на этот вопрос зависит от того, какие критерии видоспецифичности данного признака использует тот или иной автор в своих таксономических построениях. Поскольку в литературе при описании видов или родов до сих пор чаще всего указывается одно фиксированное значение длины жилой камеры в качестве диагностического признака, относительно такого значения вариабельность ДЖК следует считать значительной. Опыт изучения изменчивости у кардиоцератид показывает, что такой подход может быть использован при описании образцов, но совершенно не годится при описании видов и тем более родов.

Для оценки таксономического значения признака наиболее показательным значением вариации длины жилой камеры является относительная широта варьирования (V_r) , выражаемая как процентное отношение амплитуды значений ДЖК рода или вида к амплитуде значений того же признака у семейства. У разных видов V_r может достигать 70%. Наибольшие его значения характерны для C. milaschevici (73%), C. tscheffkini (52,6%), C. sokolovi (51,2%), Cad. tschernyschewi (51,9%), Cad. subpatruus (41,3%), Ch. buckmani (47,7%), Ch. hyperbolicum (54,7%). Для этих видов ДЖК как таксономический признак не может быть использован не только в виде фиксированного значения, но даже выраженный в средних величинах. У остальных видов V_г находится в интервале 1-35%, поэтому, на первый взгляд, использование ДЖК для их диагностики может быть более приемлемым. Однако стоит обратить внимание на то, что группа видов с низким V_r характеризуется и меньшим размером выборки (менее 10 экз.). Между этими двумя показателями наблюдается хорошая корреляция (рис. 1.3.11), следовательно, широта изменчивости многих видов явно занижена и может быть оценена в достаточной мере только после того, как размер выборки достигнет или превысит 10 экз. Вероятно, что после использования более репрезентативного материала относительная широта варьирования видов из второй группы вырастет. Поэтому оценку изменчивости на данный момент времени лучше проводить по видам с наиболее пригодной выборкой.

Размер выборки большинства родов и подродов превышает пороговое значение, обозначенное выше, поэтому V_r , характерный для них, можно считать более близким к реальности, чем у видов. Тем не менее в случае родовых и подродовых таксонов зависимость V_r от выборки существует (**рис. 1.3.11**), поэтому можно ожидать, что истинный диапазон изменчивости некоторых таксонов несколько выше. Наибольшим V_r характеризуется подрод *Cadoceras* s. str. – 81,3%, наименьшим *Cranocephalites* – 26,5%. Остальные роды и подроды находятся в промежуточном интервале значений, от 45% и выше. Это означает, что большинство родов плотно перекрываются друг с другом, вследствие чего уверенно распознаваться по ДЖК не могут.

Относительно палеобиологических концепций, основанных на теоретической морфологии раковины, моделях оценки плавучести и локомоции у аммонитов, наблюдаемая изменчивость у видов кардиоцератид может рассматриваться как достаточно широкая. Этот вывод вступает в противоречие с некоторыми постулатами, на которых основаны те или иные модели теоретической морфологии, или позволяет рассматривать их по-новому. Большинство этих моделей (Truemann, 1941; Saunders, Shapiro, 1986; Ebel, 1990 и др.) сводятся к тому, что длина жилой камеры косвенно влияет на гидростатическую устойчивость раковины, прижизненную ориентацию устья и соответственно на особенности локомоции и образ жизни аммонита. Следовательно, виды, характеризующиеся короткими или длинными жилыми камерами, должны занимать не просто разные, а значительно различающиеся экологические ниши. Как показано выше, изменчивость ДЖК у некоторых кардиоцератид настолько велика, что в популяции одного вида могут присутствовать как бревидомные, так и мезодомные и даже лонгидомные особи. Получается, что вид аммонита объединял различные жизненные формы, отличающиеся разным образом жизни. Следовательно, экологическая ниша аммонитов характеризовалась необычайной широтой и могла включать как планктонные, так и нектонные формы. Такая широта экологической ниши выглядит достаточно экстремальной, поскольку подразумевает низкую специфику образа жизни видов аммонитов со всеми вытекающими последствиями.

Упомянутые реконструкции гидродинамики и гидростатики раковин аммонитов основаны на допущении, что жилая камера аммонитов была полностью заполнена мягким телом. Поэтому ДЖК и длина мягкого тела совпадали, как это наблюдается у современного *Nautilus*. Если это так, то наличие сильной изменчивости у аммонитов может привести к выводам, часть которых являются взаимоисключающими:

- 1. Относительная длина и пропорции мягкого тела аммонитов сильно варьировали внутри вида: максимальная угловая длина мягкого тела могла превышать минимальную более чем в 2 раза (по V_t , **таб. 1.3.2**).
- 2. Особи аммонитов с разными длиной и пропорциями мягкого тела должны вести различный образ жизни, при условии, что существующие модели теоретической морфологии раковины аммонитов являются правильными.
- 3. Виды с незначительной изменчивостью ДЖК были стенобионтными, а с высокой эврибионтными. Показателем низкой изменчивости можно считать широту варьирования ДЖК меньше 100°. При такой изменчивости максимальная длина ЖК (и соответственно мягкого тела) может превышать минимальную не более чем в 1,5 раза (рис. 1.3.12а). В этом диапазоне находятся все виды Arcticoceras и C. (Catacadoceras), а также треть или половина видов из остальных родов или подродов (рис. 1.3.126). Эврибионтными можно считать низкоспециализированные таксоны, характеризующиеся широтой варьирования ДЖК от 100° до 180° и специализированные ($V^{\circ} > 180^{\circ}$). Темпы варьирования в этих группах характеризуют превышение максимальной длины ЖК и мягкого тела над минимальными более чем в 1,5 раза, а у неспециализированных – в 2 раза и выше. К ним относятся все Chamoussetia, большинство Cadochamoussetia и представители других родов и подродов. Минимальным уровнем специализации характеризуется подрод С. (Rondiceras). Поскольку большинство видов (20 из 27) изучено по малочисленным выборкам, скорее всего при их увеличении часть видов перейдет в низкоспециализированную группу. К неспециализированной группе принадлежат виды *C. elatmae* и *C. milaschevici*, для которых также характерно почти тотальное (до 100%) доминирование в аммонитовых комплексах большинства местонахождений нижнего (биогоризонт elatmae) и среднего келловея (биогоризонт milaschevici milaschevici). В этой связи высокая пластичность этих видов может быть связана с отсутствием межвидового конкурентного пресса в аммонитовых сообществах, где они преобладали.
- 4. Если темпы варьирования ДЖК отражают разнообразие длины мягкого тела и как следствие адаптивные возможности, то этим же параметром можно охарактеризовать уровень специализации и широту адаптивной зоны надвидовых таксонов родов и подродов (рис. 1.3.12в). Наиболее специализированными и стенобионтными являются рода арктоцефалитин, в то время как у кадоцератин большинство таксонов неспециализированные. В целом адаптивные зоны родов и подродов кардиоцератид расширяются от байоса-бата к позднему келловею, что можно рассматривать как закономерность. Это означает, что виды кадоцератин занимали различные части адаптивных зон родов или подродов, в то время как у арктоцефалитин виды находились примерно в одной и той же части адаптивного пространства.

Расширение адаптивных зон родов кардиоцератид коррелируется с увеличением размера их ареалов и развитием среднеюрской трансгрессии.

5. Альтернативный вывод: существующие модели гидродинамики и гидростатики раковин аммонитов нуждаются в пересмотре. Вопреки вышеупомянутым концепциям теоретической морфологии, ориентация устья и стабилизационные свойства раковин аммонитов несущественно влияли на их образ жизни и перемену параметров экологической ниши (для видов) и адаптивной зоны (для родов). Следовательно, особи, различающиеся по длине и пропорциям мягкого тела, характеризовались примерно одинаковым образом жизни. Поэтому изменчивость длины мягкого тела и ДЖК не контролировалась стабилизирующими факторами эволюции и соответственно была большой.

Не исключено, что у аммонитов мягкое тело было короче, чем жилая камера, и оно могло перемещаться в ней, как это предполагается в некоторых работах (Monks, Young, 1998; Kröger, 2002). Известно, что мантия у аммонитов могла регулярно открепляться от стенки раковины и перемещаться внутри жилой камеры или растягиваться при неполном откреплении (Doguzhaeva, Mapes, 2015). Соответственно особи аммонитов могли регулировать и менять свою плавучесть и тип локомоции при перемещении мягкого тела внутри жилой камеры. При этом длина мягкого тела была бо-

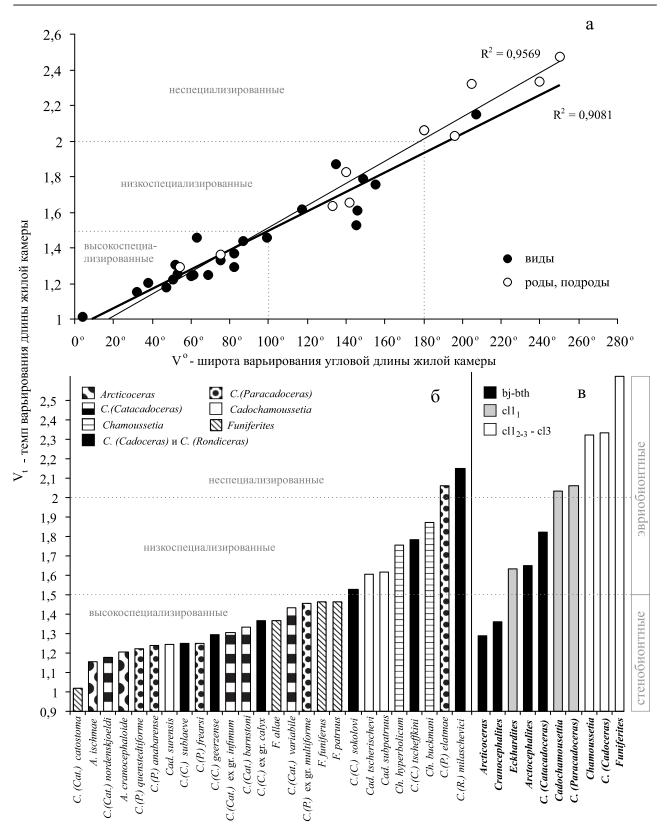


Рис. 1.3.12. Распределение видов и надвидовых таксонов кардиоцератид по темпам варьирования ДЖК: а – зависимость между темпом варьирования и широтой варьирования ДЖК; б, в – ранжированное распределение видов (б) и надвидовых таксонов (в) по темпам варьирования ДЖК и их классификация по уровню специализации. Объяснения см. в тексте (из [Kiselev, 2018]).

лее или менее постоянной, а ДЖК претерпевала значительную изменчивость. Это предположение не противоречит данным, свидетельствующим о возможности перемещения головной части мягкого тела аммонита за пределы устьевого края (Mironenko, 2015).

Объяснить высокую изменчивость длины ЖК аммонитов можно и с помощью другой гипотезы, согласно которой мягкое тело аммонитов по длине превышало размеры жилой камеры, вследствие чего аммониты имели отрицательную плавучесть и принадлежали в основном к бентосной адаптивной зоне (Ebel, 1992, 1993). Соответственно функция раковины была лимитирована, что не могло не сказаться на изменчивости ее параметров.

1.3.5. Длина жилой камеры и систематика ранних кардиоцератид

В ряде публикаций, в которых предлагается новая модель филогенеза кардиоцератид верхнего бата-келловея (Mitta, 2005; Митта, 2016), указание на специфическую длину жилой камеры дано для родов Cranocephalites, Arcticoceras, Greencephalites, Cadoceras, Rondiceras, Paracadoceras, Chamoussetia, Cadochamoussetia, Eckhardites, Platychamoussetia (=Funiferites). Во многом на основании этих представлений о различиях и сходстве длины жилой камеры в разных родах была сформулирована модель «основной "кадиконовой" линии эволюции Cadoceratinae» (Митта, 2016). Согласно предложенной концепции, эта линия представляет филогенетическую последовательность из трех родов, обладающих "длинной жилой камерой": Greencephalites — Cadoceras (включая Rondiceras) — Longaeviceras. От этой филемы в разное время три раза итеративно ответвляются тупиковые ветви кадоцератин с оксиконовой раковиной и "короткой жилой камерой": Eckhardites, Chamoussetia, Platychamoussetia. Тупиковой ветвью, которая, по мнению В.В. Митта, закончила свое развитие в позднем бате, является и род Paracadoceras, который также характеризуется короткой жилой камерой.

Особенности распределения по ДЖК видов, принадлежащих перечисленным родам и подродам, позволяют уточнить диагноз некоторых таксонов, в особенности тех, чей объем является предметом дискуссии. К таким таксонам относится группа видов кадоцератин, сохраняющих ребристость на конечной жилой камере вплоть до конечного устья, близких к Cadoceras barnstoni (Meek.). Здесь эти виды отнесены к подроду Catacadoceras Bodylevsky, 1960 (типовой вид Ammonites barnstoni Meek, 1859). Примерно в том же объеме подрод понимается и С.В. Мелединой (1977, 1999). Другой точки зрения придерживается В.В. Митта (Mitta, 2005; Митта, 2016), воспринимающий эту группу аммонитов как тупиковую ветвь арктоцефалитин в составе рода Paracadoceras Crickmay, 1930 (типовой вид Cadoceras harveyi Crickmay, 1930). В трактовке В.В. Митта объем рода Paracadoceras включает часть видов Catacadoceras Bodylevsky, 1960, emend. Meledina, 1977 и Paracadoceras Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, при этом вид С. elatmae (вместе с другими видами той же филолинии) он относит не только к другому роду, но и к подсемейству (Cadoceratinae). Такое разделение близкородственных видов в разные подсемейства во многом основано, по мнению Митта, на различиях в длине жилой камеры. ДЖК рассматривается автором (Митта, 2016, с. 42) как весьма существенный таксономический признак: «род Paracadoceras, характеризующийся относительно меньшими размерами раковины и жилой камеры, более высоким сечением оборотов, обычно менее грубой скульптурой, часто выраженной и на относительно короткой жилой камере», т.е. "0.5-0.6 оборотов" (Mitta, 2005) или 180-216°. Такое определение кажется весьма странным, поскольку сам автор в более ранней работе (Mitta, 2005) отмечает, что ДЖК типового вида Paracadoceras составляет 7/8, т.е. примерно 315°.

Рассмотрим изменчивость длины ЖК у различных представителей *Cadoceras* (*Catacadoceras*). Большинство имеющихся в выборке экземпляров *Catacadoceras*, как и *Paracadoceras*, по длине жилой камеры располагаются в мезодомном размерном классе. В пределах этого класса ДЖК широко варьирует, как внутри подрода, так и на видовом уровне. Наиболее длинные ЖК характерны для арктических форм — *C.* (*Cat.*) nordenskjoeldi Восточной Гренландии и *C.* (*Cat.*) catostoma Южной Аляски. У других арктических видов *C.* (*Cat.*) barnstoni и *C.* (*Cat.*) variabile средние значения ДЖК несколько меньше (таб. 1.3.2), но в выборке этих видов встречаются экземпляры как с очень короткой, так и с весьма длинной жилой камерой. Это показывает, что длина жилой камеры не является признаком, по которому можно было бы относить эту группу к тому или иному подсемейству или филогенетической линии.

Особняком среди Catacadoceras располагается группа видов из верхнего бата Среднего Поволжья (Нижегородская обл., Мордовия), к которым относятся С. (Cat.) infimum, С. (Cat.) keuppi, С. (Cat.) nageli, C. (Cat.) efimovi. В целом они характеризуются бревидомной ЖК и лишь некоторые экземпляры выходят в мезодомный размерный класс. Статистически это отличает их от арктических Catacadoceras (рис. 1.3.7). Существующая на сегодняшний день небольшая выборка экземпляров с полной ЖК позволяет предполагать, что короткая жилая камера свойственна данной группе не случайно и отражает реальные географические различия, которые не ограничиваются только ДЖК. Об этом свидетельствует тот факт, что в среднерусской группе большинство экземпляров имеют небольшие, иногда карликовые размеры, в то время как арктические формы в среднем достигают более крупного конечного диаметра. Это хорошо видно при сравнении взрослых экземпляров (сохранивших конечные устья) С. (Cat.) infimum и С. (Cat.) barnstoni, видов, обладающих очень близким морфотипом, но отличающихся по размеру (табл. 1, фиг. 1). Морфологическое сходство между ними весьма велико, поэтому в первой публикации, где были изображены эти аммониты, экземпляры из разреза Просек относились к *С.* (*Cat.*) barnstoni (Гуляев, Киселев, 1999, табл. II, фиг. 6). Не исключено, что все среднерусские виды или по крайней мере часть их, выделенные по ограниченному материалу, являются географическими вариациями C. (Cat.) barnstoni, как это предположил Д.Б. Гуляев (2009). Соответственно все среднестатистические отличия в конечных размерах и в ДЖК у арктических и среднерусских форм следует рассматривать как проявление изменчивости.

Вопрос о таксономическом положении *Catacadoceras* из Центральной России может быть решен после изучения дополнительного материала. Тем не менее следует признать, что сходство или различие в длине жилой камеры не должно влиять на выбор в пользу той или иной модели систематики. Это хорошо видно при сравнении распределения *Catacadoceras* и *Paracadoceras* по данному признаку (рис. 1.3.6). На этой картине оба подрода занимают один и тот же диапазон значений независимо от диаметра раковины. В целом по ДЖК оба подрода не различаются, и эта картина не изменится ни при каких субъективных перетасовках видов из одной группы в другую, в зависимости от предпочтений той или иной версии систематики ранних кардиоцератид.

1.3.6. Выводы по главе

Длина жилой камеры у юрских аммонитов сильно изменчива в пределах видов и родов, что существенно ограничивает ее диагностические возможности. Для определения аммонитовых таксонов неприемлемо использовать фиксированные значения ДЖК. Среднестатистические значения этого признака могут иметь таксономическое значение лишь для некоторых видов аммонитов и малопригодны для диагностики родов, подродов и отдельных видов. Соответственно установление родства между таксонами, построение филогенетических реконструкций и моделей макросистематики на основе сходств и различий по ДЖК чревато фундаментальными ошибками.

Более диагностичным является общий тренд изменения ДЖК в морфогенезе отдельных видов. Он лучше выражен у видов с высокой морфологической амплитудой между средними и поздними оборотами. Этот признак изменчив внутри рода, поэтому для диагностики родов также не имеет существенного значения.

Длина жилой камеры слабо коррелирует с морфологическими параметрами раковины, такими как пропорция поперечного сечения и форма оборотов. Вариации ДЖК в пределах вида на отдельных стадиях морфогенеза и в особенности на терминальной стадии слабо когерентны или не когерентны с изменчивостью других признаков раковины. В отдельных случаях изменчивость длины ЖК определяется скоростью морфогенеза, поэтому у брадиморфных и тахиморфных особей ДЖК различны.

Весьма вероятно, что этот признак не имеет существенного значения для формирования гидродинамических и гидростатических свойств раковины аммонитов.

Глава 1.4. Сравнительный морфогенез

Основная цель сравнительно-морфогенетических исследований раковины аммонитов в данной работе — определить характерные различия или сходства в развитии комплекса морфологических признаков у таксонов одного семейства, на основании чего можно было бы разработать типологию морфогенеза. Предполагается, что каждый тип морфогенеза свойствен родственным таксонам, поэтому выделение морфогенетических типов дает основу для более естественной систематики и ключ к распознаванию параллелизмов. Как показано выше (гл. 1.2), последние широко распространены в семействе кардиоцератид.

1.4.1. Методика изучения

Изучение морфологических признаков на разных стадиях развития раковины проводилось с использованием поперечных разрезов и пришлифовок раковин на уровне протоконха, с последующим измерением параметров раковины от полуоборота к полуобороту и анализом изменений следующих шести признаков:

- 1. Относительная высота (rH) оборотов отношение боковой высоты оборота к ширине. Значение rH ниже единицы означает превышение боковой высоты над толщиной и наоборот.
- 2. Диаметр умбилика в процентах (U%) процентное отношение диаметра раковины к диаметру умбилика.

Велоситивные (относящиеся к скорости роста) параметры:

- 3. Скорость роста высоты оборота (Vh) отношение боковых высот последующего полуоборота к предыдущему. Эта величина характеризует степень увеличения вентральной спирали раковины и части мантии аммонита.
- 4. Скорость роста ширины оборота (Vt) отношение ширины последующего полуоборота к предыдущему.
- 5. Пупковая (умбональная) скорость (Vu) отношение диаметров умбилика последующего полуоборота к предыдущему. Характеризует степень увеличения дорзальной спирали раковины и части мантии аммонита.
- 6. Общая скорость роста раковины (Vg) сумма Vh, Vt и Vu. Она корреляционно связана с общими темпами роста мягкого тела, позволяет выявить основные тенденции роста в индивидуальном и сравнительном онтогенезе, а также характеризовать биологическое значение определенных стадий.

Полученные параметры изучались графически в течение онтогенеза. Их анализ включает построение всех линий каждого параметра на одном графике для каждого экземпляра – составление онтогенетического паспорта экземпляра, который позволяет рассматривать онтогенез комплексно (рис. 1.4.1).

1.4.2. Периодизация морфогенеза и онтогенеза

Периодизация морфогенеза и онтогенеза келловейских макроконховых кардиоцератид разработана по паспортам морфогенеза видов, принадлежащих родам Arcticoceras, Cadoceras (включая подроды Catacadoceras, Paracadoceras, Cadoceras, Eichwaldiceras, Rondiceras), Cadochamoussetia, Chamoussetia, Longaeviceras, Dolganites, Lamberticeras, Funiferites. Принципы и терминология периодизации постэмбрионального морфогенеза раковины и онтогенеза кадоцератин разработаны на

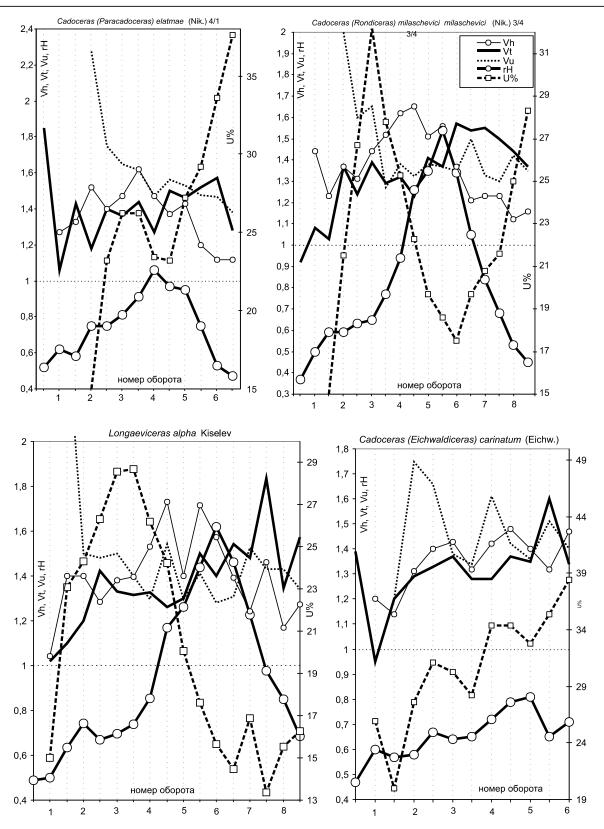


Рис. 1.4.1. Паспорта морфогенеза 4 экземпляров 4 видов кадоцератин. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота. *C. elatmae* − экз. № 4/1, 3/4 (Просек, нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*); *C. milaschevici milaschevici* − экз. № 3/4 (Черменино, средний келловей, зона Jason, биогоризонт medea medea); *L. Alpha* − экз. № ВА/29, ВА/3 (Вотча, средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei), *C. carinatum* − экз. № ЯрГПУ 6/67 (Лукув, верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici).

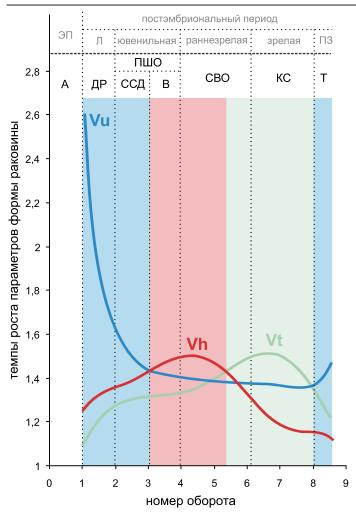


Рис. 1.4.2. Изменение темпов роста раковины кардиоцератид в целом и отдельных параметров раковины (умбилика Vu , высоты Vh и ширины оборота Vt). Кривые роста построены как линии тренда (полиномы) по всей выборке измерений 22 видов и 64 экземпляров, морфогенез которых изучен на поперечных пришлифовках. Морфогенетические стадии обозначены символами: А – аммонителла, ДР – стадия двухслойной раковины, ПШО – стадия первично-широких оборотов, СВО – стадия высоких оборотов, ССД – смена спирального доминирования, КС - кадиконическая стадия, ТС – терминальная стадия.

основе ранее разработанных концепций (Соколов, 1912; Бодылевский, 1925; Иванов, 1960; Киселев, 1996а, 2017). Морфо- и онтогенез вышеперечисленных таксонов разделен на 2 периода и 6 стадий (рис. 1.4.2, 1.4.3).

Стадия аммонителлы. Характерна для конца эмбрионального периода, при котором происходило построение аммонителлы до первичного валика еще до выхода аммонита из яйцевых оболочек и начала постэмбрионального периода, после выхода аммонита из яйца с раковиной, состоящей из протоконха и первого оборота (Иванов, 1971, 1975; Друщиц и др., 1977, 1981; Барсков, 1989). Стадия заканчивалась формированием первого оборота, что характерно для всех аммоноидей.

Завершение стадии сопровождается самым крупным в онтогенезе аллометрическим событием, равным 0,37. Это показывает, что для нее характерны самые критические ростовые параметры во всем онтогенезе. В частности, скорость роста поперечного сечения очень низка и приближается к единице (1,1). Это означает, что ширина и высота оборотов почти не изменились от протоконха до конца первого оборота. В то же время умбиликальная скорость крайне высока (до 3). Причина этого заключается в том, что первичный умбилик, возникающий на первом полуобороте, образуется при навивании оборота на конические углы боковых сторон протоконха, поэтому пупок аномально низкий (15,4%). В конце первого оборота раковина начинает навиваться на предыдущий полуоборот и связь с протоконхом теряет, при этом она вынуждена сильно разворачиваться. Следовательно, основной процесс этой стадии – разворачивание спирали, т.е. усиленный рост умбиликальной спирали и соответственно дорзальной стенки раковины. Сечение оборотов также наиболее низкое в онтогенезе – 0,47-0,55.

Постэмбриональный период начинался в морфогенезе построением первичного валика и заканчивался формированием конечного устья на конечной жилой камере. Момент постройки первичного валика сопровождается замедлением роста поперечного сечения и высокой умбиликальной скоростью. Постэмбриональный период делится на три онтогенетические стадии — 1) личиночную, 2) ювенильную, 3) раннезрелую, 4) зрелую и 5) позднезрелую, которые соответствуют морфогенетическим стадиям — 1) двухслойной раковины, 2) первично-широких оборотов, 3) высоких оборотов, 4) кадиконическая (субтерминальная), 5) терминальная.

Стадия двухслойной раковины (ДР). Соответствует средней части стадии гладкой раковины (первая часть относится к первому обороту) А.Н. Иванова (1960). В раковине, образующейся в эту стадию, внутренний призматический слой отсутствовал (Друщиц и др., 1977), что говорит о неполном функционировании секреционного механизма и мантийного аппарата. В.В. Друшиц предпола-

Таблица 1.4.1. Схема периодизации онтогенеза и морфогенеза у кардиоцератид (по [Иванов, 1960, 1971, 1975; Руженцев, 1962; Киселев, 1996а], с дополнениями).

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТАДИИ									
Личиночная	Ювен	ильная	Раннезрелая	Зрелая	Позднезрелая				
Двухслойной раковины	Смены спи- рального доми- нирования	Вспомогатель- ная	Высоких оборотов	Кадиконическая (субтерминаль-	Терминаль- ная				
1	Первично-ши	роких оборотов	1	ная)					
МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СТАДИИ (ПОДСТАДИИ)									

гал, что отсутствие третьего слоя может быть вторичным и связано с воздействием диагенеза, однако этот факт встречается в разных группах аммоноидей в различных фациях, например у средневолжских дорзопланитид (устное сообщение Е.С. Муравина). Даже если третий слой был, то для исчезновения ему нужно быть аномально тонким, что также говорит о своеобразии секреции. Эта стадия продолжается до конца второго оборота и характеризуется следующими особенностями: 1) скорость роста раковины является наиболее высокой в онтогенезе (рис. 1.4.3а); 2) умбиликальная скорость резко снижается с 2,8 до 1,4, но продолжает оставаться самой высокой из всех последующих стадий (рис. 1.4.3г). Умбилик, однако, продолжает увеличиваться и в конце стадии становится максимальным для ранних оборотов; 2) градиент роста поперечного сечения оборота часто является наиболее высоким в онтогенезе, что говорит о высоких темпах роста; 3) аллометрическое событие характеризуется высоким для постэмбрионального онтогенеза суммарным градиентом (0,14).

Обобщая сказанное, можно отметить, что в эту стадию продолжается разворачивание спирали умбилика, относительный диаметр которого максимален на ранних оборотах. Уникально, что это сопровождается резким ростом скорости высоты оборота, поскольку происходит одновременный рост дорзальной и вентральной спиралей. Как показывают графики, на других стадиях морфогенеза расширение умбилика сопровождается снижением роста в высоту и наоборот. Это происходит, вопервых, потому, что увеличение высоты оборота автоматически уменьшает процентное соотношение умбилика к диаметру, а во-вторых, есть основания считать, что между дорзальной и вентральной стенками оборота существует конкуренция за материал при их росте. Поэтому, если один из параметров растет, то второй замедляется, и через определенное время они меняются местами. Только в стадии двухслойной раковины имеются условия для совмещенного роста пупка и высоты оборота, что ставит ее особняком. В конце стадии должен, по-видимому, произойти какой-то метаморфоз, после чего появится возможность строить третий слой раковины. Учитывая сказанное, можно думать, что эта стадия соответствует стадии вторичной личинки, возможность существования которой у аммонитов была хорошо показана в работе И.С. Барскова (1989, с. 77). Личинка *Cado*ceras обладала уникальными пропорциями раковины и несформированной мантией и, видимо, вела планктонное существование.

Стадия первично-широких оборотов (ПШО). Характеризуется широкими (низкими) оборотами, высокой скоростью роста раковины (и соответственно мягкого тела), завершением формирования механизма секреции трехслойной стенки раковины, отсутствием или слабым развитием скульптуры. Эта стадия делится на две подстадии, которые ранее (Киселев, 1996) рассматривались как самостоятельные.

Подстадия смены спирального доминирования (ССД). Соответствует второй половине стадии гладкой раковины у А.Н. Иванова (1960). Она продолжается с 2 до 3,5 оборота и характеризуется: 1) снижением темпов скорости роста поперечного сечения оборотов в начале стадии до 2,5 оборота, что можно объяснить началом секреции третьего слоя. Поскольку для этого нужна особая перестройка механизма секреции раковины, какое-то время мантии необходимо приспосабливаться к новому типу секреции, что выражается во временном замедлении роста; 2) повышением скорости

роста высоты оборота во второй части стадии; 3) сменой типа спирального доминирования в начале третьего оборота. В этой точке Vh и Vu одинаковы, после чего Vh повышается, т.е. впервые в онтогенезе вентральная стенка раковины и спираль образуются с большей скоростью, чем дорзальная (происходит смена дорзального доминирования на вентральное). Этот момент наступает неодновременно у разных таксонов: на 3,5 обороте у Paracadoceras, 3-3,5 обороте у Cadoceras s. str., Rondiceras, 3 обороте у Eichwaldiceras, 2,5-3 обороте у Longaeviceras, 2,5 обороте у Chamoussetia и Quenstedtoceras.

В эту подстадию завершается разворачивание спирали, характерное для предыдущих стадий, и начинается рост оборотов в высоту. Раковина впервые становится трехслойной и микроструктурно не отличается от раковин взрослых стадий.

Вспомогательная подстадия (ВС). Соответствует стадии первичной скульптуры у А.Н. Иванова (1960) и продолжается с 3,5 по 4±0,25 оборота до первой точки изодиаметрического поперечного сечения, где устьевое отношение равно единице. Для нее характерны резкое увеличение роста оборотов в высоту и появление максимального положительного совмещенного градиента для Vh и гH. При этом скорость роста оборотов в высоту становится пиковой в конце стадии и для всего онтогенеза. Рост оборотов в высоту усиливается уменьшением роста оборотов в ширину (появление ложбины Vt). Подобный механизм способствует усиленному росту оборотов в высоту, поэтому появление его до первой точки изодиаметрического сечения как бы помогает раковине вступить в следующую стадию. Таким образом, функция этой подстадии – ускорение достижения раковиной точки изодиаметрического сечения оборотов, что осуществляется за счет совмещения максимальных положительных градиентов Vh и гH и большой ложбины Vt.

Стадия высоких оборотов (СВО). Это предкадоцерасовая стадия, по Д.Н. Соколову (1912) и А.Н. Иванову (1960). Она находится между первой и второй точками изодиаметрического сечения оборотов, где rH = 1. В этот момент мягкое тело аммонита кардинально меняет свои пропорции, что делает эти точки важными маркерами границ СВО. Для нее характерно: 1) относительный диаметр умбилика минимален в морфогенезе, а относительная высота оборота максимальна (до 1,55). В целом раковина наиболее инволютна в морфогенезе кроме первого оборота, что свойственно, в первую очередь, для *Cadoceras* s. str., *C.* (*Rondiceras*), *Chamoussetia*, *Longaeviceras*. У некоторых таксонов, таких как *C.* (*Eichwaldiceras*) и *Dolganites*, rH зачастую не достигает 1, при этом умбилик не имеет минимального диаметра, однако СВО выделяется по наиболее высокому поперечному сечению; 2) смена типа поперечного роста во второй половине стадии. В этой точке rH достигает пика, Vh = Vt, после чего rH резко падает, т.е. уменьшение относительной высоты оборота происходит одновременно с превышением роста оборотов в ширину; 3) смена типа спирального доминирования:

Таблица 1.4.2. Параметры стадии высоких оборотов (СВО) у родов и подродов келловейских кардиоцератид.

	Границы СВО, проводимые по rH = 1	Длитель- ность СВО (в оборотах)	Момент ми- нимального U	Момент макси- мального гН	Момент смены спирального доминирования	
C. (Paracadoceras)	3,5-4,7	1,2	2		3,7-4,5	
Cadoceras s. str.	4-6	2	5-6,5	5-6,5	6,5	
C. (Rondiceras)	4-6,5	2,5	6	5,5	6	
Cadochamoussetia	2,5-5	2,5	3,5	3,5	-	
Chamoussetia	4-9	5	6	5,5	7-7,5	
Longaeviceras	4-7,5	3,5	4,5-6	4-6,5	5,5-6,5	
Lamberticeras	3-9	6	5,5	- (?7-8)	- (?7-8)	
Funiferites	4-9	6	5,5	7	-	

умбиликальная скорость роста снова превышает скорость роста высоты оборота, т.е. вентральное доминирование сменяется дорзальным; 4) границы стадии, проводимые по точкам изодиаметрического сечения, сопровождаются аллометрическими событиями с высокими суммарными градиентами. Все признаки, применяемые в этой работе, имеют критические значения для морфогенеза: четыре максимальных (Vh, Vt, rH, Vg) и два минимальных (Vu, U); 5) скульптура становится наиболее рельефной во всем онтогенезе; 6) повышение общей скорости роста Vg.

У различных таксонов СВО характеризуется неодинаковым соотношением признаков.

Эта стадия сильно отличается от предыдущих. Кардинально меняются все параметры, и эти изменения носят переломный характер, что говорит о большой важности стадии в онтогенезе кардиоцератид. Трансформация подобного масштаба и важности могла быть связана только с репродуктивными процессами. Возможно, в эту стадию заканчивалось созревание половых продуктов, но не наступило время размножения, поэтому, вероятно, она является предрепродуктивной или раннезрелой. Об этом свидетельствует и общее снижение темпов роста раковины в последующую стадию (рис. 1.4.3а).

Установлено, что у рецентных животных большинства систематических групп рост замедляется или останавливается сразу после созревания половых продуктов (Мина, Клевезаль, 1976, с. 255), что объясняется завершением гистологической дифференциации всего организма, в результате чего ограничивается ростовая потенция тканей (Шмальгаузен 1935, с. 77). Время формирования половой зрелости у большинства животных («переходный возраст») сопровождается временным повышением темпов общего роста, после которого темпы роста замедляются или рост прекращается вообще. Построенная кривая общей скорости роста макроконхов кадоцератин (рис. 1.4.3а) имеет классический вид кривых относительного прироста для различных животных (Шмальгаузен, 1935; Мина, Клевезаль, 1976; West et al., 2001; Vancata et al., 2000), на которых отмечается два этапа высоких темпов роста: в начале онтогенеза (максимальный темп) и в середине. Поэтому повышение скорости роста на СВО служит надежным маркером этапа формирования половой зрелости у кадоцератин. Не исключено, что этот признак можно обнаружить у большинства аммонитов.

Кадиконическая (субтерминальная) стадия (КС). Соответствует кадоцерасовой стадии, по Д.Н. Соколову (1912) и А.Н. Иванову (1960). Она продолжается от 5-6 до 7-8 оборотов после второй точки изодиаметрического сечения оборотов и характеризуется: 1) общим снижением скорости роста раковины (рис. 1.4.3а); 2) доминированием роста оборотов в ширину и формированием кадикона; 3) Vu усиленно растет и значительно превышает Vh, т.е. секреция дорзальной стенки раковины происходит повышенными темпами, что приводит к эволютизации раковины; 4) полным или частичным исчезновением скульптуры; 5) конечное устье простое с коротким и широким вентральным выступом. Основные процессы — вздувание и разворачивание оборотов. Скорее всего, размножение происходило на этой стадии, следовательно, ее можно соотнести со взрослой, зрелой или репродуктивной.

У таксонов с инновативным морфотипом (*Chamoussetia, Stenocadoceras, Funiferites, Lamberticeras*) кадиконическая стадия может отсутствовать, и морфогенез заканчивается СВО.

Терминальная стадия (КС). Включает конечную жилую камеру (КЖК), а в некоторых случаях часть фрагмокона на конечном обороте и даже на предыдущем обороте. Объем стадии определяется 1) доминированием скорости роста умбилика и как следствие 2) разворотом умбиликальной спирали, 3) формированием терминального предустьевого пережима и 4) терминальной апертуры, 5) уменьшением наклона и ширины приумбиликальной стенки, 6) уменьшением метрических размеров (ширины и площади) приустьевого поперечного сечения, которое иногда начинается с середины КЖК. Эта стадия формирует "геронтический" морфотип раковины и обычно не распространяется за пределы КЖК. Поэтому данная стадия соответствует позднезрелой стадии онтогенеза (по Иванов, 1971) или зрелой стадии (по Mignot, 1992). Терминальная стадия у таксонов филолиний с инновативным морфотипом (см. ниже) может сменять непосредственно стадию высоких оборотов, минуя кадиконическую.

Таким образом, морфогенез большинства келловейских макроконховых кардиоцератид можно записать в следующем виде **(таб. 1.4.3)**:

Общая продолжительность морфогенеза у кардиоцератид в основном,не превышает 8,5 оборотов и крайне редко достигает 9 оборотов.

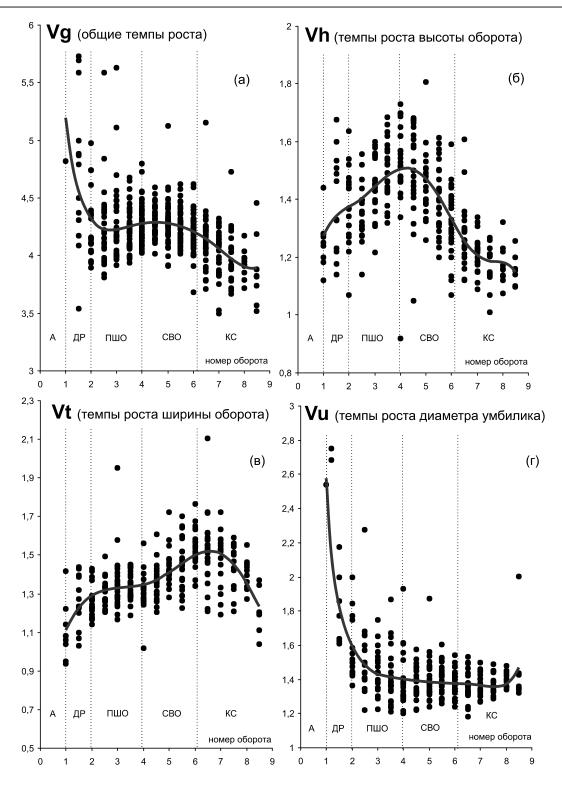


Рис. 1.4.3. Соотношение темпов роста отдельных параметров раковины (умбилика, высоты и ширины оборота) и периодизация морфогенеза и онтогенеза кардиоцератид. Кривые роста соответствуют линиям тренда (полиномам) предыдущего рисунка. Морфогенетические стадии обозначены символами: А – аммонителла, ДР – стадия двухслойной раковины, ПШО – стадия первично-широких оборотов, ССД – подстадия смены спирального доминирования, В – вспомогательная подстадия, СВО – стадия высоких оборотов, КС – кадиконическая стадия. Vg – общие темпы роста, Vh – темпы роста высоты оборота, Vt – темпы роста ширины оборота, Vu – темпы роста диаметра умбилика.

Таблица 1.4.3. Размеры и границы морфогенетических стадий у кардиоцератид келловея. А – аммонителла, ДР – стадия двухслойной раковины, ССД – подстадия смены спирального доминирования, В – вспомогательная подстадия, СВО – стадия высоких оборотов, КС – кадиконическая стадия, ТС – терминальная стадия.

Стадия	A	ДР	ССД	В	CBO	КС	TC
Объем стадии	1	1	1-1,5	0,5-1	1,5-2	3-4	0,5-1
Номер оборота, где стадия заканчивается	1	2	3-3,5	4	5,5-6,5	7-8	7,5-8,5

1.4.3. Разнообразие морфогенетических типов

Морфогенез различных таксонов кардиоцератид различается по характеру изменений гН и U.

Изменения относительной высоты оборотов rH (рис. 1.4.4). Высота оборотов заметно меняется в морфогенезе многих таксонов, при этом общий ход динамики этого признака может иметь таксономическое значение как для родов, так и для видов. Для систематики наибольшее значение имеют положение в морфогенезе и различные характеристики стадии высоких оборотов, выделяемой по rH. Высота ранних и поздних оборотов у большинства таксонов кардиоцератид имеет существенно меньшее значение. Видоспецифическими признаками кардиоцератид, связанными с динамикой rH в онтогенезе, являются преимущественно 4 признака: границы и продолжительность СВО, точка и значение максимального rH (таб. 1.4.4).

Ключевая характеристика СВО – значение гН, которое максимально не только для самой стадии, но и по отношению ко всей продолжительности морфогенеза (гНтах). Этот параметр значительно изменяется на протяжении бата и келловея и характеризует общий филогенетический тренд развития кардиоцератид от *Arcticoceras* до *Lamberticeras*. На протяжении батского века гНтах уменьшается, а в келловейское время непрерывно увеличивается как в генеральной последовательности кардиоцератид, так и в итеративных ветвях, одной из которых является филолиния, заканчи-

Таблица 1.4.4. Параметры стадии высоких оборотов (СВО) у видов кардиоцератид бата и келловея.

Виды кардиоцератид		СВО					Максимальное rH	
		ницы, в	оборота	х /мм	длина	номер	значение	
		ранняя		Р	(в оборотах)	оборота		
A. ishmae (Keys.)	3,6	7,6	7,3	157	3,7	5	1,23	
C. (Cat.) infimum Guyaev et Kiselev	3,7	12,7	5,9	35	2,2	5,5	1,12	
C. (P.) subtenuicostatum Voronetz – С. Сибирь	3,9	9,14	5,6	31,6	1,7	4,5	1,1	
C. falsum Voronetz – С. Сибирь	4,1	10,2	5,8	30	1,7	5	1,09	
C. (P.) anabarense Bodyl. – С. Сибирь	4,3	11,2	5,5	27	1,2	4,5	1,04	
C. (P.) elatmae (Nik.)	4,4	11,3	4,6	20	0,2	4,5	1,01	
C. simulans Spath	3		4,5		1,5	3,5	1,19	
Cadoch. tschernishewi Sokolov	3,7		5,2		1,5	4,5	1,12	
Cadoch. surensis (Nik.)	3		5,6		2,6	4,5	1,2	
Ch. chamousseti (Orb.)	4,3		8		3,7	5,5	1,6	
C. (C.) tolype Buckm.	5		5		0	5	0,98	
C. (C.) emelianzevi Voronetz – С. Сибирь	4		5,6		1,6	5	1,12	
C. (C.) proniense Sasonov	5		6		1	5,5	1,07	
C. (C.) geerzense (Behr.)	4,3	10	5,8	35,8	1,5	5	1,09	
C. (C.) tcheffkini (Orb.)	4,5	8,3	6,5	38,9	2	5,5	1,23	
C. (R.) milaschevici milaschevici (Nik.)	4,2	6,1	6,2	41,4	2	5,5	1,41	
C. milaschevici pura Vor. (C. voronersae Freb., H) – А. Кан.	4,4		6,6		2,2	5,5	1,55	
C. (Pr.) arcticoides (Kiselev et Meledina)		10		39			1,24	
L. praestenolobum Kiselev et Meledina	3,7	7	5,8	48	2,1	4,5	1,28	
L. alpha Kiselev	4,2	8	7,2	82	3	5,5	1,62	
L. lahuseni Bodyl.	4		6,9		2,9	5,5	1,57	
L. nikitini (Sokolov)	3,7	7	7,2	80	3,5	5,5	1,48	
L. henrici (Douv.)	3,3	6,9	7,2	147	3,9	5	1,63	
F. funiferus (Phill.)	4		8		4	5,5	2,18	

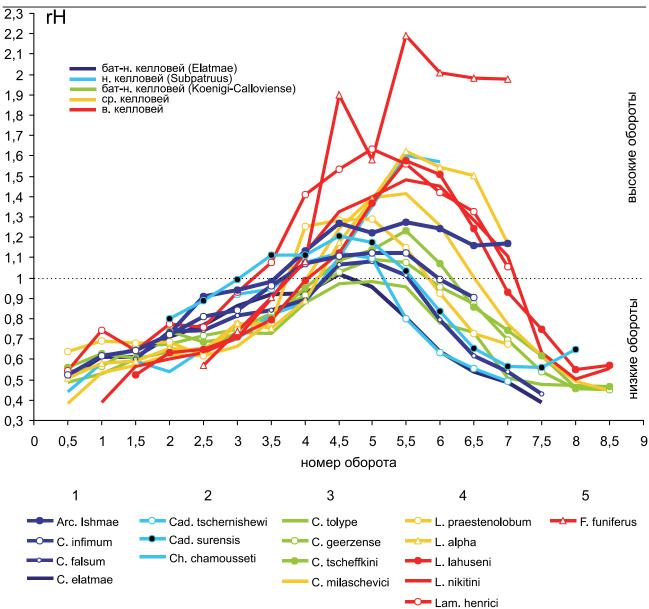
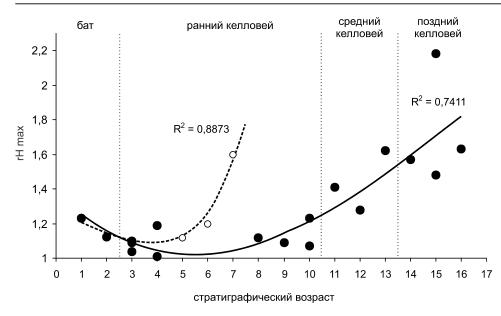


Рис. 1.4.4. Разнообразие морфогенеза раковины по относительной высоте оборота (rH) у кардиоцератид. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота.

вающаяся родом *Chamoussetia* (**рис. 1.4.5**). Выявленная тенденция позволяет различать архаичные и инновативные значения этого признака и в общих чертах характеризовать возраст таксона.

Высокие значения rH достигаются независимо таксонами с архаичным морфотипом. Главный механизм повышения rH сводится к удлинению продолжительности СВО в филогенезе, что подтверждается высокой корреляцией этих признаков как на уровне таксонов (по среднестатистическим значениям), так и особей (рис. 1.4.6а, в). Очевидно, изменение пропорций поперечного сечения раковины не может совершиться мгновенно и требует времени для изменения формы мягкого тела. Поэтому, чем раньше начинается СВО и чем она продолжительней, тем больше возможности для образования высокого поперечного сечения.

Увеличение продолжительности СВО в филогенезе может осуществляться за счет разнонаправленных сдвигов границ стадии: ранняя граница обычно сдвигается назад, к началу морфогенеза, а поздняя граница вперед. Между тем расширение СВО может происходить и за счет только одной из границ. Среди кардиоцератид чаще всего происходил сдвиг поздней границы у различных видов,



1.4.5. Изменение Рис. максимальной относительной высоты оборотов (rH) в стратиграфической последовательности кардиоцератид бата и келло-Стратиграфический возраст обозначен цифрами, отображающими положение видов в общей последовательности дов от Arcticoceras ishmae до Lamberticeras henrici. В данную последовательность включены только виды, морфогенез которых изучен на поперечных пришлифовках (см. таб. 1.4.4).

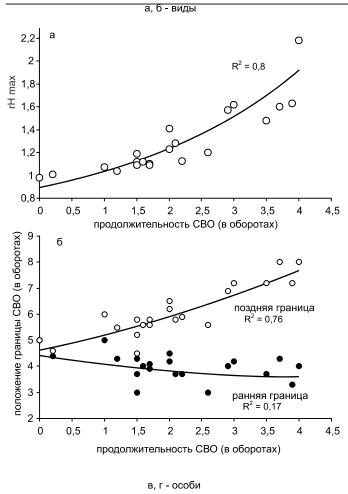
- общая последовательность кардиоцератид (Arcticoceras - Lamberticeras)
- О малая последовательность кардиоцератид (Arcticoceras - Chamoussetia)

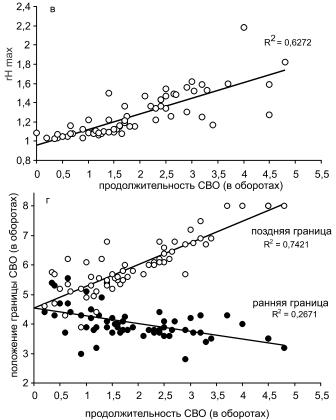
т.е. филогенетически (**рис. 1.4.66**) или у различных особей в рамках внутривидовой изменчивости скорости развития (**рис. 1.4.6г**). Это свидетельствует о том, что расширение CBO чаще всего осуществлялось через замедление развития (брадигенетически у видов и брадиморфно у особей).

Филогенез большинства филолиний кардиоцератид может быть описан как процесс прямо пропорционального когерентного изменения высоты оборотов и продолжительности СВО (рис. 1.4.7). В батском веке переход от арктоцефалитин к кадоцератинам сопровождается уменьшением значений обоих этих параметров, что приводит к нивелированию СВО в морфогенезе. В роде Arcticoceras СВО может занимать не меньше половины общей длины морфогенеза, в то время как у базальных раннекелловейских Paracadoceras она составляет у отдельных видов 0,6 оборота (около 7-8% длины морфогенетического цикла). В келловее возникает противоположная тенденция удлинения СВО и высоты оборота, которая сходным образом и независимо осуществляется в нескольких филогенетических линиях, которые приводят к появлению терминальных таксонов Chamoussetia, C. (Rondiceras), Funiferites и Lamberticeras и нескольких промежуточных (рис. 1.4.7). Темпы этих изменений в различных филолиниях примерно одинаковы, что свидетельствует о том, что выявленная тенденция является кардинальным направлением эволюции кардиоцератид в келловее, которая привела к формированию инновативного оксиконического или дискоконического взрослого морфотипа и сопровождалась утратой кадиконической стадии.

Корреляционное соотношение длины СВО и rHmax меняется стратиграфически почти синхронно в разных филетических линиях кардиоцератид, что делает эту корреляционную пару весьма надежным маркером возраста (рис. 1.4.8). Общая равномерность картины распределения нарушается в нескольких местах трехмерной диаграммы, где соседствуют разновозрастные таксоны с близком морфотипом, например Longaeviceras и Chamoussetia, но в целом эти отклонения не меняют картину принципиально. Она может быть использована для определения возраста кардиоцератид в особенно сложных случаях, например для арктических разрезов, где встречаются только эндемичные кардиоцератиды. Например, слои с С. doroschini (Eichw.) из разрезов Южной Аляски разными авторами датировались по-разному: нижним келловеем (Callomon, 1984b) или средним келловеем (Imlay, 1953). Изучение лектотипа вида (табл. 47, фиг. 4), у которого видно поперечное сечение, позволило установить длину СВО (2,6 оборота) и rHmax (1,28). Соотношение этих параметров соответствует верхней зоне нижнего келловея (рис. 2.4.7) и позволяет датировать экземпляр хронозоной Коепіді.

Изменения умбиликального диаметра (U%-тренд). Все разнообразие морфогенеза умбилика у макроконховых кардиоцератид можно свести к 2 основным типам – градуальному и сальтативно-





му, характеризующим U%-тренд на протяжении всего морфогенеза (от ранних к поздним оборотам), и двум подтипам — восходящему и нисходящему, определяющему U%-тренд только на поздних оборотах (рис. 1.4.9).

Градуальный тип (по Киселев, 1996б). Относительный диаметр умбилика изменяется плавно от ранних оборотов к поздним либо в сторону расширения (восходящий подтип) или сужения (нисходящий подтип). На стадии высоких оборотов изменения в динамике U слабо выражены или не выражены вообще. Градуальный тип свойствен в основном более древним, батским или раннекелловейским, таксонам, в первую очередь Arcticoceras, C. (Catacadoceras) и C. (Paracadoceras), поэтому он является архаичным.

Сальтативный mun. Умбиликальный диаметр изменяется скачкообразно (сальтативно) от ранних стадий морфогенеза к поздним. На ранних стадиях происходит быстрое наращивание диаметра и на ювенильной он является максимальным в онтогенезе. После этого происходит резкое сужение умбилика и на стадии высоких оборотов он становится почти таким же узким, как и на первом обороте. На взрослых оборотах умбилик опять разворачивается. Таким образом, ювенильные обороты при таком типе изменений U являются эволютными, а на СВО – резко инволютными. СВО, следовательно, ярко выражена в поведении U. Сальтативный тип появляется не раньше середины раннего келловея (фаза Koenigi) и свойствен таксонам, произошедшим от C. (Paracadoceras), поэтому он является инновативным. Особенно ярко он выражен у таксонов с инновативным морфотипом всей раковины. У раннекелловейских Chamoussetia ювенильная раковина является наиболее эволютной по сравнению с остальными более молодыми и продвинутыми таксонами, причем значение U% сходно с таковым взрослых оборотов С. (Paracadoceras).

Рис. 1.4.6. Межвидовые (фиг. а, б) и внутривидовые (фиг. в, г) вариации продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) и ее связь с другими параметрами: максимальной относительной высотой оборотов (rH-max) (а – у видов, в – у особей) и положением ее границ у видов (б) и особей (г). Диаграммы для видов построены на основе таб. 1.4.4.

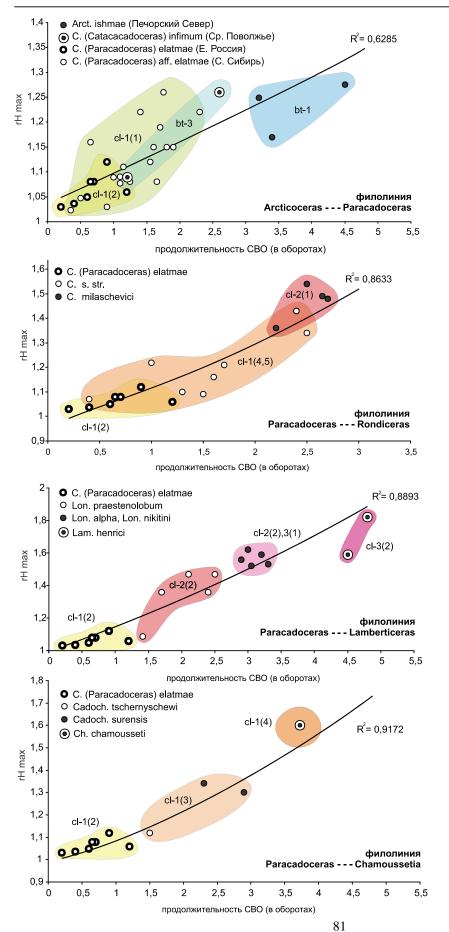


Рис. 1.4.7. Когерентные изменения максимальной относительной высотой оборотов (rH-max) и продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) в нескольких филолиниях кардиоцератид. Линия тренда сопровождается стрелкой, указывающей направление филогенеза. Возраст таксонов обозначен символами. Маркеры экземпляров таксонов, близких или одинаковых по стратиграфическому возрасту, обозначены цветными ареалами.

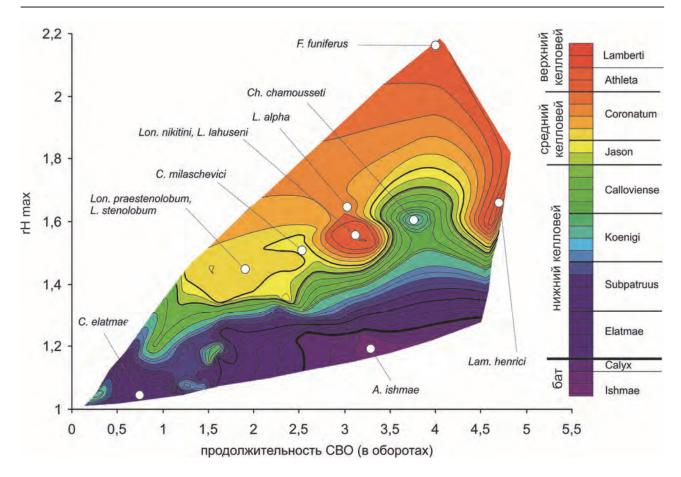


Рис. 1.4.8. Зависимость между ключевыми морфогенетическими параметрами раковины (продолжительность стадии высоких оборотов – СВО и максимальная относительная высота оборота – rH-max) и стратиграфическим возрастом кардиоцератид бата и келловея. Картина распределения построена на основе изучения морфогенеза бореально-атлантических таксонов (66 экз. 22 видов кардиоцератид), чей возраст надежно установлен относительно инфразональной биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России. В пространстве признаков показано положение ряда ключевых таксонов.

Сальтативный ход морфогенеза умбилика может привести к его расширению на взрослых оборотах (восходящий U%-тренд) или сужению (нисходящий U%-тренд). Сальтативный восходящий U%-тренд приводит к вторичному увеличению степени эволютности раковины и свойствен филолиниям с *Cadoceras* s. str. и *Longaeviceras*. При сальтативном нисходящем U%-тренде вторичной эволютизации не происходит и в морфогенезе сохраняется только ранний максимум эволютности. Его положение в морфогенезе может быть разным у различных таксонов: у одних он остается на ювенильной стадии (*Chamoussetia, Funiferites*), у других перемещается на средние обороты. Последний случай свойствен таксонам, у которых стадия высоких оборотов отсутствует (*C. (Eichwaldiceras), Dolganites*), не выражена или составляет большую часть морфогенеза (*Lamberticeras*).

Разница между нисходящим и восходящим U%-трендами лучше различима на картине распределения U% относительно диаметра раковины (**puc. 1.4.10**), в то время как разница между градуальным и сальтативным U%-трендами более заметна при использовании номера оборота в качестве временной шкалы морфогенеза (**puc. 1.4.9**)

Таким образом, по соотношению типов и подтипов морфогенеза умбилика можно выделить 4 комбинации, которым соответствуют группы таксонов (таб. 1.4.5, рис. 1.4.10).

Между этими категориями возможны переходы. Переходный тип наблюдается в основном в морфогенезе отдельных особей, у которых U%-тренд в целом имеет горизонтальный наклон и отличается неустойчивой динамикой, промежуточной между градуальным и сальтативным типами. В филолинии *C.* (*Paracadoceras*) – *Chamoussetia* таким таксоном является *Cadochamoussetia*. Переход-

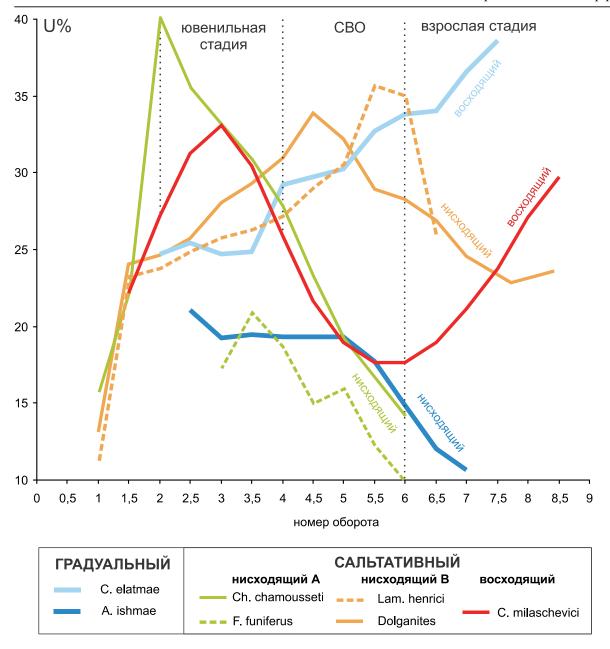


Рис. 1.4.9. Типы морфогенеза у кардиоцератид по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра развития использован номер оборота.

ный тип также характерен для *Cadoceras* gr. *calyx-apertum* и некоторых особей *C.* (*Eichwaldiceras*), тем не менее по сравнению с градуальным восходящим типом U%-тренд особей таких таксонов выглядит нисходящим (**puc. 1.4.10**). Неустойчивая динамика U может быть объяснена тем, что архаичный градуальный тип морфогенеза у вышеуказанных таксонов оказался дестабилизированным, а новый сальтативный еще не сформированным.

Филогенетически исходным для кардиоцератид является градуальный нисходящий U%-тренд, характерный для раннебатских *Arcticoceras*. В позднем бате он еще был свойствен для группы *Cadoceras* gr. *calyx-apertum*. В это же время формируется градуальный восходящий U%-тренд у *C.* (*Catacadoceras*), который сохраняется в раннем келловее у *C.* (*Paracadoceras*). В конце раннего келловея возникает сальтативный U%-тренд независимо в различных филолиниях – в одних таксонах

Таблица 1.4.5. Особенности морфогенеза умбилика у кардиоцератид бата и келловея.

			U% -тренд на взрослой стадии морфоргенеза			
			восходящий	нисходящий		
1 X		градуальный	C. (Catacadoceras) C. (Paracadoceras) Cadoceras gr. falsum	Arcticoceras Cadoceras gr. calyx-apertum		
а всех стадиях морфогенеза	тативны ове	пик эволютности на ювенильной стадии	Cadoceras s.str. C. (Rondiceras) C. (Protolongaeviceras)	Cadochamoussetia Chamoussetia Funiferites		
H and		пик эволютности на СВО	C. (Protostenocadoceras) Longaeviceras Stenocadoceras gr. stenoloboide	C. (Eichwaldiceras) Dolganites Lamberticeras Stenocadoceras striatum		

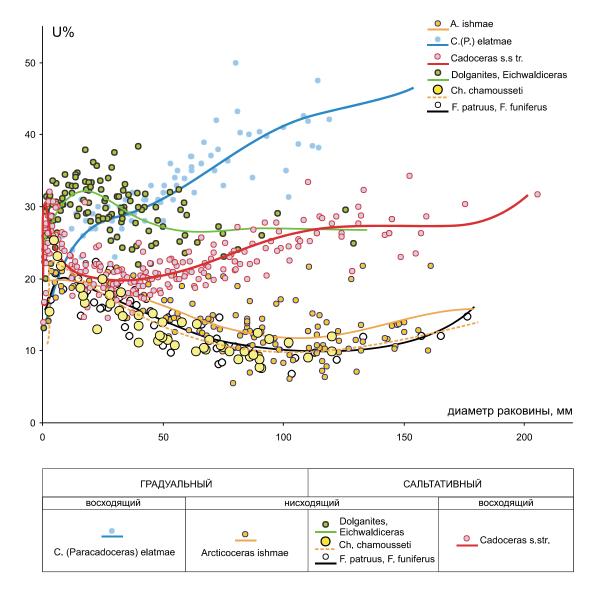


Рис. 1.4.10. Типы морфогенеза у кардиоцератид по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра развития использован диаметр раковины.

он является восходящим, в других нисходящим (**рис. 1.4.11**). Таким образом, U%-тренд – это важнейший таксоноспецифический признак, пригодный для диагностики групп родового и подродового ранга, а в отдельных случаях филолиний.

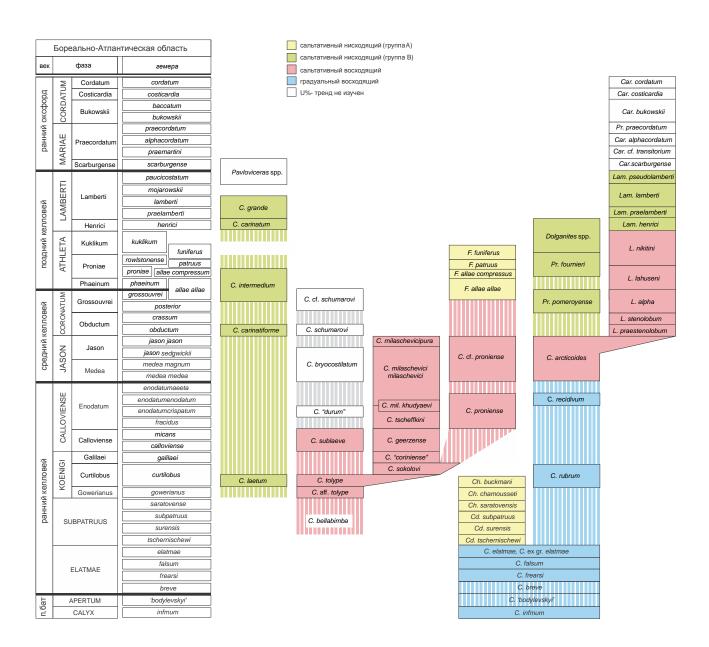


Рис. 1.4.11. Типы морфогенеза умбилика (обозначены заливкой разного цвета) в филогенетических линиях аммонитов семейства Cardioceratidae, сформировавшихся в Бореально-Атлантической биохореме в позднем бате, келловее и раннем оксфорде.

Глава 1.5. Филогения и систематика поздних Arctocephalitinae

Аммониты подсемейства Arctocephalitinae Meledina, 1968 имеют большое значение для стратиграфии морского бореального байоса, нижнего и среднего бата на большей части Панбореальной надобласти, включая Восточную Гренландию, центральную и северную части Европейской России, Новую Землю, Землю Франца-Иосифа, Шпицберген, Северную Сибирь (бассейн р. Лены), Северо-Восточную Сибирь и Дальний Восток (побережье Охотского моря), Арктическую Канаду (Канадский Арктический архипелаг, Юкон) и Северную Аляску. Терминальный верхний байос, нижний и средний бат характеризуют роды Arctocephalites Spath, 1928 и Arcticoceras Spath, 1924. Несмотря на то, что систематике и эволюции этих родов посвящено немало публикаций (Spath, 1932; Меледина, 1973, 1987, 1994; Callomon, 1985; Киселев, 2020а,б), до сих пор существуют трудности в распознавании таксонов видовой группы (видов и подвидов), в первую очередь для рода Arcticoceras. Проблемы систематики арктоцефалитин обусловлены комплексом причин, из которых на первое место можно поставить недостатки в стратиграфической и палеонтологической изученности материала из различных районов Гренландской провинции, главным образом из Восточной Гренландии.

Гренландская палеобиогеографическая провинция по распространению аммонитов была выделена С.В. Мелединой (1983) первоначально для келловея (включая часть верхнего бата в современном понимании), а впоследствии и для бата (Меледина, 1994, 2001; Захаров и др., 2003). В среднеюрское время эта провинция составляла часть Панбореальной надобласти и включала в основном высокобореальные регионы, расположенные в пределах Бореальной (Арктической) области. К ним в первую очередь относятся Восточная Гренландия (типовой регион, по [Захаров, 2005]), шельф Северного и Баренцева морей, Шпицберген. В байосе и бате, когда гренландский центр видообразования аммонитов проявлял наибольшую активность и гренландская фауна характеризовалась высоким инвазионным потенциалом (здесь: глава. 2.5.1), в состав Гренландской провинции входили и регионы, вошедшие позднее в Восточно-Европейскую провинцию Бореально-Атлантической области (Печорский Север, центр Европейской России). В раннем келловее Гренландская провинция сильно сократилась в размерах и ограничилась типовым регионом и западной частью Баренцева моря, включая Шпицберген. В среднем и позднем келловее гренландский центр видообразования аммонитов утратил свою активность, вследствие чего Гренландская провинция закончила свое существование как самостоятельная биохорема, а регион Восточная Гренландия вошел в состав Бореально-Атлантической области (см. разд. 2.5). Наибольшим ареалом эта провинция отличалась в середине средней юры (поздний байос-бат), когда в ее составе находилась часть Европейской России. В байосе и раннем бате гренландская аммонитовая фауна характеризуется только подсемейством Arctocephalitinae, а начиная со среднего бата в Восточной Гренландии появляются первые представители подсемейства Keppleritinae, которые уже в позднем бате встречаются в большинстве регионов данной провинции (Восточная Гренландия, Шпицберген, Европейская Россия).

Несмотря на то что развитие аммонитов в Гренландской провинции проходило в средней юре единообразно на всей территории, существуют проблемы увязки аммонитовых шкал байоса и бата различных регионов. Сложность корреляции этих шкал связана не только с неодинаковой изученностью и качеством разрезов различных территорий. Нет уверенности в том, что аммонитовая шкала средней юры типового региона (Восточная Гренландия), разработанная Дж. Калломоном, включающая зональную шкалу (Callomon, 1959) и инфразональную шкалу (Callomon, 1993), может быть без изменений использована как единый провинциальный стандарт для всех регионов.

Существуют серьезные трудности распознавания биогоризонтов гренландской шкалы за пределами Восточной Гренландии как по субъективным, так и объективным причинам. Это, в первую

очередь, связано с тем, что номенклатура многих инфразональных подразделений шкалы Калломона до сих пор не оформлена должным образом. Поскольку при жизни Калломона некоторые новые виды-индексы выделенных им биогоризонтов не были описаны по правилам МКЗН и должным образом не изучены, большинство из них не распознаются в разрезах других регионов. Также за пределами Восточной Гренландии не выявлено столь же полных последовательностей аммонитов, поэтому при нахождении того или иного вида установить его тождество с хроноподвидами, выделенными Калломоном, чаще всего невозможно без произвольных допущений. Ранее это было показано на примере арктоцефалитин верхнего байоса и нижнего бата бассейна р. Печоры (Киселев, 2020а; Киселев, Ипполитов, 2020; Ипполитов, Киселев, 2021).

Проблема увязки аммонитовых шкал регионов, относящихся к Гренландской провинции требует, с одной стороны, ревизии гренландских аммонитов, а с другой – изучения новых данных о составе и распространении аммонитов в разрезах за пределами типового региона. В настоящем разделе показаны предварительные результаты такой ревизии только для видов рода *Arcticoceras*. Она основана, в первую очередь, на материале из нижнего и среднего бата Восточной Гренландии, что существенно дополняет результаты, полученные ранее по материалу из других регионов (Киселев, 2020а,6).

Последовательность видов Arcticoceras в бате Восточной Гренландии

В соответствии с разработанными на настоящий момент моделями корреляции аммонитовых шкал средней юры Западной Европы и регионов Арктики к нижнему бату с с наиболее высокой достоверностью относятся первоначально выделенные в Восточной Гренландии зоны Greenlandicus и Ishmae, а к среднему бату — зона Cranocephaloide. Род *Arcticoceras* распространен в двух последних зонах и представлен последовательностью видов и хроноподвидов, часть из которых обозначена нелиннеевскими символами или в открытой номенклатуре, а один вид выделен как новый, но не описан (Callomon, 1993):

Arcticoceras harlandi Rawson, 1982 (фауна 14)

Arcticoceras ishmae (Keyserling, 1846) α (фауна 15)

Arcticoceras ishmae (Keyserling, 1846) β [= s.str.] (фауна 16)

Arcticoceras crassiplicatum Callomon, 1993 [MS] (фауна 17)

Arcticoceras cranocephaloide Callomon & Birkelund, 1985 (фауна 18)

Arcticoceras aff. cranocephaloide Callomon & Birkelund, 1985 (фауна 19)

Эти виды являются разновозрастными звеньями единой филолинии арктикоцерасов, берущей начало от *Arctocephalites* ex gr. *greenlandicus* Spath. Первые пять звеньев являются видами-индексами биогоризонтов в шкале Дж. Калломона. Среди них диагностика только *A. cranocephaloide* не вызывает вопросов, в то время как определение остальных в той или иной степени затруднено.

Наиболее проблематично распознавание первых четырех видов-индексов. Как было показано ранее (Киселев, 2020а), вид *А. harlandi*, выделенный П.Ф. Раусоном по выборке *Arcticoceras* из разреза D827 острова Свенскёйа Земли Короля Карла, является младшим синонимом *А. ishmae*. В этой связи становится непонятным, что на самом деле представляют в таксономическом плане арктоцефалитины биогоризонта *harlandi* Восточной Гренландии, поскольку они никогда не изображались в литературе, но были только кратко охарактеризованы Дж. Калломоном (Callomon, 1993, р. 100). В этом описании отмечается, что к данному виду относятся «очень крупные, грубо-ребристые формы, с менее выраженными первичными ребрами на боковых сторонах и лучше выраженными вторичными ребрами на изогнутом вентере... Вздутые варианты весьма эволютны». Эти формы рассматриваются как идентичные арктикоцерасам Юкона, которые Т.П. Пултоном были также отнесены к *А. harlandi* (Poulton, 1987, pls. 19, 20).

Более молодые хроновариации *A. ishmae* α и *A. ishmae* β, по указанию Калломона (Callomon, 1993, р. 100), почти не отличаются друг от друга. Различия между ними сугубо статистические: у поздней хроновариации наблюдается, согласно Калломону, незначительное увеличение доли особей с уплощенной с боков раковиной, покрытой выраженными вторичными ребрами, серповидно изгибающимися вблизи вентера; «также формы фауны 16 несколько мельче и гораздо раньше сглаживаются на конечной жилой камере». К сожалению, эти отличия очень трудно использовать в диагно-

стике видов и хроновариаций арктикоцерасов при ограниченной выборке. Вариабельность по всем вышеперечисленным признакам у *А. ishmae* привела к появлению большого разнообразия морф, среди которых в одновозрастной популяции наблюдаются варианты с любыми сочетаниями модальности признаков (Киселев, 2020а,б). Это означает, что в выборках различных хроновариаций или хроноподвидов всегда встречается достаточно высокая доля морфологически идентичных особей, по которым установить таксономические различия невозможно.

Диагноз нового, но не описанного вида *A. crassiplicatum* приведен Калломоном (Callomon, 1993, р. 101): «Обычно уплощенные формы с относительно открытым пупком и приостренным вентером, как у *A. ishmae*, но в данном случае с очень грубыми и сильными ребрами, которые сохраняется в привентральной части по всей конечной жилой камере». Эта характеристика во многом близка к диагнозу *A. cranocephaloide*. Новый вид характеризуется промежуточными особенностями между *A. ishmae* и *A. cranocephaloide*, но без изображений и номенклатурного описания вида остается только гадать, насколько он соответствует такому положению.

Решение проблемы идентификации арктикоцерасов может быть разрешено только при изучении выборки арктоцефалитин из разрезов Восточной Гренландии. При написании данной работы это оказалось возможным отчасти благодаря помощи Питера Алсена (GEUS, Копенгаген), который любезно предоставил изображения экземпляров из пяти перечисленных биогоризонтов зоны Ishmae гренландской коллекции аммонитов, хранящейся в Геологическом музее Копенгагена. Важнейшую часть этой коллекции составляют экземпляры, собранные Дж. Калломоном (1958, 1970, 1971 гг.), поскольку они характеризуются наиболее точными стратиграфическими привязками, пригодными для решения задач инфразональной стратиграфии. Тем не менее важны коллекции и других исследователей, таких как X. Альдингер (H. Aldinger, 1933 г.), Д.Х. Стаубер (D.H. Stauber, 1937-38 гг.), Р.Г. Бромли (R.G. Bromly) и др., чей материал был упорядочен лично Калломоном в соответствии со своими представлениями о строении гренландских разрезов. Стратиграфическая и таксономическая интерпретация собранных аммонитов отражена в неопубликованном каталоге гренландской коллекции (Callomon, 2001b).

В гренландской коллекции имеется около 450 экз. аммонитов зоны Ishmae, упакованных в несколько ящиков (28-43). Удалось ознакомиться только с частью этих коллекций (226 экз.) по фотографиям, предоставленным П. Алсеном, что не позволило провести полноценное морфометрическое изучение всей выборки арктоцефалитин. Поэтому рассмотренные ниже результаты имеют предварительный характер. Тем не менее даже они позволяют получить представление о сущности арктикоцерасов различных биогоризонтов. В первую очередь, качество коллекции позволяет оценить направление изменчивости хроновидов или хроноподвидов, на основании которого можно делать выводы об их таксономической дискретности.

Arcticoceras фауны 14

Большая часть изученной выборки Arcticoceras 'harlandi' из фауны 14 представлена экземплярами, происходящими из двух районов и не менее пяти разрезов (обозначение и нумерация районов и разрезов даны по [Callomon, 1993, fig. 4]): Hurry Inlet (4,7), Mikael-Trefiord Bjerg (33, 36, 37). Среди них разрез 33 отличается наиболее полной последовательностью арктикоцерасов, поэтому его можно рассматривать как стратотип зоны Ishmae. Общий размер выборки составляет 76 экз., из них 37 приходятся на зрелые экземпляры на стадии гладкой раковины, сохранившие полностью или частично конечные жилые камеры. Она представлена высоким разнообразием морф, характеризующим большую изменчивость раковины по признакам формы и скульптуры. Среди них присутствуют все ранее выделенные для Arcticoceras морфы внутривидовой изменчивости (Киселев, 2020a), от морфы с наиболее вздутым морфотипом (морфа pseudishmae) до морфы с промежуточным (морфа stepankovi) и самым изящным морфотипом (морфы ishmae и tenuicostatum). Наибольшую долю в выборке занимает умеренно вздутая морфа stepankovi (54%) (табл. 7, фиг. 1,2), а на втором месте – морфы с изящным морфотипом (35,5%) (табл. 6, фиг. 1,2,7). Морфа pseudishmae составляет около 10% выборки и представлена экземплярами с кадиконической или сфероконической раковиной, среди которых наблюдается варьирование по плотности ребер от редкоребристых (табл. 8, фиг. 1) до часторебристых (табл. 8, фиг. 2).

Среди зрелых экземпляров, сохранивших конечную жилую камеру, изменчивость наиболее заметна по признакам, зависящим от различий в скорости развития. Эту скорость лучше всего харак-

теризует размер стадии гладкой раковины на терминальном обороте (Киселев, 2020б). Около половины популяции составляет доля нормально развивающихся особей (нормоморфы), у которых стадия гладкой раковины занимает от 140 до 280 градусов конечного оборота. Довольно большую долю выборки (27%) составили быстро развивающиеся (тахиморфные) экземпляры с полностью или почти гладким терминальным оборотом (табл. 11, фиг. 1).

Arcticoceras фауны 15

Изученные экземпляры, обозначенные Калломоном как 'A. ishmae α ', происходят из трех районов и не менее шести разрезов: Hurry Inlet (6,7), Mikael-Trefiord Bjerg (29, 33), Olympen (60, 70). Из них разрез 33, согласно Калломону, является стратотипом биогоризонта A. ishmae α (фауна 15).

Общий объем выборки составил 44 экз., из них 13 сохранили признаки зрелости. Как и у арктикоцерасов фауны 14, *А. ishmae* с характеризуются высокой изменчивостью и присутствием большинства морф в выборке, однако в популяции доминирует уже не средняя, а изящная морфа *ishmae* (60%) (табл. 6, фиг. 3). Промежуточная морфа *stepankovi* (табл. 7, фиг. 3-5) занимает подчиненное положение (25%) и на последнем месте находится морфа *pseudishmae* с кадиконическим морфотипом (9%) (табл. 8, фиг. 3). Морфологически все эти морфы ничем не отличаются от таковых в выборке фауны 14.

Среди зрелых особей в еще большей степени преобладают нормоморфы (69%) и тахиморфы (23%) (табл. 11, фиг. 2), в то время как доля медленно развивающихся (брадиморфных) особей с хорошо развитой ребристостью на конечной жилой камере значительно уменьшается (около 8%).

Arcticoceras фауны 16

Хроновариация А. ishmae β, по мнению Калломона наиболее соответствующая голотипу А. ishmae (Сакс, 1976, табл. IX, фиг. 1a, 16), является видом-индексом фауны 16. Нами изучено 73 экз. (из них 14 зрелых) из этого биогоризонта, большинство из которых происходят из его стратотипа – разрез Olympen E 60. Остальная часть изученной выборки происходят из районов Hurry Inlet (разрез 6) и Mikael-Trefiord Bjerg (разрез 33). Как и предыдущие разновидности, в выборке типовой хроновариации присутствуют все вышеперечисленные морфы внутривидовой изменчивости, почти не отличающиеся или совсем не отличающиеся от таковых других хроновариаций. Тем не менее по соотношению морф наблюдаются изменения: среди них резко увеличивается доля морфы ishmae (около 90%) (табл. 6, фиг. 5, 6), а остальные встречаются в следовых количествах. У морф с более широкой раковиной иногда заметно легкое приострение вентера, обусловленное более резким изгибом привентральных ребер, как у морфы stepankovi (табл. 7, фиг. 6), так и у морфы pseudishmae (табл. 8, фиг. 4). Этот признак встречается чаще, чем у стратиграфически предшествующей хроновариации А. ishmae α, но он может быть различим только на массовом материале.

В выборке A. ishmae β изредка встречаются крайне брадиморфные экземпляры, сохраняющие ребра вплоть до терминального устья (**табл. 6, фиг. 6; табл. 10, фиг. 3**). Этот признак становится нормой у более молодых арктикоцерасов, начиная с биогоризонта crassiplicatum (фауны 17), поэтому можно полагать, что зарождение новой морфы crassiplicatum произошло путем брадигенеза в гемере A. ishmae β . У предшествующих арктикоцерасов эта морфа не встречена в имеющейся выборке.

У зрелых особей доля нормоморфов еще больше увеличивается, до 86%, чем у других разновидностей, что свидетельствует о стабилизации арктикоцерасового морфотипа именно у данной хроновариации.

Arcticoceras фауны 17

Экземпляры коллекции арктикоцерасов из фауны 17 (33 экз.) происходят в основном из районов Olympen (разрезы Pamas S 57 [стратотип], Olympen S-I 62, Olympelven W-III 70) и Fossilbjerget (разрез Fossilbjerget S 42). Вид-индекс этого биогоризонта заметно отличается от предыдущих (фаун 14-16) как по статистическому распределению признаков, так и по качественным отличиям. Большая часть выборки (82%) принадлежит экземплярам, у которых конечный оборот покрыт ребрами вплоть до терминального устья (табл. 9, фиг. 1; табл. 10, фиг. 1,2). Новая морфа, возникшая путем брадигенеза, становится нормой вида, а не редкой формой изменчивости скорости развития, как у

более древних арктикоцерасов. Это дает основание рассматривать *Arcticoceras* из фауны 17 как самостоятельный вид, который Калломон назвал *A. crassiplicatum*, но не описал должным образом в публикации. В выборке этого вида присутствует также морфа 'ishmae' (около 15%) (табл. 9, фиг. 2) и очень редко морфа 'pseudishmae' (табл. 8, фиг. 5). Последняя имеет все признаки взрослых оборотов рода *Cadoceras* и, соответственно, подсемейства Cadoceratinae. Морфа 'stepankovi' в коллекции не обнаружена.

В выборке данного вида присутствует несколько экземпляров со столь же выраженным брадиморфным морфотипом, как и у морфы *crassiplicatum*, при этом их раковины на терминальном обороте покрыты более редкими и грубыми ребрами. Форма поперечного сечения у таких экземпляров в основном широкая, а вентральная сторона округлая. Умбилик на КЖК заметно шире, чем у морфы *crassiplicatum*. Такая морфа доминирует до 80% у А. *cranocephaloide* Call. et Birk. (табл. 13, фиг. 1,2), непосредственного потомка А. *crassiplicatum*, и может быть обозначена как морфа *cranocephaloide*. У А. *crassiplicatum* она существенно уступает норме вида по частоте встречаемости и составляет около 18% всех изученных экземпляров.

Систематика и закономерности развития филолинии Arcticoceras в Восточной Гренландии

Изучение морфологического разнообразия арктикоцерасов Восточной Гренландии показывает, что в каждой разновозрастной популяции видов, подвидов или хроновариаций фаун 14-16 присутствуют все морфы внутривидовой изменчивости, описанные ранее (Киселев, 2020а) как морфы *ishmae* и *tenuicostatum* (табл. 6, фиг. 1-5, 7), *stepankovi* (табл. 7, фиг. 1-6) и *pseudishmae* (табл. 8, фиг. 1-5). Представители одной и той же морфы у разновозрастных фаун почти или совсем не отличаются друг от друга, что создает заметные трудности в диагностике хроновидов, подвидов и вариаций, в особенности при использовании типологического подхода в их описании. Поэтому единственным способом достоверного определения *Arcticoceras* в соответствии с гренландской последовательностью может быть осуществлен только через изучение количественного соотношения вышеперечисленных морф. Поскольку такие исследования еще не проводились, мы не можем быть уверенными в правильности имеющихся в литературе определений восточно-гренландских видов.

Столь же непростая проблема возникает при номенклатурном оформлении восточногренландских арктикоцерасов, если их выделять как новые таксоны. В частности, выбор голотипа для форм фаун 14-16 превращается в формальную процедуру, поскольку в каждой из них можно встретить совершенно идентичные экземпляры, принадлежащие одной и той же морфе. Вероятно, наиболее приемлемым выходом из такой ситуации становится выбор номенклатурного типа из доминирующей морфы. Еще более простым, но столь же формальным способом является "назначение" какого-либо пригодного вида в качестве маркера той или иной хроновариации. В любом случае уже ясно, что ни один из известных пригодных видов арктикоцерасов, выделенных из разрезов за пределами Восточной Гренландии, таких как А. stepankovi Tuchkov (голотип: Тучков, 1954, табл. III, фиг. 5); А. excentricum Voronez (лектотип: Воронец, 1962, табл. XIV, фиг. 1); А. harlandi Rawson (голотип: Rawson, 1982, табл. II, фиг. 3,4), не может быть выбран для определения восточно-гренландских фаун только по типовой коллекции. Это связано во многом и с тем, что ни один из этих видов в разрезах типовой местности (Северная и Восточная Сибирь, Шпицберген) не находится в последовательности, сравнимой по детальности с той, что мы наблюдаем в Восточной Гренландии.

Рассмотренная последовательность аммонитов нижнего и среднего бата Восточной Гренландии демонстрирует на высоком уровне детальности структуру эволюционного процесса в развитии поздних арктоцефалитин. Эволюция рода *Arcticoceras* происходила двумя способами – количественным, путем смены доминирующей морфы внутривидовой изменчивости в последовательности хроновариаций (т.е. смещение нормы), и качественным, при появлении новой морфы изменчивости. Первым способом формировались мелкие таксономические единицы – хроноподвиды. Вторым способом, когда появлялся новый доминирующий морфотип, образовывались виды. Разграничение таких способов эволюции позволяет провести более обоснованную таксономическую ревизию аммонитовых таксонов в пределах видовой группы по ясным критериям.

В первую половину фазы Ishmae развитие арктикоцерасов сопровождалось постепенным уменьшением доли морф *stepankovi* и *pseudishmae* и увеличением доли морфы *ishmae* с 35 до 90% в популяционной выборке (**puc. 1.5.1**). Тем самым в филогенезе данной группы была постепенно снижена

доля особей, сохранивших предковый арктоцефалитовый морфотип, и увеличена доля особей со зрелым арктикоцерасовым морфотипом. Несомненно, что каждая такая стадия филогенеза, в которой количественные изменения различимы, может быть оформлена как самостоятельный таксон. Тем не менее остаются вопросы, какой таксономический ранг могут иметь эти таксоны.

Арктикоцерасы фауны 14 отличаются от таковых фаун 15 и 16 доминированием морфы *stepankovi*, в то время как между собой арктикоцерасы фаун 15 и 16 отличаются друг от друга в основном разным процентным содержанием другой, но одной и той же доминирующей морфы (*ishmae*). Представители всех трех фаун не различаются по качественным признакам, поэтому должны рассматриваться в объеме одного вида *A. ishmae*.

В конце фазы Ishmae путем брадигенеза произошло образование двух новых морф (crassiplicatum и cranocephaloide), которые становятся видовой нормой у арктикоцерасов фаун 17 и 18. Эти морфы присутствуют у обоих видов, но в различном соотношении: в фауне 17 преобладает первая морфа, а в фауне 18 – вторая. Оба вида (A. crassiplicatum и A. cranocephaloide) весьма близки

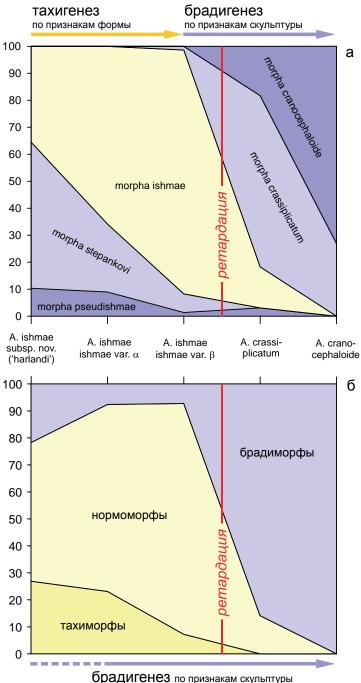
и могут рассматриваться и как хроноподвиды. Тем не менее в популяции последнего вида не встречено морф, еще присутствующих у *A. crassiplicatum*, что делает различия между ними особенно выраженными.

Таким образом, последовательность Arcticoceras Восточной Гренландии может быть представлена сменой трех видов и трех подвидов:

- 1. *A. ishmae* subsp. A (=*A. harlandi* Rawson, 1982 sensu Callomon, 1993) ранний хроноподвид зоны Ishmae (фауна 14)
- 2. *A. ishmae* subsp. B (=*A. ishmae* var. α sensu Callomon, 1993) средний хроноподвид зоны Ishmae (фауна 15)
- 3. *A. ishmae* subsp. C. (=*A. ishmae* var. β sensu Callomon, 1993) средний хроноподвид зоны Ishmae (фауна 16)
- 4. *A. crassiplicatum* Call. поздний хроновид зоны Ishmae (фауна 17)
- 5. A. cranocephaloide Call. et Birk. последний хроновид Arcticoceras, зона Cranocephaloide (фауна 18).

Определение и номенклатура подвидов *A. ishmae* будут рассмотрены ниже (см. разд. 1.7).

Рис. 1.5.1. Соотношение морф внутривидовой 50 изменчивости в популяциях видов, подвидов и хроновариаций филолинии Arcticoceras Восточной Гренландии. а — для всех особей (по всем признакам), б — только для зрелых особей (по признакам скульптуры). Желтым цветом обозначены морфы, возникшие через ускорение развития в морфогенезе, сиреневым — через замедление. Филогенетические гетерохронии обозначены стрелками, брадигенетический скачок — красной линией как ретардация.



Изучение соотношения морф позволило уточнить диагноз разных таксонов, а также критически пересмотреть роль признаков, которые ранее рассматривались как специфические. Так, тезис Калломона о том, что у фауны 16 раковины гораздо раньше сглаживаются на конечной жилой камере, не подтверждается нашими наблюдениями. Наибольшая доля полностью гладких зрелых раковин (тахиморфы) наблюдается у *Arcticoceras* фауны 14 (табл. 11, фиг. 1) и составляет 27%, в фауне 15 (табл. 11, фиг. 2) их доля уже не превышает 23%, а в фауне 16 – около 7%. Еще выше (фауна 17) они вообще не встречены. Таким образом, наблюдается противоположная тенденция снижения доли тахиморфных зрелых особей у эволюционно более молодых арктикоцерасов.

Происхождение морф внутривидовой изменчивости в основном обусловлено индивидуальными гетерохрониями, т.е. изменчивостью скорости развития. При замедлении развития (брадиморфии) признаки ранних стадий морфогенеза перемещаются на более поздние, а при ускорении развития (тахиморфии) — наоборот. Как было показано ранее (Киселев, 1920б), индивидуальные гетерохронии у Arcticoceras возникали независимо по разным признакам, т.е. мозаично. Поэтому происхождение различных морф может быть связано с неповторимым сочетанием гетерохроний разного знака по разным признакам. Морфы pseudishmae и stepankovi обусловлены в основном брадиморфией по ковариирующим признакам формы раковины (ширине оборотов и умбилика), вследствие чего взрослые обороты приобретают более архаичный морфотип, свойственный взрослым или средним оборотам предковых Arctocephalites. Морфы crassiplicatum и cranocephaloide, как отмечено выше, являются брадиморфными по признакам скульптуры, а морфа ishmae занимает промежуточное положение по всем признакам, т.е. относится к нормоморфам.

Учитывая значение морф изменчивости в филогенетических преобразованиях, можно полагать, что эволюция рода *Arcticoceras* на ранних этапах (фауны 14-16) происходила путем снижении доли брадиморфов по признакам формы, т.е. тахигенетически, а на поздних этапах (фауны 17-18) через увеличение в популяциях доли брадиморфов по признакам скульптуры, т.е. брадигенетически (**рис. 1.5.1a**). Филогенетическое развитие арктикоцерасов по скульптуре терминального оборота в целом также шло по пути брадигенеза, благодаря чему в популяциях более молодых видов увеличивалось количество зрелых особей, у которых стадия гладкой раковины была непродолжительной или вообще отсутствовала (**рис. 1.5.16**). Более радикально такие изменения произошли в фазе *crassiplicatum*, которые можно охарактеризовать как брадигенетический скачок (ретардация, по [Киселев, 1920б, рис. 4]).

Последовательность арктоцефалитин в бате Тимано-Печорского региона

Бассейн р. Ижмы

Наиболее полная выборка A. ishmae типовой местности происходит из основного разреза средней юры на р. Дрещанке (D5, пачка 3 (по [Mitta et al., 2015]) / обн. 12, слой 9 (по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020]), однако, несмотря на то что именно этому разрезу уделялось наибольшее внимание различными исследователями (Меледина, 1987; Митта, 2009а; Mitta et al., 2015; Захаров и др., 2020; Киселев, Ипполитов, 2020; Ипполитов, Киселев, 2021), даже суммарный объем собранных экземпляров, находящихся в коллекциях и опубликованных в литературе, пригодных для установления морф, существенно уступает минимальным выборкам арктикоцерасов восточно-гренландских фаун. Нами проанализированы взрослые и зрелые экземпляры нашей коллекции и изображенные в работе С.В. Мелединой (1987), коллекции М.С. Месежникова (изображены в [Репин и др., 2006]), тем не менее общая выборка не превышает 25 экз. Чтобы повысить ее репрезентативность, проведены расчеты соотношения морф по коллекциям арктикоцерасов упомянутого разреза Дрещанки и Ижмы (порог Разливной, колл. А.Н. Замятина), которые, по нашему мнению, происходят из одного и того же биогоризонта (Ипполитов, Киселев, 2021). Но даже и в случае объединения коллекций из обоих разрезов суммарный объем выборки составляет всего 33 экз. Из них только 12 экз. сохранили полностью или частично конечную жилую камеру, т.е. являются зрелыми. Тем не менее в нашем распоряжении это единственная основа для изучения популяционной структуры A. ishmae ishmae.

В целом независимо от происхождения изученного материала (при раздельном или суммарном анализе коллекций) в структуре популяции *A. ishmae ishmae* бассейна р. Ижмы наблюдаются следующие особенности.

- 1. Изменчивость подвида по комплексу признаков характеризуется соотношением трех морф изменчивости ishmae, stepankovi, pseudishmae. Морфа crassiplicatum не найдена. Выборка зрелых экземпляров представлена всеми морфами изменчивости по продолжительности стадии гладкой раковины, т.е. тахиморфы, нормоморфы и брадиморфы. Изменчивость по конечному диаметру раковины выражается двумя морфами нормогеронтами и брадигеронтами. Тахигеронты не обнаружены.
- 2. Среди морф по комплексу признаков преобладает морфа *ishmae*, однако ее доля не превышает 64%. Это значение принципиально не меняется, если анализировать коллекции по отдельности или суммарно. Так, в выборке из порога Разливной (8 экз.), морфа *ishmae* составляет 50%, а с учетом голотипа 55%. На втором месте по встречаемости находится морфа *stepankovi*, доля которой весьма значительна и в среднем составляет 36%. Такое соотношение ведущих морф очень близко к отношению морф у арктикоцерасов восточно-гренландской фауны 15 (= *A. ishmae* α sensu Callomon, 1993) и значительно отличается от такового у фаун 14 и 16.
- 3. Среди выборки зрелых особей преобладают нормоморфные экземпляры. При этом их относительное обилие (71-75%) наиболее близко к наблюдаемому у арктикоцерасов восточногренландской фауны 15 или же это значение находится между таковыми у фаун 15 и 16 (A. ishmae α и β).

Результаты анализа позволяют сделать вывод, что наиболее вероятным таксономическим и стратиграфическим аналогом A. ishmae ishmae типовой местности является хроновариация A. ishmae α из фауны 15 Восточной Гренландии. Высокая примесь морфы stepankovi даже в небольшой имеющейся выборке вряд ли является случайной. Это заключение отличается от выводов Калломона (Callomon, 1993), который полагал, что типовой материал вида A. ishmae соответствует гренландской хроновариации A. ishmae β .

Результаты анализа соотношений морф A. ishmae типовой местности позволяют уточнить структуру данного вида (см. описание вида в разд. 1.7).

Бассейн р. Усы (Цилемской)

В разрезе зоны Ishmae на р. Уса (правый приток р. Цильмы) выделяется не менее пяти комплексов аммонитов (Киселев, Ипполитов, 2020; см. описание в разд. 2.1.2). Между тем распределение арктикоцерасов в пяти означенных комплексах не образует какой-либо закономерной смены таксонов или хроновариаций. Все комплексы представлены различными морфами единственного вида *А. ishmae*, при этом нижние комплексы 1-3 (слой 9, **puc. 2.1.6**) отличаются явным преобладанием морфы *ishmae* (87%), а в комплексе 4 (слой 10) она уменьшается (60%) за счет увеличения доли морф с более широкой раковиной и грубыми ребрами – морфы *stepankovi* и *pseudishmae*. В среднем доля морфы *ishmae* во всех комплексах составляет 76%. Это соотношение получено по весьма незначительной выборке (13 экз.), на основании которой выделять биогоризонты и проводить их сопоставление с гренландской инфразональной шкалой преждевременно. Тем не менее по имеющимся данным распределение арктикоцерасов в зоне Ishmae р. Усы явно не соответствует постепенному увеличению морфы *ishmae* от фауны 14 к фауне 16 гренландской последовательности. Не исключено, что в будущем окажется возможным на основе более крупной выборки по каждому комплексу, выявить закономерную смену морф и провести инфразональное расчленение зоны. Но в настоящее время в данном разрезе такое деление осуществить невозможно.

Арктикоцерасы четырех нижних комплексов с высокой вероятностью могут принадлежать номинальному подвиду A. $ishmae\ ishmae$. Единственный экземпляр из самого верхнего комплекса из переотложенных фрагментов АП по положению в разрезе и морфологии (более выраженный серповидный изгиб ребер) может отвечать подвиду Arcticoceras из фауны 16 Восточной Гренландии (=A. $ishmae\ \beta$ sensu Callomon), однако это предположение также нуждается в проверке на качественном статистическом материале.

Бассейн р. Адзьвы (Никифорова Щелья)

В зоне Ishmae дрещанкинской свиты разреза Никифорова Щелья (слои 3-6, см. описание рис. 2.1.6 в разд. 2.1.2) не обнаружено какой-либо последовательности морф или подвидов арктикоцерасов, что не позволяет проводить в ней инфразональное деление. Поэтому найденных аммонитов из всех слоев в данном случае удобнее рассматривать как относящихся к единому комплексу. Изученная выборка состоит из 15 экз., из которых большинство происходят *ex situ*. В осыпи найдено несколько десятков конкреций в форме пушечных ядер, происходящих из слоев 3-6, из которых собраны арктикоцерасы, принадлежащие в основном (93%) к *A. ishmae* morpha *ishmae* (Киселев, 2020а, табл. 1, фиг. 1, 2; Киселев, 2020б, табл. 3, фиг. 1, 3, 5; табл. 4, фиг. 1, 4). Только один найденный экземпляр относится к другой морфе – *Arcticoceras ishmae* morpha *pseudishmae* Spath (Киселев, 2020а, табл. 1, фиг. 4; табл. 2, фиг. 1). Соотношение морф с явным преобладанием морфы *ishmae* в наибольшей мере соответствует арктикоцерасам из фауны 16 Восточной Гренландии (=*A. ishmae* β sensu Callomon), однако общий размер выборки недостаточен, чтобы найденное соотношение считать достоверным. Также важно учесть, что для распознавания *А. ishmae* β большое значение имеет небольшая примесь морфы *crassiplicatum*, которая в популяции *А. ishmae* данного разреза не найдена.

В выборке зрелых особей доминируют тахиморфы (42,9%), а не нормоморфы (14,3%), что больше соответствует арктикоцерасам восточно-гренландской фауны 14, а не 16. С другой стороны, среди зрелых особей большую долю занимают тахигеронты (42,6%) — максимальное значение среди различных хроновариаций арктикоцерасов, весьма близкое доле тахигеронтов у A. $ishmae\ \beta$ (40%). В целом изученная популяция арктикоцерасов разреза Никифорова Щелья отличается от популяций остальных разрезов большой долей мелкоразмерных экземпляров со сглаженной раковиной (например, экз., изображенный на табл. 3, фиг. 4 в [Киселев, 2020б]). Средний терминальный диаметр зрелых раковин составляет 129 мм (мелкие нормогеронты), в то время как у арктикоцерасов Дрещанки он составляет 145 мм (крупные нормомогеронты). Эти результаты также нуждаются в проверке, поскольку они получены по незначительной выборке. Тем не менее они совпадают с тенденцией уменьшения среднего терминального диаметра у восточно-гренландских арктикоцерасов от более ранних A. $ishmae\ \alpha\ (\mathcal{L}_{cp}=149\ \text{мм})\ к\ A$. $ishmae\ \beta\ (\mathcal{L}_{cp}=133\ \text{мм})$.

Существующих на настоящий момент данных о разнообразии арктоцефалитин в нижнем бате Тимано-Печорского региона недостаточно для того, чтобы проводить инфразональное деление зоны Ishmae в данном регионе. Внутри зоны невозможно выделить более одного биогоризонта даже в том случае, если в разрезе наблюдается смена нескольких аммонитовых комплексов. В зоне Ishmae уверенно выделяется только один биогоризонт *A. ishmae ishmae*, соответствующий средней части зоны и биогоризонту *А. ishmae* α гренландской шкалы. Кроме типовой местности (бассейн р. Ижмы) он хорошо устанавливается также в бассейне р. Усы (по крайней мере в нижней и средней частях зоны). Не исключено, что в рассматриваемом регионе (разрезы Усы и Адьзьвы) может быть установлен терминальный биогоризонт, соответствующий фауне *А. ishmae* β гренландской шкалы. Присутствие базального биогоризонта, эквивалентного фауне 14 гренландской шкалы (=*A. harlandi* sensu Callomon), в зоне Ishmae Печорского Севера в настоящий момент не подтверждается ни стратиграфическими, ни палеонтологическими данными.

Выборки *Arcticoceras* из других разрезов зоны Ishmae, находящихся в России за пределами Тимано-Печорского региона, дают еще меньше возможностей для выделения или распознавания подвидов *A. ishmae* и разработки на этой основе инфразональной шкалы. Чаще всего они позволяют установить только морфы *A. ishmae*, одинаково характерные для всех подвидов. Такое заключение сделано ранее (Киселев, 2020а, с. 96-98) для разреза Сокур (Поволжье, окрестности Саратова) и Северной Сибири (р. Лена и ее притоки, также см. здесь разд. 2.4.2).

Глава 1.6. Филогения и систематика Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae

1.6.1. Филогенетические взаимоотношения базальных кадоцератин

Среди базальных Cadoceratinae особое место занимает группа видов, относящихся к Cadoceras (Paracadoceras) Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, рассматриваемых в качестве подрода Cadoceras Fischer, 1882 (Imlay, 1953b; Callomon, 1985, 1993; Меледина, 1977, 1994; Гуляев, 2001; Киселев, 2001а, в, 2005; Киселев, Рогов, 2007а,б и др.) или самостоятельного рода (Mitta, 2005; Гуляев, 2005, 2007). Эта группа имеет большое значение для стратиграфии пограничных отложений бата и келловея, а также базального нижнего келловея в Европейской России и Арктики. На протяжении последних двух десятилетий группа С. (Paracadoceras) находится под особенно пристальным вниманием отечественных специалистов (Митта, 2000; Гуляев, 2001, 2007; Киселев, Рогов, 2007а,б; Князев и др., 2007 и др.), что связано с детальным изучением пограничных отложений бата и келловея и разработкой инфразональной шкалы. Новый виток в изучении бат-келловейского стратиграфического интервала позволил получить много данных о видовом разнообразии С. (Paracadoceras), распространении этого рода в разных регионах и предложить новые филогенетические построения. Новые знания породили вопросы, касающиеся всех аспектов систематики таксона, в первую очередь объема C. (Paracadoceras), номенклатурных проблем, неоднократно обсуждавшихся в литературе, распознавания параллелизмов в развитии отдельных филолиний этого подрода. Отсутствие единого взгляда на решение этих вопросов напрямую отражается в стратиграфических построениях, в первую очередь на надежности корреляции биостратиграфических шкал верхнего бата-нижнего келловея Европейской России и различных регионов Арктики, построенных на основе распространения C. (Paracadoceras).

Идея независимого, параллельного развития (ПР) «паракадоцерасового» морфотипа от единого предка в Арктическом бассейне и Европейской России (по Киселев, Рогов, 2007а; Киселев, 2009а, в, 2011) редко обсуждалась в литературе и в неявном виде просматривалась в ряде работ, посвященных стратиграфической последовательности видов и систематике *С.* (*Paracadoceras*) (Callomon, 1985; Меледина, 1994; Митта, 2000; Гуляев, 2001). Неоднократно разными авторами предполагалось и обратное: в раннем келловее территория Европейской России (Среднерусское море) и ряд регионов Арктического бассейна (в первую очередь, Северная Сибирь) были единой областью видообразования *С.* (*Paracadoceras*), в которой распространен общий набор видов. Согласно этой концепции, арктические и среднерусские виды *С.* (*Paracadoceras*) относятся к одним и тем же видам – так, долгое время в разрезах севера Сибири определялся среднерусский вид *Cadoceras elatmae* (Сакс и др., 1963; Меледина, 1977 и др.). Позднее С.В. Меледина (1994) переопределила сибирские находки как *С. апаbarense*, показав, что зона Апаbarense отличается от среднерусской зоны Elatmae различным набором кадоцератин.

В дальнейшем Д.Б. Гуляев (2005) предположил, что *С. anabarense* является одним из подвидов *С. elatmae*. Это указывает на то, что автор придерживался НР-версии. Впоследствии данная версия была им отвергнута, и название *«anabarense»* уже не использовалось (Гуляев, 2007). Через некоторое время Гуляев пришел к выводу, что арктические и среднерусские виды *С. (Paracadoceras)* развивались независимо и должны относиться к разным подродам – *Paracadoceras* s. str. и *Р. (Rossicadoceras)* (Гуляев, 2012, 2014). Для обозначения восточно-гренландской паракадоцерасовой филолинии им предложено новое название *Р. (Opisthocadoceras)*.

В нескольких статьях сибирских авторов, посвященных стратиграфии пограничных горизонтов бата и келловея (Князев и др., 2007, 2009, 2010, 2017), кардиоцератиды из Сибири были отнесены к видам, более характерным для Европейской России. В предлагаемой этими исследователями зональ-

ной шкале верхнего бата и нижнего келловея Северной Сибири была показана зона C. elatmae-C. emelianzevi, в которой упоминался комплекс среднерусских видов, в частности C. elatmae (Nik.), C. frearsi (Orb.), C. ex gr. stupachenkoi Mitta. Позднее эта зона была разделена на зоны и подзоны C. elatmae, C. frearsi и C. tschernyschewi.

Существование различных точек зрения на систематику позднебатских и раннекелловейских кадоцератин и отсутствие общепринятой модели филогенеза можно объяснить отсутствием в литературе специального сравнительно-морфологического исследования видов *С.* (*Paracadoceras*) по ведущим морфологическим признакам основного звена. Вариант решения этой проблемы на основе ПР-концепции был предложен автором данной работы в нескольктих статьях (Киселев, Рогов, 2007а,6; Киселев, 2009а, в, 2011). Ниже дается дополненная картина полученных ранее результатов.

Уточнение систематики кадоцератин в данной работе основано на изучении морфофилетических (семофилетических) трендов — корреляций таксономически значимых признаков, сочетающих-ся с хронологической и филетической последовательностью. Выявление таких корреляций служит доказательством того, что таксономически значимые признаки, изменяющиеся в филогенезе, относятся к признакам основного звена эволюции группы. Как показано ранее, основные филогенетически значимые признаки, по которым осуществляется диагностика видов у С. (Paracadoceras), находятся на конечном обороте (КО) и конечной жилой камере (КЖК). К ним относятся два признака: а) количество первичных ребер и(или) производных от них приумбиликальных, косо наклоненных, бугорков, или булл (bullae) — (пР); б) относительный диаметр умбилика (в процентах от диаметра раковины) — (U%). Таким образом, морфологические тренды у С. (Paracadoceras) связаны с характером корреляции пР и U%.

Изучение морфофилетических трендов проводилось на основе базы данных измерений филогенетически значимых признаков конечного оборота всех экземпляров большинства валидных видов C. (Paracadoceras), изображенных в литературе, а также экземпляров, представленных в коллекциях. Непременным условием является измерение всех возможных номенклатурных типов и топотипов. Составленная база данных включает измерения для 9 видов C. (Paracadoceras), из которых 7 видов представлены номенклатурными типами (голотип/неотип и паратипы), топотипами и экземплярами не из типовой местности, а остальные (C. (P.) frearsi и C. (P.) anabarense) — только топотипами. Наибольшее число измерений приведено для C. (P.) elatmae (Киселев, 2009а, табл. 1).

Анализ морфофилетического признакового пространства бат-раннекелловейских *Cadoceras* (*Paracadoceras*) показывает следующее.

- 1. Существует явный морфологический тренд в изменении ширины умбилика и плотности ребер на КЖК у C. (Paracadoceras) на границе бата и келловея. Оба признака хорошо скоррелированы и изменяются взаимозависимо ($R^2 = 0.78$). Это означает, что указанные признаки обладают высокой диагностичностью. На этом основании можно проверить самостоятельность разных видов, выделенных в литературе. Так, хорошо видно (**puc. 1.6.1**), что типовые образцы C. poultoni (Gulyaev, 2005) морфологически совпадают с таковыми C. tschegemicum Lominadze, 1975. Это дает основание рассматривать эти виды как близкие или синонимы. Точно так же доказывается отличие C. bodylevskyi Frebold 1964 от C. tschegemicum и C. poultoni (C. bodylevskyi sensu Poulton, 1987; Mitta, 2000).
- 2. Наблюдаемый морфологический тренд одновременно является филогенетическим: согласованное изменение формы и скульптуры на границе бата-келловея совпадает с изменением геологического возраста видов. Развитие морфотипа у С. (Paracadoceras) происходит от инволютных форм (фаза bodylevskyi) до умеренно эволютных (фаза elatmae). Ранний келловейский С. frearsi характеризуется близким морфотипом.
- 3. На протяжении позднего бата и раннего келловея эволюция *Cadoceras* имела повторяющийся характер. Повторное развитие полуэволютного морфотипа с плотной ребристостью (UR) и инволютного морфотипа с редкими ребрами (ur) происходило неоднократно. UR-морфотип характеризует ранние позднебатские виды *C. barnstoni, C. nageli, C. infimum*, которые на границе бата и келловея сменяются видами с ur-морфотипом *C. bodylevskyi, C. breve*. Промежуточным ur/UR-морфотипом характеризуется *C. frearsi*. Далее, в фазе *elatmae*, у видов *C. falsum* и *C. elatmae* повторно появляется UR-морфотип. В фазе *subpatruus* у кадоцератин этой филолинии вновь становится характерным ur-морфотип, который сначала возникает у *Cadochamoussetia* и в дальнейшем присутствует у *Chamous*-

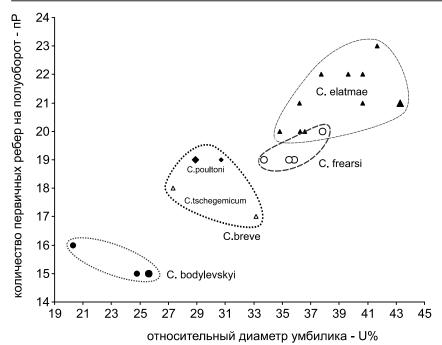


Рис. 1.6.1. Корреляция ширины умбилика (U%) и количества первичных ребер (пР) на КЖК у *Cadoceras* из пограничного бат-келловейского интервала. Более крупными значками показаны номенклатурные типы видов (из [Киселев, Рогов, 2007а]).

setia. В конце раннего келловея (фаза Koenigi) и на протяжении среднего келловея филогенетические преобразования в подсемействе Cadoceratinae происходят уже по другим признакам.

4. Арктические и среднерусские поздние *С.* (*Paracadoceras*) независимо формируют "паракадоцерасовый" морфотип (КЖК типа UR с гладкой вентральной и боковыми сторонами). Северо-Сибирские и Южно-Аляскинские виды *С. anabarense* Bodylevsky 1960, *С. glabrum* Imlay 1953 и *С. multiforme* Imlay 1953 развиваются по филогенетическому тренду той же направленности, что и среднерусские – от иг-морфотипа к UR-морфотипу, но, по сравнению с группой *С. elatmae*, отклоняются в направлении более инволютного морфотипа с большим числом булл на КЖК (рис. 1.6.2). В отличии от среднерусских видов частота булл на КО у арктических видов близка к плотности ребер на молодых оборотах, т.е. имеет брадигенетический облик.

Таким образом, среднерусские *С. (Paracadoceras)*, начиная с *С. frearsi*, являются, преимущественно самостоятельной суббореальной группой кадоцератин, распространенной до Западной Европы (Германия) и Северного Кавказа. С появлением нового центра видообразования кадоцератин в Среднерусском море в момент пика раннекелловейской трансгрессии развитие арктических и среднерусских линий *С. (Paracadoceras)* происходило параллельно и независимо. Способ филогенетических преобразований КЖК у них был различным: среднерусская филолиния эволюционировала в начале раннего келловея по пути ускорения развития или тахигенеза (Hyatt, 1897 emend. Smith, 1914) – разновидности геронтоморфоза (de Beer, 1930), а арктическая линия, наоборот, путем брадигенеза (разновидности педоморфоза, по Garstang, 1922). У арктических таксонов по пути брадигенеза изменялись не все признаки раковины, а некоторые (в основном скульптуры), что соответствует разновидности брадигенеза – частичной ретардации (George, 1933; Иванов, 1969). В результате образовался морфотип, характеризующийся сочетанием архаичных признаков с инновативными. Последнее свойственно арктическим видам кадоцератин вплоть до среднего келловея.

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

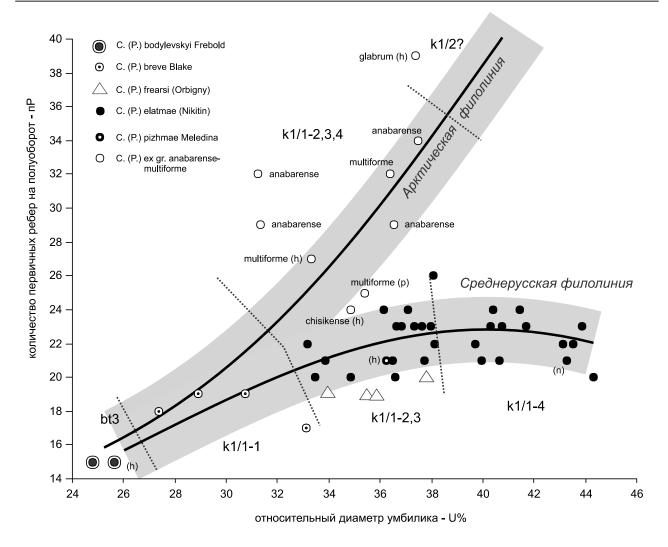


Рис. 1.6.2. Корреляционные тренды изменения признаков КО у среднерусских и арктических *Cadoceras* (*Paracadoceras*). Черной линией показаны соответствующие линии полиномиальной зависимости, пунктирной линией границы между временными интервалами: bt3 поздний бат; k1/1-1 гемера breve; k1/1-2 гемера *frearsi*; k1/1-3 гемера elatmae subsp.; k1/1-4 гемера elatmae раннего келловея. Сокращения: (h) – голотип, (n) неотип, (p) – паратип (из [Киселев, Рогов, 2009а]).

Развитие морфотипа конечного оборота *C.* (*Paracadoceras*) в фазе Elatmae раннего келловея начинается с крайне инволютной раковины с минимальным числом первичных ребер или булл (игморфотип). Эта стадия начинается еще в конце позднего бата (гемера 'bodylevskyi'). На протяжении фазы Elatmae происходит постепенное разворачивание спирали, что приводит к расширению умбилика и увеличению числа первичных ребер на последних оборотах. Завершение этой морфофилетической тенденции происходит в гемере *elatmae* с появлением UR-морфотипа (эволютные обороты с густой скульптурой). Соответственно UR-морфотип можно считать филогенетически более инновативным по сравнению с иг-морфотипом.

Вышерассмотренные морфологические преобразования у *С.* (*Paracadoceras*) сопровождались сокращением размеров ареалов сменяющих друг друга видов. У ранних видов данной филолинии ареал охватывал значительную территорию, включающую отдельные регионы Арктики и Суббореальной провинции: *С.* (*P.*) ex gr. *bodylevskyi* – Арктическая Канада, Европейская Россия; *С.* (*P.*) *breve* – Арктическая Канада (Юкон), Восточная Гренландия, Англия, Европейская Россия, Северный Кавказ. Начиная с гемеры *frearsi* ареалы последующих видов расположены лишь в пределах Бореально-

Атлантической области, в основном в Восточно-Европейской провинции. Не исключено, что *C. (P). frearsi* еще присутствует в Восточной Гренландии, как об этом упоминает Калломон (Callomon, 1993), но в его коллекции достоверных экземпляров этого вида не найдено. Также не совсем доказано присутствие *C. (P.) elatmae* в Северной Сибири, несмотря на то что этот вид не раз упоминался в списках видов из базальных горизонтов келловея. По мнению автора данной работы, все изображенные экземпляры из сибирских разрезов, обозначенные как *C. elatmae* (Павлов, 1913; Воронец, 1962; Меледина, 1977 и др.), относятся к группе сугубо арктических *C. (Paracadoceras*).

Таким образом, есть основания считать, что в фазу Elatmae на территории Европейской России сформировался самостоятельный центр видообразования *C.* (*Paracadoceras*), в котором развилась эудемичная филолиния, включающая *C.*(*P.*). *frearsi* и *C.* (*P.*) elatmae. Впоследствии, в фазе Subpatruus, ее развитие привело к появлению рода *Cadochamoussetia*. Виды этих филолиний могли мигрировать в соседние акватории на территории Западной Европы и Северного Кавказа, но глубоко в Арктический бассейн, видимо, не проникали.

Поведение признаков КО у данной группы образует выраженный морфологический тренд, аналогичный таковому в среднерусской филолинии: развитие начинается с ur- морфотипа C. (P.) bodylevskyi, а заканчивается UR-морфотипом C. (P.) glabrum. Корреляция между признаками высока (r=0,81) и имеет тот же характер зависимости, что и у среднерусской линии (**рис. 1.6.2**). Но в отличие от последней, у арктической группы линия морфологического тренда занимает самостоятельное поле в морфологическом пространстве C. (Paracadoceras), что связано с большей плотностью скульптуры на KO, по сравнению со среднерусской линией.

Рассмотренная картина позволяет сделать следующие выводы:

- 1. Виды C. (P.) anabarense, C. (P.) multiforme, C. (P.) chisikense, C. (P.) glabrum и предположительно C. (P.) harveyi имеют более «продвинутый» морфотип КО по сравнению с C. (P.) bodylevskyi и C. (P.) breve и, следовательно, являются более молодыми. Соответственно C. (P.) bodylevskyi и C. (P.) breve можно рассматривать в качестве вероятных предков этой группы.
- 2. Развитие паркадоцерасового морфотипа у арктической филолинии происходило по тому же принципу, что и у среднерусской филолинии, но совершенно независимо. Таким образом, развитие обеих филолиний является параллельным. Точкой дивергенции может служить *C.* (*P.*) breve.
- 3. Виды C. (P.) anabarense, C. (P.) multiforme, C. (P.) chisikense следует рассматривать как арктические близковозрастные викариаты среднерусских C. (P.) frearsi и C. (P.) elatmae.

1.6.2. Проявления параллелизмов у арктических и среднерусских кадоцератин и их стратиграфическое значение

Кадоцератины среднерусской и арктической филолиний развивали независимо сходный морфотип на протяжении всего келловейского века. Наибольшее сходство наблюдается у базальных видов этих филолиний (фаза Elatmae), вследствие чего их различение и идентификация становятся проблематичными, в особенности по небольшим выборкам. Диагностические трудности, вызванные параллелизмами, отражаются на схемах корреляции и конструкции региональных стратиграфических шкал, в которых устанавливаются зоны по таксонам филолиний другого региона. Показательным примером такой ситуации может служить проблема установления зоны Elatmae в Северной Сибири (Киселев, 2009а, в).

В настоящее время возможность прямой корреляции нижнего келловея Северной Сибири и Европейской России является предметом оживленных дискуссий. Существует две альтернативные точки зрения на эту проблему. Согласно одной из них, прямая корреляция базального нижнего келловея Северной Сибири и Европейской России вполне осуществима (Сакс и др., 1963; Меледина,

1977; Князев и др., 2007, 2009а, в, 2010, 2017). Этот вывод основан на предположении, что нижнекелловейские аммонитовые комплексы обоих регионов содержат общие виды подсемейства Cadoceratinae, к которым относятся виды *Cadoceras (Paracadoceras)* и *Cadochamoussetia*, первоначально установленные в Европейской России: *C. elatmae* (Nik.) (Воронец, 1962, Меледина, 1977; Князев и др., 2006 и др.), *C. frearsi* (Orb.), *Cadochamoussetia tschernyschewi* Sok., *Cad.* ex gr. *stupachenkoi* Mitta (Князев и др., 2007, 2017). Указанные виды являются индексами биостратиграфических подразделений (зон, подзон и биогоризонтов) Европейской России. Их нахождение в разрезах Анабарской губы позволило повторно установить в низах келловея Северной Сибири зону Elatmae с подзонами Elatmae и Frearsi и выделить зону Tschernyschewi (Князев и др., 2009а, в, 2010, 2017).

Согласно альтернативной точке зрения, базальный нижний келловей обоих регионов почти не содержит общих видов кадоцератин, вследствие чего прямая корреляция рассматриваемого интервала на данный момент времени не представляется возможной (Меледина, 1994; Киселев, Рогов, 2007а; Киселев, 2009а, 6; Гуляев, 2012, 2014). Поэтому обозначение биостратонов в шкале нижнего келловея Северной Сибири должно проводиться только по местным видам кадоцератин. Эта версия основана на идее параллельного развития среднерусских и арктических С. (Paracadoceras), вследствие чего они независимо выработали сходный морфотип в разных регионах. В частности, в Северной Сибири аналогом С. elatmae следует считать С. anabarense Bodyl., который неоднократно рассматривался в качестве вида-индекса базальной нижнекелловейской зоны (Меледина, 1994; Князев и др., 2007). В настоящее время присутствие зоны Апаbarense в шкале нижнего келловея не поддерживается сибирскими исследователями.

Существующие разногласия связаны с разным пониманием критериев диагностики и систематики раннекелловейских кадоцератин, а также диапазона изменчивости ключевых видов *Cadoceras* (*Paracadoceras*). В частности, сибирские авторы рассматривают вид *C. elatmae* весьма широко и включают формы из Анабарских разрезов, ранее определявшиеся ими как *C. anabarense* (Князев и др., 2007), в состав *C. elatmae* (Князев и др., 2009а, в).

Для оценки возможности решения вышеупомянутых спорных вопросов автором данной работы предпринято изучение коллекции аммонитов из разрезов Анабарского залива (ИГАБМ СО РАН, Якутск), любезно предоставленной для ознакомления В.Г. Князевым и Р.В. Кутыгиным. Сравнительно-морфометрическое изучение кадоцератин из слоя 3 разреза западного берега Анабарского залива позволило пересмотреть их таксономическую принадлежность. Большинство кадоцератин из этого слоя отличаются от хорошо известных среднерусских видов и представлены в основном арктическими эндемиками (Киселев, 2009а): *Cadoceras falsum* Voronetz (16%), *C. falsum* Voronetz var. (28,6%), *C.* cf. elatmae (Nik.) (5,6%), *C. subtenuicostatum* Voronetz (21,8%), *C. anabarense* Bodyl. (14,5%), *Pseudocadoceras insolitum* Meledina (13,4%).

Сравнение среднерусской и сибирской популяций *С.* (*Paracadoceras*) по ведущим признакам (относительный диаметр умбилика, относительная высота оборота и плотность скульптуры) демонстрирует их кардинальные, проявляющиеся статистически, различия на средней и поздней стадиях морфогенеза (рис. 1.6.3 - 1.6.6).

Морфогенез по диаметру умбилика (U%). Его изучение показало, что среднерусская выборка (настоящие *C. elatmae*) в целом характеризуется более эволютными оборотами с момента перехода во взрослую (кадиконическую) стадию (Д = 40-45 мм) по сравнению с арктической выборкой (рис. 1.6.3). Наибольшее сходство наблюдается при Д < 40 мм, при котором происходит совпадение морфоареалов и средних значений обоих видов по указанным признакам. Все базальные келловейские кадоцератины анабарской выборки (*C. anabarense, C. subtenuicostatum, C. falsum*), имеют серьезные статистические отличия от среднерусских *С. elatmae*, и в то же время более заметное сходство между собой – их морфологические ареалы и линии тренда почти совпадают. Более того, по морфогенезу умбилика анабарские формы занимают промежуточное положение между *С. elatmae* и *Cadoceras* s. str. Это означает, что наблюдающиеся отличия являются *межвидовыми*, а не внутривидовыми.

Общая особенность, объединяющая сравниваемые группы кадоцератин – единый тип морфогенеза умбилика и U%-тренда: градуальный восходящий. Среди выборки анабарской коллекции встречаются экземпляры с признаками сальтативного морфогенеза (рис. 1.6.4), но их доля не превышает 50%. Это сходство можно рассматривать как проявления параллелизма.

<u>Морфогенез по относительной высоте оборота (rH)</u>. По данному признаку среднерусские и анабарские кадоцератины имеют устойчивые статистические различия, как по длине стадии высоких оборотов, так и по значению максимальной относительной высоты оборотов.

Средняя длина СВО у сибирских видов больше, чем у C. (P.) elatmae, в несколько раз (puc. **1.6.5**). Разница между ними видна, если продолжительность СВО измерять в мм или оборотах. В первом случае она различается в 2-2,5 раза, во втором – в 3,5-5 раз (tab. **1.6.1**).

Отличие между сибирскими видами по длине CBO существенно меньше: у *C.* (*P.*) anabarense 1,1-1,4 раз (для длины CBO в мм) и 1,3-1,5 (раз для длины CBO в оборотах); у *C. subtenuicostatum* и *C. falsum* между собой примерно 1,2 раза в обоих случаях. Так, отличия сибирских видов от среднерусских больше, чем между собой в 2-4 раза.

Таблица 1.6.1. Отличительные особенности стадии высоких оборотов (СВО) у базальных раннекелловейских кадоцератин Е. России и Северной Сибири. Значения всех параметров являются среднестатистическими. Измерения проведены на основе полученных распределений (**puc. 1.6.3**).

Виды кадоцератин	rH-max		Длина СВО в	Длина СВО в	Разница между СВО <i>C. elatmae</i> и анабарских видов (раз)		
	номер оборота	значение	MM	оборотах	для длины CBO в мм	для длины СВО в оборотах	
C. elatmae	4,5	1,01	8	0,4	1	1	
C. anabarense	4,5	1,05	15	1,4	1,9	3,5	
C. subtenuicostatum	4,5	1,1	22	1,55	2,8	3,9	
C. falsum	5	1,09	19	1,9	2,4	4,8	

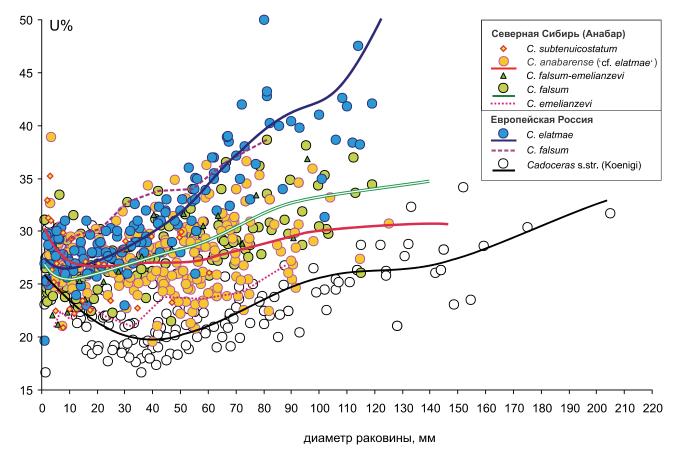


Рис. 1.6.3. Сравнительный морфогенез раннкелловейских (хроны Elatmae и Koenigi) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

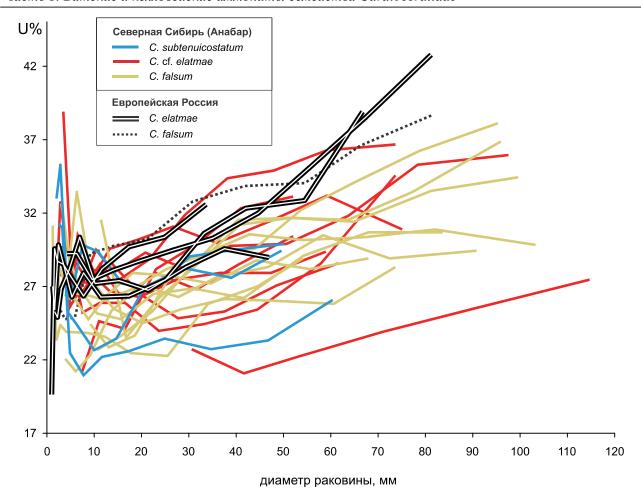


Рис. 1.6.4. Сравнительный морфогенез базальных раннкелловейских (хрон Elatmae) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительному диаметру умбилика (U%). Каждый экземпляр выборки представлен морфогенетической кривой. В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

Максимальное значение высоты оборота (rH_{max}) близко у всех перечисленных видов, тем не менее у сибирских видов среднее значение этого параметра всегда выше, чем у C. (P.) elatmae, в 1,01-1,09 раз. Положение точки морфогенеза, на которую приходится rH_{max} у данных видов, также близкое – 4,5-5 оборот (таб. 1.6.1).

Расширение длины CBO сопровождается увеличением высоты оборотов на кадиконической стадии у высокобореальных таксонов, что заметно отличает анабарские виды от среднерусских. Это свидетельствует о неслучайных надвидовых отличиях между ними.

Морфогенез скульптуры. Выше было показано, что на КЖК плотность скульптуры у C. elatmae отличается в целом от всех высокобореальных C. (Paracadoceras) меньшим числом булл. На более ранних оборотах, предшествующих КЖК, среднерусская выборка (настоящие C. (P.) elatmae) в целом также характеризуется менее плотной ребристостью с момента перехода во взрослую (кадиконическую) стадию (Д = 40-45 мм) по сравнению с арктической выборкой (**рис. 1.6.6**).

Столь явные отличия обеих популяций не позволяют рассматривать арктические виды C. (Paracadoceras) как внутривидовые разновидности C. (P.) elatmae. Их следует рассматривать как гомеоморфно близкие, викарирующие аналоги среднерусских видов. Их различия по целому комплексу признаков, в том числе и относящимся к признакам основного звена, следует трактовать как неслучайные межвидовые различия.

Исходя из этого, в стратиграфической практике предпочтительнее не использовать в зональных шкалах арктических регионов названия среднерусских видов для индексации раннекелловейских

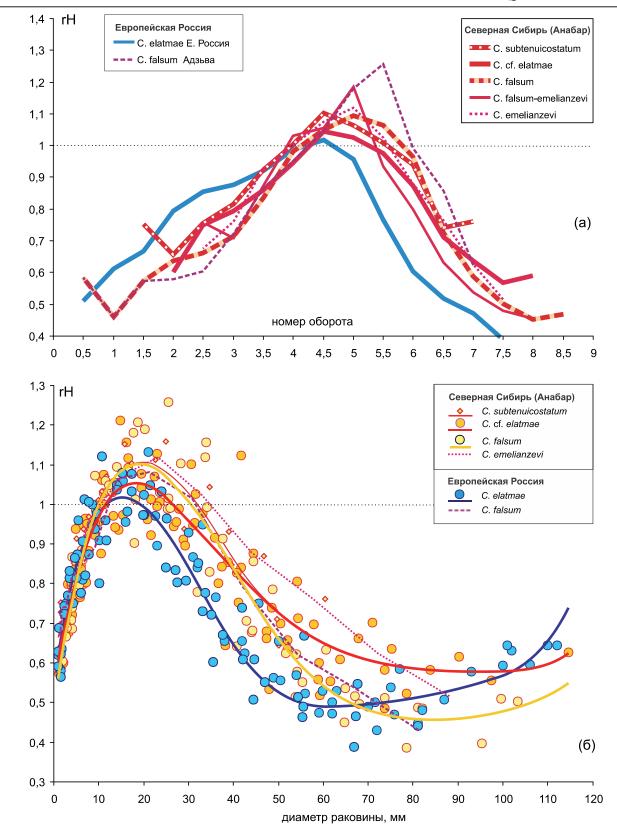


Рис. 1.6.5. Сравнительный морфогенез раннкелловейских (хрон Elatmae) кадоцератин Европейской России и Северной Сибири по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использованы номер оборота (a) и диаметр раковины (б). Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям.

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

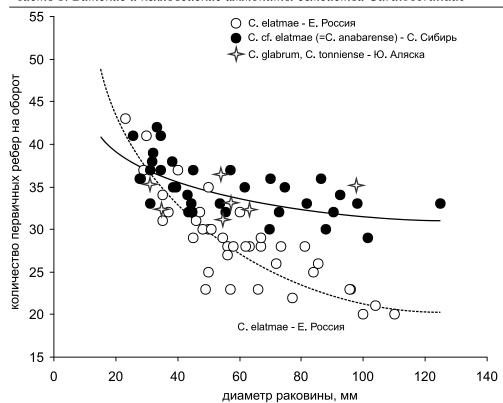


Рис. 1.6.6. Изменение плотности скульптуры (число первичных ребер на оборот) в морфогенезе базальных раннекелловейских *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Европейской России, Северной Сибири (Анабарской губы) и Южной Аляски (из [Киселев, 2011]).

зон и сохранить традиционное зональное деление по местным массовым видам кадоцератин. В частности, для базального нижнего келловея Северной Сибири удобнее оставить зону Cadoceras anabarense, выделенную ранее С.В. Мелединой (1994). Ее эквивалентность зоне Cadoceras elatmae Европейской России можно считать наиболее вероятной.

Параллелизм в развитии кадоцератин Бореально-Атлантической области и высокобореальных районов Арктики широко развит и среди более молодых келловейских таксонов (из среднего и позднего келловея). Наиболее ярко он проявился в двух филолиниях, происходящих от разных видов *С.* (*Paracadoceras*). Первая существовала в суббореальных районах Европейской России и Западной Европы — это последовательность *С.* (*Protolongaeviceras*) — *Longaeviceras* — *Lamberticeras*. Вторая филолиния развивалась в высокобореальных районах Северной Сибири и Северной Америки — это филема *С.* (*Protostenocadoceras*) — *Stenocadoceras*. Их развитие будет разобрано ниже, здесь же отметим, что обе группы сформировали очень близкие морфотипы с почти одинаковым уровнем инновативности почти синхронно. Это позволяет выделить три грады, каждая из которых объединяет гомеоморфные таксоны-викариаты (рис. 1.6.7).

<u>Первая града (A)</u> различается на видовом уровне и включает викарирующие аналоги C. (*Paracadoceras*). Обе группы паракадоцерасов Д.Б. Гуляев (2014) предлагает разделять на подроды *Paracadoceras* s. str. (арктическая группа) и P. (*Rossicadoceras*) (среднерусская группа). Характеризует базальный нижний келловей, зону Elatmae и ее аналоги.

<u>Вторая града (В)</u> включает два подрода *С.* (*Protolongaeviceras*) (группа с панбореальным распространением) и *С.* (*Protostenocadoceras*) (высокобореальная группа – Северная Сибирь, Южная Аляска, Британская Колумбия). В соответствии с подходом сибирских специалистов (Князев и др., 2018, 2019) их следует рассматривать как самостоятельные роды. Стратиграфически она приурочена к верхам нижнего келловея (зона Calloviense Европы и Европейской России) и нижней части среднего келловея (зона Jason и ее аналоги).

<u>Третья града (C)</u> образована двумя бореально-атлантическими родами Longaeviceras и Lamberticeras и высокобореальным родом Stenocadoceras. Их стратиграфическое распространение соответствует интервалу верхи среднего келловея (зона Coronatum) – верхний келловей.

Вышеперечисленные грады могут рассматриваться как гомологические таксоны (вплоть до подсемейственного ранга), но в данной работе они характеризуют лишь уровни синхронных гомео-

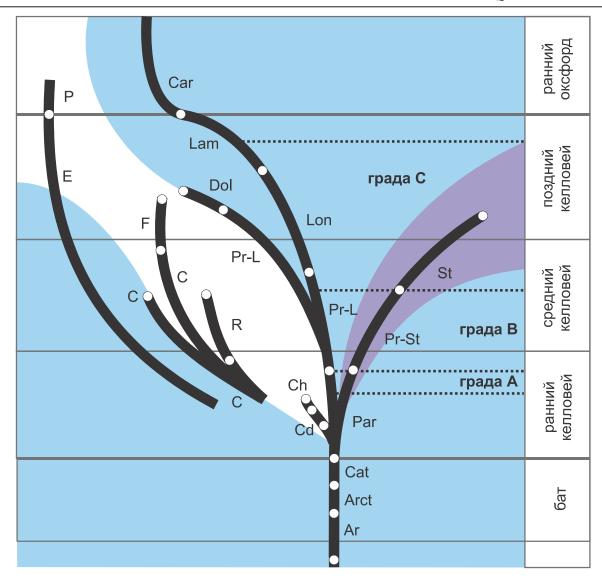


Рис. 1.6.7. Схема филогенеза семейства Cardioceratidae в средней и начале поздней юры. Границы между таксонами показаны белыми кружками. Обозначения таксонов: Ar – Arctocephalites, Arct – Arcticoceras, C – Cadoceras s. str., Car – Cardioceras, Cat – C. (Catacadoceras), Cd – Cadochamoussetia, Ch – Chamoussetia, Dol – Cadochamoussetia, Ch – Cadocha

морфных морфологических преобразований. Как показано выше, развитие признаков основного звена у кадоцератин происходило почти одинаково (по крайней мере для временных интервалов, соответствующих подъярусам) в разных филолиниях, поэтому концепция град может быть использована для стратиграфических целей. В первую очередь, это может быть полезно при внутрибореальной корреляции, трудность которой зачастую не уступает бореально-тетической.

Бореально-Атлантическая область фаза cordatum Cordatum Costicardia costicardia Car. costicardia ранний оксфорд baccatum bukowskii praecordatum alphacordatum Car. alphacordatum praemartini Car. cf. transitorium Car.scarburgense ,4) Pavloviceras spp LAMBERTI moiarowski Lambert lamberti келловей C. grande Lam. praelamberti (2,4 praelamberti Henrici henrici Lam. henrici .66) Dolganites spp. поздний ATHLETA Kuklikum (1,5) L. nikitini funiferus E funiferus patruus Pr. fournieri F. patruus Proniae proniae allae compressun L. lahuseni phaeinum allae allae grossouvrei 0,55 C. cf. schumarov Grossouvrei Pr. pomerovense L. alpha средний келловей crassum L. stenolobum (0,75 Obductum L. praestenolobum 0,55 jason jason Jason C. cf. proniense 0,55) C. arcticoides dea magnun 0,4) C. bryocostilatum Medea CALLOVIENSE 0,55 C. proniense Enodatum C. mil. khudvaevi C. tscheffkin 0,4) C. sublaeve Calloviense C. aeerzense calloviense Galilaei C. "coriniense келловей KOENIGI C. sokolovi Curtilohus curtilohus C. aff. tolype Gowerianus Cardioceratinae ранний Lamberticeras subpatruus Cd. subpatruus SUBPATRUUS Longaeviceras Cd. surensis Paracadoceras Protolongaeviceras C. elatmae, C. ex gr. elatr Funiferites C. quenstedti Cadoceras s. sti FLATMAE Rondiceras C. breve APERTUM 'bodylevskyi C. bodylevsky Cadochamoussetia

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

Рис. 1.6.8. Видовой состав и стратиграфическое распространение аммонитов семейства Cardioceratidae, сформировавшихся в Бореально-Атлантической биохореме в позднем бате, келловее и раннем оксфорде. Надвидовые таксоны показаны заливкой разного цвета. Числовые значения слева от названия таксона показывают индекс инновативности.

C. infmum

1.6.3. Эволюция кардиоцератид в батском и келловейском веках

Рассмотренные выше данные о стратиграфическом распространении макроконховых кардиоцератид, разнообразии типов онтогенеза и морфогенеза взрослых оборотов позволяют выделить несколько филогенетических линий, в целом соответствующих ряду традиционно используемых таксонов (рис. 1.6.8). Основными критериями объединения двух и более таксонов в одну филему являются общий тип морфогенеза или закономерный характер смены морфогенетических типов, соотношение архаичных и инновативных признаков взрослых оборотов и, в последнюю очередь, стратиграфическое положение.

Система макроконховых кардиоцерадид келловея включает не менее 8 филем, рассмотренных ниже. При описании каждой филемы дана таблица, где показаны филогенетические фазы (сверху вниз от базальной), данные по эволюции ключевых признаков раковины на средних и поздних оборотах (морфологический или семофилетический тренд) и эволюции морфогенеза (морфогенетический тренд). Также в таблице указаны предположительные филогенетические ана-

логи из других биохорем (викариаты) и разрезы, где прослеживаются две соседние филофазы (если они имеются).

Наиболее обоснованными являются филемы, хорошо прослеженные в разрезах до вида (*Chamoussetia, Rondiceras, Longaeviceras, Funiferites*). Рассмотренные ниже филемы развивались в основном в Бореально-Атлантической биохореме, несмотря на то что все они непосредственно происходят от высокобореальных кадоцератин. Тем не менее здесь рассмотрены также филемы, состоящие из сугубо арктических таксонов (*Stenocadoceras* и др.).

О происхождении и раннем филогенезе кадоцератин

Не вызывает сомнений, что кардиоцератиды подсемейства Cadoceratinae Hyatt, 1900 произошли из подсемества Arctocephalitinae Meledina, 1968, при этом последовательность перехода этих подсемейств на уровне родов, видов и даже хроновариаций можно считать установленной благодаря целому ряду основополагающих работ (Spath, 1932; Меледина, 1968, 1973, 1977, 1994; Callomon, 1985, 1993 и др.). Процесс перехода происходил на протяжении батского века в виде следующей общепринятой последовательности видов: Arcticoceras ishmae – A. cranocephaloide – Cadoceras variabile и C. barnstoni. Следующая за ней последовательность видов данной филолинии в среднем-позднем бате имеет различный вид в разных работах:

Концепции категории А

- **1.** C. (Catacadoceras) barnstoni C. (Cat.) infimum C. (Cat.?) cf./aff. infimum (Гуляев, 2001)
- **2.** Paracadoceras barnstoni P. infimum P. infimum subsp. nov. (Гуляев, 2005)
- **3.** *C.* (*Catacadoceras*) *barnstoni C.* (*Cat.*) *infimum C.* (*Cat.*) *bodylevskyi* (Киселев, Рогов, 2007а)
- **4.** *C.* (*Catacadoceras*) barnstoni *C.* (*Cat.*) nageli *C.* (*Cat.*) infimum *C.* (*Cat.*) bodylevskyi (Киселев, Рогов, 2007б)
 - **5.** Paracadoceras barnstoni P. infimum P. cf./aff. ammon (Гуляев, 2011)
 - 6. C. (Catacadoceras) barnstoni C. (Cat.) infimum C. (Cat.) cf. sakharovi (Гуляев, 2011)
- **7.** Paracadoceras (Catacadoceras) barnstoni P. (Cat.) infimum P. (Cat.) sakharovi (Гуляев, 2014)

Концепции категории Б

8a. Greencephalites – Cadoceras calyx – С. apertum – С. bodylevskyi (Митта, 2000б, 2016; Митта, Алсен, 2013)

86. Arcticoceras – Paracadoceras nageli – P. keuppi (Mitta, 2005; Митта, 2016)

Реконструкции филогенеза батских кардиоцератид во многом основаны на новых данных, полученных при изучении последовательности кадоцератин в верхнем бате Европейской России и в меньшей степени в Восточной Гренландии. Упомянутые концепции можно поделить на две категории:

А (1-7) — кадоцератины, филогенетически связанные в раннем келловее с *Cadoceras* elatmae (в данной работе этот вид относится к подроду *Paracadoceras*), происходят от *Arcticoceras* через *Cadoceras* ex gr. barnstoni (в данной работе относится к подроду *Catacadoceras*) (в работах Гуляева, Киселева, Рогова);

Б (8а,б) – группа C. ex gr. barnstoni (по мнению Митта, она относится к роду Paracadoceras) является слепой ветвью арктоцефалитин, а C. ex gr. elatmae происходит от филолинии Cadoceras ex gr. calyx, корни которой зародились в роде Greencephalites.

Неустойчивость вышерассмотренных филогенетических моделей связана не только со слабой изученностью кадоцератин из пограничного бат-келловейского интервала и номенклатурными предпочтениями авторов, но и недостатками в анализе основного звена эволюции филолинии *Arcticoceras* — *Cadoceras*, вследствие чего опубликованные модели в той или иной мере декларативны.

Основным звеном в эволюции у арктоцефалитин и кадоцератин является изменение размеров умбилика и формы поперечного сечения оборотов в морфогенезе. Изучение мор-

фогенеза различных параметров раковины по этим признакам (U% и rH) позволяет охарактеризовать преемственность морфологических изменений у видов, составляющих последовательность батских кардиоцератид. К сожалению, количественные и качественные особенности имеющейся выборки кадоцератин из Восточной Гренландии, в особенности таких видов, как *С. calyx* и *С. apertum*, не дают возможности изучить их морфогенез на всех стадиях развития, в первую очередь на ранних (таб. 1.6.2).

Таблица 1.6.2. Качественные и количественные характеристики материала, на основе которого изучался морфогенез видов арктоцефалитин и кадоцератин бата и базального нижнего келловея. Сокращения: ППС – пришлифовки с поперечным сечением раковины; ПСО – поперечное сечение оборотов; н – неудовлетворительное; у – удовлетворительное; х – хорошее.

	экз.	ЭКЗ.		Колі	ичество изг	мерений		Каче материа	
	Кол-во	кол-во з	зсего	при ра	азличном д М	ковины,	изучения морфогенеза		
	KoJ	KOJ	BC	0-10	10-20	20-50	>50	умби- лика	ПСО
A. ishmae – Арктика, Е. Россия	86	4	140	7	7	17	109	X	X
A. cranocephaloide – В. Гренландия	9	-	19	-	-	1	18	У	Н
A. cranocephaloide – С. Сибирь	4	1	17	5	2	4	6	У	y
C. variabile – В. Гренландия	10	-	20	-	-	3	17	У	y
С. barnstoni – Арктика	32	-	56	1	3	16	36	У	y
C. infimum – Е. Россия	26	3	68	10	6	27	25	X	X
С. elatmae – Е. Россия	29	11	137	27	18	46	46	X	X
С. calyx – В. Гренландия	8	1	22	-	1	3	18	У	y
<i>C</i> . ex gr. <i>calyx</i> – С. Сибирь	7	2	30	1	2	9	21	у	y
<i>С. apertum</i> – В. Гренландия	28	_	47	_	_	4	43	у	у

Морфогенез около половины видов не изучен на ранних и даже средних оборотах, что не позволяет в полной мере установить тип морфогенеза умбилика. У некоторых видов практически не изучен морфогенез раковины по пропорциям поперечного сечения. Все это препятствует решению сравнительно-морфологических задач, точному установлению типа морфогенеза умбилика и высоты оборотов и соответственно выявлению преемственности этих ключевых таксонов. Тем не менее имеющийся материал позволяет наметить общие контуры филогенетических взаимоотношений.

В филогенетическом изменении морфогенеза умбилика видны следующие закономерности:

- 1. Относительный размер умбилика на протяжении бата согласованно растет на всех стадиях морфогенеза раковины, но в большей мере на средних и взрослых оборотах, от *A. ishmae* до *C. infimum* и до *C. apertum* (**puc. 1.6.9, 1.6.10**). Таким образом, часть основного звена эволюции в данном случае составляет направленное увеличение эволютности раковины от инволютной до полуэволютной. Этот общий тренд свойствен обеим филолиниям (*C.* ex gr. *calyx* и *C.* ex gr. *barnstoni*), поэтому реконструкции начальных стадий их филогенеза должна учитывать направление морфогенетической тенденции.
- 2. Морфологически (и стратиграфически) переходным видом между арктоцефалитинами и кадоцератинами является *A. cranocephaloide*. Никакого другого вида в среднем бате с такими особенностями не описано, поэтому, по крайней мере в настоящее время, этот вид является единственным претендентом на роль предка кадоцератин, в первую очередь для *C.* ex gr. *barnstoni*. Тем не менее признание его в качестве предкового вида для группы *C.* ex gr. *calyx* наталкивается на ряд противоречащих обстоятельств: базальные представители этой группы (*C. calyx involutum* subsp. nov. и *C. lenaense*) характеризуются среднестатисти-

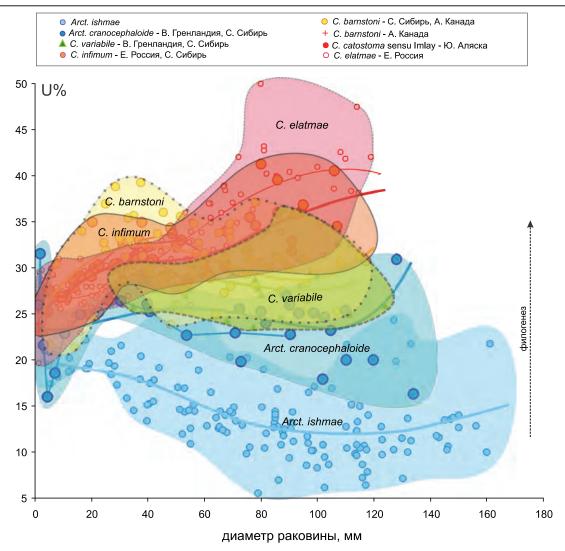


Рис. 1.6.9. Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras – Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

чески более инволютной раковиной на большей части морфогенеза, чем предшествующие им по стратиграфическому положению *A. cranocephaloide* и даже *C. variabile* (**puc. 1.6.11**). Это подтверждает идею раздельного происхождения *C.* ex gr. *barnstoni* и *C.* ex gr. *calyx*. В соответствии с трендом филогенетической эволютизации раковины, среднебатский предок *C. lenaense* должен обладать еще более инволютной раковиной (U% = 17-20% для средних оборотов). Кадоцератин с такими особенностями до сих пор не найдено. С другой стороны, из среднего бата Восточная Гренландии изображен экземпляр (Митта, Алсен, 2013, фототабл., фиг. 1) с широкими оборотами и экстремально (для батских кардиоцератид в целом) широким умбиликом (U% = 43-44%). Эта форма рассматривается Митта и Алсеном (2013) как наиболее ранний представитель кадоцератин, переходный от арктоцефалитин к *C.* ex gr. *calyx*. В настоящий момент это предположение трудно оценить положительно, поскольку непонятно, насколько найденный единственный экземпляр соответствует норме или является аберрантным.

3. Кадоцератины сравниваемых филолиний характеризуются различными типами морфогенеза умбилика (**рис. 1.6.9, 1.6.10**): восходящий U%-тренд свойствен лишь *Cadoceras infimum, C. frearsi* и *C. elatmae*; группе *Cadoceras* ex gr. *calyx* присущ слабо-восходящий или переходный тип морфогенеза умбилика. Такое различие в морфогенезе обеих групп весьма радикально. Это также свиде-

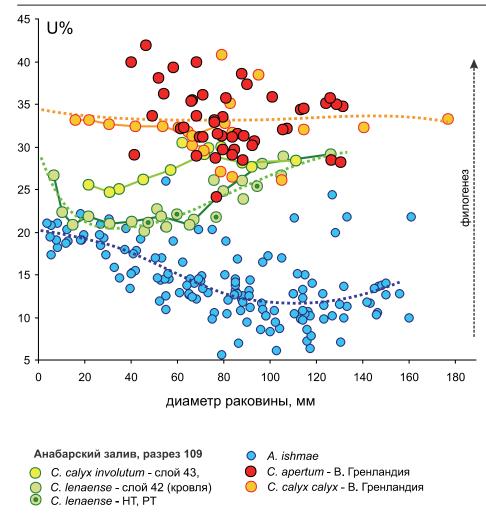


Рис. 1.6.10. Сравнительный морфогенез у видов филолинии Arcticoceras – Cadoceras ех gr. calyx по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковин. НТ – голотип, РТ – паратип.

тельствует о более вероятной преемственности келловейских кадоцератин C. ex gr. elatmae от позднебатских C. in-fimum (=C. keuppi), нежели от C. ex gr. calyx.

Обе филолинии весьма близки по особенностям тренда морфогенетических преобразований умбилика. Отличия носят частный характер, в основном порядком изменений на различных филофазах (таб. 1.6.3-1.6.4). В первой филолинии более направленно происходила смена U%-

тренда с нисходящего на восходящий через промежуточный, во второй эта смена не имела такой строгой регулярности.

Изменение пропорций поперечного сечения оборотов в филогенезе сводится к следующему:

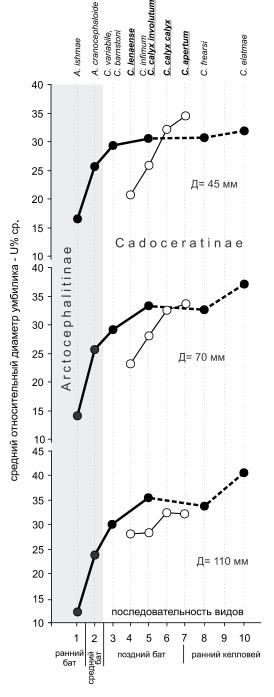
1. Относительная высота оборотов последовательно понижается в обеих филолиниях (*C.* ex gr. barnstoni и *C.* ex gr. calyx) (рис. 1.6.12, 1.6.13). Этот процесс более характерен для взрослых оборотов. Небольшие колебания средних значений в различные филофазы наблюдаются в каждой группе. В частности, после понижения значений rH на стадиях *A. cranocephaloide*, *C. variabile* и *C. barnstoni* происходит вторичное повышение значений у *C. infimum*. На СВО процесс понижения происходил

Таблица 1.6.3. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филолинии *Arcticoceras* – *C.* (*Catacadoceras*) – *C.* (*Paracadoceras*). CBO – стадия высоких оборотов; BC – взрослая стадия; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Плюсом и минусом показано повышение и понижение значений параметра.

	rH	[U	%		U%-тренд	
Филофаза	+	-	+	-	восходящий	промежуточ- ный	нисходящий
A. ishmae							+
A. cranocephaloide		+	++			+	
C. variabile, C. barnstoni		+	+			+	
C. infimum	+		на ВС	на СВО	+		
C. frearsi		+			+		
C. elatmae		+	на ВС	на СВО	+		

Таблица 1.6.4. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филолинии *Arcticoceras – Cadoceras* ex gr. *calyx*. CBO – стадия высоких оборотов; BC – взрослая стадия; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Плюсом и минусом показано повышение и понижение значений параметра.

	1	Ή	U	%		U%-тренд	
Филофаза	+	-	+	-	восходя- щий	промежуточ- ный	нисходящий
A. ishmae (Keys.)							+
C. lenaense Meled.		на ВС	++		+		
C. calyx involutum subsp. nov.		на ВС	+			+	
C. calyx calyx Spath	на ВС	на СВО	+			+	
▼ C. apertum Call. et Birk.		?				+	



лишь у некоторых видов или подвидов. Результаты, полученные для группы *C*. ех gr. *calyx*, в особенности у восточно-гренландских таксонов, весьма схематичны, поскольку слабо подтверждены измерениям на стадии СВО. Поэтому полученная картина может измениться в первую очередь для видов *C. calyx calyx* и *C. apertum*. То же относится к топотипической популяции *A. cranocephaloide*, для которой измерения высоты оборота не сделаны вообще.

2. На протяжении батского века происходит сокращение длины СВО и смещение поздней границы этой стадии в глубь морфогенеза. Этот процесс происходит тахигенетически и в обеих филогенетических группах (рис. 1.6.14). Отдельные виды полностью теряют СВО, формируя низкие и очень низкие обороты на всех стадиях развития. В наибольшей мере это характерно для *C. barnstoni*, менее доказано для *C. calyx calyx* и *A. cranocephaloide*. Совершенно не изучено поведение этого признака на СВО у *C. apertum*.

Резюмируя вышеприведенные результаты, можно сделать следующие выводы:

1. Две филолинии *C*. ex gr. *barnstoni* и *C*. ex gr. *calyx* развивались независимо, начиная с середины или начала позднего бата. Предковым видом первой группы с высокой вероятностью можно считать *A. cranocephaloide*. Предком группы *C*. ex gr. *calyx*, по всей видимости, были вздутые разновидности арктикоцерасов, наиболее близкие к *A. ishmae* morpha *pseudishmae*, отдельные экземпля-

Рис. 1.6.11. Изменение среднестатистических размеров умбилика при различном диаметре раковины в двух филолиниях кардиоцератид, дающих начало подсемейству Cadoceratinae. Черными кружками показана филолиния *Arcticoceras – Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *C.* (*Paracadoceras*), белыми кружками – филолиния *Cadoceras* ex gr. *calyx*. Средние значения получены на основе линий тренда каждого таксона (см. рис.). Сплошными линиями обозначены филогенетические связи без пропусков, пунктирными линиями – с пропусками (при условии, что морфогенез промежуточных форм не изучен).

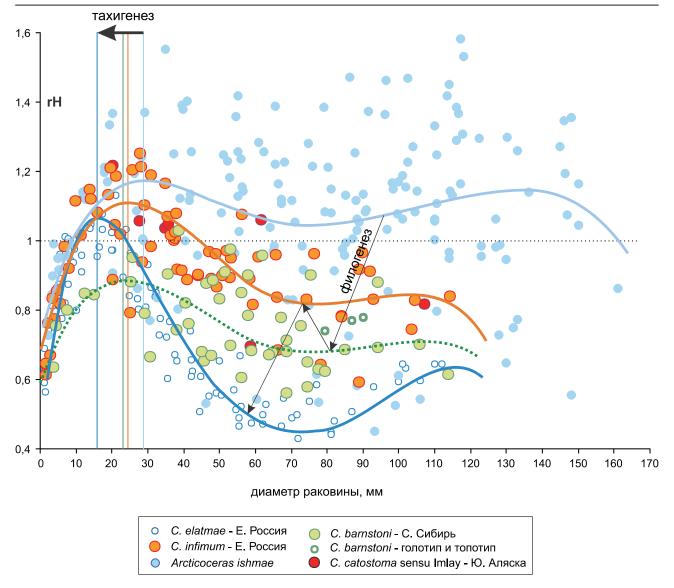


Рис. 1.6.12. Сравнительный морфогенез и структура гетерохронного сдвига у видов филолинии *Arcticoceras* – *Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительной высоте оборота (гН). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Вертикальными линиями показан среднестатистический диаметр раковины, при котором достигается максимальная относительная высота оборота.

ры которой иногда рассматриваются в составе рода *Greencephalites* (Митта, Алсен, 2013, фототабл., фиг. 2). Как показано выше, у раннебатских арктоцефалитесов и арктикоцерасов вздутые разновидности более правильно рассматривать как проявление изменчивости, поэтому род *Greencephalites*, выделенный Репиным (Репин и др., 2007б) для обозначения таких форм, представляется излишним.

Не исключено, что C. ex gr. calyx могут происходить от позднебатских предков, близких к C. variabile. Эта версия согласуется с данными стратиграфического распространения аммонитов из разреза Восточного берега Анабарского залива, где наблюдается смена C. variabile ранним подвидом C. calyx. Тем не менее решение вопроса происхождения этой группы не может быть окончательно осуществлено на основании имеющихся данных. Он может быть решен после дополнительных находок кадоцератин из среднего-верхнего бата u(unu) после исследования морфогенеза некоторых восточно-гренландских видов того же возраста.

2. Кадоцератины группы *C. elatmae* происходят от группы *C. barnstoni* через *C. infimum*, т.е. подрода *C.* (*Catacadoceras*). Морфологическая преемственность звеньев филолинии *C. infimum* – *C.*

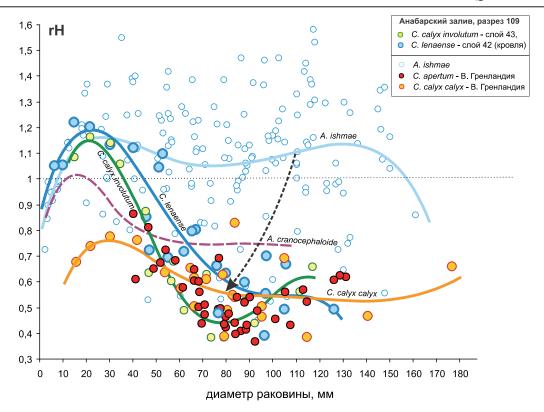


Рис. 1.6.13. Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras – Cadoceras* ex gr. *calyx* по относительной высоте оборотов (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

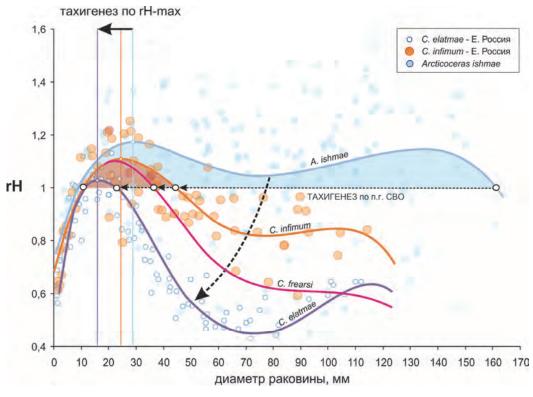


Рис. 1.6.14. Сравнительный морфогенез и структура гетерохронного сдвига у видов филолинии *Arcticoceras* – *Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой. Заливкой обозначена стадия высоких оборотов.

frearsi-C. elatmae подверждается единым типом морфогенеза и трендом развития умбилика, развитием пропорций поперечного сечения и других признаков. Отличия C. calyx calyx и C. apertum от C. ex gr. elatmae имеют генеральный характер, что не позволяет между ними установить преемственность.

Филогенетические линии кадоцератин с архаичным морфотипом (А-филолинии, А-таксоны)

Четыре тесно взаимосвязанные группы кадоцератин — Cadoceras (Catacadoceras), C. (Paracadoceras), C. (Eichwaldiceras), Cadoceras s. str. ex gr. sublaeve и C. (Protolongaeviceras) — Dolganites, существовали на протяжении большей части келловейского века. Они характеризуются сохранением кадиконической стадии развития у большинства видов, слабо выраженной стадией высоких оборотов, рельефной или грубой скульптурой и почти полным отсутствием инновативных признаков. Архаичные признаки присутствуют у всех видов, вплоть до филогенетически терминальных. Вследствие этого большинство представителей этих филолиний, даже из раннего или среднего келловея, имеют в целом раннекелловейский, а в отдельных случаях позднебатский облик. Неправильная диагностика видов из этой группы может привести к наиболее существенным стратиграфическим ошибкам в масштабе подъяруса или даже яруса.

Филолиния Cadoceras (Paracadoceras) (рис. 1.6.15)

Первые представители *С.* (*Paracadoceras*) появляются в терминальном позднем бате и являются несомненными потомками подрода *С.* (*Catacadoceras*). В отличие от последних, у них формируется сглаженная КЖК и формируется кадиконическая стадия, завершающая морфогенез. На КЖК скульптура присутствует, в основном, в виде булл (**таб. 1.6.5**). Признаки этой стадии являются наиболее важными для диагностики как самого подрода, так и входящих в него видов. Филогенетическая последовательность этих видов хорошо изучена для базального нижнего келловея Бореально-Атлантической области (зона Elatmae) и Арктики (зона Арегtum Восточная Гренландии, зоны Falsum и Апаbarense Северной Сибири и зона Топпіелѕе Южной Аляски). В этих регионах сформировалось два центра происхождения этой группы, арктический и среднерусский (см. выше).

Идея о распространении *С.* (*Paracadoceras*) исключительно в пределах нижней части нижнего келловея нуждается в пересмотре. Неоднократно показано (Киселев, 2001а-в), что расцвет этой группы в данном стратиграфическом диапазоне следует рассматривать как акме-уровень, в то время как верхняя граница стратиграфического распространения этого подрода доходит вплоть до среднего келловея. Его представители встречаются весьма редко в верхней части нижнего и среднем кел-

Таблица 1.6.5. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Paracadoceras)*. ИИ – индекс инновативности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

			Mo	орфологич	еский			N	Іорфогенети	ческий тренд	
Фи	Филофаза		тренд				ии	ı. U%	Длитель- ность	Макси- мальное	Викариат
			U	ску	льптура	a		Дин.	СВО	rH на СВО	
C. gr. e	rlatmae		ости	буллы	ребра				1	1,06	C. chisikense Iml.
C. ru	C. rubrum		эволютности боротов	боротов		ребра	0,07	йтип			C. glabrum Imlay
C. glabrum part.	(reciaivum			ы и	Простые	Двойные р		градуальный			C. comma Imlay
C. poste	C. postelatmae		Понижение средних с	Буллы и буллоиды	Тройные ребра	Дв	0,3	град			C. ex gr. wosnessenskii Sas.
C. aff. po.	C. aff. postelatmae		Пс		Тройн ребра		.,.				

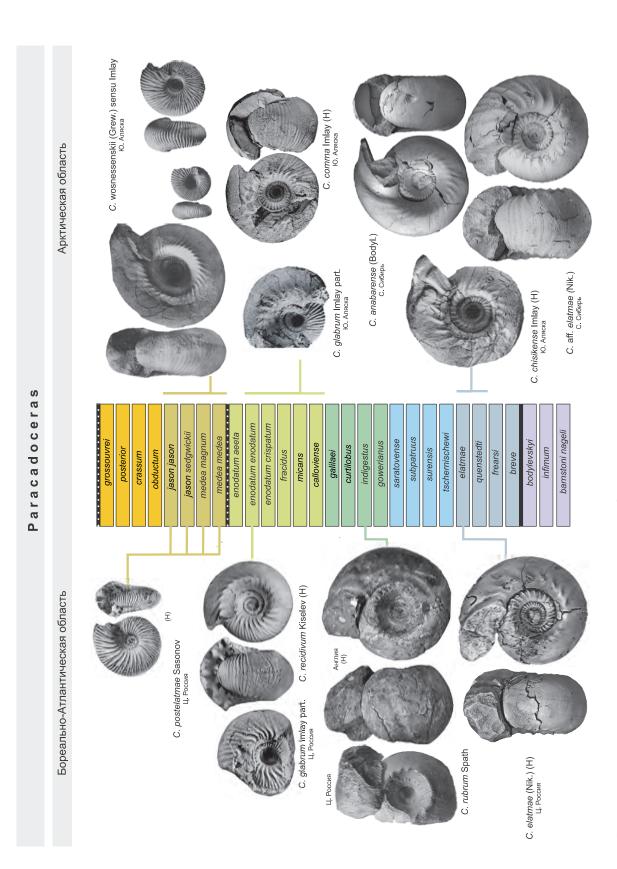


Рис. 1.6.15. Последовательность видов келловейский кадоцератин филолинии Cadoceras (Paracadoceras) Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены разной заливкой.

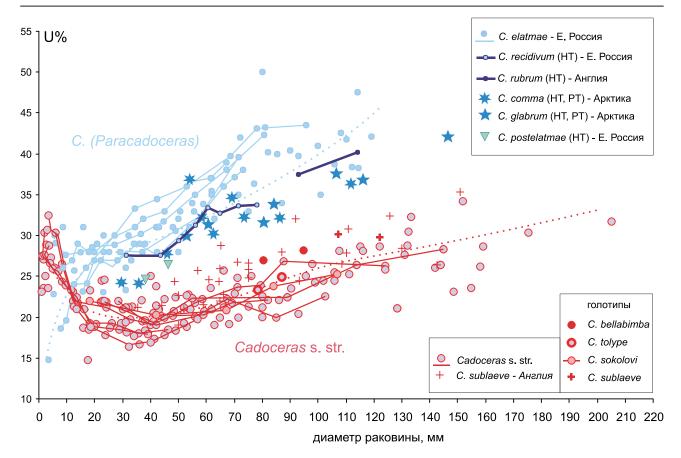


Рис. 1.6.16. Сравнительный морфогенез *Cadoceras* (*Paracadoceras*) и *Cadoceras* s. str. по относительному диаметру умбилика (U). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

ловее в Бореально-Атлантической области и более часто в Арктике. Так, в зоне Koenigi Англии можно встретить формы, чьи внутренние обороты почти идентичны таковым *C. elatmae* (Nik.), но которые имеют гладкую конечную жилую камеру (Spath, 1932, с. 63). Дж. Калломон определял эти формы как *Cadoceras* (*Cadoceras*) aff. *elatmae* (Nik.) (Callomon, 1963, с. 52) а Л. Спэт выделил их в отдельный вид *Cadoceras rubrum* Spath (изображение голотипа см. Callomon, 1963, табл. 1, фиг. D; здесь **табл. 30, фиг. 2**).

Известно несколько видов из среднего келловея, которые можно достаточно уверенно отнести к С. (Paracadoceras). Единственной работой, которая посвящена подобным формам, является монография Имлея (Imlay, 1953b), где он описывает ряд видов, принадлежащих, по нашему мнению, к подроду С. (Paracadoceras). Он отмечает существование в среднем келловее формации Чинитна таких форм, как С. glabrum Iml., С. comma Iml., С. wosnessenskii (Grew.) и др. Такой же точки зрения придерживаются и ряд современных авторов (Poulton, Hall, 2019). В альтернативной концепции Дж. Калломоном эти виды были отнесены в низы келловея, соответствующие стандартной зоне Herveyi (Callomon, 1984b). Обе точки зрения основаны, вероятно, на различном понимании объема видов. Есть основания считать, что некоторые поздние С. (Paracadoceras) являются персистентными формами, видовые названия которых отражают скорее морфотип, чем морфовид, свойственный нескольким видам. Эти формы крайне редко встречаются в среднем и верхах нижнего келловея, как отмечает и Имлей, что затрудняет не только проверку, но и вообще исследование данной проблемы. Так, в нашей коллекции среднекелловейских Cadoceras, собранной за более чем 50 лет ежегодных сборов в разных точках Центральной России, а также в различных музейных фондах, найдено 4 экз, близких к С. (Paracadoceras), тогда как сопутствующие им С. (Rondiceras) встречаются сотнями.

В среднерусских разрезах найдено два вида поздних *С.* (*Paracadoceras*), имеющих сходство с высокобореальными видами, что позволяет по-новому взглянуть на историю этой группы. В данной

работе они определяется как C. (P.) postelatmae Sas. (Сазонов, 1957, табл. XII, фиг. 1) и C. (P.) recidivum Kis. Оба эти вида характеризуются морфогенезом, свойственным C. (Paracadoceras) (рис. 1.6.16) и образуют единую группу с C. (P.) rubrum, C. (P.) glabrum и C. (P.) comma. Не исключено, что часть этих видов являются синонимами, например C. (P.) rubrum, C. (P.) recidivum и C. comma. Если это так, данные формы представляют корреляционный репер, позволяющий увязать бореальные и бореально-атлантический шкалы в интервале зон Koenigi — Calloviense. Так, голотип C. (P.) rubrum происходит из зоны Koenigi, подзоны Curtilobus (Page, 1988), а C. (P.) recidivum и C. (P.) cf. glabrum — подзоны Enodatum.

После фазы Elatmae развитие филолинии *С.* (*Paracadoceras*) в Бореально-Атлантической биохореме завершилось переходом к роду *Cadochamoussetia*, в то время как в Арктике эта филолиния продолжала еще существовать до среднего келловея. Арктические бассейны предположительно представляли собой рефугиум для архаичных таксонов кадоцератин, откуда они могли мигрировать в низкобореальные бассейны. Вероятно, по этой причине находки *С.* (*Paracadoceras*) в разрезах Европы крайне редки, спорадичны и могут дать лишь косвенную информацию для филогенетических реконструкций. Появление арктических мигрантов в бореально-атлантических бассейнах совпадает с положительными эпизодами эвстатических кривых для келловея (Sahagian et al., 1996) (**рис. 1.6.34**).

Филолиния Cadoceras (Eichwaldiceras)

Линия включает формы, обладающие вздутыми оборотами, с относительной высотой rH < 1 на всех стадиях морфогенеза, рурзирадиатной или ректирадиатной скульптурой. Кадиконическая стадия хорошо развита и характеризуется кадиконом или сфероконом с очень низким поперечным сечением. На взрослых оборотах представители этой филолинии мало отличимы от *Cadoceras* s. str., но существенно отличаются от нее и остальных кадоцератин стилем морфогенеза и строением внутренних оборотов. Умбилик достигает наибольших относительных размеров на средних оборотах

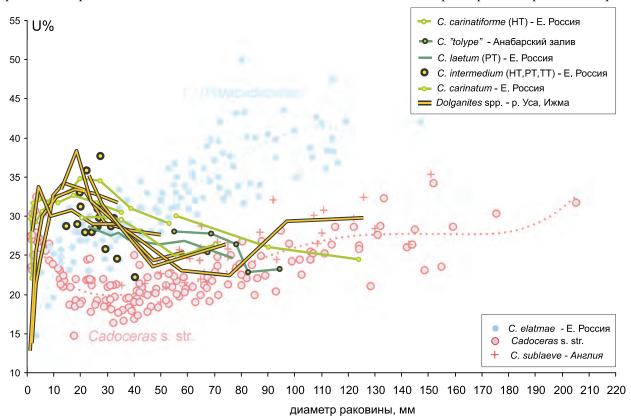


Рис. 1.6.17. Сравнительный морфогенез различных видов кадоцератин с нисходящим типом морфогенеза умбилика – *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) и *Dolganites*. Для сравнения показано распределение таксонов с восходящим морфогенезом умбилика – *Cadoceras* (*Paracadoceras*) и *Cadoceras* s. str. В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. HT – голотип, PT – паратип, TT – топотип.

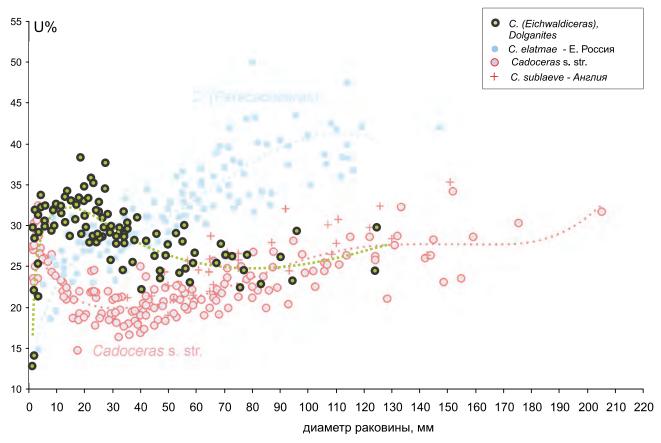


Рис. 1.6.18. Сравнительный морфогенез кадоцератин с различным типом морфогенеза умбилика – нисходящим (*Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) и *Dolganites*) и восходящим (*Cadoceras* (*Paracadoceras*) и *Cadoceras* s. str.). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

(Д= 20-30 мм), после чего неуклонно уменьшается, что характеризует нисходящий U%-тренд. У остальных кадоцератин ход морфогенеза противоположный (рис. 1.6.17, 1.6.18).

Этот характерный стиль развития умбилика прослеживается у раннекелловейских (*C. laetum*), среднекелловейских (*C. carinatiforme*) и позднекелловейских видов (*C. intermedium* и *C. carinatum*). Все они характеризуются очень близким весьма архаичным морфотипом, тем не менее не исключено, что он возник независимо в разных филолиниях кадоцератин. Свидетельством этого может быть существование больших стратиграфических диастем между данными видами, в особенности между средне- и нижнекелловейскими (**puc. 1.6.8**). Есть также вероятность того, что экстремально вздутый морфотип у кадоцератин может быть проявлением изменчивости в пределах «биовида» – явление, проиллюстрированное Дж. Калломоном в ряду переходных форм от изохронных *Lamberticeras* до *Eboraciceras* и *Eichwaldiceras* (Callomon, 1985, text-fig. 5). Соответственно, если концепция биовида справедлива, то объединение рассматриваемых видов в одну филолинию может быть проявлением филогенетической искусственной систематики (ФИС-модель). Тем не менее наличие уникальных особенностей, в первую очередь весьма специфичного морфогенеза, не позволяет полностью отвергнуть идею филетической преемственности упомянутых видов хотя бы в рамках гипотезы.

Значительная стратиграфическая разобщенность находок видов этой группы в Европейской России может быть объяснена случайностью заноса особей из высокобореальных популяций Арктической области, где эти виды сохранялись как реликты. В первую очередь, это характерно для вида *С. carinatiforme* (табл. 96, фиг. 5), который был впервые найден в среднем келловее Европейской России (Киселев, 1999). Позднее близкая или та же самая форма была обнаружена в Северной Сибири (западный берег Анабарской губы, обн. 4, сл. 4) в нижнем келловее и определена как *С. tolype* (Князев и др., 2010, т. 4). Таким образом, этот вид зародился в Арктике в раннем келловее и просуществовал как реликт до второй половины среднего келловея. Если стратиграфические датировки

Таблица 1.6.6. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Eichwaldiceras)*. ИИ – индекс инновативности; ВО – взрослые обороты; СВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

									Морфоген	етический т	ренд	
Филофаза				Морфологический тренд			Дин. U%	Длит. СВО (в полуобо	Макс. rH на СВО	U%- тренд	Викариат	
		U			скуль	ьптура		٦	ротах)	СВО		
C. aff. elatmae	eras		буллы	Простые ребра		прорзирадиатная	0,07				восходящий	
C. simulans	Paracadoceras	эволютности боротов		Прост ребра		ректирадиатная		Тип	1,5	1,19	восхс	
C. laetum	Pa	з эволютн оборотов			pe6pa	ректириднитии		ный ти				
C. carinatiforme	as	Понижение средних о	Буллы и буллоиды	ребра	Двойные р	рурзирадиатна	0,16	градуальный			нисходящий	C. tolype Imlay sensu Knyazev et al.
C. intermedium	Eichwaldiceras	Пон	ы и бу	Гройные ј	7	резко рурзирадиатная					нисх	
C. carinatum	Eichw		Булл	Трс		AVVIVA AV VA 9	0,55		1	0,81		
C. grande						синусоидальная						

находок этого вида в Анабарском разрезе являются правильными, то появление *C. carinatiforme* в Европейской России следует считать результатом миграций.

Вид C.(E.) carinatiforme можно рассматривать как связующее звено между раннекелловейскими C. (Eichwaldiceras) и сходными позднекелловейскими формами: C. (E.) intermedium Kiselev (фаза Athleta) – C. (E.) carinatum (Eichw.) и C. (E.) grande (Ark.) (фаза Lamberti). Развитие позднекелловейских форм проходило по пути увеличения плотности скульптуры и изгиба ребер (рис. 1.7.13). Первый вид является неоэндемиком центральной части Европейской России, остальные известны во всей Бореально-Атлантической области.

Специфический тип морфогенеза, характерный для этой филолинии, возникает во второй половине раннего келловея (фаза Koenigi) у C. laetum Gulyaev (Гуляев, 1997, табл. V, фиг. 4). Кадоцератины эхвайльдицерасового морфотипа встречаются и ниже, в зоне Elatmae, например Cadoceras simulans Spath (Никитин, 1885, табл. (IX)XI, фиг. 48), однако морфогенез умбилика у этого вида не отличается от C. (P) elatmae (Nik.).

Филолиния Cadoceras s. str. ex gr. sublaeve (рис. 1.6.19)

Представители этой филолинии характеризуются грубыми, иногда проволокообразными ректирадиатными или слабо прорзирадиатными ребрами на средних и взрослых оборотах (скульптуродоминантный тип раковины) и низким поперечным сечением — признаками, которые характерны для типового вида *Cadoceras sublaeve* (Sow.). Все виды в этой группе в морфогенезе сохраняют выраженную кадиконическую стадию с полностью гладкой раковиной на КЖК.

Традиционно данная группа (группа 2 по Imlay, 1953b, группа 3 (частично) по Ромрескј, 1900) рассматривалась как исключительно нижнекелловейская. Весьма часто некоторые из видов этой группы определялись как виды подрода *С. (Bryocadoceras)* (Меледина, 1977, 1994; Киселев, 2001б, в и др.). Объем и границы этой группы зависят от того, какую модель филогенеза принимает исследователь. В настоящее время нет единого мнения о происхождении и таксономическом объеме *Cadoceras* s. str. – центральной группы кадоцератин.

Разработано несколько моделей систематики этой филолинии, каждая из которых по-разному определяет взаимоотношение нескольких групп кадоцератин, к которым относят следующие:

- A. C. ex gr. sublaeve (включает типовой вид рода Cadoceras);
- **В**. *C*. ex gr. *elatmae* (включает типовой вид рода *Paracadoceras*);

- C. C. ex gr. sokolovi;
- **D**. *C*. ex gr. *milaschevici* (включает типовой вид рода *Rondiceras*);
- E. C. ex gr. subpatruus (включает типовой вид рода Cadochamoussetia);
- F. C. ex gr. falsum-calyx (включает типовой вид подрода Bryocadoceras);
- **G**. *C*. ex gr. *allae* (включает типовой вид подрода *Funiferites*).

Первая модель (A): *Cadoceras* s. str. = *C*. ex gr. *sublaeve* (Меледина, 1997, 1994; Алифиров и др., 2017). Эта модель в целом унаследована от группировки кадоцератин Имлея (Imlay, 1953b). В монографиях Мелединой подрод производится от *C*. ex gr. *elatmae* (подрод *Paracadoceras*). В другой работе отмечается, что установить предковую группу *Cadoceras* s. str. «не представляется возможным» (Алифиров и др., 2017, с. 13). Виды из *C*. ex gr. *milaschevici* рассматриваются как самостоятельный род *Rondiceras*.

Вторая модель (A, B): Cadoceras = C. ex gr. sublaeve + C. ex gr. elatmae (Митта, 2000). Виды, относящиеся к C. ex gr. milaschevici и C. ex gr. sokolovi, рассматриваются в объеме рода Rondiceras, который происходит от C. ex gr. subpatruus (род Cadochamoussetia).

Третья модель (A, C, G): Cadoceras s. str. = C. ex gr. sublaeve + C. ex gr. sokolovi + C. ex gr. pomeroyense + C. ex gr. allae (Киселев, 2001в). Происходит от C. ex gr. elatmae (подрод Paracadoceras). Род Rondiceras включает один вид C. milaschevici.

Четвертая модель (A, C): *Cadoceras* **s. str.** = C. **ex gr.** *sublaeve* + C. **ex gr.** *sokolovi* (частично) (Гуляев, 2001; Киселев, 2005). Происходит от C. ex gr. *subpatruus* (род *Cadochamoussetia*).

Пятая модель (A, F): Cadoceras s. str. = C. ex gr. sublaeve + C. ex gr. falsum-calyx (Гуляев, 2005, 2014). Происходит от батского рода Greencephalites. Эта модель предусматривает независимое происхождение C. ex gr. elatmae (род Paracadoceras) и Cadoceras s. str. В поздней работе Гуляев обе группы относит к различным подсемействам — Cadoceratinae и Paracadoceratinae. Группы C. ex gr. sokolovi + C. ex gr. milaschevici рассматриваются в объеме рода Rondiceras.

Шестая модель (A, B, C, D, F): Cadoceras = C. ex gr. sublaeve + C. ex gr. elatmae + C. ex gr. falsum-calyx + C. ex gr. sokolovi + C. ex gr. milaschevici (Митта, Альсен, 2013; Митта, 2016). Род Cadoceras выводится от батского рода Greencephalites. Группа C. ex gr. subpatruus отнесена к роду Chamoussetia, при этом роды Cadochamoussetia и Rondiceras упразняются как невалидные.

Рассмотренные модели (**таб**. **1.6.7**) почти не повторяют друг друга, что свидетельствует, с одной стороны, о большой сложности кадоцератин для исследования филогенетических отношений, а с другой – о слабой обоснованности этих моделей фактическими данными. Тем не менее, несмотря на их различие, они могут быть объединены в две надгруппы. В первой группе (первая-четвертая

Таблица 1.6.7. Модели филогенеза и систематики кадоцератин. Объем *Cadoceras* s. str. показан плюсами и заливкой, родовая (подродовая) принадлежность остальных групп кадоцератин обозначена названиями в соответствующих ячейках. Объяснения см. в тексте.

Группы		Модел	и филогенеза и с	истематики кадоі	цератин	
кадоцератин	Первая	Вторая	Третья	Четвертая	Пятая	Шестая
A. – sublaeve	+	+	+	+	+	+
B . – elatmae	Paracadoceras	+	Paracadoceras	Paracadoceras	Paracadoceras	+
C. – sokolovi		D	+	+	Rondiceras	+
D . – milaschevici	Rondiceras	Rondiceras	Rondiceras	Rondiceras	Konaiceras	+
E. – subpatruus		Cadochamous- setia	Cadochamous- setia	Cadochamous- setia	Cadochamous- setia	Chamoussetia
F . – falsum-calyx	Bryocadoceras	+	Bryocadoceras	Bryocadoceras	+	+
G. – allae			+	Funiferites	Funiferites	
Объем <i>Cadoceras</i> s. str.	1	3	4	2	2	5

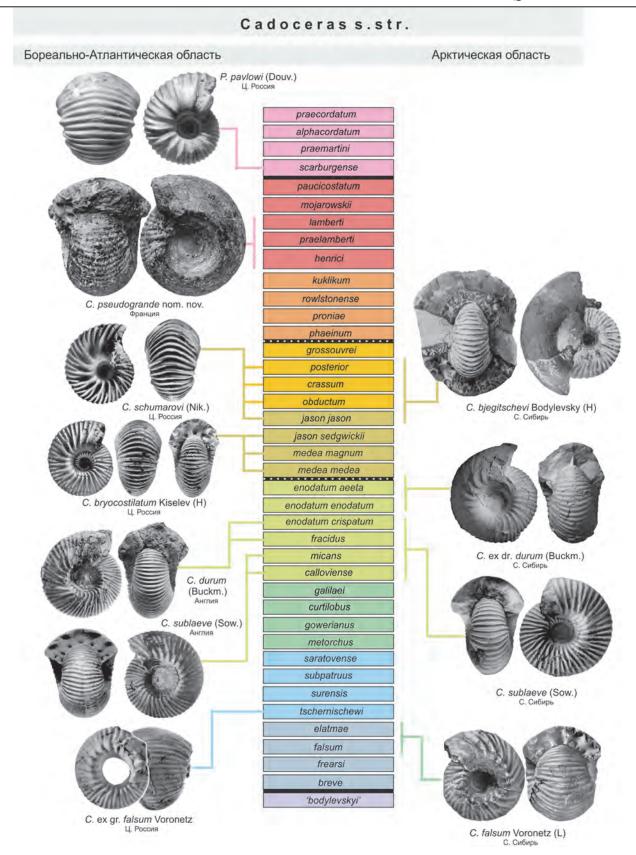


Рис. 1.6.19. Последовательность видов келловейских кадоцератин филолинии *Cadoceras* s. str. Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены разной заливкой.

модели) Cadoceras s. str. происходит в начале фазы Koenigi или несколько раньше от Cadochamoussetia. Наиболее ранним (фаза Subpatruus) пригодным видом из этой группы может быть C. (C.) bellabimba Mitta. Также близки к базальным видам этой группы новые неописанные виды из подзоны Gowerianus Англии, изображенные в диссертации К. Пэйджа (Page, 1988, pl. 17, fig. 6, 7; pl. 18, fig. 1). Если модель происхождения Cadoceras s. str. от кадошамузеттий действительно верна, то виды групп C. ex gr. sublaeve, C. ex gr. sokolovi и C. ex gr. milaschevici образуют единую филогенетическую линию, которую логично рассматривать как Cadoceras s. str. Соответственно род Rondiceras может быть избыточен или использоваться для обозначения полностью гладких форм, к которым относится только один вид C. milaschevici.

Во второй группе моделей (пятая и шестая) *Cadoceras* s. str. образует последовательность видов, начинающуюся с бата и заканчивающуюся в среднем или даже верхнем келловее. Ее боковой ветвью является филема, включающая группы *C.* ex gr. *sokolovi* и *C.* ex gr. *milaschevici*. Соответственно эта ветвь может быть обозначена как *Rondiceras*, начинающаяся с вида *C. sokolovi*.

Таким образом, границы *Cadoceras* s. str. и *Rondiceras* целиком зависят от моделей филогенеза. К сожалению, все рассмотренные концепции морфологически и стратиграфически слабо обоснованы и подаются в публикациях в основном как декларации. В этой связи скептическое отношение к возможности нахождения предков *Cadoceras* s. str. (Алифиров и др., 2017) вполне оправдано.

Частное различие вышеупомянутых концепций состоит в определении ключевого вида, который рассматривается как наиболее вероятный предок группы *C*. ex gr. *sublaeve*. В модели филогенеза Гуляева (5 модель) в качестве такового рассматривается гипотетическая форма, происходящая от *C*. *falsum* (фаза Elatmae). В модели Митта (6 модель) в качестве такого вида предполагается *C*. *tschernischewi* (начало фазы Subpatruus), ближайшим и непосредственным потомком которого может быть *C*. *bellabimba* (средняя и поздняя части фазы Subpatruus).

Проверка обеих гипотез требует изучения сравнительного морфогенеза раковины у всех рассматриваемых кадоцератин по ключевым признакам, в первую очередь относительному диаметру умбилика, который, как уже было показано статистически различается у разных групп кадоцератин. К сожалению, морфогенез *C. sublaeve*, тип рода *Cadoceras*, из типового региона (Англия) детально не изучался. Поэтому результаты и выводы, основанные на визуальном сравнении типового материала, представленные в вышеперечисленных моделях, не имеют большого значения для доказательства филогенетического родства.

Изучение морфогенеза U%, проведенное по выборке видов С. tolype, С. sokolovi, С. geerzense, С. tscheffkini, С. sublaeve, показало, что все эти виды, существовавшие на протяжении второй половины раннего келловея (фазы Koenigi – Calloviense) располагаются в одном и том же морфогенетическом поле (рис. 1.6.16). Такое сходство, вероятно, является следствием их филогенетического единства, которое не оспаривается ни в одной из вышеперечисленных моделей. Морфогенетическое поле более молодых Cadoceras s. str. в одинаковой мере отличается от такового стратиграфически предшествующих им С. falsum (рис. 1.6.3) и С. tschernischewi на средних и взрослых оборотах. Существенные отличия могут быть только на самых первых оборотах: у С. falsum в интервале Д = 0-20 мм происходит резкое падение значений U%, как и у Cadoceras s. str. (сальтативный восходящий U%-тренд). У С. tschernischewi, наоборот, развитие умбилика происходит по пути неуклонного расширения (градуальный восходящий U%-тренд) (рис. 1.6.21). Эти результаты получены по незначительной выборке и требуют проверки на дополнительном материале. Данный пример показывает, что ни одна модель происхождения Cadoceras s. str. в настоящее не может быть доказана по данным, опубликованным в литературе.

Наиболее достоверно филолиния может быть прослежена в верхах нижнего келловея, однако неоднократно показано, что ее представители могут быть встречены и выше. Между нижнекелловейскими формами *Cadoceras* s. str. (близким к типовому виду) и средне-верхнекелловейскими, типа *C. (C.) bjegitschevi* Bodyl. не находили промежуточных форм, что породило таксономическую путаницу, хотя последнюю форму еще Р. Имлей и В.И. Бодылевский считали близкой к *C. (Paracadoceras)*. В среднем келловее представитель этой группы *C. (C.) bryocostilatum* Kiselev встречается исключительно редко (примерно 1 на 100 сопутствующих им *C. (Rondiceras)*). Этот вид сохраняет многие параметры формы, унаследованные от раннекелловейских предков, близких к типовому виду. Главные изменения происходят в скульптуре в сторону ее дифференциации: полное

исчезновение простых ребер и обилие трехраздельных. Дальнейшая эволюция группы разделилась на два направления. Первое из них связано с еще большим разрежением и дифференциацией скульптуры: полностью исчезают двураздельные ребра и появляются вставные. Сечение раковины еще больше утолщается и принимает килеватую форму. Эта стадия эволюции охарактеризована 1-2 видами в фазе Coronatum, в первую очередь *С. schumarovi* Nik. Сходной морфологией обладает *С. bjegitschevi* Bodyl., которого мы считаем синонимичным предыдущему виду. Образец В.А. Бодылевского (Бодылевский, 1960, табл. VI, фиг. 1, табл. VII, фиг. 1) имеет форму и сечение взрослых оборотов, которые отличаются от нижнекелловейских форм лишь повышенной инволютностью.

Терминальные члены данной филолинии могут быть встречены в верхнем келловее (фаза Lamberti) Бореально-Атлантической области. К ним может относиться экземпляр из типовой серии *Cadoceras (Eichwaldiceras) grande* (Arkell) (Douville, 1912, pl. 5, fig. 58), который существенно отличается от лектотипа (ibid., pl. 5, fig. 57) и остальных синтипов, указанных Аркеллом, по признакам, не соответствующим основному звену эволюции эйхвальдицерасов. К этим аномальным признакам относятся большой угол пупковой воронки, широкий умбилик, грубые прорзирадиатные ребра с небольшим коэффициентом ветвления. Эти признаки относятся к основному звену *C.* ех gr. *sublaeve*, а не эйхвальдицерасов. Сам Дувийе отмечал значительное сходство данной верхнекелловейской формы (относимой им к виду *Q. carinatum*) с нижнекелловейскими видами кадоцератин, в том числе и по лопастной линии, но объяснял его проявлением конвергенции. В настоящей работе рассматриваемый экземпляр из работы Дувийе предлагается относить к самостоятельному виду *Cadoceras pseudogrande* sp. nov., который относится к другой филолинии, чем остальные экземпляры типовой серии *C. grande*.

Возможным продолжением данной филолинии может быть род *Pavloviceras* Buckman, представители которого распространены в пограничных горизонтах келловея-оксфорда, зонах Lamberti и Mariae. Морфотип, свойственный этому роду, лучше всего выражен у крупных экземпляров *Pavloviceras pavlowi* (Douv.) из Рязанской юры (Никитино), один из которых был изображен Р. Дувийе (Douville, 1912, fig. 80-82). На архаичность морфологии этого вида впервые обратила внимание Н. Смородина (1926), на основании чего она предположила филогенетическую преемственность павловицерасов от нижнекелловейских кадоцератин через неизвестные среднекелловейские промежуточные формы. Тем не менее своеобразие этой группы настолько высоко, что достоверно опреде-

Таблица 1.6.8. Основные характеристики филолинии *Cadoceras* s. str. ex gr. *sublaeve* . ИИ – индекс инновативности; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

Филофаза			Мор	офологиче тренд	ИИ	Викариат		
		U%		скулы	птура			
C. bellabimba				oa	pa		0,36	
C. tolype	str.	эволютности оборотов	иды	Простые ребра	ые ребра	ая	,	C. emeliantzevi Voronetz
C. sublaeve	Cadoceras s. :	эволютно оборотов	буллоиды	Ірость	Двойные	Прорзи- и ректирадиатная		
C. "durum"	oce	- /	И 19	Ι	Д	рор:	0,4	
C. bryocostilatum	Cad	Понижение средних	Буллы	бра		П _] ректі		
C. schumarovi		Тоні	, ,	e be	Вставные ребра		0,55	C. bjegitschevi Bodylevsky
C. pseudogrande		I		Бул Тройные ребра				

лить ее преемственность затруднительно. По этой причине С.В. Меледина (1977) предположила, что род *Pavloviceras* заслуживает выделения в отдельное подсемейство.

Филолиния Cadoceras (Protolongaeviceras) – Dolganites (рис. 1.6.20)

К этой группе относятся кадоцератины, характеризующиеся противоречивым набором инновативных и архаичных признаков, при этом последние сохраняются у терминальных членов филолинии вплоть до позднего келловея. Основной архаичный признак – присутствие вздутых припупковых ребер на взрослых оборотах (буллоиды). Ранние члены филолинии (ранний-средний келловей) отличаются от более поздних (конец среднего келловея – поздний келловей) низким коэффициентом ветвления на средних оборотах и СВО, что также является архаичным признаком. Общее направление филогенеза этой группы – формирование раковины с приостренным вентером и груборебристым морфотипом, резко прорзирадиатными ребрами и высоким коэффициентом ветвления.

Большинство видов, отнесенные к этой филолинии (*C. arcticoides* Kiselev et Meledina, *C. pomeroyense* (Imlay), *C. fournieri* (Gerard et Contaut)) обладают «усредненным» кадоцерасовым морфотипом и никогда не имели стабильного систематического положения. Виды этой группы относились к различным родам келловейских кардиоцератид: *Quenstedtoceras* (Gerard et Contaut, 1936); *Stenocadoceras* (Imlay, 1953); *Longaeviceras* (Callomon, 1984); *Eboraciceras* (Меледина, 1977); *Rondiceras* (Герасимов и др., 1996); *Cadoceras* s. str. (Киселев, 2001в); *C. (Streptocadoceras*) (Киселев, Меледина, 2004; Киселев, 2006). Ни одно из этих родовых определений нельзя считать удовлетворительным, поэтому недавно (Князев и др., 2018; Алифиров и др., 2018) для рассматриваемой группы было предложено новое родовое название *Protolongaeviceras* Knyazev, Meledina, Alifirov, 2018 (тип рода *C. arcticoides*). В этот же род его авторы включили со знаком вопроса виды *P. stenolobum* (Keyserling pars), *P. alpha* (Kis.), у которых индекс инновативности заметно выше, чем у синхронных им *C. pomeroyense* и *C. fournieri*. Последнее свидетельствует о том, что данные виды следует относить к другой филолинии (*Longaeviceras*) (**puc. 1.6.24**).

Развитие морфотипа в группе *C.* (*Protolongaeviceras*) привело к появлению форм с низким сечением оборотов, покрытых рельефной скульптурой с высоким коэффициентом ветвления. Терминальные виды этой группы, характеризующиеся наиболее дифференцированными ребрами, отнесены Ю.С. Репиным (2002) к роду *Dolganites – D. sibiricus* Repin и *D. adzvensis* Repin. Типовой материал первого вида, отнесенный ранее к *Eboraciceras subordinarium* (Меледина, 1977), происходит из Северной Сибири, а второй – из бассейна р. Печоры.

Позднекелловейские виды этой филолинии отличаются от ранне- и среднекелловейских другим стилем морфогенеза умбилика — нисходящим U%-трендом, который также свойствен филолинии C. (Eichwaldiceras) (рис. 1.6.17). Насколько это сходство отражает филогенетическую близость, определить затруднительно, однако этот признак является существенным отличием от синхроничных им Longaeviceras.

Таблица 1.6.9. Основные характеристики филолинии *C.* (*Protolongaeviceras*) – *Dolganites*. ИИ – индекс инновативности; ВО – взрослые обороты; сВО – стадия высоких оборотов; СО – средние обороты; гН – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

Филофаза				Морфол	огический тр	енд	Морфогенет U% -т	ии	
			скульптура				восходящий	нисходящий	
C. gr. rubrum	Paracad.	вентера	ллоиды	Простые ребра	Прожина	Прорзирадиатные ребра	+		0,2
C. (Pr.) arcticoides	n- ras		бул	peopa	Двойные ребра		+		0,5
C. (Pr.) pomeroyense	Protolon- gaeviceras	рень	и ізі			D.		+	1
C. (Pr.) fournieri	Pro gae	Заострение	Буллы	Тройные ребра		Резко прорзирадиатные		+	1
Dolganites	•	(1)		реори	Вставные ребра ребра			+	1,6

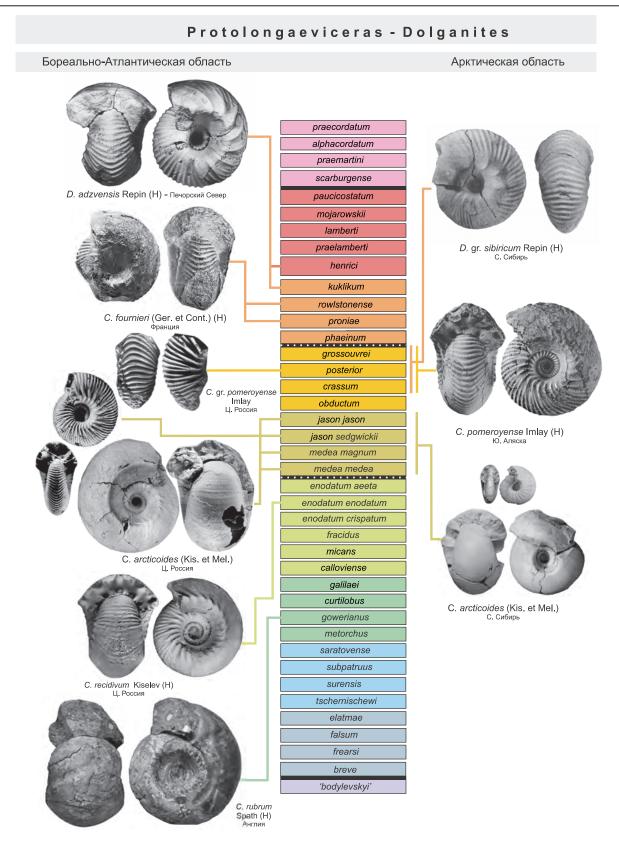


Рис. 1.6.20. Последовательность видов келловейских кадоцератин филолинии *Cadoceras (Protolongaeviceras)* – *Dolganites* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены разной заливкой.

Филогенетические линии кадоцератин с инновативным морфотипом (И-филолинии, И-таксоны)

В эту группу входят несколько филолиний кадоцератин, верхнее звено которых представлено таксонами *Chamoussetia*, *Cadoceras* (*Rondiceras*), *Funiferites*, *Longaeviceras* и *Lamberticeras*. У большинства из них происходит выпадение кадиконической стадии в конце морфогенеза, стадия высоких оборотов выражена очень сильно, скульптура сглажена или отсутствует. Архаичные признаки развиты слабо и присутствуют только у ранних представителей данной группы. Представители этих филолиний являются надежными стратиграфическими маркерами отдельных интервалов нижнего, среднего и верхнего келловея. Тем не менее неправильная диагностика относящихся к ним видов видов может привести к омоложению возраста на зональном уровне, реже в масштабе подъяруса.

Филолиния Cadoceras (Paracadoceras) – Cadochamoussetia – Chamoussetia

Последовательность кадоцератин, образующих данную филолинию, представляет первый в келловее ряд развития высокоинновативного оксиконического морфотипа из кадиконического. Ее контуры были намечены в общих чертах Н. Смородиной (1926), Н.Т. Сазоновым (1957) и впоследствии уточнены В.В. Митта (Міtta, 1998; Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б) и Д.Б. Гуляевым (1999, 2001). Основное звено филогенеза – постепенная инволютизация раковины, сначала на поздних оборотах (фаза *Cad. tschernischewi*), потом на средних (фаза *Cad. surensis*) и в конце на ранних оборотах (фаза *Cad. subpatruus – Chamoussetia*) (рис. 1.6.21). Основное направление развития данной филолинии – постепенное увеличение высоты оборотов на средних и поздних стадиях развития и смена восходящего U%- тренда, свойственного *С. (Paracadoceras)* на нисходящий, характерного для *Chamoussetia* (рис. 1.6.21). Промежуточными характеристиками обладает род *Cadochamoussetia*.

Общий ход филогенеза этой группы (*C.* (*Paracadoceras*) – *Cadochamoussetia* – *Chamoussetia*) одинаково описан разными исследователями, разногласия касаются лишь количества эволюционных звеньев и номенклатуры отдельных видов в работах Митта и Гуляева. Они сводятся к следующему:

1. Первое отличие относится к последовательности видов между *C.* (*Paracadoceras*) и *Cadochamoussetia*. В модели Гуляева этот переход обозначен тремя видами *C.* (*P.*) elatmae (Nik.) – *Cad. tschernischewi* (Sok.) и *Cad. surensis* (Nik.). В системе Митта между вторым и третьим видами вклинивается дополнительный вид *Cad. stupachenkoi* (Mitta), описанный из нижнего келловея бассейна р. Унжи, в первую очередь разреза у г. Макарьев, откуда происходит голотип вида. По мнению Гуляева (2005, 2009, 2016), этот вид является младшим синонимом *Cad. tschernischewi*, т.е. невалидным. Основанием для этого послужило большое морфологическое сходство этих видов по выборкам из топотипических районов (Макарьев [р. Унжа] и Трусово [р. Цильма]). Дополнительным доводом является отсутствие последовательности кадошамузеттий в макарьевском разрезе, которое было бы неоспоримым доказательством смены указанных видов. При этом в разрезе Трусово все типовые

Таблица 1.6.10. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Cadochamoussetia* – *Chamoussetia*. CBO – стадия высоких оборотов; BC – взрослая стадия; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика.

	Повышение	U%		U%-тренд	
Филофаза	rH	понижение	восходя- щий	промежуточ- ный	нисходящий
C. elatmae			+		
Cad. tschernischewi	на СВО	на ВС	+	на ВС	
Cad. stupachenkoi	+	на ВС		+	
Cad. surensis	+	на ВС		+	на ВС
Cad. subpatruus	+	+			+
Ch. saratovensis	+	+			+
Ch. chamousseti	+	+			+

Таблица 1.6.11. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Paracadoceras) — Cadochamoussetia — Chamoussetia.* ИИ — индекс инновативности; ВО — взрослые обороты; СВО — стадия высоких оборотов; СО — средние обороты; гН — относительная высота оборотов; U% — относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

							N	Іорфогенетический	і тренд	D
Филофаза		Морфологический трен		і тренд	ИИ	Дин. U%	Длительность СВО	Максимальное rH на CBO	Разрезы, где прослеживаются настоящая и ранняя	
		U	вентер	скульптура			Ди			филофазы
C. elatmae			экруглый	ы	дкий	0,07	Градуаль-	1	1,06	Просек-Исады
Cad. tschernischewi	setia	ти	ќдхо	буллы	Вентер ВО гладкий	0,16	ный тип			Пеженга
Cad. surensis	Cadochamoussetia	инволютности	Приост-	Булло иды	Венте	0,55	тип	6	1,3	Ужовка
Cad. subpatruus	doch	инвол	ренный			1,5	Переходный тип			Ужовка
Caa. suopan uus	Ca					1,5	оехо			Ужовка
Ch. saratovensis	ussetia	Повышение	Килев	затый	Вентральные бугорки на ВО	1,66	Пер			Малиновый овраг
Ch. chamousseti	$\it Chamous setia$		ки.	ЛЬ	т пети Вентральные бугорки на В		Сальтатив- ный тип	11	1,6	Малиновый овраг

экземпляры *Cad. tschernischewi* происходят из единственного конкреционного горизонта, что исключает присутствие в типовом материале разновозрастных видов.

К сожалению, Гуляевым не были представлены доказательства полного морфометрического сходства этих видов, за исключением следующих фраз (Гуляев, Ипполитов, 2016): «Материал по *Cadochamoussetia tschernyschewi*, собранный из конкреционного горизонта слоя 4 топотипического района, насчитывает более 100 экземпляров раковин, представляющих весь спектр изменчивости на разных стадиях роста. Его изучение позволило окончательно убедиться в высказанном ранее мнении (Гуляев, 2005 и др.) об идентичности названному виду *С. stupachenkoi* (Mitta) из зоны Elatmae р. Унжи Костромской области»; «Изучение выборки этого вида показывает идентичность данному виду *С. stupachenkoi* из зоны Elatmae Костромской обл.».

Морфометрическое изучение всех видов рассматриваемой филолинии по ведущему морфологическому признаку U% показало, что выборка макарьевских экземпляров характеризуется ярко выраженным собственным трендом морфогенеза и статистически отличается от популяций других регионов (рис. 1.6.21). Поэтому не исключено, что *C. stupachenkoi* может быть самостоятельным видом или подвидом. Полученный результат нуждается в подтверждении данными о стратиграфической обособленности этого вида от биогоризонта tschernyschewi.

2. Второе отличие филогенетических моделей В.В. Митта и Д.Б. Гуляева состоит в количестве переходных видов между *Cadochamoussetia* и *Chamoussetia* и их номенклатуре. Наибольшие разногласия вызывает форма, которая первоначально получила наименование *Chamoussetia saratovensis* (Callomon, Wright, 1989, р. 812) по экземпляру, изображенному Н.Т. Сазоновым (1965, т. 9, ф. 1, голотип). Это название первое время было принято российскими авторами для вида в составе рода *Chamoussetia* (Митта, Стародубцева, 1998; Гуляев, 1999, 2001) или *Cadochamoussetia* (Міtta, 1999). Впоследствии оно было заменено Митта на *Chamoussetia chamousseti stuckenbergii* (Lahusen, 1875) (Митта, 2000б, т. 43, ф. 1, лектотип). Гуляев также пересмотрел номенклатуру этого вида, при этом часть экземпляров, изображенных ранее под названием *saratovensis*, отнес к новому, выделенному, но не описанному по правилам МКЗН, виду *Cadochamoussetia uzhovkensis* (Гуляев, 2005, с. 66), а другую часть к *Chamoussetia crobyloides* (Quenstedt, 1887). Оба вида, по Гуляеву, имеют различный стратиграфический возраст и относятся к соседним биогоризонтам. При этом название *Ch. stuckenbergii* он считает невалидным, поскольку рассматривает его как младший синоним *Ch. chamousseti* (Orb.). Изучение им разрезов в устье р. Ижмы, откуда происходят типы *Ch. stuckenbergii*, показало,

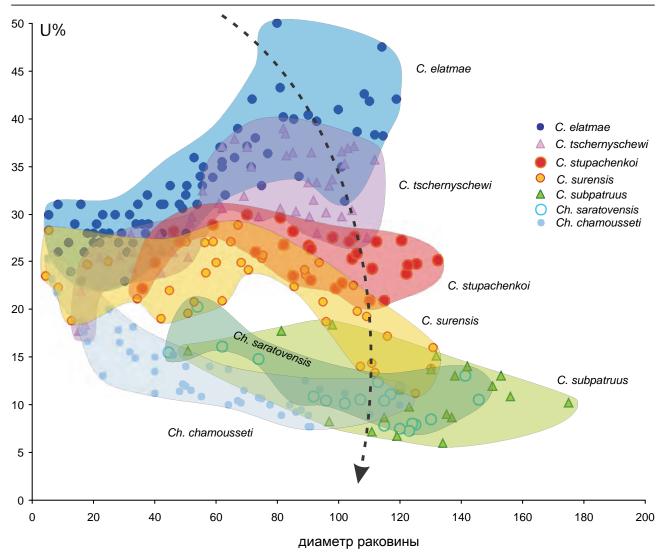


Рис. 1.6.21. Сравнительный морфогенез видов филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Chamoussetia* по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой.

что коренной разрез келловея здесь отсутствует, а находки шамузеттий происходят только из эрратики. Ближайшим разрезом келловея, содержащим те же самые аммониты с той же сохранностью, что и экземпляры Штукенберга, может быть разрез на р. Цильма у д. Трусово, где в осыпи найдены лишь экземпляры *Ch. chamousseti* (Гуляев, Ипполитов, 2016). Соответственно типы *Ch. stuckenbergii* из низов зоны Koenigi и кадошамузеттии из верхов зоны Subpatruus должны рассматриваться как различные виды.

В качестве косвенного доказательства происхождения вида *Ch. stuckenbergii* из зоны Subpatruus, по мнению Митта, может служить экземпляр *Kepplerites* cf. *russiensis* Mitta из коллекции Шукенберга ("*Ammonites indeterm*", Штукенберг, 1875, т. 5, ф. 4). Несмотря на то, что он действительно относится к данному виду, являющемуся хорошим маркером зоны Subpatruus, изображенный экземпляр также не происходит из коренного залегания и может отличаться по возрасту от типов *Ch. stuckenbergii*.

Еще более запутывает рассматриваемый вопрос использование в качестве вида-индекса Гуляевым вида *Ch. crobyloides*, поскольку к нему он относит голотип *Ch. saratovensis* и часть экземпляров *Ch. stuckenbergii* (не из типовой серии) из работы Митта (2000). Видимо, из-за сложности подобных

Таблица 1.6.12. Последовательность аммонитов в нижнем келловее в работах различных авторов. Различные роды (подроды) обозначены разными цветами: *Cadoceras* – сиреневым; *Paracadoceras* – красным; *Cadochamoussetia* – синим; *Chamoussetia* – зеленым; *Bryocadoceras* – желтым.

	Митта, Стародубцева, 1998	Mitta, 1999	Митта, 2000 ; 2016	Гуляев, 1999	Киселев, 2001; Киселев, Рогов, 2007	Гуляев, 2001	Гуляев, 2005	Гуляев, 2009; 2011; Гуляев, Ипполитов, 2013	Гуляев, 2015; Гуляев, Ипполитов, 2016
13	phillipsi / buckmani	chamousseti	buckmani	chamousseti		chamousseti	chamousseti	chamousseti	chamousseti
12	saratovense	saratovensis	chamousseti	(?)		(?) saratovensis	crobyloides	crobyloides	saratovensis
11	saraiovense	saraiovensis	stuckenbergii	saratovensis		(:) sur diovensis	uzhovkensis	uzhovkensis	uzhovkensis
10	subpatruus	subpatruus	subpatruus	subpatruum	subpatruum	subpatruus	subpatruus	subpatruus	subpatruus
9	surensis	surensis	surensis	surense	surense	surensis	surensis	surensis II surensis I	surensis
7	stupachenkoi		stupachenkoi	. 1 1 .					41
6				tschernyschewi	tschernyschewi	tschernyschewi	tschernyschewi	tschernyschewi	tschernyschewi
5	tschernyschewi		tschernyschewi	aff. apertum					vasily [MS]
4	elatmae		elatmae	elatmae	elatmae	elatmae	elatmae elatmae	elatmae	elatmae
3	falsum		falsum	енитие	quenstedti	енитае	elatmae anabarense	chvadukasyense	chvadukasyense [MS]
2	<i>C</i> . sp.		frearsi	frearsi	frearsi		primaevum	primaevum	primaevum
1			bodylevskyi		breve		poultoni	poultoni	poultoni

номенклатурных соотношений Гуляев (2015) впоследствии вернулся к прежнему названию *saratovensis*. В той же работе он предположил, что старшим синонимом данного вида может быть *Ch. recticostata* Parychev, 1977.

Номенклатурное оформление промежуточных форм между *Cadochamoussetia* и *Chamoussetia* противоречиво у обоих авторов. Поэтому до решения этих спорных вопросов на основе убедительных доказательств по всем пунктам в данной работе все вышерассмотренные формы обозначаются общим названием *Ch. saratovensis*.

Филолиния *С.* (*Paracadoceras*) – *Cadochamoussetia* – *Chamoussetia*, прослеживающаяся в зонах Elatmae, Subpatruus и Koenigi, может включать не менее 13 видов (**таб. 1.6.12**), из которых надежно устанавливается не более 8 видов. Из них только 4 вида имеют стабильную номенклатуру (все они выделены С.Н. Никитиным [1878, 1885]), в то время как остальные номенклатурно неустойчивые. Наибольшая неустойчивость характерна для переходных форм, располагающихся в филеме между "хорошими" видами (валидность которых бесспорна) и родовыми-подродовыми группировками.

Филолиния Cadoceras (Cadoceras) – C. (Rondiceras) (рис. 1.6.22)

Эти кадоцератины характеризуются наиболее выраженными различиями между СВО и взрослой стадией морфогенеза (последними оборотами раковины). Кадиконическая стадия проявляется в формировании развитого кадикона или даже сферокона. На СВО раковина высокая вплоть до дискоконической или платиконической.

Филогенетическое развитие в этой группе отличается следующими особенностями (таб. 1.6.13).

- 1. Инновативные признаки, характерные для кадоцератин в целом, формируются только на средних оборотах, в первую очередь на стадии СВО.
- 2. Постепенное сглаживание и редукция скульптуры. Это приводит к полному исчезновению ребер у терминального вида этой филолинии C. (R.) milaschevici уже в конце раннего келловея (гемера enodatum enodatum).
- 3. К инновативным признакам, присущим подроду, наряду со сглаженным морфотипом, также относится и форма умбиликальной воронки на стадии кадикона. У базальных видов умбилик глубокий, ступенчатый, у терминального подвида *C*. (*R*.) milaschevici pura воронковидный гладкий. Таким образом, эволюция группы также шла по пути расширения и сглаживания умбиликальной воронки (Киселев, 2013).

Таблица 1.6.13. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Cadoceras)* — *C. (Rondiceras)*. СВО — стадия высоких оборотов; СО — средние обороты; rH — относительная высота оборотов; U% — относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

								Mopd	огенетическ	ий тренд	
Филофаза		Морфологический тренд						Дин. U%	Длитель ность СВО	Макси- мальное rH на CBO	Викариат
C. bellabimba	Cadoceras		9	Булло- иды			0,36				
C. tolype	Cad		ребристость	ИДЫ		4				1,09	C. emeliantzevi
C. sokolovi		СТБ	рис			ОНКІ	0,55	ТИП	1.4		Voronetz
C. geerzense		инволютность	ped	Ступенчатая пупковая воронка		эй вор	1		1,4	1,1	C. wosnessenskii
C. tscheffkini	as	инвс			ладкая	ттковс		Сальтативный		1,22	(Grewingk)
C. milaschevici khudyaevi	Rondiceras		Нет ребер	1	упковая оронка	угла пупковой воронки		Саль			
C. milashevici milashevici	R		Ступенча	ая пупковая воронка		Расширение у	1,33		3	1,54	
C. milashevici pura			Гладкая	і пупковая	воронка	Расши					C. voronetsae Frebold

Развитие рондицерасового морфотипа с полностью гладкой раковиной происходит постепенно на протяжении фаз Koenigi и Calloviense, поэтому проведение границы между подродами *Cadoceras* s. str. и *C.* (*Rondiceras*) представляет проблему. Понимание сущности и объема обоих таксонов во многом зависит от модели филогенеза, которую использует исследователь (см. выше). В этой связи объем *C.* (*Rondiceras*) можно рассматривать, используя границы филолинии, в данном случае интервал *C. sokolovi – C. milashevici* (Митта, 2000б; Гуляев, 2005). С другой стороны, границы подрода можно определять по выраженной морфологической дискретности входящих в него видов. Морфологический подход в диагностике рондицерасов позволяет ограничиться лишь признаками виданиндекса *С. milashevici*, который обладает уникальной особенностью среди всех кадоцератин – почти полностью гладкой раковиной. Также *С. milashevici* существенно отличается от всех предшествующих видов данной филолинии наибольшей сальтатизацией морфогенеза раковины: заметным расширением умбилика на средних и взрослых оборотах и инволютностью раковины на стадии высоких оборотов (рис. 1.6.23). Соответственно подрод *С.* (*Rondiceras*) должен быть монотипический (Киселев, 2001в), а все предшествующие члены филолинии должны быть отнесены к *Cadoceras* s. str.

Филолиния C. (Protolongaeviceras) – Longaeviceras – Lamberticeras (рис. 1.6.24)

В данной филолинии наиболее ярко среди кадоцератин проявлен процесс превращения кадиконического морфотипа в дискоконический и затем в осиконический. Это единственная филема макроконховых кадоцератин, которая продолжается в оксфорде и дает начало подсемейству Cardioceratinae. На протяжении келловея в ней индекс инновативности увеличивается как минимум в 30 раз (рис. 1.2.2, таб. 1.6.15), а с учетом первых *Cardioceras* – более чем в 60 раз.

В раннем келловее зарождение филолинии происходит в пределах подрода C. (Paracadoceras), к которому во второй половине раннего келловея относятся виды C. (P.) rubrum Spath (фаза Koenigi) и C. (P.) recidivum Kiselev (фаза Calloviense). У последнего вида происходит крайне незначительное увеличение высоты средних оборотов и уменьшение диаметра умбилика на средних и взрослых оборотах даже по сравнению с C. (P.) elatmae (Nik.), но в целом эти виды сохраняют «паракадоцерасовый» облик ($puc.\ 1.6.16$).

Вся последующая эволюция филолинии продолжается по пути увеличения высоты оборотов на большей части морфогенеза и изменения диаметра умбилика на взрослых оборотах (таб. 1.6.14,

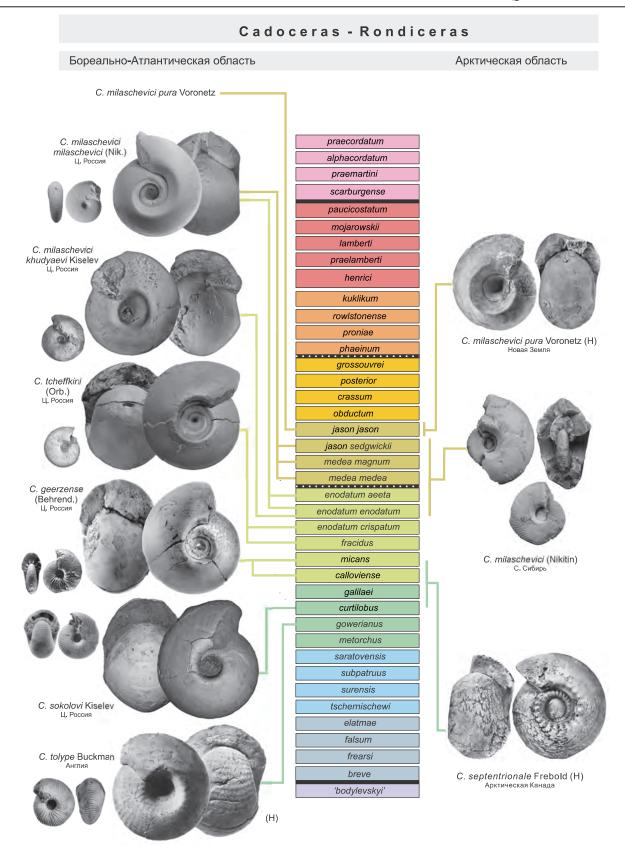


Рис. 1.6.22. Последовательность келловейских видов кадоцератин филолинии *Cadoceras – Rondiceras* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены разной заливкой.

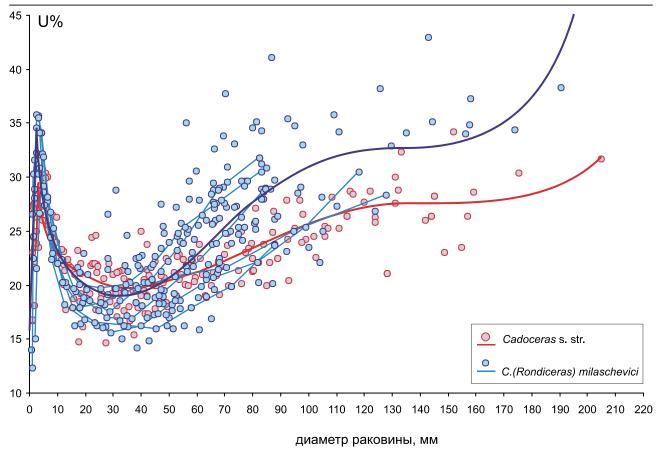


Рис. 1.6.23. Сравнительный морфогенез *Cadoceras* (*Rondiceras*) и *Cadoceras* s. str. по относительному диаметру умбилика (U%). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

1.6.15, **рис. 1.6.25**, **1.6.26**). В среднем келловее в том же направлении продолжает развиваться подрод *C.* (*Protolongaeviceras*). Его базальный вид *P. arcticoides* (фаза Jason) имеет форму раковины, близкую к таковой *C.* (*P.*) *recidivum*, и в дальнейшем происходит постепенное преобразование в направлении *C.* (*Protolongaeviceras*) и *Longaeviceras*. В последнем случае наращивание инновативности признаков и утеря архаичных идет более активными темпами, что характеризует основную линию эволюции кардиоцератид.

P. arcticoides является базальным видом для всего подсемейства Quenstedtoceratinae Meledina, которое включает в себя три рода С. (Protolongaeviceras), Longaeviceras и Lamberticeras. Развитие первого шло с сохранением архаичных признаков, а два других рода эволюционировали путем прогрессирующего повышения поперечного сечения оборотов и инволютизации раковины на протяжении большей части морфогенеза. Первые лонгаевицерасы (гемера obductum – praestenolobum) мало отличаются от протолонгаевицерасов по общему ходу морфогенеза. Но в гемере crassum происходит ускоренное развитие дискоконического морфотипа, который будет характерен для всех остальных лонгаевицерасов – L. stenolobum, L. alpha и L. nikitini. Этот скачок в развитии характеризуется повышением индекса инновативности в фазе Obductum, после чего развитие стабилизируется в фазе Grossouvrei и таким же образом сохраняется в фазе Athleta. Рост индекса инновативности происходит в основном за счет изменения высоты оборота, в то время как диаметр умбилика меняется в разных направлениях. Общая инволютизация раковины, начинающаяся с C. (Paracadoceras), заканчивается на филостадии L. alpha (рис. 1.6.25a), после которой начинается обратная тенденция — расширение умбилика и смена морфогенетическорго U%-тренда с восходящего на нисходящий. Этот переход происходит в фазе Athleta. У L. lahuseni и L. nikitini восходящий U%-тренд еще сохраняется, но происходит расширение умбилика на взрослых оборотах. У Lamberticeras умбилик расширя-

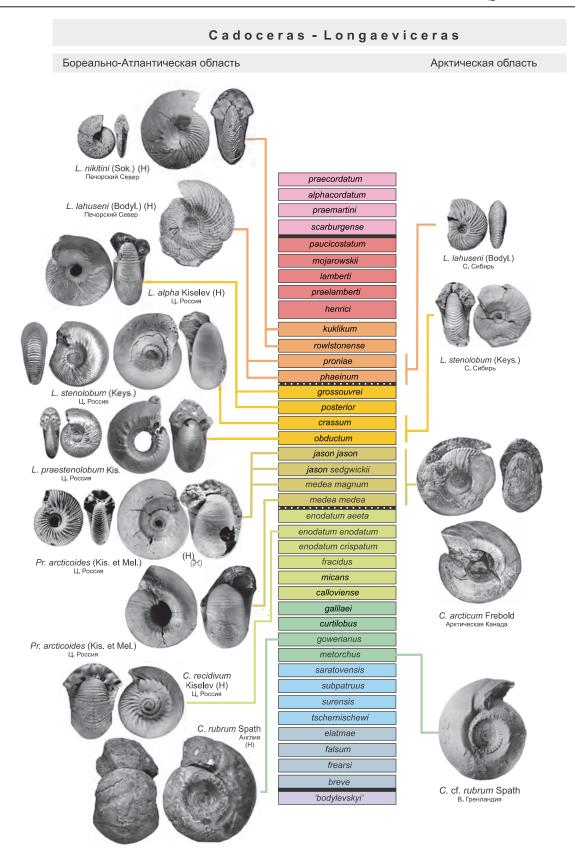


Рис. 1.6.24. Последовательность видов келловейских кадоцератин филолинии *Cadoceras – Longaeviceras* Бореально-Атлантической и Арктической областей. Стратиграфическая шкала представлена последовательностью биогоризонтов. Биогоризонты, принадлежащие различным зонам, обозначены различной заливкой.

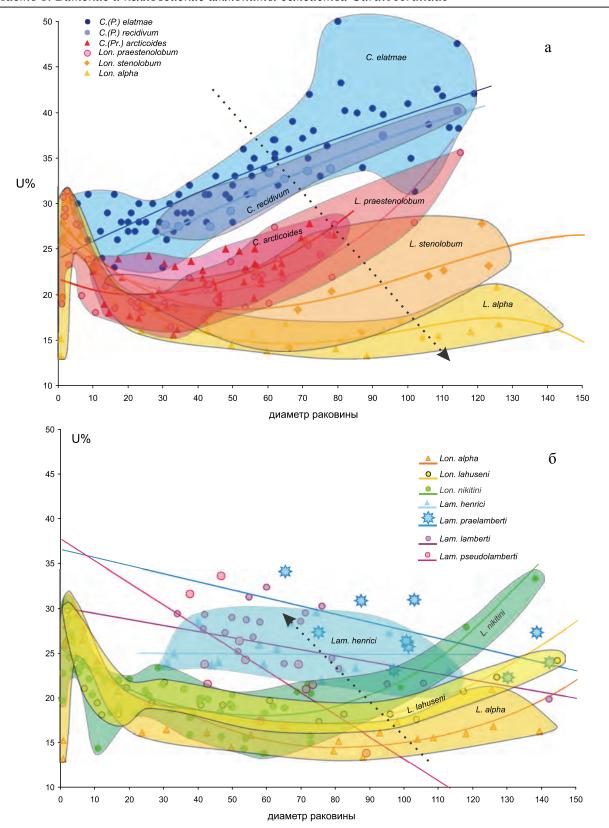


Рис. 1.6.25. Сравнительный морфогенез видов филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *C.* (*Protolongaeviceras*) – *Longaeviceras* по относительному диаметру умбилика (U%) из нижнего-среднего келловея (a) и среднего – верхнего келловея (б). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направление филогенеза показано стрелкой. Морфогенетические ареалы показаны заливкой.

Таблица 1.6.14. Характеристика морфогенетических тенденций в эволюции филолинии *Cadoceras – С.* (*Protolongaeviceras*) – *Longaeviceras* – *Lamberticeras*. СВО – стадия высоких оборотов; ВС – взрослая стадия; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика.

Филофаза	Повышение	U%)	U%-тренд				
	rН	понижение	повышение	восходящий	промежуточ- ный	нисходящий		
C. elatmae				+				
C. rubrum - recidivum	на СВО	+		+				
C. (Pr.) arcticoides	+	+		+				
L. praestenolobum	+	+		+				
L. stenolobum	+	+		+				
L. alpha	+	+			+			
L. lahuseni	+		на ВС	+				
L. gr. nikitini	+		на ВС	+				
Lam. henrici	+		+		+			
Lam. praelamberti	+		+			+		
Lam. lamberti	+	+				+		
Lam. pseudolamberti	+	на ВС				+		

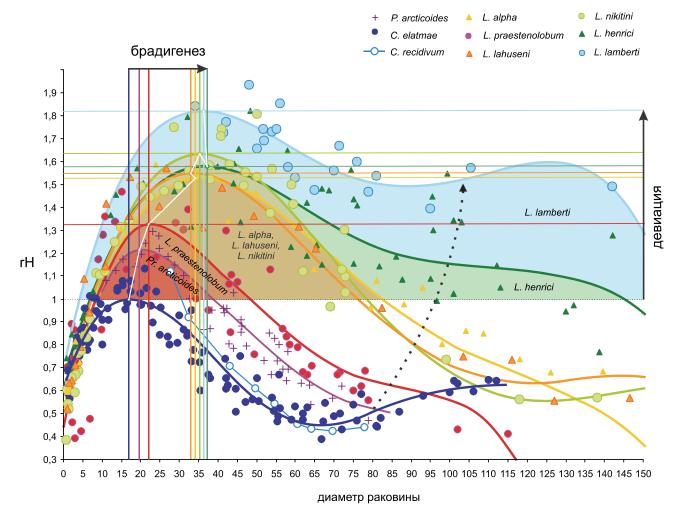


Рис. 1.6.26. Сравнительный морфогенез видов филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Longaeviceras* – *Lamberticeras* по относительной высоте оборота (rH). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины. Направления филогенеза и гетерохронных сдвигов показаны стрелками.

Таблица 1.6.15. Основные характеристики филолинии *Cadoceras – C.* (*Protolongaeviceras*) – *Longaeviceras – Lamberticeras*. CBO – стадия высоких оборотов; CO – средние обороты; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

									Mo	орфогенетич	еский тренд		
Филофаза Морфологический тренд					ИИ	Дин. U%	Длитель ность СВО	Макси- мальное rH на CBO	Разрезы, где прослеживаются филофазы	Викариат			
C. rubrum	Paracad.	сти	воронки		ебра СО			0,07					C. comma Imlay
Pr. arcticoides	Protolon.	з инволютности	Расширение угла пупковой воронки	Буллоиды	Простые ребра СО		00	0,55	альтативн	1,4	1,09		C. arcticum Freb.
L. praestenolobum L. stenolobum L. alpha	Longaeviceras	повышение	ение угл				Заострение вентера С	0,55 0,75 1,33			1,1 1,22	Вотча Вотча Вотча, Бурдово	
L. lahuseni	aevi	ПО	иир	T V		Цвойнь	рение в					Вотча	
E. idnuseni	Buc		Рас							3	1,54	Адьзьва	
L. gr. nikitini	T	7		Тройные ребра СО			OCT	1,5				Адьзьва	
L. gi. mkum				рсор	u CO		3a					Адьзьва	
Lam. messiaeni			$\overline{}$	Ппс	остые								Q. adzvavomense
Lam. henrici	ceras	ние	ти С(ребра СО			СТБ	1,8	ceras	1.4	1,82		Repin
Lam. praelamberti	Lamberticeras	повышение	эволютности СО	Трой	ные		килеватость	2,4	Quenstedtoceras			Михайлов, Дубки	O. collieri Reeside
Lam. lamberti	7		3B(ребра СО		4-ветв.	×	3	ΙÓΠ			Пб	Q. comert Reeside
Lam. pseudolamberti						ребра СО		6,5	ТИП			Дубки	

ется и на средних оборотах, при этом U%-тренд становится нисходящим, первоначально незначительно (у *Lam. henrici*), а затем резко (у *Lam. pseudolamberti*) (**puc. 1.6.256**). У последнего вида начинается обратная тенденция сужения умбилика, которая затем усиливается в оксфорде у *Cardioceras*.

В фазе Lamberti возникает новый скачок инновативного развития, что приводит к появлению Lamberticeras. При переходе к Longaeviceras от Lamberticeras происходит снижение дифференцированности ребер у ранних Lamberticeras. Такая скульптура является более архаичной. Ее появление можно объяснить через концепцию педоморфоза, в соответствии с которой скульптура, более свойственная ранним оборотам Longaeviceras, стала характерна для средних оборотов Lamberticeras через замедление развития (брадигенез). Начальный этап формирования рода Lamberticeras, который связан с появлением базального вида Lam. messiaeni (Marchand et Raynaud), характеризуется достаточно резким изменением в морфологии, что можно объяснить происхождением этого вида за счет прогенеза (Маrchand, 1986). Вероятно, педоморфным следует считать у Lamberticeras также расширение умбилика и формирование нисходящего U%-тренда.

Филолиния Cadoceras (Cadoceras) – Funiferites

Аммониты рода *Funiferites* появляются в зоне Athleta внезапно, без всякой видимой непосредственной связи с близкими таксонами, и так же внезапно исчезают в той же зоне (Callomon, Wright, 1989). Существует несколько точек зрения на происхождение этой группы. Ряд исследователей связывают ее с *Chamoussetia* (Douvillé, 1912; Callomon, Wright, 1989; Репин, 2002), хотя и не могут указать переходных форм в разделяющем группы стратиграфическом интервале, кардиоцератиды которого почти повсеместно хорошо изучены. По мнению В.В. Митта (2000б), аммониты группы

"Ammonites" funiferus могут происходить от Rondiceras stenolobum (Keys.) emend. Nikitin, распространенного в низах зоны Coronatum среднего келловея. Однако между данным видом (в данной работе он относится к роду Longaeviceras) и аммонитами, близкими к F. funiferus, наблюдается существенная разница в форме последних оборотов – значительно более широких, не килеватых и обладающих округлым вентером. Этот признак сохраняется и у более поздних Longaeviceras, встречающихся совместно с "Ammonites" patruus и "A." funiferus.

Ранее (Киселев, 1999) было высказано предположение, что терминальные представители группы "Ammonites" funiferus могут происходить от вида Cadoceras allae Kiselev. Эта точка зрения была подтверждена детальным изучением разрезов среднего и верхнего келловея Рязанской обл., наиболее полные из которых вскрыты карьерами вблизи г. Михайлов. Здесь, в глинистой толще мощностью около 8-10 м прослежено развитие самостоятельной филетической линии, заканчивающейся видом Funiferites funiferus (рис. 1.6.27). В качестве исходной формы выступает F. allae, хроноподвиды которого распространены от верхов подзоны Grossouvrei до нижней части подзоны Proniae. В этом стратиграфическом интервале форма их раковины изменяется от кадиконической, через пахиконическую, до дискоконической. Эта тенденция прослеживается уже внутри вида F. allae, что позволило выделить хроноподвиды F. allae s.str. и F. allae compressus Kiselev. Следующий эволюционно преемственный вид F. patruus, распространенный в верхах подзоны Proniae и низах подзоны Kuklikum, обладает уже уплощенной дискоконической раковиной, переходной к оксиконической. Его несомненный потомок F. funiferus из верхов подзоны Kuklikum имеет настоящую оксиконическую раковину с несколько отжатым килем на последнем обороте. Этот вид исчезает, не оставляя потомков незадолго до конца фазы Kuklikum. Преемственность наблюдается не только в направленном изменении формы раковины перечисленных видов, но и в характере скульптуры их внутренних оборотов.

Основной тренд в эволюции *Funiferites* – постепенное боковое уплощение раковины и формирование килеватого приострения на вентере на протяжении среднего и позднего келловея от *Funiferites allae allae* до *F. funiferus* (**таб. 1.6.16**). Это выражается в плавном изменении относительной высоты оборота (параметра rH) от широкого и изометрического до высокого и сверхвысокого (**рис. 1.6.28**а). При этом наблюдается значительная изменчивость этого признака, что приводит к существенному перекрытию морфологических полей соседних таксонов одной филемы, до 46% для подвидов и 15,5-40% для видов (**рис. 1.6.286**). В морфогенезе относительная высота изменяется незначительно или совсем не меняется, в то время как в филогенезе она изменяется очень выразительно. Это видно как по смещению линии тренда каждого вида (**рис. 1.6.28**а), так и по изменению среднего

Таблица 1.6.16. Основные характеристики филолинии *Cadoceras (Cadoceras) – Funiferites*. ИИ – индекс инновативности; CBO – стадия высоких оборотов; CO – средние обороты; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой показаны архаичные признаки.

								Mo	орфогенетич	еский тренд		
Филофаза		Морфологический тренд						н. U%	Длитель- ность	Макси- мальное rH на	Разрезы, где прослеживаются филофазы	Викариат
		U	вентер	скульптура				Дин.	СВО	СВО	филофазы	
C. bellabimba	Т			0П		aя	0,36				Унжа, Макарьев	
C. tolype			Ĭ	Булло	ная	Прорзи- радиатная			3	1,09	Просек-Исады	C. emeliantzevi Voronetz
C. sokolovi	Sal		округлый		иат	Π ₁					Унжа, Черменино	
C. sokolovi	Caaoca	инволютность	окр		Ректирадиатная	рурзира- диатная	0,55	альтативный тип			Елатьма, Никитино, Вотча	C. wosnessenskii
F. allae allae		ВОЛ					0,75	ьта				
F. allae compressum F. patruus	ilernes	ИН	приостр	енный	инусоидальная		1	Сал			Михайлов	
F. patruus	Lun		килеватый		нусоил		2,5				михаилов	
F. funiferus			кил	ТЬ	Сш		3,66		12	2,18		

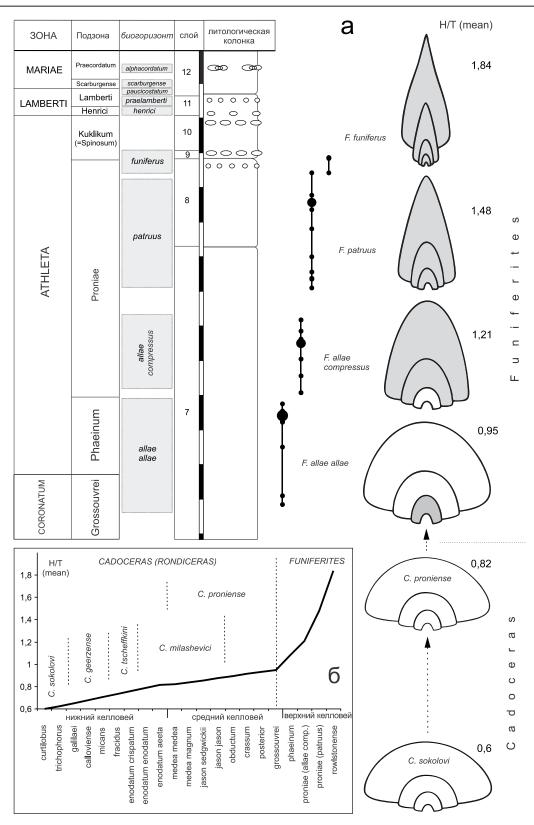


Рис. 1.6.27. Распределение видов и изменение пропорций поперечного сечения оборота у аммонитов филемы *Cadoceras – Funiferites*: а – в разрезе Михайловцемент I (литологическая колонка дана с упрощением); б – в привязке к инфразональной шкале келловея. H/T (mean) – среднее значение показателя пропорций как отношение высоты оборота к ширине (из [Kiselev, Rogov, 2018]); серой заливкой на поперечных сечениях раковины обозначена стадия высоких оборотов.

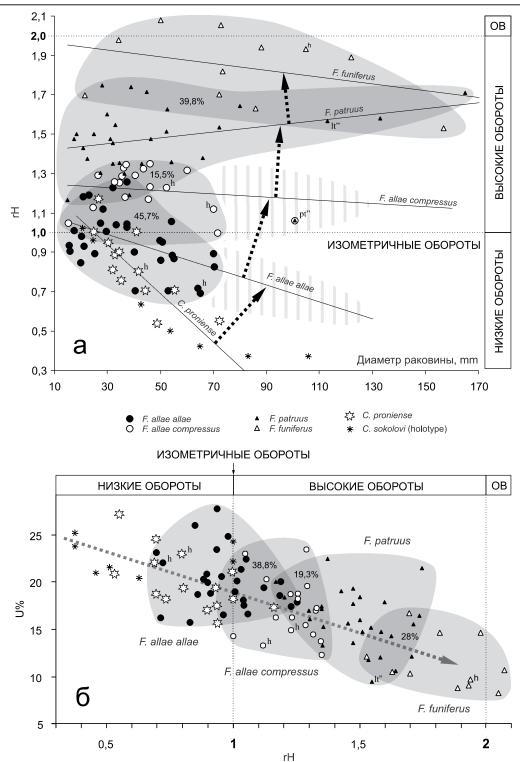


Рис. 1.6.28. Распределение видов и подвидов рода *Funiferites* и филогенетически предшествующих ему *Cadoceras* по параметрам формы раковины: а — по пропорциям поперечного сечения rH (относительная высота оборота) в отношении к диаметру раковины; б — по пропорциям поперечного сечения rH и относительного диаметра умбилика (U%). Серой заливкой обозначены морфологические поля *Funiferites* (только), цифры показывают значение относительной площади перекрытия между видами; линии тренда показаны сплошной линией, морфологические границы — пунктирной линией. Стрелками обозначены направления филогенеза. Сокращения: h — голотип; lt — лектотип, pt — паратип (двойной запятой отмечены типовые экземпляры с реконструированными значениями признаков по регрессионным формулам); OB — очень высокие обороты (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

значения rH: 0,95 для *F. allae allae*; 1,21 для *F. allae compressus*; 1,48 для *F. patruus* и 1,84 для *F. fu-niferus* (**puc. 1.6.27**).

В филогенезе латеральное уплощение раковины сопровождается коррелятивно связанным уменьшением диаметра умбилика (рис. 1.6.286). В среднем относительная высота оборота от вида к виду (и подвиду) на каждой филетической ступени (*F. allae allae*, *F. allae compressus*, *F. patruus* и *F. funiferus*) увеличивается в 1,24 раза, а диаметр умбилика уменьшается в 1,22 раза, что составляет близкую величину изменения признаков в филогенезе. Можно считать, что в эволюции *Funiferites* эти два параметра изменяются когерентно. В результате эволюирующие параметры раковины изменяются от *F. allae allae* до *F. funiferus* примерно вдвое: rH в 1,92 и U% в 1,78 раз.

Наиболее вероятным предком рода Funiferites и соответственно начального его звена F. allae allae, можно считать Cadoceras proniense Sasonov – вид, выделенный в разрезах среднего келловея Рязанской области и широко распространенный в центральной части Европейской России. Голотип вида происходит из зоны Coronatum разреза у д. Никитино (Сазонов, 1965, табл. 14, фиг. 3), паратипы – частично из той же зоны и разреза (ibid., табл. 13, фиг. 3) и зоны Jason разреза у п. Елатьма (ibid, табл. 10, фиг. 4). Нами образцы этого вида найдены в зоне Jason (табл. 78, фиг. 5-7) и подзоне Enodatum (табл. 55, фиг. 1). Этот вид стратиграфически предшествует ранним фуниферитесам и встречается вплоть до кровли подзоны Obductum. Морфологически он также очень близок к F. allae allae как по форме оборотов, так и по ребристости. Скульптура состоит из ректирадиатных ребер с коэффициентом ветвления 2,5-3, которые нередко синусоидально изогнуты, что характерно для большинства фуниферитесов. Поперечное сечение оборотов C. proniense в среднем шире, чем у F. allae allae, и составляет 0,82 (рис. 1.6.27). Перекрытие морфологических полей обоих видов в среднем около 55%, что превышает относительное перекрытие морфологических полей между соседними звеньями филемы Funiferites. Это означает, что темпы морфологических изменений в эволюции рода резко ускоряются после стадии F. allae allae, что свидетельствует о смене тенденции морфологических изменений при эволюционном переходе Cadoceras в Funiferites.

Положение *Cadoceras proniense* в системе кадоцератин дискуссионно. Морфологически от данного вида почти не отличим *C. wosnessenskii* (Grewingk), описанный из разрезов келловея Южной Аляски (Grewingk, 1850, pl. 4, fig. 1; Pompeckj, 1900, pl. 5, fig. 5, здесь **табл. 48, фиг. 4**). Данное сходство скорее всего обусловлено параллелизмом, хотя достоверно это доказать невозможно из-за недостатка сравнительного материала. В этой связи оба вида следует рассматривать как примерно изохронные викарирующие аналоги.

Наиболее вероятно происхождение *Cadoceras proniense* от группы среднерусских кадоцератин, составляющих филему *Cadoceras (Rondiceras)*, представители которой широко распространены в нижнем и среднем келловее Европейской России. Базальный член этой группы *Cadoceras sokolovi* Kiselev на средних оборотах обладает морфотипом, вполне сравнимым с таковым *C. proniense*, в том числе и ректирадиатной ребристостью. При этом поперечное сечение оборотов *C. sokolovi* заметно ниже (rH [mean] = 0,6). Общий тренд филогенетических изменений у *Cadoceras (Rondiceras)* – постепенное повышение поперечного сечения взрослых оборотов. Вероятно, этот процесс шел параллельно в разных группах этой филемы, и одна из них дала начало *Funiferites*. Уплощение раковины в этой группе происходит с большей скоростью, нежели у предковых *Cadoceras* (**puc. 1.6.276**), что позволяет уверенно проводить демаркацию между этими родами по появлению *F. allae*.

Филолиния C. (Protostenocadoceras) – Stenocadoceras

Исключительно арктическая филолиния, характерная в основном для Южной Аляски, Северной Канады и Британской Колумбии. Здесь в келловее находился центр разнообразия специфических кадоцератин, описанных а работах Р. Имлея (Imlay, 1948, 1955, 1953а, b, 1962, 1975) и других авторов (Arthur et al., 1993; Hall, Poulton, 2012). Как показано выше, кадоцератины в Арктике развивались почти независимо, начиная в раннем келловее с подрода С. (Paracadoceras), и формировали провинциальные филолинии в различных регионах Панбореальной надобласти. На территории Южной Аляски группа развивалась параллельно с бореально-атлантическими филолиниями в раннем

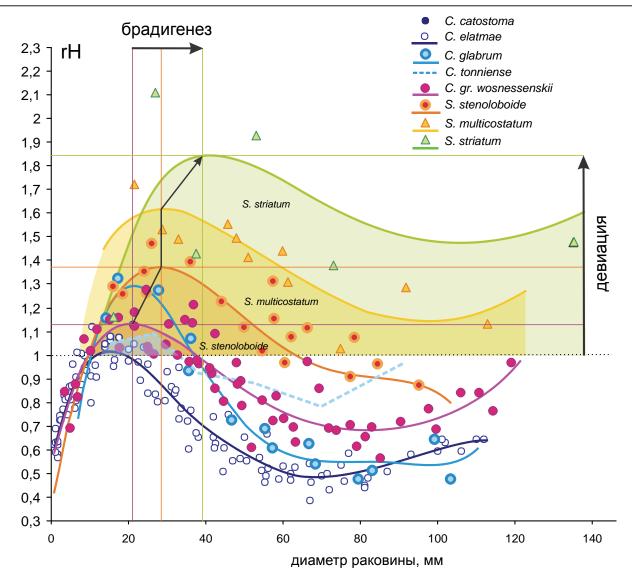


Рис. 1.6.29. Среднестатистические кривые распределения экземпляров видов кадоцератин из келловея Южной Аляски по относительной высоте оборотов (rH) относительно диаметра раковины. Для сравнения дана диаграмма распределения среднерусского вида *С. elatmae*. Линии тренда являются полиномами за исключением линии голотипа *С. tonniense*. Картина распределения построена по измерениям кадоцератин из работы Imlay, 1953b и натурных измерений музейных оригиналов *С. doroschini* (Eichw.) (лектотип), *С. wosnessenskii* (Grewingk) (топотип, колл. Помпецкого) и *S. stenoloboide* (Pomp.) (голотип). Заливкой разного цвета обозначена стадия высоких оборотов. Вертикальными линиями показано положение диаметра раковины для rH-max, горизонтальными линиями – rH-max.

келловее от нескольких видов *C.* (*Paracadoceras*), близких к *C. glabrum* Imlay и *C. harveyi* Crickmay, и заканчивая в среднем келловее родом *Stenocadoceras* – группой с высокоинновативным дискоконическим морфотипом, во мном напоминающей *Longaeviceras*. Развитие этой филолинии характеризуется следующими особенностями:

1. Основное звено эволюции в целом не отличается от большинства групп кадоцератин и включает целый комплекс изменений: а) брадигенетическое расширение стадии высоких оборотов, смещение вперед максимума высоты оборотов гН и общее повышение высоты средних и взрослых оборотов (рис. 1.6.29); б) инволютизацию средних и взрослых оборотов, смену типа морфогенеза умбилика (U%-тренда) с градуального восходящего, свойственного *C.* (*Paracadoceras*), на сальтативный восходящий (подрод *Protostenocadoceras*), преимущественно восходящий, с переходными признаками (ранние *Stenocadoceras*) и нисходящий (поздние *Stenocadoceras*) (рис. 1.6.30).

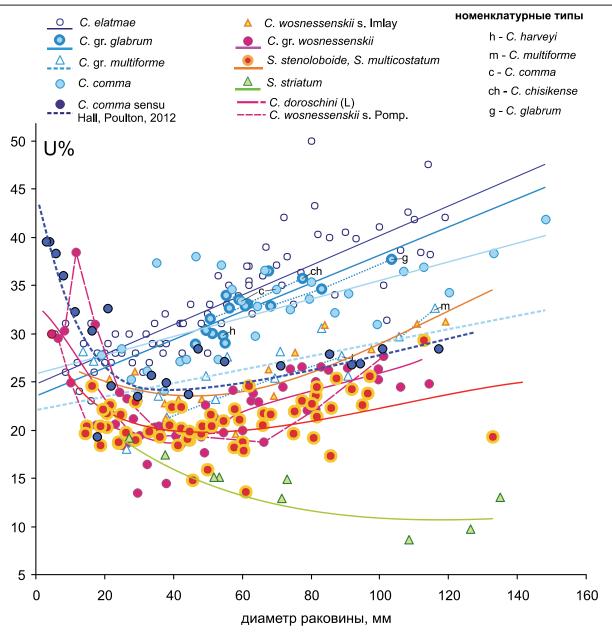


Рис. 1.6.30. Распределение экземпляров видов кадоцератин из келловея Южной Аляски по относительному диаметру умбилика (U%) относительно диаметра раковины. Для сравнения дана диаграмма распределения среднерусского вида *С. elatmae*. Картина распределения построена по измерениям кадоцератин из работы Imlay, 1953b и натурных измерений музейных оригиналов *С. doroschini* (Eichw.) (лектотип), *С. wosnessenskii* (Grewingk) (топотип, колл. Помпецкого) и *S. stenoloboide* (Pomp.) (голотип).

Филогенетические изменения возникали в последовательности из семи видов (таб. 1.6.17). Эти изменения не затрагивали все ступени и происходили неравномерно по разным признакам, вследствие чего не все пригодные виды, выделенные Имлеем, распознаются по признакам основного звена. Так, *S. stenoloboide* (лектотип: табл. 37, фиг. 5) и *S. multicostatum* хорошо различаются по параметрам гН, но находятся на одной ступени изменения U%. Наоборот, *C.* ex gr. glabrum, *C. comma* и *C. wosnessenskii* sensu Imlay мало различаются по параметрам гН, но имеют устойчивые различия по U%. Виды, которые не отличаются ни по одному признаку основного звена, рассматриваются здесь как синонимы других видов. К таким видам отнесены *S. iniskinense* (Imlay), *S. bowserense* (Imlay) (=*S. stenoloboide* (Pomp)), *C. tenuicostatum* Imlay, *C. kialagvikense* Imlay (= *C. wosnessenskii* (Grew.)). Наоборот, форма, обозначенная Имлеем как *C. wosnessenskii*, характеризуется специфическим само-

Таблица 1.6.17. Характеристика морфогенетических тенденций в филолинии *Cadoceras (Paracadoceras) – C. (Protostenocadoceras) – Stenocadoceras.* СВО – стадия высоких оборотов; ВС – взрослая стадия; rH – относительная высота оборотов; U% – относительный диаметр умбилика. Серой заливкой и крестиком обозначены филофазы, где происходят изменения по соответствующим признакам.

	Повышение	Понижение	U%-тренд				
Филофаза	rH	И%	восходящий	промежуточ- ный	нисходя- щий		
C. ex gr. glabrum			+				
C. comma		+	+				
C. (Prs.) wosnessenskii sensu Imlay		+	+				
C. (Prs.). ex gr. wosnessenskii	на ВС	+	+				
S. stenoloboide	+	+	+	+			
S. multicostatum	+		+	+			
S. striatum	+	+			+		

стоятельным трендом по U%, что позволяет отличать ее от остальных видов группы *C. wosnessen-skii*.

2. Общее направление морфологических изменений в рамках основного звена в наибольшей мере совпадает с бореально-атлантической филолинией *С.* (*Protolongaeviceras*) --- *Lamberticeras*. Это сходство в целом характеризуется почти одинаковой этапностью изменений как по морфогенезу U, так и по гН (рис. 1.6.31). В результате для каждой филогенетической фазы (вида) южно-аляскинской филолинии может быть подобран морфогенетический аналог – вид или группа бореально-атлантических (в основном среднерусских) видов. Виды-аналоги по различным признакам (U, гH, скульптура) могут быть не вполне тождественны, при этом в группу аналогов могут входить разновозрастные виды (таб. 1.6.17). Разница в стратиграфическом возрасте видов-аналогов, приходящихся на каждую филогенетическую фазу рассматриваемой филолинии, не превышает 3 аммонитовые зоны, в среднем составляет 1,5 зоны по отдельным признакам, а по всем признакам – 2,8 зоны. Это свидетельствует о том, что ни один из видов Южной Аляски не может быть определен среднерусским видом (и наоборот), а относительное сходство между ними следует объяснять исключительно параллелизмом.

Наибольшим сходством характеризуются базальные раннекелловейские виды южно-аляскинской и бореально-атлантической филолиний, относящиеся к С. (Paracadoceras). Этот подрод находится в точке бифуркации среднерусской и арктической ветвей кадоцератин и еще может рассматриваться как единый надвидовой таксон. Более молодые виды, в особенности средне- и позднекелловейские, в обеих провинциях следует относить к разным родам, которые образуют морфогенетические пары на родовом или подродовом уровне. Первую пару образуют подроды С. (Protolongaeviceras) Кпуаzev, Meledina, Alifirov и С. (Protostenocadoceras) subgen. поу., из которых первый распространен как в Европейской России, так и Арктике, но не известен восточнее Таймыра. Второй подрод встречается в основном на территории Южной Аляски. Оба таксона сформировали близкий морфотип, унаследованный от поздних С. (Paracadoceras), тем не менее отдельные экземпляры имеют гомеоморфное сходство с видами филемы Cadoceras s. str. – С. (Rondiceras) (таб. 1.6.18). Идея о происхождении одной из этих групп от паракадоцерасовой группы кадоцератин не нова. В частности, уже Спэт считал, что виды С. doroschini и С. stenoloboide наиболее близки к С. elatmae (Spath, 1932, р. 63).

Морфогенетическим аналогом рода *Stenocadoceras* является род *Longaeviceras*, в первую очередь по большинству признаков, базальные среднекелловейские виды — *L. praestenolobum*, *L. stenolobum*, *L. alpha*. Позднекелловейские виды лонгаевицерасовой филолинии близки к стенокадоцерасам только по относительной высоте оборотов (таб. 1.6.18).

3. Темпы направленных морфогенетических изменений в рамках основного звена эволюции филолиний *C.* (*Protostenocadoceras*) – *Stenocadoceras* и *C.* (*Protolongaeviceras*) – *Longaeviceras* примерно одинаковы при любом рассмотрении как по отдельным признакам (рис. 1.6.32a,6), так и по корреляции признаков (рис. 1.6.32b). Корреляционные пары морфологического тренда у кадоцератин обоих регионов содержат почти одинаковое количество морфогенетических аналогов. Это по-

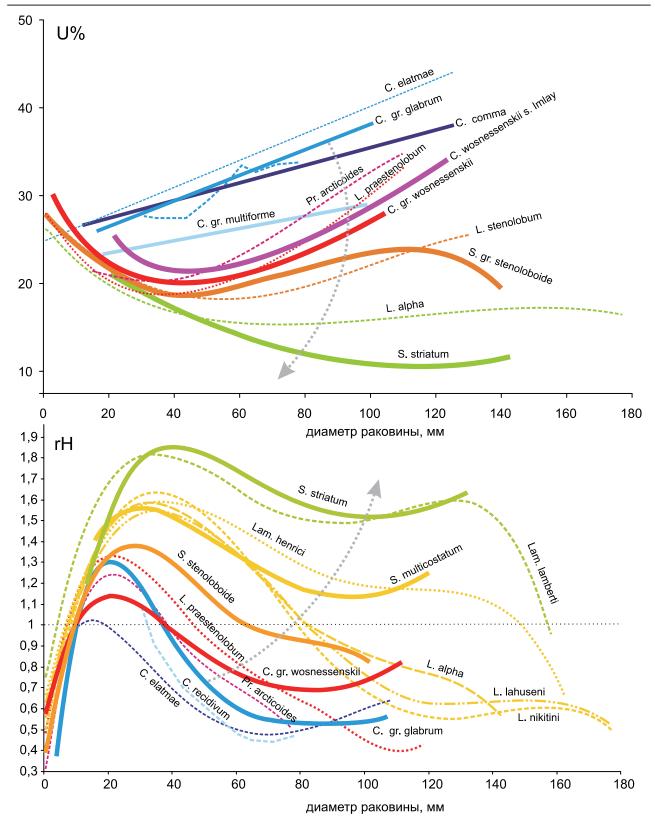


Рис. 1.6.31. Сравнительное распределение экземпляров видов кадоцератин из келловея Южной Аляски (жирными линиями) и Европейской России (тонким пунктиром) по относительной высоте оборотов rH (внизу) и относительному диаметру умбилика (вверху). Виды – морфогенетические аналоги показаны одним цветом. Направление филогенеза показано стрелкой.

Таблица 1.6.18. Виды кадоцератин Южной Аляски и их морфогенетические аналоги из Европейской России. В скобках указан стратиграфический возраст вида – инфразональный уровень из рис. 2.7.2.

		Морфоген	етический аналог из Евро	опейской России	
	Виды кадоцератин Южной Аляски	по rH	по U%	по форме вентера и скульптуре на средних оборотах	
cears	C. glabrum Imlay C. chisikense Imlay	C. recidivum (c17)	C. elatmae (c4) C. recidivum (c17)	C. elatmae (c4)	
Paracadocears	C. multiforme Imlay C. tonniense Imlay			C. primaevum (c2)	
Pa	C. comma Imlay	C. recidivum (c17)	C. recidivum (c17)	C. recidivum (c17) Cad. tschernischewi	
Protosteno- cadoceras	C. wosnessenskii sensu Imlay C. wosnessenskii (Grewingk) C. doroschini (Eichw.) C. kialagvikense Imlay	C. arcticoides (c19)	C. arcticoides (c19) L. praestenolobum (c23)	C. arcticoides (c19)	
P_T	C. tenuicostatum Imlay			C. arcticoides (c19) C. geerzense (c14), C. tscheffkini (c15)	
Stenoca- doceras	S. stenoloboide (Pomp.) S. iniskinense (Imlay) S. multicostatum (Imlay)	L. stenolobum (c24) Lam. henrici (c31)	L. praestenolobum (c23) L. stenolobum (c24)	L. praestenolobum (c23) L. stenolobum (c24)	
S	S. striatum (Imlay)	Lam. lamberti (c33)	L. alpha (c25)	L. alpha (c25)	

зволяет полагать, что построенная филогенетическая модель стенокадоцерасовой филолинии сравнима по качеству со среднерусской, даже несмотря на то что стратиграфическая основа для филогенетических реконструкций кадоцератин Южной Аляски существенно ниже по качеству, чем в Европейской России. Исходя из этого, можно полагать, что средние темпы филогенетических изменений среднерусской логаевицерасовой филолинии должны быть близки к таковым у южно-аляскинской стенокадоцерасовой филемы. Соответственно морфогенетические аналоги обеих филолиний предположительно являются одновременно стратиграфическими аналогами, а отдельные виды и тем более роды могут рассматриваться как условно изохронные таксоны в масштабе подъяруса или зоны. Этот вывод открывает дополнительные возможности для внутрибореальной корреляции, а также решения спорных вопросов биостратиграфического расчленения келловея Южной Аляски. В частности, с учетом морфогенетической модели можно откорректировать рассмотренную выше картину распределения видов кадоцератин в разрезах Южной Аляски (по данным Имлея), в первую очередь распространение рода Stenocadoceras, отдельные виды которого помещались в нижний келловей. Так, для формации Чинитна вероятно ошибочно указанное Имлеем положение видов S. bowserense, S. iniskinense и S. striatum (таб. 1.6.19). Для формации Шелихова таким видом может быть С. kialagvikense. У остальных видов в незначительной степени могут быть откорректированы нижняя и верхняя границы распространения.

4. Вышерассмотренная картина позволяет существенно уточнить диагностику родов кадоцератин, их границы и объем. Все кадоцератины в обеих филолиниях могут быть объединены в три грады (рис. 1.6.7, 1.6.32): града А включает виды С. (Paracadoceras), града В – подроды С. (Protostenocadoceras) и С. (Protolongaeviceras), града С – Stenocadoceras, Longaeviceras и Lamberticeras. Между этими градами наблюдаются широкие морфогенетические диастемы, размер которых весьма велик по отношению к морфогенетическим расстояниям между видами внутри родов и подродов. Учитывая, что среднерусская филолиния реконструирована достаточно полно, в особенности в верхней части, можно считать, что наблюдаемый размер диастем не является случайностью или проявлением недостаточной изученности таксонов. Вероятно, он регулируется внутренними законами филогенеза, определяющими прерывистый характер эволюции.

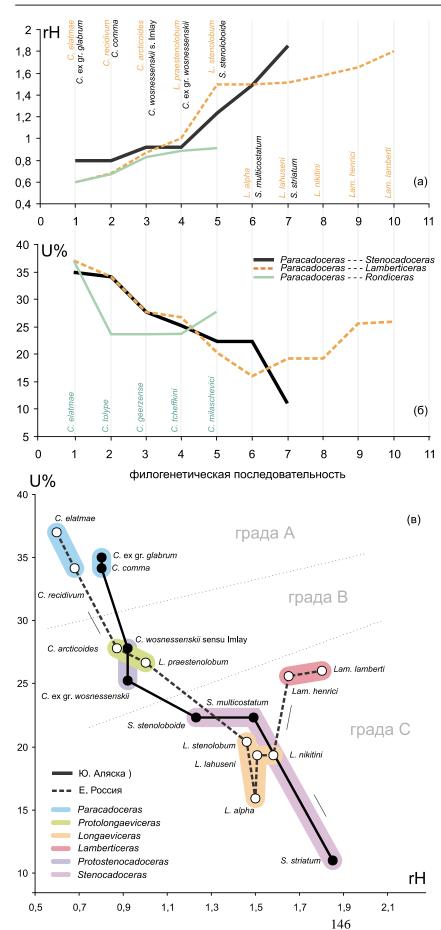


Рис. 1.6.32. Направление морфогенетических изменений в филогенезе (основное звено) кадоцератин Европейской России и Южной Аляски. Кадоцератины Е. России представлены филолиниями 1) C. (Paracadoceras) – C. (Protolongaeviceras) -- Lamberticeras (фиг. а-в) и 2) С. (Paracadoceras) - Cadoceras s. str. – C. (Rondiceras) (фиг. a, б); Ю. Аляски - Paracadoceras -(Protostenocadoceras) - Stenocadoceras (фиг. a-в). В качестве признаков основного звена использованы среднестатистические значения rH при Д=45 мм и U% при Д=80 мм, при которых наиболее ярко проявляются различия видов. Фиг. а – развитие филолиний по относительной высоте оборотов гН); фиг. б - развитие филолиний по относительному диаметру умбилика (U%); фиг. в - синморфогенетическое развитие филолиний по двум признакам основного звена.

Таблица 1.6.19. Стратиграфическое распространение макроконховых кардиоцератид в формации Чинитна и Шелихова Южной Аляски на основе данных Detterman и Hartsock в обработке Имлея (Imlay, 1975, фиг. 1). Картина построена с учетом ревизии таксономического состава и филогенетического анализа. Черной заливкой обозначено ошибочное положение таксонов, текстурной заливкой – маловероятное. Цифрами указаны группы аммонитовых местонахождений.

виды кардиоцератид		Т	ONN	IIE S	ILST	ONE	MEI	MBEI	R			P.	AVEI	LOFF	FSIL	STO	NE M	EME	BER	
в формации Чинитна	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
C. tonniense																				
C. comma	W	///																		
C. chisikense																				
C. catostoma																				
C. glabrum																				
S. bowserense																				
C. wosnessenskii sensu Imlay																				
C. multiforme																				
C. doroschini																				
S. striatum																				
S. stenoloboide																				
S. multicostatum													\\\	/// <u>></u>						
C. kialagvikense																				
C. pomeroyense																				
C. tenuicostatum																				
S. iniskinense																				

виды кардиоцератид в формации Шелихова	Нижняя треть		Ь	Средняя треть			Верхняя треть		
C. bathomphalum									
C. glabrum									
C. kialagvikense		>>>							
C. catostoma									
C. wosnessenskii sensu Imlay									
C. comma									
C. tenuicostatum									
S. stenoloboide									
S. iniskinense									
C. doroschini									
S. multicostatum									

Разумеется, темпы эволюции викарирующих таксонов, относящихся к одной граде в составе единого семейства, могут различаться. Поэтому нет оснований утверждать, что одни и те же стадии семогенеза в разных викарирующих группах будут полностью изохронны. Такое несовпадение по возрасту семогенетических фаз хорошо показано М.А. Роговым на примере развития у различных подсемейств в семействе Craspeditidae (Rogov, 2020). В частности, стратиграфическая разница в наступлении одной и той же филофазы развития скульптуры или пропорций раковины у подсемейств Subcraspeditinae, Garniericeratinae и Craspeditinae может составлять 1-3 зоны. В соответствии с этим примером можно полагать, что точность корреляции по морфогенетическим аналогам не превышает объема зоны. Тем не менее для решения ряда сложных вопросов внутрибореальной корреляции даже такая точность может быть полезной.

1.6.4. Общие закономерности эволюции келловейских кардиоцератид

1. На протяжении келловея в Панбореальной надобласти макроконховые кардиоцератиды формировали инновативный морфотип параллельно в различных филемах. В каждой филогенетической линии это происходило с различными темпами (рис. 1.2.2; 1.6.2), однако в целом индекс инновативности всего семейства неуклонно увеличивался (рис. 1.6.33). Увеличение доли одних и тех же инновативных признаков (характерных для всего семейства) — основной тренд в эволюции подсемейства кадоцератин, не имеющий исключений ни в одной филеме. Это может служить правилом в систематике данного семейства: если более молодой вид характеризуется меньшим индексом иннова-

тивности, то он не должен относиться к той же филеме (и соответственно роду или подроду), что и сравниваемый более древний вид с высоким показателем инновативности (за исключением таксонов, образованных путем брадигенеза). Это правило хорошо работает в сложных ситуациях, например при разграничении родов *С.* (*Protolongaeviceras*) и *Longaeviceras* (**рис. 1.2.3**, см. выше) или оценке гипотезы о происхождении последнего от *Rondiceras*. В частности, идея о прямой филогенетической связи *С.* (*R.*) *milaschevici* и *L. stenolobum*, которой придерживаются некоторые исследователи, должна предполагать понижение уровня инновативности у более молодого вида, что противоречит общему направлению развития семейства.

2. Повышение индекса инновативности у семейства в целом происходило прерывисто, что связано как с итеративным появлением и диверсификацией инновативных таксонов, так и их вымиранием. Пики индекса инновативности совпадают с развитием *Chamoussetia*, *Funiferites*, *Rondiceras*, *Longaeviceras* и *Lamberticeras*, итеративно формирующих близкий морфотип. Вымирание этих таксонов сопровождалось резким понижением ИИ всего подсемейства, в особенности после исчезновения первых двух таксонов.

Инновативный морфотип получил наибольшее развитие в двух филемах – Funiferites и Lamberticeras, и только последняя ветвь получила продолжение в оксфорде, дав начало подсемейству Cardioceratinae.

3. На протяжении келловея разнообразие кардиоцератид ритмично изменяется и характеризуется пятью максимумами (фазы Elatmae, Koenigi, Jason, Grossouvrei и Lamberti) и тремя минимумами (фазы Subpatruus, Calloviense, Obductum и Athleta). Наибольшее разнообразие приходится на фазу Jason, а минимальное – на фазу Athleta. Основные моменты вымирания рассматриваемой группы отмечаются в середине фазы Koenigi и в конце фаз Jason и Athleta. Максимумы и минимумы разнообразия совпадают с темпами диверсификации и вымирания родов и подродов.

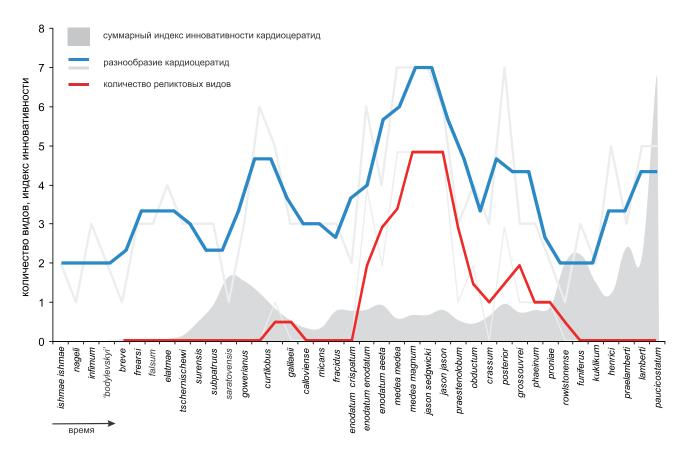


Рис. 1.6.33. Изменение видового разнообразия и суммарного индекса инновативности у кардиоцератид на протяжении бата и келловея.

4. В келловейском веке каждая гемера характеризуется присутствием не более одного вида из одной филемы. Этот факт хорошо отвечает принципу конкурентного исключения, в соответствии с которым сосуществование нескольких видов одного семейства возможно при условии их различной специализации, выраженной в морфотипе. Соответственно 7 видов кардиоцератид могли сосуществовать в среднем келловее в одном бассейне при условии их принадлежности к различным родам или подродам, отражающим неодинаковые направления специализации. Теоретически это соответствует многоветвистой модели систематики и филогенеза кардиоцератид.

Вышерассмотренную картину можно сравнить с биоразнообразием хищников среднего размерного класса (к которым относились и аммониты) в современных водоемах. Например, хорошо изученное семейство карповых костистых рыб (включающих также и растительноядные виды) в пресных водах Европейской России насчитывает не менее 24 видов, относящихся к 24 родам, в Средней Азии 22 рода, 34 рода в бассейне Амура (Берг, 1940). У современных головоногих соотношение родов и видов в каждом морском бассейне имеет при-

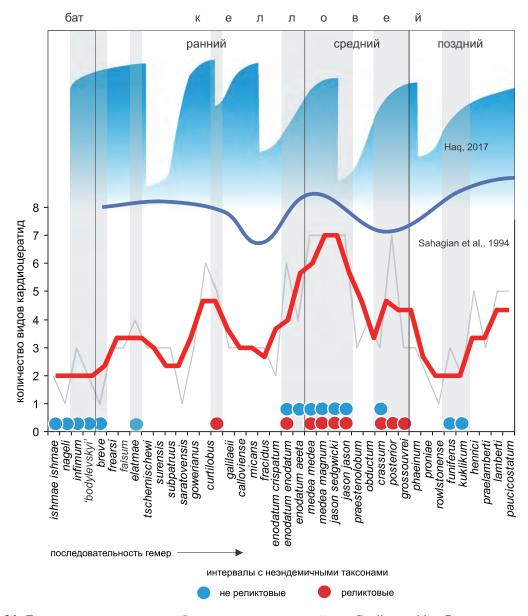


Рис. 1.6.34. Динамика видового разнообразия аммонитов семейства Cardioceratidae Среднерусского бассейна в бате и келловее и ее связь с эвстатическими событиями. Кружками обозначены стратиграфические интервалы, где найдены виды кардиоцератид, ареал которых превышает размеры Бореально-Атлантической биохоремы. Эвстатические кривые даны по Sahagian et al., 1994 и Haq, 2017.

мерно такой же вид. Например, сообщество головоногих в Мексиканском заливе по данным (Judkins et al., 2017) представлено 66 родами и 78 видами, поэтому в среднем на род приходится 1,18 видов.

5. Наиболее выразительные моменты развития филолиний кадоцератин с инновативным морфотипом характерны для фазы Коепіді раннего келловея (Cadochamoussetia – Chamoussetia) и всего интервала позднего келловея (Funiferites и Longaeviceras – Lamberticeras). Поэтому в этих стратиграфических интервалах кардиоцератиды наиболее пригодны для разработки детальных биостратиграфических шкал. В других стратиграфических интервалах, в первую очередь в среднем келловее, кадоцератины разных филолиний характеризуются близким морфотипом, который обусловлен однотипным сочетанием инновативных и архаичных признаков. Поэтому в интервале между биогоризонтами curtilobus и patruus наиболее вероятны ошибки в определении возраста, в особенности если использовать однолинейную модель филогении и систематики кадоцератин. Тем не менее представители разновозрастных инновативных филолиний, демонстрирующих параллелизм в развитии оксиконического морфотипа, также могут быть ошибочно диагностированы и отнесены к другой филолинии, что может привести к стратиграфическим ошибкам.

Начальные этапы эволюционного развития большинства родовых и подродовых таксонов келловейских кардиоцератид сопровождаются резким повышением индекса инновативности, после чего его значения стабилизируются и выходят на плато. Экстремумы кривых могут служить критериями таксономических границ.

6. Начиная со второй половины раннего келловея (фаза Koenigi) и вплоть до начала позднего келловея таксоны с архаичным морфотипом (А-таксоны) сосуществовали с молодыми таксонами с инновативной организацией (И-таксоны). Таким образом, персистирующие А-таксоны становятся реликтами. Наибольшее их число приходится на средний келловей, что определяет максимум разнообразия кардиоцератид в келловее (рис. 1.6.33). Их областью обитания был в основном Арктический бассейн, который играл роль рефугиума для архаичных кадоцератин. Последние могли иногда мигрировать в суббореальные районы и Бореально-Атлантическую область. Моменты таких миграций совпадали с эвстатическими максимумами (рис. 1.6.34), которые приходятся на фазы Koenigi, Jason и Grossouvrei. Тем самым они совпадают и с моментами наивысшего разнообразия кардиоцератид. С эвстатическими максимумами также совпадает широкое географическое распространение нереликтовых таксонов, обладающих типичным морфотипом на данный момент времени.

Появление реликтов в комплексах кадоцератин может привести к стратиграфическим ошибкам при использовании на практике однолинейной модели филогенеза семейства. С другой стороны, эти же таксоны наиболее удобны для межрегиональной корреляции высокобореальных и суббореальных шкал.

1.6.5. Роль гетерохроний в эволюции кадоцератин

Формирование инновативного морфотипа в нескольких филолиниях макроконховых кадоцератин обусловлено различными гетерохрониями. Наиболее заметным видом гетерохронных изменений в этих процессах можно считать распространение признаков стадии высоких оборотов предка на взрослую и терминальные стадии морфогенеза потомков. При этом в разных филолиниях происходили выпадение кадиконической стадии и формирование оксиконического морфотипа на взрослых оборотах. Впервые этот феномен в историческом развитии кардиоцератид был описан Н. Смородиной (1926), однако он первоначально рассматривался в рамках ранее выдвинутой идеалистиче-[Иванов, 1945a]) концепции «предварения филогенеза» И «профетических фаз» (prophétique phase) в онтогенезе предков (Pavlow, 1901). Такой процесс развития был назван О. Шиндевольфом (Schindewolf, 1925) протерогенезом. Впоследствии это название было использовано У. Аркеллом применительно к кадоцератинам (Arkell et al., 1957), и Д. Маршаном в отношении квенштедтоцератин и кардиоцератин (Marchand, 1986; Marchand, Dommergues, 1988). В настоящее время протерогенез чаще всего принимается как младший синоним педоморфоза Гарстанга (Garstang, 1922), поэтому процесс формирования оксиконического морфотипа в разных филолиниях правильнее рассматривать в категориях педоморфоза.

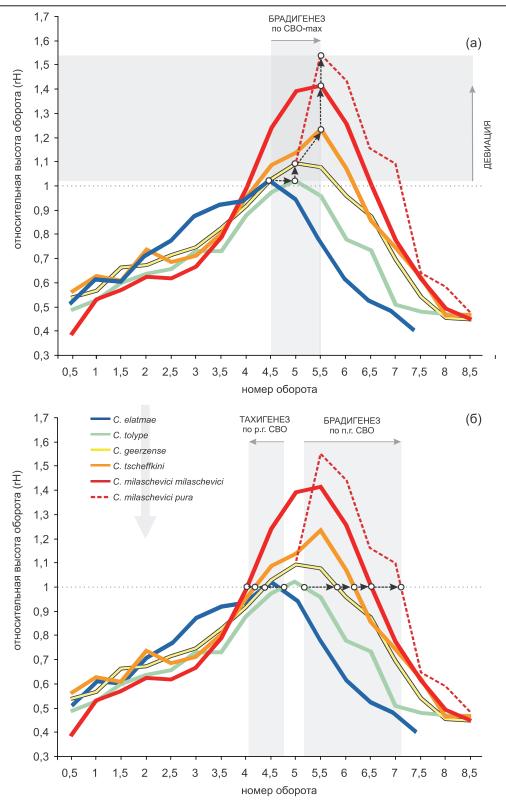


Рис. 1.6.35. Структура гетерохронных сдвигов и девиаций у кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *C.* (*Rondiceras*) по относительной высоте оборота (rH). а – гетерохронии по максимальной высоте оборота на стадии высоких оборотов (СВО), б – гетерохронии по границам СВО. Глубина гетерохронного сдвига и девиации показана серой заливкой. Стрелками на рисунке показаны направления гетерохронных изменений (черными – на уровне вида, серыми – для всей филолинии). Серой вертикальной стрелкой в легенде показано направление филогенеза. Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота.

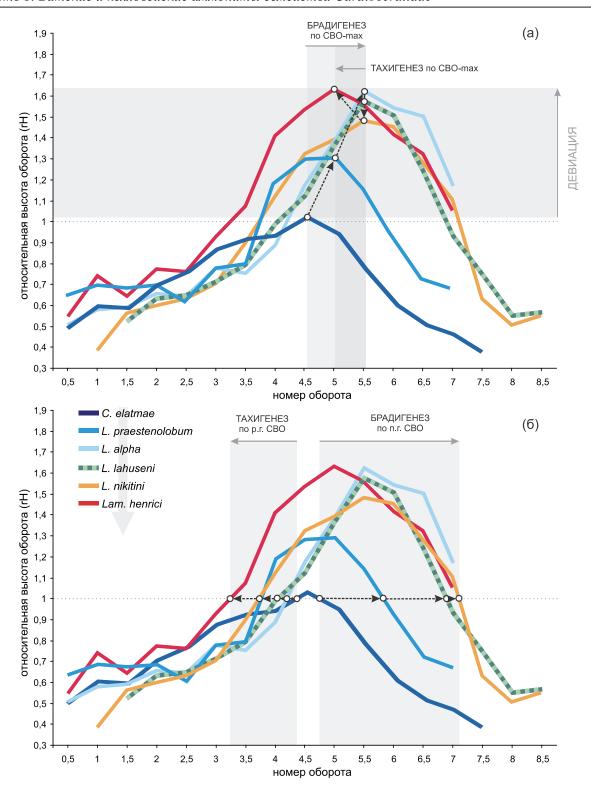


Рис. 1.6.36. Структура гетерохронных сдвигов и девиаций у кадоцератин филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) – *Longaeviceras* – *Lamberticeras* по относительной высоте оборота (rH). а – гетерохронии по максимальной высоте оборота на стадии высоких оборотов (СВО), б – гетерохронии по границам СВО. Стрелками на рисунке показаны направления гетерохронных изменений (черными – на уровне вида, серыми – для всей филолинии). Серой вертикальной стрелкой в легенде показано направление филогенеза. Глубина гетерохронного сдвига и девиации показана серой заливкой. Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота.

Развитие новых таксонов путем педоморфоза неоднократно происходило в эволюции кардиоцератид. У арктоцефалитин педоморфным путем (брадигенеза), как показано выше, развивался род *Arcticoceras*. В этом роде брадигенез затронул в основном признаки скульптуры. У кадоцератин замедлению развития подверглись другие признаки, в первую очередь форма поперечного сечения раковины. В одних филолиниях это привело к выпадению кадиконической стадии (*Cadochamoussetia*, *Chamoussetia*, *Funiferites*, *Lamberticeras*, *Stenocadoceras*), т.е. аббревиации дефинитивной стадии предка. Такой вид брадигенеза соответствует ретардации.

В других филолиниях (*Longaeviceras*, *Rondiceras*) кадиконическая стадия сохраняется при несомненном филогенетическом замедлении развития – распространении признаков раннезрелой стадии на взрослые обороты, за исключением терминального оборота. Этот вид брадигенеза относится к частичной ретардации.

Педоморфоз в рассмотренных филолиниях не имел общего характера, т.е. не включал все признаки раковины. Признаки, не охваченные педоморфозом, могли испытывать ускоренное развитие или сохраняться в прежнем состоянии. Филогенетическое ускорение развития (тахигенез) сопровождается распространением дефинитивных признаков предков на более ранние стадии развития потомка. К таким признакам у кадоцератин относятся сглаживание и редукция скульптуры со стадии гладкой раковины на более ранние обороты. У арктоцефалитин стадия гладкой раковины была характерна только для терминальной стадии развития (конечной жилой камеры). У первых кадоцератин (поздний бат) сглаживание ребер на КЖК не приводило к полному исчезновению ребристости и появлению стадии гладкой раковины, как у ранних Arcticoceras. Такой тип тахигенеза соответствует частичной акселерации. У Cadoceras (Paracadoceras) процесс сглаживания терминального оборота усиливается по сравнению с C. (Catacadoceras), вследствие чего формируется стадия гладкой раковины на дефинитивной стадии. В основном она занимает КЖК, где единственным элементом скульптуры остаются приумбиликальные буллы. У потомков C. (Paracadoceras) процесс сглаживания ребер усиливается еще больше и распространяется на более ранние обороты. Буллы на КЖК исчезают у поздних Cadochamoussetia, при этом стадия гладкой раковины занимает два-три последних оборота. Таким образом, в эволюции кадоцератин происходит вторичное появление стадии гладкой раковины путем надставки (пролонгации) и ее продвижение в глубь онтогенеза. Этот вид тахигенеза соответствует акселерации. Развитие путем акселерации наблюдается в нескольких филолиниях келловейских кадоцератин, но наиболее сильно оно выражено в подроде C. (Rondiceras), в котором редукция скульптуры (и продвижение стадии гладкой раковины к ювенильным оборотам) затрагивает несколько оборотов. У терминальных видов этой филолинии раковина становится гладкой на всех стадиях морфогенеза. Тот же процесс наблюдается и в филогенезе рода Funiferites.

Таким образом, развитие филолиний с инновативным морфотипом происходило не только путем брадигенеза, но и одновременно тахигенеза. Брадигенез и тахигенез у кадоцератин затрагивают различные признаки: первый – признаки формы раковины, второй – скульптуры. Такое сочетание гетерохроний характеризует модулярный или мозаичный тип развития, при котором развитие разных признаков происходит независимо.

Независимо могут эволюционировать и сильно взаимосвязанные признаки. Это видно на примере большинства филолиний кадоцератид, у которых происходит изменение продолжительности стадии высоких оборотов: или расширение (*C.* (*Rondiceras*), *Cadochamoussetia, Longaeviceras* и др., рис. 1.6.35, 1.6.36), или сужение (филолиния *Arcticoceras* – *C.* (*Paracadoceras*), рис. 1.6.37). Изменение длины СВО происходило путем филогенетически обусловленного смещения ее ранней и поздней границ: при сужении СВО ранняя граница смещается вперед (брадигенез), а поздняя граница назад (тахигенез). При расширении СВО наблюдается обратный процесс. Взаимоотношение гетерохроний по нескольким признакам имеет сложную картину и различается в разных филолиниях по соотношению типов гетерохроний и глубине гетерохронных сдвигов (таб. 1.6.20).

Глубина гетерохроний при образовании новых видов не превышает одного оборота и в относительном выражении составляет 2,3-9% общей продолжительности морфогенеза (в среднем 4,55%). Этот же показатель для всей филолинии составляет 7,7-28,2% (в среднем 17%).

Брадигенез по признакам скульптуры у кадоцератин характерен только для филолиний с архаичным морфотипом, в первую очередь филолинии C. (Eichwaldiceras) и Pavloviceras. Появление видов в пределах этой филемы происходило путем частичной ретардации (например, C. schumarovi) и,

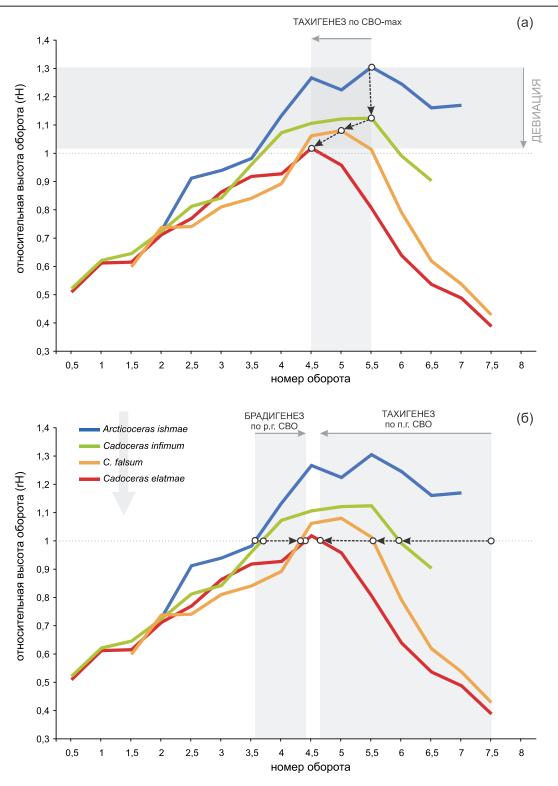


Рис. 1.6.37. Структура гетерохронных сдвигов и девиаций у кадоцератин филолинии *Arcticoceras – Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительной высоте оборота (rH). а – гетерохронии по максимальной высоте оборота на стадии высоких оборотов (СВО), б – гетерохронии по границам СВО. Стрелками на рисунке показаны направления гетерохронных изменений (черными – на уровне вида, серыми – для всей филолинии). Серой вертикальной стрелкой в легенде показано направление филогенеза. Глубина гетерохронного сдвига и девиации показана серой заливкой. Морфогенетическая кривая каждого вида построена по среднестатистическим значениям. В качестве морфогенетического хронометра использован номер оборота.

Таблица 1.6.20. Разновидности филогенетических гетерохроний и их характеристика у кардиоцератид.

			Глуб	бина гетерох	роний (в ко	личестве об	боротов)							
			,	Общая (для филолинии)										
		для вида			по границам СВО									
		по		ранняя г	раница	поздняя	граница	бради-	тахиге-					
	РΓ	ПГ	rH- max	брадигенез	тахигенез	брадиге- нез	тахиге- нез	генез	нез					
Arcticoceras C. (Paracadoceras)	0,2	0,64	0,75	1,05			2,9		1					
Cadoceras s. str. – C. (Rondiceras)	0,2	0,4	0,2		0,6	2,4		1						
C. (Paracadoceras) - Chamoussetia	0,37	0,4	0,33		1,4	1,3		1						
C. (Paracadoceras) -Lamberticeras	0,2	0,66	0,3		1,25	2,35		1						

видимо, только род *Pavloviceras* произошел за счет полной ретардации с аббревиацией стадии гладкой раковины.

Наибольшая активность разнонаправленных гетерохронных процессов у кадоцератин проявилась в инновативных филолиниях (рис. 1.2.2). В остальных группах (архаичные филолинии) филогенетические гетерохронии не имели большого значения в эволюционном развитии.

Помимо чисто гетерохронных процессов, в развитии инновативного морфотипа имели значения и новообразования. К ним можно отнести усиление признаков оксиконического или дискоконического/платиконического морфотипа на СВО в разных инновативных филолиниях. Эти явления невозможно объяснить только гетерохронными сдвигами, поскольку такой модальности признаков на той же стадии у анцестральных видов не было. Например, во всех терминальных группах инновативных филолиний (*Chamoussetia*, *Funiferites*, *Rondiceras*, *Longaeviceras*) высота оборотов значительно увеличивается в филогенезе на стадии СВО, при этом момент с максимальной высотой поперечного сечения брадигенетически продвигался в сторону дефинитивной стадии. Брадигенез выражается только в продвижении СВО, в то время как усиление выраженности инновативных признаков раковины на этой стадии уже следует рассматривать как новизну. Этот тип появления новых признаков следует относить к девиации.

Таким образом, в келловее филогенез кадоцератин в филемах, образованных И-таксонами, был обусловлен сложным сочетанием гетерохроний разного знака с девиациями. В филолинии *Rondiceras* глубина брадигенеза, определяемая по сдвигу точки максимальной относительной высоты оборота от базального предка (*C. elatmae*) к последнему потомку (*C. milaschevici*), составляет около 2 оборотов (**puc. 1.6.35**), в то время как девиация характеризуется превышением высоты оборота у этих видов примерно в 1,5 раз. Для филолинии, заканчивающейся родом *Lamberticeras* (**puc. 1.6.36**), глубина брадигенеза составляет уже 4 оборота, а величина девиации – 1,72 раза. Филолиния *Funiferites* характеризуется следующими значениями: 3 оборота для глубины брадигенеза и 2 раза для величины девиации. На этом примере видно, что в эволюции кадоцератин в различных итеративно возникающих И-таксонах происходило неуклонное увеличение глубины брадиморфного сдвига и масштаба девиантных новообразований на стадии высоких оборотов.

Глава 1.7. Описание аммонитов

Семейство CARDIOCERATIDAE Siemiradzki, 1891 Подсемейство ARCTOCEPHALITINAE Meledina, 1968

Род Arctocephalites Spath, 1928 Arctocephalites greenlandicus Spath, 1932

Табл. 14, фиг. 1,2; табл. 15, фиг. 1,2

Cadoceras crassum: Madsen, 1904, с. 193, табл. 9, фиг. 1-3, табл. 10, фиг. 1.

Arctocephalites greenlandicus: Spath, 1932, с. 34, табл. 9, фиг. 1; табл. 10, фиг. 1; Callomon, 1985, text-fig. 8G; Меледина, 2014, табл. 1, фиг. 7; Киселев, Ипполитов, 2020, табл. 1, фиг. 1.

Cadoceras freboldi: Spath, 1932, p. 65, pl. 18, fig. 2.

Arctocephalites amundseni: Poulton, 1987, с. 42, табл. 9, фиг. 1-4; табл. 12, фиг. 5, 6.

Arctocephalites praeishmae: Poulton, 1987, с. 41, табл. 7, фиг. 13-16; табл. 8, фиг. 5-12.

Arctocephalites kigilakhensis: Poulton, 1987, с. 42, табл. 10, фиг. 1-7; табл. 11, фиг. 1-4, 7-12.

Arctocephalites frami: Poulton, 1987, с. 43, табл. 12, фиг. 7-10; табл. 13, фиг. 1-11.

Arctocephalites arcticus: Poulton, 1987, табл. 7, фиг. 10-12; табл. 8, фиг. 1, 2.

Arctocephalites callomoni: Poulton, 1987, табл. 5, фиг. 1, 2.

Arctocephalites sp. A: Poulton, 1987, табл. 15, фиг. 7.

Arctocephalites sp. B: Poulton, 1987, табл. 15, фиг. 1-4.

Arctocephalites sp. D: Poulton, 1987, табл. 15, фиг. 11,12.

Arctocephalites (?) freboldi: Poulton, 1987, табл. 16, фиг. 3, 4.

Arctocephalites (?) belli: Poulton, 1987, с. 47, табл. 18, фиг. 6,7; табл. 19, фиг. 3,4.

Arcticoceras sp. indet: Poulton, 1987, табл. 22, фиг. 10, 11.

Arctocephalites aff. greenlandicus: Меледина, 1994, табл. 2, фиг. 2.

Arctocephalites cf. greenlandicus: Меледина, 1994, табл. 2, фиг. 3; табл. 3, фиг. 1.

Голотип изображен в (Spath, 1932, табл. 9, фиг. 1; табл. 10, фиг. 1). Нижний бат Восточной Гренландии (Земля Джеймсона, Cathedral Mtn., 370 м).

Описание. Раковина до Д=165 мм (средний конечный диаметр 102 мм), очень изменчива на средних и поздних стадиях морфогенеза по признакам формы и скульптуры. Тип раковины пре-имущественно дискоконический, реже платиконический или кадиконический. У нормальных экземпляров, соответствующих голотипу, раковина дискоконическая, инволютная на средних (U%=9-10%) и взрослых (U%=9-14%) оборотах, с высоким поперечным сечением (B/U=1,1-1,55).

Обороты покрыты двуветвистыми и трехветвистыми ребрами. В норме ребра слабо прорзирадиатные, спрямленные. Привентральный изгиб ребер присутствует редко и только на терминальном обороте. Стадия гладкой раковины на терминальном обороте хорошо развита и может составлять от 0,5 до 1 оборота. На КЖК вблизи конечного устья иногда наблюдается вторичное появление скульптуры в виде простых складок (как у голотипа).

Размеры в мм и их соотношения

N / экз.	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%
ЦНИГР 19/274	165,6	78,6	73,3	23	1,07	13,89
-	124,1	69	57	21,4	1,21	17,24
ЦНИГР 20/274	147,6	71,4	66,3	20	1,08	13,55
-	122,2	58,4	39,4	16	1,48	13,09
ЦНИГР 4/274	139,4	77,6	50	12,9	1,55	9,25
-	105,1	55	44,2	9,4	1,24	8,94
-	93,5	48	-	9,1		9,73

Изменчивость проявляется по большинству признаков раковины и приводит к высокому разнообразию морфотипов. Структура изменчивости близка к *Arcticoceras* (см. ниже) и выражается присутствием в выборках разновозрастных популяций (в том числе и разных подвидов) морф внутривидовой изменчивости. В отличие от арктикоцерасов, морфы *Ar. greenlandicus* характеризуются не только специфическим сочетанием признаков формы и скульптуры, но и различным терминальным диаметром раковины. Последний сильно варьирует, вследствие чего мелкоразмерные тахигеронтные экземпляры сохраняют морфотип более древних *Arctocephalites*, в том числе и *Ar. arcticus*. Определение таких морф как самостоятельных видов может привести к серьезным таксономическим и как следствие стратиграфическим ошибкам.

Изменчивость вида по выборкам Восточной Гренландии не описана, тем не менее Дж. Калломон (Callomon, 1993, р. 99, 100) отмечает, что в структуре вида наиболее резко различаются морфы с высокой раковиной, соответствующие голотипу вида, и вздутые морфы с широкой раковиной, характерные для *Ar. crassum* (Madsen). Между ними наблюдаются плавные переходы, характеризующие изменчивость в рамках "биовида". По опубликованному материалу представление об изменчивости вида лучше всего проявляется в популяциях арктоцефалитесов Юкона, из слоев 28-47 (зоны Amundseni и Frami) разреза Salmon Cache Canyon, которые Пултоном (Poulton, 1987) отнесены к нескольким видам (см. синонимику). В данной работе последние рассматриваются как морфы внутривидовой изменчивости *Ar. greenlandicus*. Почти в каждом слое указанного разреза наблюдается полный набор всех морф изменчивости, а также экземпляров с переходными признаками. Последние Пултон чаще определяет в открытой номенклатуре. Таким образом, большинство вариантов сочетания различных модальностей признаков формы, скульптуры и терминальных размеров можно описать в виде следующих морф внутривидовой изменчивости:

- **A.** greenlandicus Spath morpha greenlandicus Spath типовая морфа с крупной (Д=125-165 мм) дискоконической раковиной и изящной скульптурой (табл. 14, фиг. 1, 2; табл. 15, фиг. 1, 2). К этой же морфе относятся типовые серии видов Arctocephalites amundseni и A. frami (см. синонимику).
- **A.** greenlandicus Spath morpha kigilakhensis Voronetz (sensu Poulton) морфа с дискоконической или платиконической раковиной средних размеров (Д = 100-115 мм) и изящной скульптурой.
- **A.** greenlandicus **Spath morpha** 'arcticus' (**Newton**) морфа с мелкой (Д = 84-91 мм) платиконической, умеренной ширины, раковиной и умеренно выраженной скульптурой.
- **A.** greenlandicus Spath morpha praeishmae Poulton морфа с мелкой (Д = 66-90 мм) платиконической высокой раковиной и плотной, изящной скульптурой.
- **A.** greenlandicus Spath morpha crassum (Madsen) морфа с крупной (до Д = 120-130 мм) кади-конической, иногда сфероконической, раковиной и редкой, грубой скульптурой. К этой же морфе, вероятно, следует отнести и типовую коллекцию Arctocephalites belli (Poulton, 1987, pl. 17, fig. 1-3; pl. 18, fig. 6, 7; pl. 19, fig. 3, 4) и A. freboldi Spath (Spath, 1932, pl. 18, fig. 2).

В приведенном перечне отсутствует название для морфы с промежуточными характеристиками по форме оборотов и скульптуре, расположенной между столь контрастными морфами, как greenlandicus и freboldi. Она характеризуется умеренно широкой, в целом низкой, раковиной и умеренно грубыми ребрами. Такие экземпляры встречаются в выборке слоев 28-47 разреза Salmon Cache. Как правило, они определяются Пултоном в открытой номенклатуре: Arcticoceras sp. indet. (Poulton, 1987, табл. 22, фиг. 10, 11), Arctocephalites sp. B (ibid., табл. 15, фиг. 1-4), Arctocephalites callomoni (ibid., табл. 5, фиг. 1, 2).

Видовая структура. Внутри вида могут быть выделены несколько подвидов, отличных по стратиграфическому возрасту и географическому распространению. Критерием подвида, как и у *Arcticoceras*, является специфическое соотношение морф, При этом у хроноподвидов внутри одного географического региона структура изменчивости определяется набором одних и тех же морф, а у хороподвидов могут присутствовать географически уникальные морфы, отсутствующие у близких хороподвидов из другого региона. Структура вида в целом близка в Восточной Гренландии и Юконе, но характеризуется географическими отличиями.

В Восточной Гренландии в зоне Greenlandicus присутствуют три хроноподвида:

1. *Ar. greenlandicus* **subsp. nov.** '*micrumbilicatus*' **Callomon, 1993** [MS] — ранний хроноподвид из фауны 11 (биогоризонт '*micrumbilicatus*'). Поскольку эта форма выделена только в статье Калло-

мона, но не описана и не изображена, точную характеристику ей дать невозможно. Тем не менее, как указывает Калломон (Callomon, 1993, р. 99), большую часть выборки составляют крупные экземпляры с дисковидной инволютной раковиной (морфа greenlandicus) и меньшую часть образуют редкие экземпляры с широкой раковиной (морфа crassum).

- **2.** *Ar. greenlandicus greenlandicus* **Spath, 1932** средний хроноподвид из фауны 12 (биогоризонт *greenlandicus greenlandicus*). Соответствует номенклатурному типу вида. Согласно Калломону, терминальный размер раковин у этой формы несколько крупнее, чем из фауны 11, а морфотип характеризуется чуть более рельефной скульптурой. Изменчивость характеризуется двумя морфами *greenlandicus* (известно два изображенных экземпляра: голотип и экз. из [Callomon, 1985, text-fig. 8G]) и *crassum* (голотип *Cadoceras crassum*: Madsen, 1904, табл. 9, фиг. 1-3, табл. 10, фиг. 1). Соотношение этих морф не изучено.
- **3.** Ar. greenlandicus freboldi (Spath, 1932) поздний хроноподвид из фауны 13 (биогоризонт freboldi). Соответствует номенклатурному типу подвида (голотип Cadoceras freboldi: Spath, 1932, pl. 18, fig. 2). По Калломону (Callomon, 1993, p. 100), данный подвид характеризуется крупными раковинами, а изменчивость характеризуется преобладанием экземпляров с широкой раковиной, т.е. морфы crassum. Последняя соответствует голотипу подвида.

В Юконе вид, по нашему мнению, также может быть разделен на три хроноподвида, примерно эквивалентных гренландским аналогам:

1. Ar. greenlandicus amundseni Poulton, 1987 — ранний хроноподвид (голотип Arctocephalites amundseni: Poulton, 1987, pl. 12, fig. 5, 6). В разрезе Salmon Cache Canyon встречается в слоях 28-34 (ibid., fig. 4). Характеризуется самым высоким разнообразием морф у данного вида — greenlandicus, kigilakhensis, arcticus, praeishmae, 'callomoni', crassum. Их соотношение показано ниже, по выборке из 25 экземпляров, изображенных Пултоном:

Морфы A. greenlandicus amundseni	N	%	Изображения экземпляров в (Poulton, 1987)
A. greenlandicus morpha greenlandicus	2	8	A. amundseni: pl. 9, fig. 1, 2; pl. 12, fig. 5, 6
A. greenlandicus morpha kigilakhensis	10	40	A. kigilakhensis: pl. 10, fig. 1-7; pl. 11, fig. 1-4, 7-12.
A. greenlandicus morpha arcticus	3	12	A. arcticus: pl. 7, fig. 10-12; pl. 8, fig. 1, 2
A. greenlandicus morpha praeishmae	7	28	A. praeishmae: pl. 7, fig. 13-16; pl. 8, fig. 5-12
A. greenlandicus morpha callomoni	2	8	Arctocephalites callomoni: pl. 5, fig. 1, 2
A. greenlandicus morpha crassum	1	4	A. (?) freboldi: pl. 16, fig. 3, 4

В выборке данного подвида доминирует среднеразмерная платиконическая морфа *kigilakhensis*, тем не менее по совокупности преобладают мелкоразмерные тахигеронты, относящиеся к морфам *arcticus* и *praeishmae*. Такое соотношение морф уникально, что определяет специфику данного подвида и обоснованность его выделения. Разница между ними и крупноразмерной морфой *greenlandicus* имеет количественный характер, что не дает основания рассматривать принадлежащие к ним экземпляры как самостоятельные виды.

- **2.** A. greenlandicus greenlandicus Spath, 1932 средний хроноподвид, присутствующий в слое 36 разреза Salmon Cache Canyon. В работе Пултона изображены только два экземпляра, относящиеся к морфе greenlandicus (Poulton, 1987, pl. 9, fig. 3, 4 паратип A. amundseni) и морфе 'callomoni' (ibid., pl. 15, fig. 1-4 Arctocephalites sp. В). Типовая морфа весьма близка экземплярам из разреза на р. Ижма, или даже неотличима от них (табл. 14, фиг. 2).
- **3.** A. greenlandicus frami Poulton, 1987 поздний хроноподвид (голотип Arctocephalites frami: Poulton, 1987, pl. 13, fig. 1-4), экземпляры которого найдены в слоях 40-47 разреза Salmon Cache Canyon. В монографии Пултона изображено 10 экз., относящихся к трем морфам:

Морфы A. greenlandicus frami	N	%	Изображения экземпляров в (Poulton, 1987)
A. greenlandicus morpha greenlandicus	4	40	A. frami: pl. 12, fig. 7, 8; pl. 13, fig. 1-7, 10, 11
A. greenlandicus morpha kigilakhensis	2	20	A. kigilakhensis: pl. 11, fig. 7-12
A. greenlandicus morpha crassum	4	40	A. (?) belli: pl. 18, fig. 6,7; pl. 19, fig. 3, 4; Arcticoceras sp. indet: pl. 22, fig. 10, 11; Arctocephalites sp.: pl. 15, fig. 7

В выборке высокую долю занимает morpha *crassum*, как и у подвида *A. greenlandicus freboldi*. По мнению Калломона, *A. belli* можно рассматривать как младший синоним *A. freboldi*, и соответственно оба поздних подвида также следует считать синонимами. Подвид с Юкона отличается от гренландского присутствием дополнительной морфы, но в целом они весьма близки.

Таким образом, в двух регионах Арктики наблюдается смена трех хроноподвидов *A. greenlandicus*, часть из которых различается географически и представлена хороподвидами в Восточной Гренландии и Юконе:

		Хоропо	одвид
		Восточная Гренландия	Юкон
	поздний	A. greenlandicus freboldi	A. greenlandicus frami
Хроноподвид	средний	A. greenlandicus	s greenlandicus
	ранний	A. greenlandicus 'micrumbilicatus'	A. greenlandicus amundseni

На основании этой последовательности можно проводить близкое по детальности инфразональное деление в обоих регионах.

Замечания. Введение *Cadoceras crassum* в синонимику *A. greenlandicus* создает номенклатурную проблему, поскольку, согласно правилам МКЗН, название *greenlandicus* должно быть заменено на более приоритетное *crassum*. В данной работе это не проводится, поскольку более позднее название широко употребимо как в систематике арктоцефалитин, так и в практике зональной стратиграфии.

Распространение. Восточная Гренландия, Юкон, Северная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Печорский Север.

Материал. З экз. из обн. порога Разливной (р. Ижма, респ. Коми), колл. А.Н. Замятина.

Род Arcticoceras Spath, 1924

Arcticoceras ishmae (Keyserling, 1846)

Табл. 6, фиг. 1-6; табл. 7, фиг. 1-6; табл. 8, фиг. 1-5; табл. 10, фиг. 3; табл. 11, фиг. 1,2; табл. 12, фиг. 1,2; табл. 16, фиг. 1,2; табл. 17, фиг. 1-4; табл. 18, фиг. 2, 3

Ammonites Ishmae: Keyserling, 1846, с. 331, табл. 20, фиг. 8-10.

Macrocephalites Ishmae: Madsen, 1904, с. 119, табл. 8, фиг. 7.

Macrocephalites Ishmae: Соколов, 1912, с. 15, табл. 1, фиг. 1; табл. 3, фиг. 13; рис. 2.

Macrocephalites krylowi: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 3, табл. 2, фиг. 2.

Аrcticoceras ishmae: Spath, 1932, с. 50, табл. 15, фиг. 7а, б; табл. 1, фиг. 2; Бодылевский, 1960, с. 61; Воронец, 1962, с. 46, табл. 10, фиг. 2; Меледина, 1973, с. 80, табл. 19, фиг. 1; Callomon, 1975, с. 382, фиг. 5A, В; Сакс и др., 1976, табл. IX, фиг. 1а,6; Callomon, 1985, текст-фиг. 8-H; Меледина, 1987, с. 87, табл. 23, фиг. 3; табл. 24, фиг. 1-4; табл. 25, фиг. 1; Poulton., 1987, с. 50, табл. 20, фиг. 5-8; табл. 21, фиг. 1-5; табл. 22, фиг. 1-7; Меледина и др., 1991, табл. 10, фиг. 3; Митта, Сельцер, 2002, с. 22, табл. 3, фиг. 1, 2; табл. 2, фиг. 1; Митта, 2009, табл. 1, фиг. 2; Міtta et al., 2015, табл. 5, фиг. 1; табл. 6, фиг. 2; Howarth, 2017, фиг. 50, а-с; Киселев, 2020б, табл. 1, фиг. 1-6; табл. 2, фиг. 1-6.

Arcticoceras kochi: Spath, 1932, с. 53, табл. 12, фиг. 1; табл. 13, фиг. 4,5; табл. 14, фиг. 1-3; табл. 15, фиг. 1, 4-6; Frebold, 1961, с. 16, табл. 9, фиг. 3; табл. 12, фиг. 1а, б; табл. 16, фиг. 2; Меледина, 1973, с. 81, табл. 20, фиг. 1,2, рис. 30; Сакс и др., 1976, табл. 9, фиг. 2; Меледина, 1987, с. 88, табл. 30, фиг. 1; Репин и др., 2006, с. 91, табл. 11, фиг. 1.

Cadoceras pseudishmae: Spath, 1932, с. 77, табл. 8, фиг. 6.

?Arcticoceras ishmae var. stepankovi: Тучков, 1954, с. 118, табл. 3, фиг. 5.

Arcticoceras excentricum: Воронец, 1962, с. 46, табл. 10, фиг. 4; табл. 14, фиг. 1; Меледина, 1987, с. 89, табл. 26, фиг. 1; табл. 27, фиг. 1; Репин и др., 2006, с. 92, табл. 8, фиг. 1; табл. 9, фиг. 1,2; табл. 11, фиг. 2, табл. 14, фиг. 2, табл. 29, фиг. 2.

Arcticoceras lenaense [MS]: Воронец, Ершова, 1963, табл. 5, фиг. 1, табл. 6, фиг. 1-3.

Arcticoceras (Incostarcticoceras) tenuicostatum [MS]: Воронец, Ершова, 1963, табл. 3, фиг. 1-5.

Arcticoceras (Incostarcticoceras) intercostatum [MS]: Воронец, Ершова, 1963, табл. I, фиг. 1-3.

Агстісосетая harlandi: Rawson, 1982, с. 98, табл. 2, фиг. 1-7; Poulton., 1987, с. 49, табл. 19, фиг. 1, 2, 5-8; табл. 20, фиг. 1-4; Меледина, 1987, табл. 29, фиг. 2, табл. 32, фиг. 1; Митта, Сельцер, 2002, с. 20, табл. 1, фиг. 1; табл. 3, фиг. 3; табл. 5, фиг. 3; табл. 6, фиг. 1; табл. 3, фиг. 2; Репин и др., 2006, табл. 10, фиг. 1, табл. 12, фиг. 1,2; Митта и др., 2011, табл. 1, фиг. 5; Митта и др., 2012, табл. 3, фиг. 5; Мітта еt аl., 2014, табл. 5, фиг. 6; табл. 6, фиг. 1; Мітта еt al., 2015, табл. 6, фиг. 3.

Arcticoceras stepankovi: Ефимова и др., 1968, с. 126, табл. 95, фиг. 1.

Acticoceras cf. kochi: Ершова, 1983, табл. 1, фиг. 1.

Arcticoceras aff. cranocephaloides: Меледина, 1987, с. 90, табл. 27, фиг. 2; табл. 28, фиг. 1; Репин и др., 2006, с. 92, табл. 15, фиг. 1.

Arcticoceras krylowi: Меледина, 1987, с. 92, табл. 25, фиг. 2.

Arcticoceras sp. indet.: Poulton., 1987, с. 52, табл. 22, фиг. 8-13; табл. 23, фиг. 1-4.

Arcticoceras cf. excentricum: Меледина и др., 1991, табл. 2, фиг. 1; табл. 7, фиг. 1.

Arcticoceras cf. *harlandi*: Меледина и др., 1991, табл. 4, фиг. 1; табл. 5, фиг. 1.

Arcticoceras cf. ishmae: Меледина и др., 1991, табл. 4, фиг. 2-5.

Arcticoceras ishmae tenuicostatum: Репин и др., 2006, с. 91, табл. 8, фиг. 5; табл. 14, фиг. 1.

Arcticoceras ishmae ishmae: Репин и др., 2006, с. 91, табл. 8, фиг. 5; табл. 13, фиг. 1.

Arcticoceras ishmae morpha alpha: Митта и др., 2011, табл. 2, фиг. 1.

Greencephalites sp. nov.: Митта, Альсен, 2013, фиг. 2.

Arcticoceras ishmae morpha ishmae: Киселев, 2020а, табл. 1, фиг. 1, 5, 6; табл. 2, фиг. 3, 4; табл. 3, фиг. 1-3.

Arcticoceras ishmae morpha stepankovi: Киселев, 2020а, табл. 1, фиг. 2, 3, 7; табл. 2, фиг. 2, 5; табл. 3, фиг. 4, 5.

Arcticoceras ishmae morpha pseudishmae: Киселев, 2020a, табл. 1, фиг. 4, 8; табл. 2, фиг. 1.

Arcticoceras ishmae morpha "harlandi": Ипполитов, Киселев, 2021, табл. 1, фиг. 1.

Arcticoceras ishmae morpha tenuicostatum: Ипполитов, Киселев, 2021, табл. 1, фиг. 2.

Голотип изображен в (Keyserling, 1846, табл. 20, фиг. 8-10), переизображен в (Сакс и др., 1976, табл. IX, фиг. 1а, б; Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а-г). Нижний бат р. Ижмы, вероятно порог Разливной (Ипполитов, 2020).

О п и с а н и е . Раковина до $\mathcal{A}=200$ мм (средний конечный диаметр 135 мм), широко варьирует на средних и поздних стадиях морфогенеза от сфероконической и кадиконической до дискоконической. У нормальных экземпляров, составляющих 50-90% популяции, раковина дискоконическая, инволютная на средних и взрослых оборотах. Высота поперечного сечения увеличивается со второго оборота, стадия высоких оборотов (OB > 1) обычно хорошо развита и занимает 4 последних оборота.

Обороты покрыты двуветвистыми и трехветвистыми ребрами, в сочетании с простыми и вставными. На средних оборотах ($\mathcal{I}=20\text{-}50$ мм) преобладают двуветвистые и простые ребра, в первой половине предпоследнего оборота ($\mathcal{I}=60\text{-}90$ мм) – двуветвистые, а во второй появляются трехветвистые и вставные. Ребра в норме прорзирадиатные, дуговидно или серповидно изогнутые, у широких раковин слабонаклонные или ректирадиатные, спрямленные. Максимальная плотность ребер (20-25 на полуоборот), приходится на средние обороты ($\mathcal{I}=40\text{-}60$ мм), на предпоследнем и последнем обороте она понижается до 10-13 ребер. Стадия гладкой раковины (СГР) на терминальном обороте хорошо развита и составляет в среднем 220-240 градусов от конечного устья.

Изменчивость очень высокая и проявляется по всем диагностическим признакам формы раковины и скульптуры. Признаки формы могут варьировать независимо от признаков скульптуры, но чаще это происходит в той или мере согласованно, образуя комплексы ковариации или морфы внутривидовой изменчивости:

- *A. ishmae* (Keys.) morpha *ishmae* (Keys.) (**табл. 6, фиг. 1-5**) соответствует норме и типу вида, охарактеризованным в описании (см. выше).
- A. ishmae (Keys.) morpha tenuicostatum Repin (табл. 6, фиг. 7) морфотип, в целом как и у предыдущей морфы. Скульптура более плотная на взрослых оборотах.
- A. ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov (табл. 7, фиг. 1-6) раковина более широкая, чем у морф ishmae и tenuicostatum, ребра более редкие, чаще рельефные, спрямленные, без серповидного изгиба в привентральной части раковины на большей части морфогенеза. Стадия высоких оборотов выражена слабо и только на последних одном-двух оборотах. Стадия гладкой раковины хорошо выражена.

Размеры вммиих соотношения

N/	ЭКЗ.	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%	пР	PO
ЯрГПУ АДЗ-1	Никифорова Щелья	143	86,5	54	16,6	1,6	11,6		
-	тимфорода идения	116	81,9	63,5	8,35	1,3	7,2		
ЯрГПУ АДЗ-2	Никифорова Щелья	146,3	73	61,1	15,5	1,2	10,6		
-		117,8	63,4	48,5	9,3	1,3	7,89		
ЯрГПУ АДЗ-3	Никифорова Щелья	118	58,2	38	16,5	1,5	14		
-	тикиферева презвя	96,4	50,5	34,5	11,3	1,5	11,7		
ЯрГПУ АДЗ-4	Никифорова Щелья	117,1	62,8	39,7	7,5	1,6	6,4		
-	тимфорода идения	86,2	49,3	33,5	6	1,5	6,96	12	2,6
_		79	41,7	30,1	4,4	1,4	5,57	12	2,7
ЯрГПУ АДЗ-5	Никифорова Щелья	130,3	64,6	49,7	9,3	1,3	7,14		2,7
-		102,5	56,6	38,5	6,3	1,5	6,15		3
ЯрГПУ АДЗ-6	Никифорова Щелья	99,8	51,8	44,3	8,3	1,2	8,32	15	2,3
ЯрГПУ АДЗ-11	Никифорова Щелья	65	33	34	8,2	1,0	12,6		,-
-		52,2	26,2	21,3	6,25	1,2	12		
_		39	19,2	17,1		1,1		19	1,7
ЯрГПУ АДЗ-12	Никифорова Щелья	55	28,9	23	6	1,3	10,9	20	1,6
-		39,5	19,9	14,3	5,3	1,4	13,4		-,-
-		27	13,8	16	5	0,9	18,5		
-		18	8	6,6	4	1,2	22,2		
ЯрГПУ АДЗ-13	Никифорова Щелья	68,9	30	36,1	14	0,8	20,3	15	2,1
-		54,4	24,5	25,4	11,2	1,0	20,6	16	1,9
ЯрГПУ АДЗ-44	Никифорова Щелья	87,1	46,6	46,3	9,4	1,0	10,8		-,-
-		68	35	28,5	8,25	1,2	12,1	13	2,3
ЦНИГР 26/274	Ижма, пор. Разливной	99	42	80	17	0,5	17,2	11	2,5
-		86	45	62	14,5	0,7	16,9	12	2,4
ЦНИГР 20/274	Ижма, пор. Разливной	147	71	66	20	1,1	13,6		
ЦНИГР 21/274	Ижма, пор. Разливной	118	61	62	12,5	1,0	10,6		
	., ., ., ., ., ., ., ., ., ., ., ., ., .	95,5			11	,-	11,5	13	
ЦНИГР 18/274	Ижма, пор. Разливной	82	41	50	11	0,8	13,4	12	
-	., .,	69,5			10	- ,-	14,4	13	
ЦНИГР 5/274	Ижма, пор. Разливной	132	60	80	18	0,8	13,6	10	2,8
ЦНИГР 12/274	Ижма, пор. Разливной	119	66	54	11	1,2	9,24	12	
-	, <u>, , , , , , , , , , , , , , , , , , </u>	95						13	
ЦНИГР 11/274	Ижма, пор. Разливной	118	55	56	11,5	1,0	11,3	12	
		104						12	
ЦНИГР 4/274	Ижма, пор. Разливной	133	73	58	15	1,3	11,3		2,4
-	Î	104	56	44	9	1,3	8,65		1,9
ЯрГПУ Dr/2-7	Дрещанка, обн. D-5/12	148	68,3	50,4	20,4	1,4	13,8		
-		116,5	62	45,3	12,5	1,4	10,7		
ЯрГПУ Dr/2-1	Дрещанка, обн. D-5/12	145	65,5	51,5	19,5	1,3	13,4		
-		117,3	62	53,3	12	1,2	10,2	13	2,4
ЯрГПУ Dr/2-2	Дрещанка, обн. D-5/12	114,2	56	49	15,2	1,1	13,3		
-		87,6	47	37,5	10,7	1,3	12,2	12	2,4
ЯрГПУ Dr/2-3	Дрещанка, обн. D-5/12	122,5	59	45,5	15,6	1,3	12,7		
-		98,4	51,3	44,6	10	1,2	10,2	11	2,5
ЯрГПУ Dr/2-5	Дрещанка, обн. D-5/12	110	57,2	43	14	1,3	12,7	13	2,2
-		91	46	42,2	12	1,1	13,2	15	1,9
ЯрГПУ Dr/2-4	Дрещанка, обн. D-5/12	102,4	54	44	9,7	1,2	9,47	15	2,1
-		90	43,4	38,3	8,45	1,1	9,39	15	2,2
ЯрГПУ Dr/2-6	Дрещанка, обн. D-5/12	113,4	61	43	11,1	1,4	9,79		
-		91,5	47	34,2	10,3	1,4	11,2	13	2,2
ЯрГПУ Dr/2-9	Дрещанка, обн. D-5/12	85	43,7	44	12,3	1,0	14,5	11	2,2

A. ishmae (Keys.) morpha *pseudishmae* (Spath) (**табл. 8, фиг. 1-3**) ("гренцефалитовый" морфотип) – раковина всегда широкая, кадиконическая или сфероконическая, ребра прямые, ректирадиатные. Стадия высоких оборотов отсутствует. Стадия гладкой раковины выражена.

A. ishmae (Keys.) morpha crassiplicatum Callomon (табл. 6, фиг. 6, табл. 10, фиг. 3) — раковина дискоконическая, стадия гладкой раковины отсутствует. Ребра серповидно изогнуты и образуют выгиб в привентральной части. Морфа известна только у самого молодого хроноподвида.

Изменчивость в скорости развития выражается в вариациях продолжительности стадии гладкой раковины. У тахиморфов СГР составляет терминальный оборот или более оборота, у нормоморфов СГР приблизительно соответствует длине КЖК, у брадиморфных особей СГР короче, чем длина КЖК.

Терминальный размер раковины (вероятно, характеризующий скорость созревания особи) изменяется от 110 до 200 мм. Мелкоразмерные особи (тахигеронты) соответствуют диапазону значений конечного диаметра 110-125 мм, среднеразмерные (нормогеронты) — 125-150 мм, и крупноразмерные — выше 150 мм (Киселев, 2020б, рис. 1).

Независимое варьирование скорости развития по разным признакам проявляется в разнообразных сочетаниях морф. Ранее это было продемонстрировано на материале из бассейна р. Печоры (Киселев, 2020б, табл. 2). В гренландской коллекции найдены не менее разнообразные сочетания, например брадиморфии и тахигеронтии (табл. 12, фиг. 1), нормоморфии и брадигеронтии (табл. 12, фиг. 2), тахиморфии и брадигеронтии (табл. 11, фиг. 1, 2).

Видовая структура. Внутри вида можно выделить хроноподвиды по последовательности фаун 14-16 Восточной Гренландии, из которых только один подвид соответствует номенклатурному типу вида и выборке A. ishmae типовой местности (р. Ижма). Остальные подвиды могут соответствовать номенклатурным типам других пригодных видов, однако их соспоставление не может быть доказано в полной мере по имеющемуся материалу. С одной стороны, виды арктикоцерасов, выделенные в Сибири (A. excentricum, A. stepankovi) и на Земле Короля Карла (A. harlandi), не находятся в разрехах со столь же детальной последовательностью арктоцефалитин, что как в Восточной Гренландии, поэтому их возраст не может быть определен по положению в разрезе. С другой стороны, их выборка слишком незначительна, чтобы можно было изучить соотношение морф. Как показано выше (разд. 1.5), именно это соотношение является основным диагностическим признаком того или иного подвида A. ishmae. Тем не менее часть подвидов в значительной мере формально обозначена здесь имеющимися пригодными названиями. Это сделано с целью соблюдения стабильности таксономической номенклатуры и упрощения системы рода Arcticoceras. Выделение новых названий на фоне уже имеющихся представляется избыточной процедурой. Кроме того, выделение подвидов вместо хроновариаций Калломона позволяет избавиться от названий с нелиннеевскими символами, использование которых вносит известную неопределенность в систематике видов (Киселев, 2001а, с. 16, 17) и противоречит правилам МКЗН.

В соответствии с вышеперечисленными правилами у A. ishmae выделяются три хроноподвида:

А. ishmae cf. excentricum Voronetz (= A. harlandi sensu Callomon, 1993) (табл. 6, фиг. 1, 2, 7; табл. 7, фиг. 1, 2; табл. 8, фиг. 1, 2; табл. 11, фиг. 1; табл. 12, фиг. 1, 2). Ранний хроноподвид, у которого норма вида в гренландской выборке соответствует морфе stepankovi (54%). Тем не менее в популяции подвида присутствует достаточно высокий процент морф ishmae и tenuicostatum (табл. 6, фиг. 1, 2,7), являющихся нормой у более молодых подвидов. Внутри морфы stepankovi наблюдается разнообразное сочетание замедленного и ускоренного развития признаков, в особенности у зрелых особей (табл. 12, фиг. 1,2). К этой же морфе принадлежит и лектотип А. excentricum Voronetz (нормоморфный брадигеронт: Воронец, 1962, табл. XIV, фиг. 1; Киселев, 2020а, табл. 2, фиг. 5; табл. 3, фиг. 4). Типовая коллекция А. excentricum представлена несколькими экземплярами, которые относятся к одной и той же морфе, что и является основной причиной выбора данного сибирского вида для обозначения в открытой номенклатуре раннего хроноподвида. В настоящее время полностью отождествить гренландские и сибирские формы нельзя, поскольку в разрезах р. Лены, откуда происходит типовой материал А. excentricum, последовательность арктикоцерасов еще недостаточно изучена. В будущем здесь могут быть найдены более определенные аналоги или те же самые подвиды, что и в восточно-гренландской последовательности.

Остальные пригодные виды, названия которых могли быть использованы для маркировки подвида (*A. harlandi*, *A. stepankovi*), в еще меньшей степени обладают необходимыми для этого качествами, поэтому в данном случае не используются. Как показано ранее (Киселев, 2020а), вид *A. harlandi* не имеет никаких отличий от *A. ishmae*, а типовой материал, по которому выделен этот вид, не пригоден для распознавания не только хроновариаций, но даже подвидов.

Раковины крупные, до 200 мм, средний терминальный диаметр 143 мм.

Подвид достоверно известен в Восточной Гренландии и Арктической Канаде (Юкон), где является первым звеном в последовательности арктикоцерасов. На Юконе (разрез Салмон Кэч) выборка подвида представлена, в основном, морфой *stepankovi*.

В зоне Ishmae Северной Сибири стратиграфическое положение подвида до конца не выявлено, а распространение в других регионах (Европейская Россия, Шпицберген) остается под вопросом.

А. ishmae ishmae (Keys.) (= A. ishmae α sensu Callomon, 1993) (табл. 6, фиг. 3, 4, 6; табл. 7, фиг. 3-5; табл. 8, фиг. 3; табл. 11, фиг. 2). Номинальный хроноподвид, соответствующий голотипу вида. Раковины крупные, терминальный диаметр до 200 мм, в среднем 149 мм (в Восточной Гренландии) или 145 мм (р. Ижма). Морфа ishmae составляет не более 67% относительно других морф в популяциях фауны 15 Восточной Гренландии и зоне Ishmae бассейна р. Печоры. По мнению Калломона, с типом вида соотносится поздний хроноподвид из фауны 16. Однако этому выводу противоречит более полное совпадение частотных соотношений морф изменчивости у арктикоцерасов из фауны 15 Восточной Гренландии, по сравнению таковым фауны 16, и единственного комплекса зоны Ishmae бассейна р. Ижмы.

Подвид может иметь наиболее широкое распространение в Панбореальной надобласти, но пока наиболее достоверно установлено его присутствие в Восточной Гренландии и бассейне р. Печоры.

А. ishmae kochi **Spath** (= A. ishmae β sensu Callomon, 1993) (**табл. 6**, **фиг. 5**, **6**; **табл. 7**, **фиг. 6**; **табл. 8**, **фиг. 4**; **табл. 10**, **фиг. 3**). Назван по виду *А. kochi* Spath, 1932 (голотип: Spath, 1932, табл. XV, фиг. 1), типовая коллекция которого, по мнению Калломона, происходит из слоев с фауной 16. Поздний хроноподвид, у которого морфа *ishmae* составляет около 90% всей популяции. Раковины у зрелых экземпляров в среднем более мелкие (Д_{макс.}= 153 мм, Д_{ср.}= 133 мм), чем у более ранних подвидов. Изменчивость характеризуется тремя морфами, известными у всех подвидов, но также дополняется новой и редкой морфой *crassiplicatum* (**табл. 6**, **фиг. 6**; **табл. 10**, **фиг. 3**). Подвид достоверно установлен только в Восточной Гренландии, но его присутствие вероятно и в разрезах Тимано -Печорского региона (Уса, Адзьва).

Сравнение. Отличие от вида *A. crassiplicatum* Callomon, 1993, своего ближайшего потомка, см. в описании последнего.

Распространение. Нижний бат, зона Ishmae большинства регионов Панбореальной надобласти (Киселев, 2020а, рис. 5) (Восточная Гренландия, шельф Баренцева моря, Печорский Север, Центральная Россия, Шпицберген, Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Северная Сибирь, Северо-Восточная Сибирь, Арктическая Канада, Северная Аляска).

Материал. 61 экз. из обнажений Тимано-Печорского региона: 18 экз. из обн. 12 (р. Дрещанка); 15 экз. из обн. Никифорова Щелья (р. Адзьва); 16 экз. из обн. 3 (р. Уса); 1 экз. из обн. порога Бычье Горло (р. Ижма); 11 экз. из обн. порога Разливной (р. Ижма), колл. А.Н. Замятина; 226 экз. из разрезов Восточной Гренландии (по фотографиям, любезно предоставленным Питером Алсеном [Р. Аlsen, Копенгаген]).

Arcticoceras crassiplicatum Callomon, 1993 in Kiselev, 2022

Табл. 8, фиг. 5; табл. 9, фиг. 1, 2; табл. 10, фиг. 1, 2

?Arcticoceras cf. crassiplicatum sp. nov. MS: Callomon, 1984, p. 165. Arcticoceras sp. nov. [crassiplicatum MS]: Callomon, 1993, p. 101.

Номенклатура. Автор вида в своих публикациях не привел изображений экземпляров выделенного им вида, голотип также не был указан. В качестве лектотипа выбран экземпляр, изображенный здесь на **табл. 10, фиг. 1** − № 146455 RB, геологический музей Копенгагена. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, район Olympen, разрез Pamas S 57. Нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт *crassiplicatum*.

Описание. Автор вида дал краткое, но емкое перечисление морфологических особенностей вида (Callomon, 1993, р. 101): "Typically compressed forms with relatively open umbilicus and acute venter, as in *A. ishmae*, but with now very coarse and strong ribbing which persists ventrally on the whole of the adult bodycharnber". Выборка вида представлена в основном зрелыми экземплярами, поэтому морфология средних и взрослых оборотов фрагмокона не изучена.

Зрелая раковина до Д=160 мм (средний конечный диаметр 143 мм), преимущественно диско-коническая, умеренно инволютная. Конечная жилая камера у нормальных экземпляров приходится на стадию высоких оборотов (B/III > 1), поперечное сечение высоко-овальное, иногда стреловидное. На конечном обороте раковина вплоть до конечного устья покрыта двуветвистыми и простыми, редко трехветвистыми, ребрами, в сочетании с простыми и вставными. Коэффициент ветвления в среднем около 2. Ребра слабо-рельефные, умеренно плотные (в среднем, 11 ребер на полуоборот), прорзирадиатные, серповидно изогнутые. Стадия гладкой раковины на терминальном обороте в норме отсутствует. Иногда наблюдается усиление ребер вблизи конечного устья и сглаживание скульптуры в первой половине конечной жилой камеры.

Размеры	в мм и их соотношения	(измерения слеланы по б	ротографиям)
---------	-----------------------	-------------------------	--------------

N / экз.	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%	пР	PO
GMC 101087 (ящик 37)	137,9	-	-	-	-	-	7	1,7
GMC 101099 (ящик 37)	151,4	-	-	-	-	-	-	-
GMC, RGB 146455 RB (ящик 38)	146,8	-	-	-	-	-	13	2
GMC 185602 (ящик 38)	139,3	65,6	48,4	-	1,36	-	11	-
GMC 3072 (ящик 38)	163	72,6	54,7	-	1,33	-	12	2,2

Изменчивость. Основная часть выборки вида (более половины) представлена брадиморфными и нормогеронтными экземплярами, относящимися к морфе *crassiplicatum*. Это сочетание соответствует норме вида. Отклоняющиеся от нормы экземпляры редки, в особенности морфы с кадиконическим морфотипом (морфа *pseudishmae*). Последняя в выборке представлена единственным экземпляром (табл. 8, фиг. 5), существенно отклоняющимся от остальных по морфологическим признакам. Не исключено, что этот экземпляр следует уже относить к первым представителям подсемейства Cadoceratinae, отделение которого от арктоцефалитин происходит на рубеже раннегосреднего бата или в среднем бате.

С р а в н е н и е . От предшествующего в филетической последовательности *A. ishmae* (Keys.) данный вид отличается отсутствием в норме стадии гладкой раковины на КЖК или терминальном обороте. В отличие от анцестрального вида *A. cranocephaloide* Call. et Birk. (**табл. 12, фиг. 1, 2**) описываемый вид характеризуется более плотной и менее рельефной ребристостью, высоким поперечным сечением, а также структурой внутривидовой изменчивости — большим разнообразием морф (четыре морфы). У *A. cranocephaloide* присутствует только морфа *cranocephaloide*.

Замечание. Несмотря на то что вид выделен Дж. Калломоном давно, не позднее 1984 г., он так и не был описан по правилам МКЗН. О причинах этого остается только гадать, но единственное объяснение может быть связано с указанием Калломона на плохую сохранность аммонитов из биогоризонта crassiplicatum (фауна 17): "almost always fragmentary or crushed" (Callomon, 1993, р. 101). Ознакомление с коллекцией этого вида (GMS, ящики 37, 38) показало, что выборка из фауны 17 действительно представлена экземплярами неполной сохранности, по которым невозможно провести измерения основных морфологических признаков раковины (даже диаметр умбилика, ширину и высоту оборота). Тем не менее, поскольку вид является важным биостратиграфическим маркером, название которого неоднократно фигуририровало в таксономических и стратиграфических описаниях, включая недавние (Callomon et al., 2015), его описание давно стало насущной необходимостью и поэтому приводится в данной работе.

Распространение. Нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт *crassiplicatum* (фауна 17) Восточной Гренландии и, возможно, Арктической Канады (Юкон, бассейн р. Пьёркупайн) (Callomon, 1984, р. 165).

Материал. 33 экз. из разрезов Восточной Гренландии (по фотографиям).

Подсемейство CADOCERATINAE Hyatt, 1900

Род *Cadoceras* Fischer, 1882 *Cadoceras calyx* Spath, 1932

Табл. 20, фиг. 2, 3; табл. 21, фиг. 1; табл. 31, фиг. 1-3; табл. 32, фиг. 1-3; табл. 33, фиг. 1-3

Cadoceras calyx: Spath, 1932, p. 69; pl. XX, fig. 1a,b; Callomon, 1985, text-fig. 8K (только), Mitta, 2005, pl. 8, fig. 1; Киселев, Рогов, 2007, табл. III, фиг. 1a-д; Князев и др., 2006, табл. фиг. 2; Князев и др., 2007, табл. III, фиг. 1,2; Князев и др., 2009б, табл. IV, фиг. 1,2.

Cadoceras victor: Spath, 1932, p. 67; pl. XVI, fig. 6a-c; pl. XVII, fig. 6; pl. XXI, fig. la, b

Cadoceras aff. victor: Spath, 1932, p. 67; pl. 21, fig. 1.

Cadoceras dubium: Spath, 1932, p. 73; pl. XXII, fig. 2a,b.

Cadoceras franciscus: Spath, 1932, p. 74; pl. XX, figs. 2a-c.

Paracadoceras ammon: Spath, 1932, p. 73; pl. XXI, fig. ba, b.

Cadoceras aff. calyx: Митта, 2004, табл. 1, фиг. 2.

Голотип. Экз. № GMC 9263, изображен Л. Ф. Спэтом (Spath, 1932, pl. XX, fig. 1a,b). Здесь: табл. 14 а,б, фиг. 1. Верхний бат, Vardekløft Formation, около Point Constable, высота 460 м.

Описание. Взрослые обороты и КЖК кадиконические, фаза гладкой раковины составляет половину или полный терминальный оборот. Поперечное сечение оборотов низкое на всех стадиях развития, СВО не выражена у типичных экземпляров. Средние обороты покрыты хорошо дифференцированными прорзирадиатными ребрами. Ребра наиболее рельефны в приумбиликальной части оборота, при сглаживании скульптуры первыми исчезают ребра на вентральной стороне.

С равнение. Наиболее близкими к описываемому виду являются филогенетически связанные с ним позднебатские виды — более ранний *C. lenaense* Meledina и стратиграфически преемственный *C. apertum* Callomon et Birkelund. Отличия от *C. lenaense* (см. ниже, в его описании) выражены более резко в морфогенезе умбилика и относительной высоты оборотов, различия с *C. apertum* (табл. 38, фиг. 1, 2; табл. 39, фиг. 1,2) крайне незначительны. Виды *C. calyx* и *C. apertum* характеризуются одинаково широкой изменчивостью по всем признакам раковины, единым стилем морфогенеза умбилика (рис. 1.6.10) и пропорций оборотов (рис. 1.6.13), поэтому де-факто главным критерием разграничения этих видов является стратиграфический. Тем не менее *C. apertum* в среднем незначительно отличается большей инволютностью раковины на кадиконической стадии и меньшей эволютностью на СВО. Однако и эти отличия статистически недостаточно подтверждены.

Замечания. Этот важнейший в стратиграфическом отношении вид найден не только в В. Гренландии (типовая местность), но и сравнительно недавно за ее пределами – в Центральной России и Северной Сибири. В этой связи актуально оценить соответствие (сходство и различие) популяций этого вида из разных регионов норме, характерной для типовой местности.

Восточная Гренландия. После авторского описания (Spath, 1932, р. 69) вид в дальнейшем не переизучался и не был переописан по материалам из В. Гренландии, откуда происходит типовая серия вида. Это породило существенные трудности в его определении, в особенности по материалу из других бореальных регионов. Стратиграфическое положение вида в восточно-гренландских разрезах было уточнено Дж. Калломоном, однако палеонтологическое описание собранного материала им проведено не было. Свои представления об изменчивости и объеме вида Калломон показал в поздней его работе в таблице с перечнем видов, выделенных Спэтом (Callomon 1993, table 1). Обоснование изложено только в личной переписке (2007 г.), из которой приведем выдержку:

«Я должен несколько извиниться за путаницу, которую, похоже, создают сегодня номенклатурные решения, принятые 35 лет назад (в Callomon, Donovan & Truempy 1972, р. 18). Зона Calyx является стандартной хроностратиграфической единицей, членом вторичного стандарта для Гренландии и Арктики. Она была названа по виду *Cadoceras calyx* Spath, 1932, потому что он казался наиболее ярким из доступных номинальных (морфо) видов в его характерной фауне... На самом деле это всего лишь самый экстремальный вариант единственного биовида *Cadoceras*, обнаруженный в горизонте фауны 23, самом высоким из двух горизонтов, четко распознаваемых в Восточной Гренландии, которые были включены в зону (Callomon 1993, р. 102). Наиболее распространенной и, следовательно, наиболее типичной руководящей формой является его вариант, описанный Спэтом, такой как *Cad. victor*, поэтому было бы лучше назвать данную зону зоной Victor. Но, к сожале-

Размеры в мм и отношения (по фотографиям, сделанным М.А. Роговым)

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
GMC 1853 (В. Гренландия, f23)	95,2	40,1	79,2	38,45	0,51
-	79,2	21,3	54,4	40,78	0,39
GMC 4427 (В. Гренландия, f23)	83,5	31,5	58	31,62	0,54
-	64,7	26,2	39,9	31,84	0,66
GMC 10 (В. Гренландия, f23)	71,3	29,5	48,2	29,59	0,61
-	60,4	22,9	33,8	32,28	0,58
GMC 1101 (В. Гренландия, f23)	177	67,5	102	33,33	0,66
-	141	51,8	111	32,31	0,47
-	114	40,6	105	31,99	0,39
GMC 138124 (В. Гренландия, f23)	78,5	32	50,8	27,13	0,63
-	66,3	18	35,6	30,17	0,51
GMC 137978 (В. Гренландия, f23)	105	42,7	61,5	26,12	0,69
-	83,5	36,3	43,7	26,47	0,83
НМН9263 (слепок с голотипа)	95,2	34,5	74,2	38,45	0,46
-	82,8	22,3	40,6	35,14	0,55
Cadoceras victor Spath (слепок с голотипа)	80,4	30,6	62	32,84	0,49
-	66,2	24,9	40,4	31,27	0,62
-	53,7	20,7	32,4	32,4	0,64
-	41,9	15,7	20,6	32,46	0,76
-	30,3	12,3	15,8	32,67	0,78
-	22	8	10,8	33,18	0,74
-	15,7	5,7	8,4	33,12	0,68

нию, изображения оригиналов этого вида не очень помогают разобраться в его сущности. Гораздо более характерной формой является его паратип, pl. 21, fig. 1a, большие гладкие *Cadoceras*, которые сами по себе могут быть почти чем угодно, но на самом деле они выражают важную особенность этого вида — его большие размеры. Голотип *Cad. victor* (Spath, 1932, pl. XVI, fig. 6a-c) хорошо показывает его внутренние обороты, несмотря на то что внутренние обороты *Cadoceras* также редко бывают очень информативными для вида в целом. *Cad. franciscus* (ibid., 20/2a,b) есть попросту другое ядро данного вида, а *Cad. ammon* (ibid., 21/5a,b) является ювенильным экземпляром. Что касается собственно *Cad. calyx*, то его голотип остается уникальным в своем роде, хотя новые коллекции, сделанные в 1977 году, содержат лишь промежуточные формы между ним и *Cad. victor*.»

Изучение выборки *Cadoceras calyx* из коллекции Калломона (по фотографиям, сделанным М.А. Роговым в геологическом музее Копенгагена) показало, что голотип вида действительно является экстремальным вариантом его изменчивости, а типичной формой может быть *C. victor*. В соответствии с этим в восточно-гренландской популяции *C. calyx* можно выделить как минимум две морфы, отличающиеся на средних и взрослых оборотах, но не на терминальном:

- 1) Cadoceras calyx morpha calyx редкая и нетипичная морфа вида (**табл. 31, фиг. 1,** голотип), характеризующаяся более эволютной раковиной и открытым умбиликом, грубой и слабодифференцированной скульптурой;
- 2) Cadoceras calyx morpha victor доминирующая морфа вида (табл. 32, фиг. 1-3; табл. 33, фиг. 1-3), характеризующаяся более инволютной раковиной, плотной, изящной и хорошо дифференцированной скульптурой. К этой морфе относятся типы C. victor, C. franciscus, C. ammon (см. синонимику). Экстремально тонкоребристые экземпляры напоминают морфы Cadoceras из верхов нижнего и среднего келловея различных бореальных регионов, например C. wosnessenskii (табл. 32, фиг. 3).

У экземпляров с промежуточными характеристиками могут комбинироваться признаки разных морф, например широкий умбилик и изящная ребристость (табл. 31, фиг. 2).

Центральная Россия. Первый изображенный экземпляр *Cadoceras calyx* найден в разрезе Большая Пестровка (Митта, 2004, табл. 1, фиг. 2; Mitta, 2005, pl. 8, fig. 1). Морфологически он наиболее близок типовой форме *C. calyx* morpha *calyx*. Остальные два экземпляра, указанные в таблице измерений при описании вида (Mitta, 2005), не изображены. К сожалению, эти экземпляры были найде-

ны в осыпи, поэтому их можно привязать к конкретному слою разреза лишь условно. Вероятно, они происходят в верхней части батских слоев (слой 1, по Киселев, Рогов, 2007б), где впоследствии было найдено несколько обломков и целых экземпляров, принадлежащих данному виду (табл. 20, фиг. 3; табл. 21, фиг. 1).

Находки кадоцератин из разреза Просек, ранее определенные как C. calyx (Киселев, Рогов, 2007а, табл. III, фиг. 1,2; здесь: **табл. 20, фиг. 5**), сейчас рассматриваются как C. (Cat.) infimum morpha cf. perrarum (см. ниже).

Северная Сибирь. Присутствие *Cadoceras calyx* в Северной Сибири зафиксировано в разрезе 109 восточного берега Анабарской губы (Князев и др., 2007, 2009б), в двух горизонтах (кровле и подошве) слоя 43. Из подошвы слоя изображен один экземпляр (Князев и др., 2007, табл. III, фиг. 1,2). Морфологически он демонстрирует смешанное сочетание признаков обеих восточногренландских морф: по пропорциям раковины, размеру умбилика и высокому коэффициенту ветвления ребер он соответствует *C. calyx* morpha *victor*, а по рельефности ребер – *C. calyx* morpha *calyx*. Второй экземпляр из кровли слоя (Князев и др, 2009б, табл. IV, фиг. 1, 2) характеризуется примерно таким же сочетанием признаков, а также наличием выраженных булл при большом диаметре – признака, пока не встреченнного в восточно-гренландской выборке.

Есть основания полагать, что тот же или близкий вид, что и в слое 43, присутствует и ниже, вблизи кровли слоя 42 (конкреционный горизонт, расположенный в 2 м ниже кровли), который относится Князевым и его коллегами к зоне Variabile. Из этого слоя С.В. Мелединой был изображен единственный экземпляр под названием *C. variabile* Spath (Меледина, 1994, табл. IV, фиг. 2) − взрослый *Cadoceras* с почти полностью гладкой раковиной, за исключением слаборазвитых вытянутых приумбиликальных булл. Ознакомление с другими экземплярами из того же горизонта конкреций из колл. № 177, ИГАБМ СО РАН (благодаря любезному разрешению В.Г. Князева) показало, что большинство экземпляров взрослых кадоцерасов полностью гладкие и лишены даже булл, как и зрелые *С. calyx*, а внутренние обороты этой формы очень близки *С. calyx* morpha *victor* (табл. 33, фиг. 1,2). В нашем распоряжении имеется экземпляр с КЖК из того же местонахождения (сборы М.А. Рогова, 2008 г.), который характеризуется теми же самыми особенностями: полностью гладкая КЖК с острым приумбиликальным перегибом; предконечный оборот содержит слабые приумбиликальные буллы, но в остальной части гладкая; ребра присутствуют только на третьем с конца обороте. Такой морфотип совсем не свойствен *С. variabile*, но характерен для *С. calyx*.

Таким образом, *Cadoceras*, близкие к *C. calyx*, происходят из трех горизонтов разреза восточного берега Анабарского залива. У экземпляров из двух горизонтов (слой 42, кровля и слой 43, подошва) проведены исследования морфогенеза по параметрам формы раковины. Несмотря на то что развитие раковины восточно-гренландских *C. calyx* изучено более схематично, удалось обнаружить существенную разницу между морфогенезом гренландских и сибирских экземпляров. Эти отличия сводятся к следующему:

- 1. У сибирских форм ярко выражена стадия высоких оборотов при Д = 10-50 мм, в то время как у топотипических *С. calyx* она практически отсутствует (rH max не более 0,8) (**рис. 1.6.13**).
- 2. Морфогенез умбилика характеризуется восходящим трендом, начиная с Д = 20 мм, в то время как у топотипических *C. calyx* U%-тренд не выражен вообще (**рис. 1.6.10**).
- 3. Восточно-гренландские формы эволютнее на всех стадиях морфогенеза, но особенно существенно на средних оборотах ($\mathcal{I} = 10\text{-}70 \text{ мм}$) (рис. 1.6.10).

Наблюдаемые отличия достаточно велики, не случайны и могут отражать как географические отличия, так и стратиграфические. Несмотря на ограниченность изученной выборки, заметна направленность морфогенетических изменений от наиболее инволютных форм слоя 42, к экземплярам слоя 43 и затем к восточно-гренландским более эволютным формам. То же направление изменений характерно для смены морфогенезов по пропорциям поперечного сечения оборота на стадии высоких оборотов: наиболее высокие обороты у форм слоя 42, а наименее – у восточно-гренландских. Общая последовательность видов или подвидов филолинии *С. саlух*, прослеживающаяся в северосибирских разрезах, имеет следующий вид:

C. lenaense — самый древний вид из Северной Сибири (**табл. 34, фиг. 1,2**), с наиболее выраженной СВО, который характеризуется более высокими и инволютными оборотами, чем у *C. calyx*. Достоверно известен только из обн. 109 восточного берега Анабарского залива (кровля слоя 42).

C. calyx involutum, subsp. nov. – ранний подвид из Северной Сибири, с более развитой СВО, высокими и инволютными оборотами, чем у номинального подвида. Ребра выражены рельефнее, чем у *С. lenaense*. В обн. 109 восточного берега Анабарского залива найден в подошве слоя 43 (Князев и др., 2007, табл. 3, фиг. 1, 2 – голотип подвида, экз. ГМ ИГАБМ 177/247). К этому же подвиду могут быть отнесены экземпляры кадоцератин из биогоризонта *peramplus* Восточной Гренландии (табл. 27, фиг. 5), из биогоризонта *svalbardensis* Шпицбергена (табл. 24, фиг. 3), из верхнего бата Северо-Восточной Сибири (табл. 24, фиг. 2). Однако достоверная идентификация этих экземпляров возможна только после дополнительного их изучения.

C. calyx calyx – поздний подвид, характерный как для Восточной Гренландии, так и Северной Сибири (обн. 109, кровля слоя 43). Стадия высоких оборотов не выражена, кадиконическая стадия представлена более низкими и эволютными оборотами, чем у предыдущих подвидов, с хорошо развитыми приумбиликальными буллами.

Распространение. Верхний бат, зона Calyx Восточной Гренландии, Европейской России (Среднее Поволжье), Северной Сибири и, вероятно, Шпицбергена.

Материал. 4 экз. из разреза Большая Пестровка-2 (д. Большая Пестровка, респ. Мордовия); 2 экз. из подошвы слоя 43 и 1 экз. из кровли слоя 43 обн. 109 восточного берега Анабарского залива (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск).

Cadoceras lenaense Meledina, 1977

Табл. 34, фиг. 1, 2

Cadoceras (Cadoceras) lenaense: Меледина, 1977, с. 59; табл. 4, фиг. 1

Голотип. Экз № 489-275, Центральный Сибирский геологический музей при Институте геологии и геофизики СО РАН (Новосибирск). Северная Сибирь, р. Лена, обн. 7, сл. 36а у пос. Чекуровка (южный разрез). Верхний бат.

Описание. Терминальный оборот и КЖК кадиконические, с воронковидной умбиликальной воронкой и острым приумбиликальным перегибом. СВО хорошо выражена, находится в интервале от Д = 10-15 мм до Q = 50 мм и представлена почти дискоконическими оборотами. Умбилик изменяется в морфогенезе по восходящему тренду от начала СВО, поэтому раковина на СВО получинволютная, а на терминальном обороте полуэволютная.

Фаза гладкой раковины занимает весь терминальный оборот. Предшествующий оборот также почти лишен скульптуры, за исключением слабых булл на приумбиликальном перегибе (25-25 на оборот). На минус третьем обороте (от терминального устья) ребра очень слабые, сглаженные, и только в начале кадиконической стадии и СВО (минус 4 оборот) ребристость хорошо выражена и представлена двух- и трехветвистыми, слегка дуговидными, прорзирадиатными ребрами.

С равнение. Этот вид наиболее близок к *Cadoceras calyx* Spath и рассматривается здесь как его вероятный предок. Филолиния кадоцератин этой группы хорошо прослеживается в обн. 109 восточного берега Анабарского залива, от *C. lenaense* (кровля слоя 42) к слою 43, где встречаются два хроноподвида *C. calyx*. Описываемый вид отличается от *C. calyx* более высокими и инволютными оборотами на всех стадиях морфогенеза. Только на терминальной стадии он слабо перекрывается по признакам формы раковины (умбилика [рис. 1.6.10] и пропорций поперечного сечения оборота [рис. 1.6.13]), с маргинальными экземплярами выборки *C. calyx*. Также у данного вида хорошо выражена СВО, которая у *С. calyx*, по имеющемуся материалу, практически не выделяется (рис. 1.6.13). Столь радикальные различия не позволяют эту форму отождествлять с *С. calyx*. Морфологические различия между ними, наряду со стратиграфическими, являются фундаментальными, что дает основание для разграничении этих видов.

Распространение. Верхний бат, зона Variabile (верхняя часть) Северной Сибири (Анабарский залив, низовья р. Лены). Этот вид может присутствовать в верхней части той же зоны в Восточной Гренландии, в фаунистическом горизонте 21 (*Kepplerites rosenkrantzi*), где отмечается присутствие *C.* aff. *calyx* (Callomon, 1993, p. 102).

Размеры в мм и отношения

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ АМ5/1	126,6	56,59	84,44	25,51	0,67
-	95,26	39,26	78,37	24,84	0,5
-	76,74	30,8	59,78	24,9	0,51
-	64,41	27,7	44,89	21,28	0,62
-	52	22,74	32,04	21,79	0,71
-	40,22	17,96	19,15	21,09	0,94
-	30,44	13,93	11,7	21,9	1,19
-	21,43	10,37	8,4	21,48	1,23
-	15,13	6,751	5,32	22,85	1,27
-	9,974	4,92	4,55	23,59	1,08
-	6,557	2,68	2,33	26,21	1,15
-	4,665	1,8	2,25	30,04	0,8

Материал. 5 экз. из разрезов Северной Сибири: 2 экз. (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск) из кровли слоя 42 обн. 109 восточного берега Анабарского залива; 2 экз. (колл. ЯрГПУ) из того же местонахождения; 1 экз. (колл. ЯрГПУ) из разреза Южная Чекуровка (р. Лена), подошвы пачки 22 (по описанию М.А. Рогова).

Cadoceras falsum Voronetz, 1962

Табл. 36, фиг. 4-6; табл. 37, фиг. 1,2

Cadoceras (Paracadoceras) elatmae: Бодылевский, 1960, с. 71,72, табл. IV, фиг. 2а,б

Cadoceras simulans: Бодылевский, 1960, табл. III, фиг. 1а,б

Cadoceras falsum: Воронец, 1962, с. 49, 50, табл. VII, фиг. 2, табл. XI, фиг. 1а,б, табл. XVIII, фиг. 1а,б, табл. XIX, фиг. 1; Митта, 2000б, с. 40, 41, табл. 12, фиг. 4, 5; табл. 13, фиг. 1-3; табл. 14, фиг. 1; табл. 15, фиг. 1,2; табл. 16, фиг. 2; Гуляев, Рогов, 2015, табл. 1, фиг. 10

Cadoceras cf. elatmae: Воронец, 1962, с. 47, табл. XII, фиг. 1а,б; табл. XXVI, фиг. 1а,б

Cadoceras (Bryocadoceras) falsum: Меледина, 1977, с. 62-64, табл. 10, фиг. 1, табл. 11, фиг. 1, табл. 12, фиг. 1

Cadoceras elatmae: Князев и др., 2009а, табл. II, фиг. 2 (только); Князев и др., 2010, табл. II, фиг. 1, 2

Cadoceras quenstedti falsum: Гуляев 2007, табл. III, фиг. 1-3

Cadoceras quenstedti quenstedti: Гуляев 2007, табл. III, фиг. 4, табл. IV, фиг. 1

Лектотип — экз. № 9209, 11а/22 (ЦНИГР Музей), выбран С.В. Мелединой (1977), изображен в работе Воронец, 1962, табл. VII, фиг. 2, табл. XIX, фиг. 1. Нижний келловей Анабарского залива.

Описание. Конечная жилая камера до 135 мм в диаметре, полуинволютная, с воронковидным умбиликом, сглаженная или полностью лишенная скульптуры. Умбликальный перегиб на КЖК острый, гладкий или покрыт косыми складками. Стадия высоких оборотов выражена хорошо и находится в интервале Д = 10-30 мм, с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при Д = 21-22 мм и максимальной относительной высотой оборотов до 1,3 (рис. 1.7.1а). Кадиконическая стадия у нормальных экземпляров представлена широкой (до 90%, в среднем 75-80%, относительной ширины) раковиной (рис. 1.7.2). Терминальный оборот начинается при Д = 75-85 мм, при этом происходит слабое разворачивание умбиликальной спирали на КЖК и ширина раковины понижается на 10-20%. На СВО и кадиконической стадии раковина покрыта прорзирадиатными ребрами, при этом тонкие двураздельные ребра чередуются с простыми (коэффициент ветвления 1,5). На кадиконической стадии преобладают грубые двураздельные ребра, чередующиеся с редкими трехраздельными (коэффициент ветвления 2-2,2). На умбиликальном перегибе ребра превращаются в косые бугорки, которые в конце кадиконической стадии остаются единственным видом скульптуры. Плотность ребер резко меняется в морфогенезе: от 40 ребер на оборотах СВО до 20 ребер на кадиконической стадии и 0-10 ребер на терминальном обороте.

Изменчивость проявляется по всем признакам раковины, но в наибольшей степени по относительному диаметру умбилика, который в морфогенезе изменяется почти незакономерно. Также сильно изменчивы момент исчезновения булл и продолжительность стадии гладкой раковины на терминальном обороте. По остальным признакам (пропорции раковины и оборотов, плотность ребер), которые меняются по выраженному тренду, изменчивость не так велика. Вероятно, наблюдающиеся вариации обусловлены изменчивостью скорости развития как по отдельным признакам (мозаично), так и по нескольким признакам одновременно. Тахиморфные и нормоморфные экземпляры характеризуются более вздутой и гладкой терминальной раковиной, при этом у тахиморфных экземпляров момент исчезновения булл может смещаться на предпоследний оборот. Брадиморфные особи, наоборот, отличаются более высокой раковиной на терминальной стадии, чаще всего покрытой буллами или складками вплоть до устьевого пережима. При этом раковина может приобретать "паракадоцерасовый" морфотип. Комплексное сочетание таких гетерохроний позволяет выделять морфы внутривидовой изменчивости:

C. falsum morpha *falsum* – номинальная морфа, составляющая подавляющее большинство выборки вида. Представлена тахиморфными и нормоморфными экземплярами, которые обладают

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ АДЗ-22 (Адзьва)	81,21	28,23	65,54	80,7	0,43
-	66,41	22,44	41,49	62,26	0,549
-	54,43	19,72	31,81	58,43	0,62
-	41,85	16,01	20,16	48,04	0,79
-	30,74	11,65	11,49	37,53	1,01
	21,21	8,37	7,74	37,2	1,08
-	14,09	6,02	5,6	40,02	1,06
-	9,19	3,93	4,34	47,78	0,89
-	5,92	2,74	3,21	52,61	0,84
ı	3,96	1,87	2,27	55,06	0,81
	2,64	1,24	1,65	60,36	0,74
-	1,77	0,85	1,14	62,16	0,74
-	1,23	0,57	0,94	74,72	0,6
ГМ ИГАБМ 177\3 (Анабарский залив)	104,1	39	82,7	33,24	0,47
	85,5	32,1	68	29,24	0,47
	71,6	25	55	29,05	0,45
ГМ ИГАБМ 177∖31 (Анабарский залив)	112,2	36,7	82,5	36,99	0,44
-	95,2	28	72	34,87	0,39
ı	72,6	26,8	56	29,06	0,48
-	62,8	22	44,2	28,34	0,50
ГМ ИГАБМ 177\119 (Анабарский залив)	100	37	84,7	30,50	0,44
-	78,4	30,5	60	27,93	0,51
-	64,6	26,4	49	26,63	0,54
ГМ ИГАБМ 177∖54 (Анабарский залив)	103,22	40,88	81,40	29,80	0,50
ı	82,11	31,93	65,79	30,84	0,49
•	67,13	25,85	50,12	30,31	0,52
-	54,09	20,99	36,37	30,16	0,58
-	42,87	16,78	23,74	30,56	0,71
-	33,92	15,91	13,74	29,31	1,16
-	25,32	10,58	10,70	28,18	0,99
-	17,89	7,02	7,78	26,80	0,90
-	12,34	5,67	5,50	26,07	1,03
-	8,42	3,68	3,92	26,39	0,94
-	5,73	2,51	3,16	26,53	0,80
-	3,86	1,70	2,40	27,27	0,71
-	2,69	1,17	1,75	28,26	0,67
-	1,93	0,94	1,35	24,24	0,70

средними (Д = 100-110 мм) или крупными терминальными размерами (Д > 110 мм), т.е. могут быть брадигеронтными или нормогеронтными. Конечная жилая камера чаще всего полностью гладкая, умеренно инволютная или даже полуэволютная. Кадиконическая стадия характеризуется вздутым груборебристым морфотипом (**табл. 37, фиг. 1,2**). Соответствует большинству экземпляров, изображенных в литературе, включая номенклатурные типы.

С. falsum morpha 'elatmae' — брадиморфные экземпляры, чаще тахигеронтные, у которых взрослая раковина или КЖК более высокая, чем широкая, покрыта валикообразными ребрами или складками вплоть до устьевого края, имеет небольшой диаметр (меньше 100 или 90 мм). Такой морфотип характерен для Cadoceras (Paracadoceras), поэтому экземпляры этого типа в литературе обычно обозначают как С. elatmae или С. cf. elatmae (см. синонимику). Сходство с этим видом может быть значительным, вплоть до совпадения отдельных частей тренда изменения основных видоспецифических признаков: ширины раковины и пропорций поперечного сечения оборотов на терминальной стадии (рис. 1.7.1, 1.7.2); плотности первичных ребер на кадиконической стадии. Это сходство проявляется в основном на терминальном и (или) предпоследнем обороте. На предшествующих им взрослых оборотах пропорции раковины изменяются в морфогенезе так же, как и у всех С. falsum. Характерной особенностью этой морфы является сглаживание ребер на середине КЖК или только на вентральной стороне (Князев и др., 2010, табл. II, фиг. 1, 2), или по всем сторонам раковины (Воронец, 1962, табл. ХХVI, фиг. 1а,б). Соответственно вблизи конечного устья происходит возобновление валикообразных ребер. Такие особенности для среднерусских С. elatmae не характерны.

С равнение. Морфотип *С. falsum* иногда рассматривается как промежуточный между *С. calyx* Spath (верхний бат) и *С. simulans* Spath (нижний келловей, биогоризонт *elatmae*). По мнению Гуляева (2005), эти виды образуют одну филолинию, а согласно Митта (2000б), родственные связи можно предполагать только между *С. falsum* и *С. simulans*. Изучение распределений у этих видов по признакам формы поперечного сечения раковины и оборотов показывает, что *С. calyx* и *С. simulans* существенно отличаются от *С. falsum*: *С. calyx* (по сибирскому материалу) – более высокими оборотами и продолжительной СВО, в то время как второй, более молодой вид – очень низкими оборотами и раковиной в целом на взрослой и терминальной стадиях морфогенеза. Отличия по этим признакам настолько большие, что в распределении выборок почти не наблюдается перекрытий (рис. 1.7.1, 1.7.2). По другим признакам (U%-тренд, изменение плотности первичных ребер в морфогенезе) существенных отличий не наблюдается. Другим общим свойством у всех этих видов является полная редукция ребер на терминальном обороте. Этот признак иногда рассматривается как родоспецифический.

Нормальные экземпляры C. falsum на кадиконической стадии почти не отличаются от C. moffiti Imlay (Imlay, 1953b, pl. 42, fig. 3, 4, 9), поэтому не исключено, что эти виды являются синонимами. Данный вид близок к C. quenstedtiforme Mitta et al. (Mitta et al., 2015, figs. 3.1-3.7, 4.1-4.4, 5.1-5.3, 6), в особенности по экземплярам на кадиконической стадии со вздутым морфотипом (ibid., figs. 3.1, 5.3, 6), но по всей выборке отличается существенно на всех стадиях морфогенеза. В популяции этого вида большую долю занимают брадиморфные и брадигеронтные экземпляры, что выражается, в частности, в небольших терминальных размерах ($\mathcal{L} = 84$ мм у голотипа на стадии КЖК, ibid., figs. 3.2) и меньшей шириной раковины у брадиморфных экземпляров.

3 а м е ч а н и я . 1. При ознакомлении с *C. falsum* Анабарского залива по публикациям складывается впечатление, что данный вид обладает на всех стадиях развития широкой или очень широкой кадиконической раковиной, покрытой грубыми ребрами. Автор вида отмечает, что даже при небольшом диаметре "толщина и высота оборота остаются равными" (Воронец, 1962, с. 49) и в дальнейшем относительная высота оборота только уменьшается. Между тем в коллекции Н.С. Воронец (ЦНИГР Музей) встречаются не изображенные экземпляры из Анабарского залива, помеченные автором на этикетке как *C. falsum* и обладающие относительно высокой раковиной (**табл. 36, фиг. 6**). Изучение морфогенеза раковины у нескольких экземпляров этого вида показало, что у большинства из них в интервале $\mathcal{A} = 10$ -30 мм высота раковины часто превышает ширину, на основании чего уверенно выделяется стадия высоких оборотов (**табл. 36, фиг. 4**). При этом длина СВО и значения относительной высоты раковины у данного вида выше, чем у среднерусских, близких по возрасту,

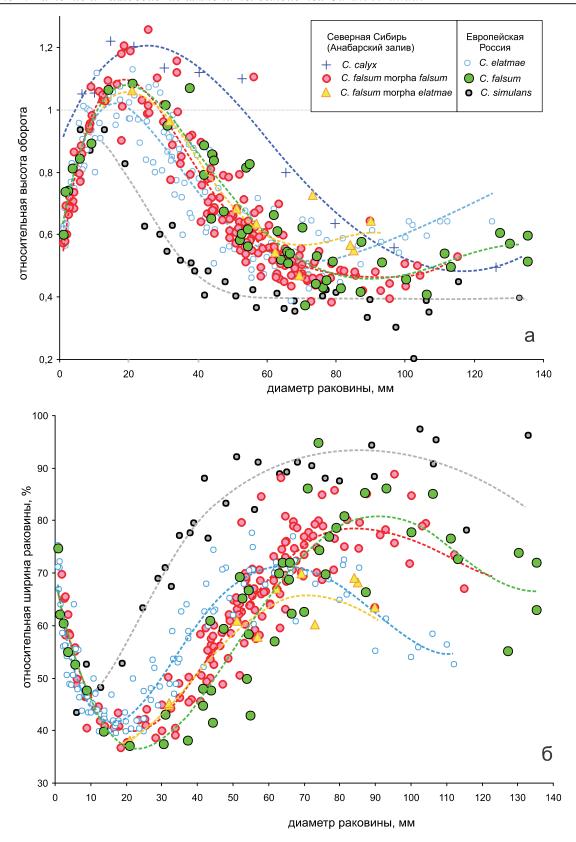


Рис. 1.7.1. Сравнительный морфогенез раковины среднерусских и северосибирских *Cadoceras falsum* и филогенетических и стратиграфически близких кадоцератин по относительной высоте оборотов (а) и относительной высоте раковины (б). Линии тренда показаны пунктиром. Дана полная картина распределения экземпляров и изменчивости.

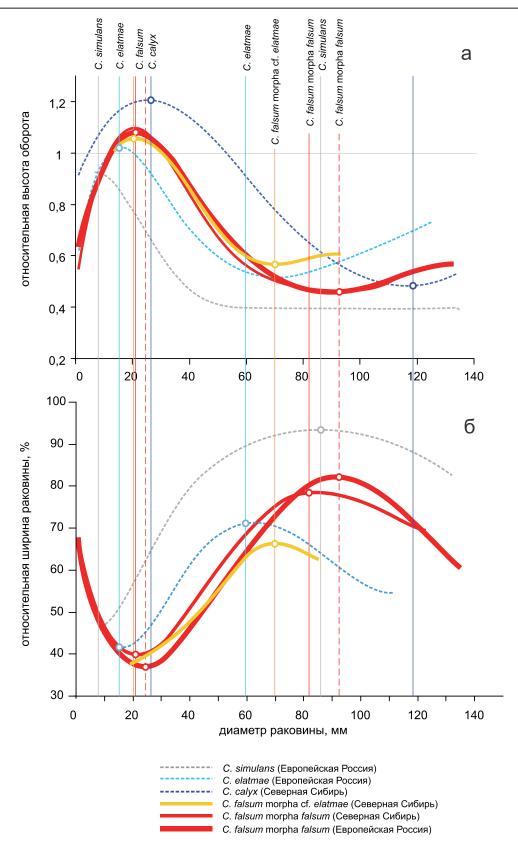


Рис. 1.7.2. Сравнительный морфогенез раковины среднерусских и северосибирских *Cadoceras falsum* и филогенетических и стратиграфически близких кадоцератин по относительной высоте оборотов (а) и относительной высоте раковины (б). Показаны только линии тренда и их экстремумы (критические точки). Полную картину распределения экземпляров и изменчивости см. на рис. 1.7.1(A).

аналогов (**табл. 36, фиг. 3**). В этой связи *С. falsum* до Д = 30-40 мм мало отличим от других кадоцератин зоны Anabarense, а до Д = 15 мм – от таковых зоны Elatmae.

2. Первоначально вид был известен только из Северной Сибири (Анабарский залив), но позднее констатировалось его присутствие на территории Европейской России в центральной ее части, под названием *C. falsum* (Митта, 2000б), *C. quenstedti* (Киселев, Рогов, 2007а, б) и Печорской плиты, как *C. quenstedti falsum* и *C. quenstedti quenstedti* (Гуляев, 2005, 2007). Результаты изучения кадоцератин из базального нижнего келловея Южной Германии (Mitta et al., 2015) убедительно показали, что форма, первоначально описанная Квенштедтом как *Ammonites sublaevis* (Quenstedt, 1887, с. 672, табл. 79, фиг. 7) и впоследствии обозначенная как голотип нового вида *Cadoceras quenstedti* (Spath, 1932, с. 59), на самом деле относится к роду *Bullatimorphites*. Соответственно среднерусские кадоцератины, близкие или идентичные *C. falsum*, не могут быть отнесены к виду *C. quenstedti*.

Ранее автор данной работы полагал, что присутствие в Европейской России настоящих *C. fal-sum*, не отличимых по видовым признакам от топотипического материала, маловероятно и наблюдаемое сходство кадоцератин этой группы объясняется параллелизмом. Изучение распределений в морфогенезе по основным видоспецифическим признакам (относительные ширина раковины, ширина оборота и диаметр умбилика, плотность первичных ребер) показало, что в целом среднерусская выборка не отличается от северо-сибирской. К сожалению, среднерусский материал в изученной выборке представлен в основном экземплярами, которые могут быть измерены лишь на кадиконической и терминальной стадиях, поэтому сравнение его с сибирской выборкой не вполне завершено. Но уже на имеющемся материале можно констатировать значительное их сходство по всем перечисленным признакам, что позволяет сибирские и среднерусские формы относить к одному виду.

В особенности это сходство заметно на фоне других близких по возрасту видов кадоцератин. К небольшим отличиям среднерусских *С. falsum* от сибирских можно отнести следующие: больший максимальный размер терминальной раковины; менее широкие пропорции раковины и поперечного сечения оборотов в первой половине кадиконической стадии; более резкое уменьшение плотности первичных ребер в морфогенезе; незначительное смещение всех морфогенетических стадий вперед. Все эти отличия могут отражать не столько реальные отклонения, сколько качество выборки, поэтому они рассматриваются как несущественные.

Распространение. Нижний келловей, зона Anabarense Северной Сибири и Земли Франца-Иосифа; Арктическая Канада (о. Аксель Хейберг), нижние кадоцерасовые слои; зона Nordenskjoeldi Восточной Гренландии, зона Elatmae, биогоризонт *falsum* Европейской России и Крыма.

Материал. 4 экз. из разреза на р. Адзьва (Тимано-Печорский регион); 9 экз. из разрезов восточного берега Анабарского залива (колл. ЯрГПУ, сборы М.А. Рогова 2008 г и Т.М. Емельянцева 1941 г.); измерения 56 экз. из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) из разрезов западного берега Анабарского залива сделаны благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

Cadoceras kniazevi, sp. nov.

Cadoceras tschernyschewi: Князев и др., 2009а, табл. III, фиг. 2; Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1, 2

Голотип — экз. № 177/114, (Геологический музей ИГАБМ СО РАН), изображен в работе Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1а, б. Западный берег Анабарского залива, обн. 4, сл. 4, нижний конкреционный прослой. Нижний келловей, зона Anabarense, биогоризонт *kniazevi*.

О п и с а н и е . Конечная жилая камера полуинволютная, с воронковидным умбиликом, сглаженная или полностью гладкая. Умбликальный перегиб на КЖК гладкий, полого наклоненный. Стадия гладкой раковины у тахиморфных экземпляров начинается при Д = 75-77 мм, у нормоморфных при Д = 100-115 мм. Кадиконическая стадия представлена широкой (до 85%, в среднем 75-80%, относительной ширины) раковиной. Морфогенез умбилика градуальный восходящий, начиная с Z = 6 мм.

Стадия высоких оборотов выражена хорошо и находится в интервале Д = 9-28 мм, с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при Д = 17,5-18 мм и максимальной относительной высотой оборотов до 1,22. На СВО скульптура не изучена. На кадиконической стадии раковина покрыта грубыми прорзирадиатными ребрами, при этом двураздельные ребра преобладают над простыми (коэффициент ветвления от 1,9 до 2,2, в среднем 2,03). На умбиликальном перегибе ребра превраща-

ются в косые бугорки, которые в конце кадиконической стадии остаются единственным видом скульптуры. Хорошо выраженные буллы отсутствуют.

От Cadochamoussetia tschernyschewi (Sok.), к которому относят экземпляры данного вида (см. синонимику), Cadoceras kniazevi отличается, в первую очередь, наличием стадии гладкой раковины и отсутствием булл на КЖК. К сожалению, в анабарской выборке нет полных конечных жилых камер, но даже у крупных незрелых экземпляров (Князев и др., 2010, табл. 3, фиг. 1) видно, что в конце последнего оборота буллы начинат исчезать (признак, означающий начало фазы гладкой раковины). В выборке вида у трех взрослых экземпляров половина последнего оборота не содержит скульптуры, а приумбиликальный перегиб является гладким. При том же диаметре настоящие С. tschernyschewi уже находятся на терминальной стадии и сохраняют отчетливые буллы в форме запятой вплоть до конечного устья (табл. 4, фиг. 3,4; табл. 52, фиг. 1а). У среднерусских С. tschernyschewi даже еще более молодые экземпляры на раннекадиконической подстадии содержат такие же буллы (табл. 4, фиг. 5; табл. 52, фиг. 1в-е) или сильно приподнятые приумбиликальные ребра, в то время как у анабарских форм по всему периметру раковины присутствуют одинаково развитые ребра.

Также отличия между этими видами связаны с формой умбиликальной воронки на взрослых оборотах: у *C. kniazevi* она воронковидная открытая, а у *Cadoch. tschernyschewi* цилиндрическая или даже обратно-воронковидная на КЖК, где наблюдается нависание приумбиликальной стенки. Последняя особенность вообще не характерна для анабарских кадоцератин.

Распространение. Нижний келловей, зона Anabarense, биогоризонт *kniazevi* Северной Сибири.

Материал. 10 экз. из разреза западного берега Анабарского залива, обн. 4, сл. 4 (нижний конкреционный прослой) в колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск). Их изучение оказалось возможным благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

Подрод Catacadoceras Bodylevsky, 1960

Cadoceras, group 2 (pars.): Imlay, 1953b, p. 45

Cadoceras (Catacadoceras): Бодылевский, 1960, с. 63-64; Callomon, 1984, р. 149

Catacadoceras: Меледина, 1977, с. 90-91; Howarth, 2017, р. 69

Типовой вид. *С.* (*Cat.*) *barnstoni* (Meek). Верхний бат Арктической Канады (р. Маккензи). Первоначально, при выделении подрода, Бодылевский в качестве типового вида предложил *С.* (*Cat.*) *laptievi* Bodyl. (Бодылевский, 1960, стр. 64, табл. I, фиг. 1, табл. II, фиг. 1а, б. Верхний бат Северной Сибири). Этот вид рассматривается здесь, вслед за Пултоном (Poulton, 1987), как младший синоним *С.* (*Cat.*) *barnstoni*, поэтому название типового вида изменено в соответствии с изменением его номенклатуры.

Описание. Стадия гладкой раковины в морфогенезе поздних оборотов не выражена. Конечная жилая камера покрыта ребрами полностью или в приустьевой части. Вентральная сторона КЖК может быть сглажена, на боковых сторонах ребра всегда присутствуют. Средние и взрослые обороты полуэволютные или полуинволютные, покрыты рельефными и слабодифференцированными ребрами.

Видовой состав. 7 видов: *C.* (*Cat.*) variabile Spath, *C.* (*Cat.*) barnstoni (Meek), *C.* (*Cat.*) nageli (Mitta), *C.* (*Cat.*) infimum Gulyaev et Kiselev, *C.* (*Cat.*) sakharovi Mitta, *C.* (*Cat.*) imlayi, sp. nov., *C.* (?*Cat.*) nordenskjoeldi Callomon.

Таблица 1.7.1. Перечень пригодных и валидных видов подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*). Валидные виды выделены жирным шрифтом.

Первичное написание	год	Переопределение
Ammonites barnstoni Meek	1859	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni
Cadoceras variabile Spath	1932	Cadoceras (Catacadoceras) variabile
Cadoceras variabile var. occlusa Spath	1932	Cadoceras (Catacadoceras) variabile
Cadoceras (Catacadoceras) laptievi Bodylevsky	1960	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha barnstoni
Cadoceras (Catacadoceras) ognevi Bodylevsky	1960	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha ognevi
Cadoceras subcalyx Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha subcalyx
Cadoceras subcatostoma Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha subcatostoma
Cadoceras ventroplanum Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha barnstoni
Cadoceras perrarum Voronez	1962	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni morpha perrarum
Cadoceras barnstoni var. C. arcuata Frebold	1964	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni
Cadoceras nordenskjoeldi Callomon	1985	Cadoceras (?Catacadoceras) nordenskjoeldi
Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev, Kiselev	1999	Cadoceras (Catacadoceras) infimum
Paracadoceras keuppi Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) infimum
Paracadoceras nageli Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) nageli
Paracadoceras efimovi Mitta	2005	Cadoceras (Catacadoceras) nageli morpha efimovi
Cadoceras sakharovi Mitta	2011	Cadoceras (Catacadoceras) sakharovi
Cadoceras catostoma (Pomp.) sensu Imlay	1953b	Cadoceras (Catacadoceras) imlayi sp. nov.

Таблица 1.7.2. Валидные виды подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*) и их морфы изменчивости. Указаны лишь те морфы, которые существование которых подтверждено эмпирически (пустые ячеи могут быть заполнены после получения новых данных). Морфы обозначены названиями синонимов. Названия морф видов, для которых виды, по которым выделены морфы, не являются синонимами, пишутся в открытой номенклатуре. Сокращение: ТУР – терминальное усиление ребер (во второй половине конечной жилой камеры).

	Морфы и их признаки							
	раковина полуэволютная			раковина полуинволютная				
		ребра равномерно выражены по всему терминальному обороту ТУР						
Валидные виды,	ребра рельефные				ребра сглаженные			
принятые в данной работе		слабо дифференцированные ребра умеренно или высоко дифференцированные ребра				ые ребра		
	ognevi	efimovi	subcalyx	perrarum	subcato- stoma	infimum	nageli	imlayi
C. (Cat.) variabile Spath								
C. (Cat.) barnstoni (Meek)								
C. (Cat.) nageli (Mitta)							+	
C. (Cat.) infimum Gul. et Kis.	cf.			cf.		+		
C. (Cat.) sakharovi Mitta	cf.						cf.	cf.
C. (Cat.) imlayi sp. nov.	cf.		cf.					+
C. (Cat.) nordenskjoeldi Call.						cf.		

С р а в н е н и е . Подрод хорошо отличается от других групп кадоцератин полным отсутствием стадии гладкой раковины в морфогенезе, вследствие чего конечная жилая камера покрыта ребрами вплоть до конечного устья.

Замечания. 1. К настоящему времени выделено 16 пригодных таксонов видового или подвидового ранга, которые могут быть отнесены к данному подроду. Из них только 6 видов рассматриваются как валидные, один под вопросом и один выделяется впервые. Остальные расцениваются как младшие синонимы валидных видов, а названиями некоторых из них обозначены морфы, характеризующие направления изменчивости (табл. 1.7.1).

Как и большинство кадоцератин, виды *Cadoceras* (*Catacadoceras*) подвержены широкой изменчивости по большинству признаков раковины, при этом у разных видов изменчивость может быть однотипной и укладывается в гомологические ряды. Большинство пригодных видов характеризуют лишь типичные морфы этой изменчивости, обусловленные специфическим сочетанием модальностей различных признаков. Некоторые их этих морф обозначены видовыми названиями, которые

служат лишь маркировкой морфы, но не имеют таксономического статуса. Ниже охарактеризована изменчивость в категориях морф всех валидных видов, принятых в данной работе (табл. 1.7.2).

Морфы гомологической изменчивости найдены не у всех видов данного подрода, что объясняется незначительным имеющимся объемом выборок по каждому виду.

2. В состав подрода включены два вида из нижнего келловея *C.* (*Cat.*) nordenskjoeldi и *C.* (*Cat.*) imlayi, которые могут иметь вторично приобретенный катакадоцерасовый морфотип, возникший брадигенетически от раннекелловейских *C.* (*Paracadoceras*). Об этом свидетельствует своеобразие морфотипа этих видов, в особенности *C.* (*Cat.*) nordenskjoeldi, и слабое проявление или отсутствие в изменчивости этих видов морф, характерных для позднебатских видов.

Распространение. Преимущественно верхний бат (зоны Variabile, Calyx, Barnstoni) Панбореальной надобласти (**табл. 1.7.3**).

В верхнем бате катакадоцерасы образуют как минимум три сменяющих друг друга комплекса: нижний с C. (Cat.) variabile, C. (Cat.) barnstoni, C. (Cat.) nageli (зона Variabile и ее аналоги); C. (Cat.) infimum (зона Calyx и ее аналоги); C. (Cat.) sakharovi (зона Apertum и ее аналоги). В нижнем келловее последними представителями рода могут быть C. (Cat.) nordenskjoeldi и C. (Cat.) imlayi (зона Nordenskjoeldi и ее аналоги).

Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek, 1859)

Табл. 1, фиг. 1,2; табл. 22, фиг. 1,2; табл. 23, фиг. 1; табл. 24, фиг. 2

Ammonites barnstoni: Meek, 1859, p. 184, pl. II, fig. 1-3

Cadoceras elatmae: Огнев, 1933, табл. IV, fig. 1-6

Cadoceras barnstoni: Frebold, 1964, p. 14, pl. VIII, fig. 3, pl. XII, fig. 2; Poulton, 1987, p. 54, pl. 24, fig. 1-18; pl. 25, fig. 1-8; pl. 26, fig. 1-18; Князев и др., 2007, табл. I, фиг. 1-3; Князев и др., 2009б, табл. II, фиг. 1-3

Cadoceras barnstoni var. C. arcuata: Frebold, 1964, p. 15, pI. X, fig. 2

Cadoceras (Catacadoceras) laptievi: Бодылевский, 1960, с. 64, табл. 1, фиг. 1, табл. II, fig. 1

Cadoceras (Catacadoceras) ognevi: Бодылевский, 1960, с. 64-65

Cadoceras subcalyx: Воронец, 1962, с. 51, табл. XX, фиг. 1, 2, 4

Cadoceras subcatostoma: Воронец, 1962, с. 54, табл. XXIV, фиг. 1

Cadoceras perrarum: Воронец, 1962, с. 55, табл. XV, фиг. 1

Cadoceras ventroplanum: Воронец, 1962, с. 54, табл . XXIII, фиг. 1

Catacadoceras laptievi: Меледина, 1977, с. 91; табл. 8, фиг. 4; табл. 15, фиг. 3; табл. 39, фиг. 2

Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni: Меледина и др., 1991, табл. 8, фиг. 3; табл. 6, фиг. 2, 3; Меледина,

1999, с. 1399, табл I, фиг. 1-7; табл. II, фиг. 1-5; Kiselev, 2019, pl. 3, fig. 1, 2

Cadoceras (Catacadoceras) perrarum: Меледина, 1999, с. 1403, табл. II, фиг. 6-8

Голотип. № 4811 в музее Геологической службы Канады, г. Оттава. Изображен в работах (Meek, 1859, pl. II, fig. 1-3; Frebold, 1964, pl. VIII, fig. 3; pl. XII, fig. 2), p. Маккензи, верхний бат.

Таблица 1.7.3. Географическое и стратиграфическое распространение видов подрода *Cadoceras* (*Catacadoceras*). Серой заливкой показано географическое распространение, t – типовая местность.

-	ратиграфические подразделения	Виды Cadoceras (Catacadoceras)		Европейская Россия	Северный Кавказ	Земля Франца -Иосифа	Северная Сибирь	Новосибирские острова	Арктическая Канада	Юкон	Ю. Аляска
	Variabile /	C. (Cat.) variabile Spath	t								
ТĬ	Barnstoni	C. (Cat.) barnstoni (Meek)							t		
I III	Burnstom	C. (Cat.) nageli (Mitta)		t							
Верхний	Calyx	C. (Cat.) infimum Gul. et Kis.		t							
B	Bodylevskyi C. (Cat.) sakharovi Mitta				t						
Hannanay Nandanahi aldi / Elatura		C. (Cat.) imlayi sp. nov.									t
Н. келловей	Nordenskjoeldi / Elatmae	C. (Cat.) nordenskjoeldi Call.	t								

Описание. Раковина полуинволютная или полуэволютная. КЖК равномерно покрыта хорошо дифференцированными ребрами, слегка сглаженными на вентральной стороне. Приветральный изгиб ребер не характерен. Поперечное сечение широкое, стадия высоких оборотов не выражена. Вентральная сторона округло-уплощенная на КЖК и округлая на внутренних оборотах.

Размеры в мм и отноше	ения
-----------------------	------

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ 6/63 (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	69,34	26,93	49,05	28,00	0,55
-	55,32	21,13	34,32	30,31	0,62
-	43,30	15,68	24,17	33,73	0,65
-	33,61	11,79	16,04	33,22	0,74
-	24,94	8,52	9,67	36,97	0,88
-	17,44	7,01	8,41		0,83
ЯрГПУ L 266 (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	67,3	25	32	31,2	0,78
-	55	21	24	30,91	0,88
ЯрГПУ 77а (Низовья р. Лены, мыс Чуча)	85,6	24,45	35,5	31,24	0,69
-	69,1	19,76	27,7	33,99	0,71
-	51,6	14,89	16,3	35,6	0,91
-	37,7	9,1	12,2	39,33	0,74

Изменчивость затрагивает относительный диаметр умбилика, выраженность и частоту ребер, наклон и форму ребер на взрослых оборотах и конечной жилой камере. Сочетание изменчивости по этим признакам характеризуют морфы:

- *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *barnstoni* морфа, соответствующая норме вида. К ней относятся также экземпляры, которые ранее определялись как *Cadoceras laptievi* и все экземпляры, изображенные Фребольдом (Frebold, 1964) и Пултоном (Poulton, 1987) (см. синонимику), в данной работе **табл. 1, фиг. 1, 2**.
- *C.* (*Cat.*) *barnstoni* **morpha** *ognevi* морфа с полуэволютными взрослыми оборотами, покрытыми редкой грубой скульптурой с низким коэффициентом ветвления. Тип изображен в Огнев, 1933, табл. IV, фиг. 3, 4.
- *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *perrarum* морфа с широкими полуинволютными оборотами, покрытыми редкими и грубыми, хорошо дифференцированными, ребрами на КЖК. Тип изображен в Воронец, 1962, табл. XV, фиг. 1. Этой же морфе соответствуют экземпляры, изображенные в статьях: Князев и др, 2007, 2009б (см. синонимику).
- *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *subcalyx* морфа с широкими полуэволютными оборотами, покрытыми частыми грубыми, хорошо дифференцированными, ребрами, слегка отогнутыми назад на вентральной стороне. Тип изображен в Воронец, 1962, стр. 51, табл. XX, фиг. 1,2,4. Другие экземпляры: Меледина, 1999, табл. 1, фиг. 5; в данной работе **табл. 22, фиг. 1, 2**.
- *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *subcatostoma* морфа с широкими полуинволютными оборотами, покрытыми частыми и сглаженными, хорошо дифференцированными, резко прорзирадиатными ребрами на КЖК. Тип изображен в Воронец, 1962, табл. XXIV, фиг. 1; табл. XXV, фиг. 1; в данной работе табл. 23, фиг. 1.

C равнение. От стратиграфически одновозрастного C. (Cat.) variabile Spath данный вид отличается, в первую очередь, несколько более эволютными оборотами на всех стадиях морфогенеза (**рис. 1.6.9**) и развитыми ребрами на КЖК. По сравнению с C. (Cat.) nageli (Mitta) описываемый вид имеет более крупные терминальные размеры и длину КЖК (гл. 1.3.4., **рис. 1.3.7**). Отличия от стратиграфически преемственного C. (Cat.) infimum Gul. et Kis. см. в описании последнего.

Распространение. Верхний бат, зона Barnstoni Арктической Канады, Земли Франца-Иосифа, Новосибирских островов и Северной Сибири; зона Variabile Восточной Гренландии.

Материал. 17 экз. из разрезов Северной Сибири: 2 экз. из разрезов низовьев р. Лены (из колл. Е.С. Ершовой, разрез не указан), 10 экз. из разреза Чекуровка (р. Лена) (сборы М.А. Рогова), 5 экз. из разреза р. Средняя (о. Котельный, Новосибирские острова) (сборы Э.Н. Преображенской).

Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev, 1999

Табл. 19, фиг. 1-6; табл. 20, фиг. 1, 5; табл. 22, фиг. 3,4; табл. 27, фиг. 1-4

Cadoceras (Catacadoceras) aff. barnstoni: Гуляев, Киселев, 1999a, рис. 2, фиг. 1,2

Cadoceras (Catacadoceras) infimum: Гуляев, Киселев, 1999б, с. 87, табл. І, фиг. 1,2; табл. ІІ, фиг. 6; табл. ІІІ, фиг. 1,2; Гуляев, 2001, табл. І, фиг. 5а,б; Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. ІІ, фиг. 2а-в, фототабл. ІІІ, фиг. 3-

Paracadoceras keuppi: Mitta, 2005; p. S635, pl. 4, fig. 2; pl. 5, fig. 2,3; pl. 8, fig. 3 *Paracadoceras (Catacadoceras) infimum*: Гуляев, 2011, рис. 2 (частично); Гуляев, 2012, рис. 1 (частично)

 Γ о л о т и π . Яр Γ У, экз. N 2/267. Нижегородская область, пос. Просек. Верхний бат, зона Infimum.

О п и с а н и е . Умбилик в морфогенезе развивается градуально по восходящему тренду: на ранних и средних оборотах раковина полуинволютная (U% = 22-25%), на взрослых и КЖК полуэволютная (U% = 30-40%). Поперечное сечение оборотов низкое на ранних (до $\mathcal{I}=10$ мм) и поздних оборотах, включая КЖК ($\mathcal{I}>45$ мм). Стадия высоких оборотов (СВО) весьма продолжительна и составляет 2,5 оборотов (от 3,5 до 6 оборотов), что соответствует средним оборотам при $\mathcal{I}=10$ -45 мм. Форма оборотов округло-овальная или округлая на вентральной и боковых сторонах. Умбиликальная стенка низкая и пологая. Умбиликальный перегиб округлый.

Скульптура характерна для всех стадий морфогенеза, стадия гладкой раковины отсутствует. На ранних оборотах и СВО ребра слабо дифференцированные, двураздельные или простые, в соотношении 2:1 или 3:1, слегка наклоненные и слабоизогнутые в сторону устья. На КЖК ребра более дифференцированные из-за присутствия трехраздельных и вставных ребер. В привентральной части КЖК скульптура слегка сглажена, на боковых сторонах и приумбиликальном перегибе более рельефная.

Изменчивость проявляется в присутствии нескольких разновидностей, которые описываются здесь в качестве морф. Типичная разновидность *C.* (*Cat.*) *infimum* morpha *infimum* встречается в подавляющем числе случаев (**табл. 19**, **фиг. 1-6**). Гораздо реже в выборке можно встретить редко- и груборебристую разновидность *C.* (*Cat.*) *infimum* morpha cf. *ognevi* (**табл. 20**, **фиг. 1**) и вздутую груборебристую морфу *C.* (*Cat.*) *infimum* morpha cf. *perrarum* (**табл. 20**, **фиг. 5**). Последняя раньше определялась нами как *Cadoceras calyx* Spath (Киселев, Рогов, 2007а), но после ознакомления с выборкой топотипов этого вида из Восточной Гренландии от прежнего определения пришлось отказаться. К этому решению также привели консультации с другими специалистами (В.Г. Князев, Дж. Калломон). В частности, Дж. Калломон (в письме) отмечает, что данный экземпляр отличается от кадоцератин из фаунистического горизонта 23 – *vardekloeftensis* Восточной Гренландии, из которого происходит *C. calyx*, и наиболее близок кадоцератинам из фаунистического горизонта 22 – *peramplus*. По его мнению, наибольшим сходством с этой формой обладает *Cad. perrarum* Voronetz. Поскольку этот вид рассматривается здесь как младший синоним *C. barnstoni*, характеризующий наиболее груборебристую и вздутую его разновидность, обсуждаемый экземпляр определяется в таком же ключе как морфа *C.* (*Cat.*) *infimum*.

Сравнение. От более древних представителей подрода *С.* (*Catacadoceras*), таких как *С.* (*Cat.*) *barnstoni* (Meek) и *С.* (*Cat.*) *nageli* (Mitta), данный вид отличается следующими особенностями: 1) наличием выраженной СВО (**puc. 1.6.12, 1.7.3**), которая у сравниваемых видов почти не проявляется в морфогенезе и В/Ш редко достигает значения 1 на средних оборотах; 2) менее рельефной скульптурой, в особенности по сравнению с груборебристыми морфами, такими как *С.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *subcalyx* Voronetz (**табл. 22, фиг. 1,2**); 3) градуальным и восходящим морфогенезом умбилика, вследствие чего на СВО у него обороты в среднем менее эволютные по сравнению с *С.* (*Cat.*) *barnstoni*, а на КЖК и взрослых оборотах более эволютные (**puc. 1.6.9**).

От более молодых *С.* (*Paracadoceras*) ex gr. *elatmae* вид отличается на уровне подродов, в первую очередь более ребристой КЖК и большей продолжительностью СВО.

Замечания. 1. После того как из алатырских разрезов (I-IV, по Mitta, 2005) был описан комплекс верхнебатских кадоцератин *Paracadoceras keuppi* Mitta и *P. nageli* Mitta (в данной работе они

Часть 1. Батские и келловейские аммониты семейства Cardioceratidae

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ Пр2-50 (Просек)	67,2	28	29	30,65	0,97
-	57,4	24	22,2	31,53	1,08
ЯрГПУ Пр2-52 (Просек)	53,83	21,74	24,15	28,59	0,90
-	41,76	16,87	18,84	31,01	0,90
-	31,25	12,28	12,41	32,67	0,99
-	22,62	8,99	8,76	30,38	1,03
-	16,12	6,76	6,22	29,09	1,09
-	11,25	4,92	4,80	26,77	1,02
-	7,78	1,84	1,98	26,89	0,93
ЯрГПУ Пр2-53 (Просек)	45	19,3	21,2	29,11	0,91
-	39	17	18,4	28,72	0,92
ЯрГПУ Пр2-55 (Просек)	48	19	19,5	34,38	0,97
-	38	15,2	15,1	35,00	1,01
ЯрГПУ Пр2-54 (Просек)	50,2	19,5	22,3	32,47	0,87
-	40,2	15	16,3	32,34	0,92
-	29,5	12,2	11	30,51	1,11
-	21	8	7,6	30,00	1,05
ЯрГПУ Пр2-51 (Просек)	38,3	15,5	15,3	31,33	1,01
-	31,5	13,5	11,3	28,57	1,19
ЯрГПУ Пр2-63 (Просек)	35,3	14,4	12,3	31,16	1,17
ЯрГПУ Пр2-59 (Просек)	36,2	14	13	30,94	1,08
-	28,8	12,3	13	30,21	0,95
ЯрГПУ Пр2-58 (Просек)	25,4	9,6	12	43,31	0,80
-	20,3	8,5	9,5	34,98	0,89
ЯрГПУ 2-627 - голотип (Просек)	67,6	24,1	34,8	34,02	0,69
-	59,7	23,7	26,4	30,65	0,90
ЯрГПУ 6/59 (Б. Пестровка)	67,5	27	32	30,07	0,84
-	48,5	24,01	26,78	33,73	0,90
-	37	15,73	15,38	33,04	1,02
-	28,5	14,96	12,28	27,97	1,22
-	19	9,41	8,26	25,02	1,14
-	13,7	7,94	6,88	28,65	1,15

относятся к подроду *Cadoceras* (*Catacadoceras*)), возникла проблема их идентификации относительно ранее описанного *C.* (*Cat.*) *infimum* из разреза Просек. Вид из разреза Просек выделен по голотилу без КЖК и паратипу с деформированной КЖК и сохранившимся конечным устьем (Гуляев, Киселев, 1999б), а дальнейшие исследования разреза увеличили выборку лишь незрелых экземпляров этого вида. Наоборот, виды из алатырских разрезов (Большая Пестровка, Репьевка, Любимово – по Киселев, Рогов, 2007б), выделены по голотипам и паратипам, сохранившим конечную жилую камеру, Поэтому, несмотря на то что оба аммонитовых комплекса из обоих разрезов являются изохронными (зона Calyx), их таксономическое соответствие друг другу дискуссионно.

Изучение морфогенеза различных признаков по экземплярам макроконховых кадоцератин из разрезов Просек (табл. 19, фиг. 2-6) и Б. Пестровка (табл. 19, фиг 1а-е) показало их полное тождество. Они обладают единым морфогенетическим трендом как по пропорциям поперечного сечения (рис. 1.7.3), так и по относительному размеру умбилика, при этом морфогенетическая дистанция между ними существенно меньше, чем у других видов той же филолинии. Сравнение экземпляров из обоих разрезов также показывает их тождество и по скульптуре. Таким образом, с большой долей вероятности *С.* (*Cat.*) *keuppi* можно рассматривать как младший синоним *С.* (*Cat.*) *infimum*.

Другой вид из алатырских разрезов – C. (Cat.) nageli (вместе с C. (Cat.) efimovi, рассматриваемом здесь как его синоним, выделенный по брадиморфному экземпляру), найденный стратиграфи-

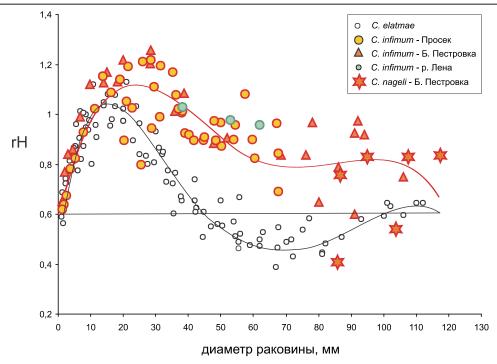


Рис. 1.7.3. Сравнительный морфогенез *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *infimum* Gulyaev et Kiselev верхнего бата Среднего Поволжья и Северной Сибири по относительной высоте оборота (rH). Для сравнения приведена диаграмма распределения *C. elatmae* (Nik). В качестве морфогенетического хронометра использован диаметр раковины.

чески ниже в разрезе Б. Пестровка, принимается как самостоятельный вид. Он весьма близок к приблизительно изохронному C. (Cat.) barnstoni и имеет заметные отличия на КЖК от C. (Cat.) infimum как по форме оборотов, так и по скульптуре. Тем не менее полноценное сравнение обоих видов на всех стадиях морфогенеза пока невозможно из-за недостатка материала по C. (Cat.) nageli.

2. После обнаружения кадоцератин в верхнем бате Центральной России *С.* (*Cat.*) *infimum* был также найден в разрезах на р. Пижма Печорской плиты (Гуляев, 2005) и определен в комплексе аммонитов зоны Calyx Восточной Гренландии (Гуляев, 2011, 2012). Есть основания считать, что этот вид распространен и в других регионах Арктики, в частности в низовьях р. Лены, где (мыс Чуча) найдено два экземпляра описываемого вида (табл. 22, фиг. 3,4), ранее хранившихся в коллекции Е.С. Ершовой в той же выборке, что и *С.* (*Cat.*) *barnstoni* (табл. 22, фиг. 1). К сожалению, в этикетках не содержится указаний на слой, поэтому о стратиграфических привязках этих экземпляров остается только гадать. Можно лишь предположить, что скорее всего оба экземпляра происходят из более высоких слоев разреза мыса Чуча, чем те слои, откуда происходит голотип *Cadoceras subcalyx* Voronetz (Воронец, 1962, табл. XX, фиг. 1, 2, 4).

Распространение. Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum* Центральной России (Нижегородская обл., респ. Чувашия, респ. Мордовия), Печорского Севера, Восточной Гренландии, Северной Сибири (низовья р. Лены).

Материал. 13 экз. из разреза Просек (р. Волга, Нижегородская обл.), 2 экз. из разреза Большая Пестровка-2 (д. Большая Пестровка, респ. Мордовия), 2 экз. из разреза Чуча низовьев р. Лены (Северная Сибирь) (из колл. Е.С. Ершовой).

Cadoceras (Catacadoceras) imlayi sp. nov.

Cadoceras catostoma: Imlay, 1953b, p. 82, pl. 34, фиг. 1,2,4,5,7,11-14

Голотип. USNM экз. № 108054а. Изображен в Imlay, 1953b, pl. 34, фиг. 12, 14. Южная Аляска, полуостров Инискин, формация Чинитна, разрез 2921 (87).

Диагноз. Раковина полуэволютная на средних и поздних оборотах. Ребра хорошо дифференцированы на взрослых оборотах. Конечная жилая камера содержит хорошо развитую скульптуру в начальной и терминальной части. Вблизи конечного устья наблюдается терминальное усиление ребер.

C равнение. От большинства позднебатских видов катакадоцерасов (C. (Cat.) variabile Spath, C. (Cat.) barnstoni (Meek), C. (Cat.) nageli (Mitta), C. (Cat.) infimum Gul. et Kis.) новый вид отличается сильным ослаблением ребристости на средней части конечной жилой камеры и ее усилением вблизи терминального устья. Этим он близок поздним видам данного подрода – C. (Cat.) constant of the sake of

Замечания. Экземпляры типовой серии вида в работе Имлея были определены как *Cadoceras catostoma* Pompeckj. Как справедливо указал Дж. Калломон (Callomon, 1984, р. 159), лектотип вида Помпецкого, вероятно, является микроконхом, морфологические признаки которого не несут видоспецифических особенностей, поэтому его название "лучше оставить как nomen dubium". Изучение лектотипа показало, что он действительно является микроконхом, поскольку содержит КЖК и финальное сгущение септ в сочетании с микроконховым габитусом (табл. 37, фиг. 3). Между тем макроконхи, изображенные Имлеем, имеют очень выразительный катакадоцерасовый морфотип, отличающийся от остальных известных видов этого подрода, что позволяет относить их к самостоятельному виду.

Распространение. Базальный нижний келловей Южной Аляски. Несмотря на то что стратиграфические данные по распространению аммонитов Южной Аляски в работе Имлея крайне противоречивы и схематичны, известно, что все находки данного вида встречены в тех же слоях формаций Чинитна и Шелихова, что и нижнекелловейские *C.* (*Paracadoceras*). В этой связи любые гипотезы о распространении этого вида в верхнем бате не имеют эмпирического обоснования.

Подрод *Paracadoceras* Crickmay, 1930 *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *anabarense* Bodylevsky, 1960

Табл. 35, фиг. 1, 2; табл. 36, фиг. 1, 2

Cadoceras (Paracadoceras) anabarense: Бодылевский, 1960, с. 70, табл. IV, фиг. 3a, б; Меледина, 1977, стр. 74-78, табл. 21, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1a, б, табл. 23, фиг. 1, табл. 24, фиг. 1; Меледина и др., 1979, с. 31, табл. 1, фиг. 1

Cadoceras cf. multiforme: Бодылевский, 1960, табл. VIII, фиг. 1a, б

Cadoceras subtenuicostatum: Воронец, 1962, с. 53, 54, табл. XVII, фиг. 1-3, табл. XXV, фиг. 2a, б

Cadoceras (Paracadoceras) cf. anabarense: Ефимова и др., 1968, табл. 107, фиг. 1

Cadoceras (Streptocadoceras) subtenuicostatum: Меледина, 1977, с. 84-86, табл. 12, фиг. 3, табл. 15, фиг. 1, табл. 16, фиг. 2, табл. 39, фиг. 1

Cadoceras anabarense: Князев и др., 2006, табл., фиг. 1; Князев и др., 2007, табл. II, фиг. 1, 2

Cadoceras elatmae: Меледина, 1977, табл. 16, фиг. 1, табл. 17, фиг. 1, табл. 20, фиг. 1; Князев и др., 2009а, табл. II, фиг. 1 (только)

Голотип изображен в статье Бодылевского (1960, табл. IV, фиг. 3а, б). Нижний келловей Анабарского залива.

Описание. Конечная жилая камера от 100 до 120 мм в диаметре, полуинволютная, с гладкими вентральной стороной и приумбиликальной стенкой, с воронковидным умбиликом. Умбиликальный перегиб на КЖК острый, покрыт слабыми и частыми буллами (27-34 на оборот), сохраняющимися вплоть до приустьевого пережима, или исчезающими несколько раньше. Стадия высоких оборотов находится в интервале Д=11-27 мм с минимальной шириной раковины (экстремум СВО) при Д=21-22 мм. При Д=27-30 мм начинается кадиконическая стадия, экстремум которой (максимальная ширина раковины) приходится на Д=82-83 мм. На СВО и кадиконической стадии раковина покрыта прорзирадиатными ребрами, при этом на СВО двураздельные ребра чередуются с простыми (коэффициент ветвления 1,5), а на кадиконической стадии преобладают двураздельные

(коэффициент ветвления около 2). Плотность скульптуры мало меняется в морфогенезе: по средним значениям от 36 ребер на оборотах СВО до 30 ребер на терминальном обороте. На КЖК происходит слабое разворачивание умбиликальной спирали и ширина раковины понижается на 10-12%.

Изменчивость. Анализ изменчивости в популяции *С. anabarense* позволяет выделить несколько внутривидовых морф, из которых некоторые могут быть ошибочно рассматриваться как самостоятельные виды. Они будут обозначены в рамках концепции внутривидовых морф изменчивости:

C. anabarense morpha *anabarense* — номинальная морфа, составляющая около 39% выборки вида в разрезах Анабарского залива (**табл. 36, фиг. 1, 2**). Характеризуется средними характеристиками по основным признакам, а также умеренно развитой скульптурой, которая сохраняется вплоть до конечного устья в виде булл (**табл. 35, фиг. 1**). Экземпляры, изображенные в литературе: Бодылевский, 1960, с. 70, табл. IV, фиг. 3а, б; Меледина, 1977, с. 74-78, табл. 21, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1а, б, табл. 23, фиг. 1, табл. 24, фиг. 1; Князев и др., 2006, табл., фиг. 1.

C. anabarense morpha *subtenuicostatum* – разновидность с более изящным морфотипом, в среднем менее высокой раковиной и частой ребристостью. На конечной жилой камере скульптура может быть почти сглажена, но все равно сохраняется в виде еле заметных булл (**табл. 35, фиг. 2**). Составляет около 44% выборки вида. Экземпляры, изображенные под названием *C. subtenuicostatum* – Воронец, 1962, с. 53, 54, табл. XVII, фиг. 1-3, табл. XXV, фиг. 2а, б; Меледина, 1977, с. 84-86, табл. 12, фиг. 3, табл. 15, фиг. 1, табл. 16, фиг. 2, табл. 39, фиг. 1; под названием *Cadoceras anabarense* – Князев и др., 2007, табл. II, фиг. 1, 2.

C. anabarense morpha '*elatmae*' – редкоребристая разновидность с относительно более широкой раковиной. Составляет около 15% выборки вида. Сходство этой морфы с *C. elatmae* наблюдается только на отдельных стадиях морфогенеза, в меньшей степени на раннекадиконической подста-

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ 634 (Анабарский залив)	50,14235	18,38	28,5	29,91	0,64
-	39,64413	16,21	19,15	29,49	0,85
-	30,19573	11,81	12,78	29,05	0,92
-	22,54448	9,52	8,569	26,83	1,11
-	15,85409	7,12	6,17	27,16	1,15
1	10,78292	4,61	4,47	29,37	1,03
-	7,564869	3,17	3,45	29,84	0,92
1	5,461569	2,21	2,63	26,96	0,84
ı	3,835017	1,72	2,09	26,32	0,82
ЯрГПУ 1163/9-1 (Анабарский залив)	49,68	19,66	27,71	29,39	0,71
1	38,9	15,81	16,96	27,59	0,93
ı	29,03	12,19	12,99	28,25	0,94
ı	20,61	8,3	8,51	26,95	0,98
-	14,69	6,62	6,08	23,47	1,09
-	9,9	4,6	4,55	22,64	1,01
-	6,57	3,07	3,28	24,29	0,94
-	4,41	1,99	2,33	25,21	0,85
-	2,92	1,19	1,58	35,25	0,76
-	1,99	0,65	1,1	32,95	0,59
-	1,58	0,69	0,92		0,75
ГМ ИГАБМ 177\22 (Анабарский залив)	92,6	40,5	57,7	30,67	0,7
-	86,2	31,6	55,7	28,07	0,57
-	70	28,4	43,8	25,71	0,65
-	57,2	24,1	33,5	25	0,72
ГМ ИГАБМ 177\42 (Анабарский залив)	125	48,2	74,7	154,98	0,64
-	98	36,4	66,8	183,52	0,54
-	81,8	32,2	54,7	169,88	0,59

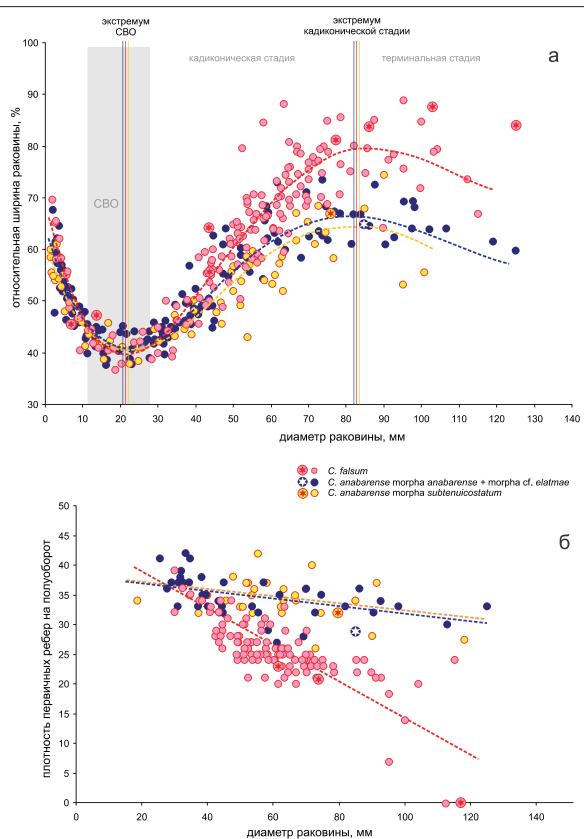
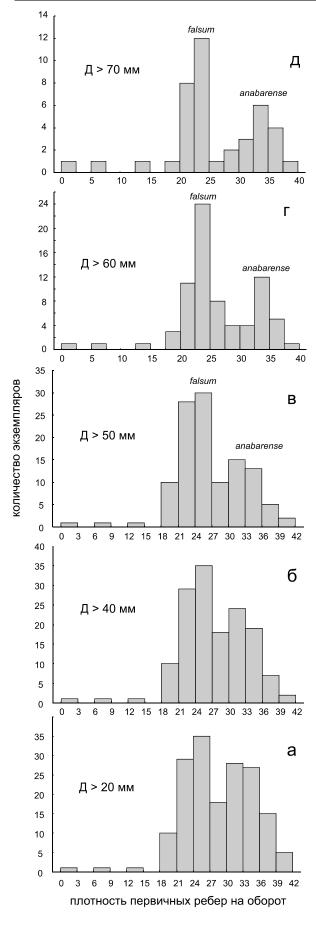


Рис. 1.7.4. Сравнительный морфогенез видоспецифических признаков макроконхов кадоцератин из базального нижнего келловея (зона Anabarense) Анабарского залива (Северная Сибирь). а – относительная ширина раковины, б – плотность первичных ребер.



дии и терминальной стадии. Экземпляры, изображенные в публикациях под названием *С. elatmae*: Меледина, 1977, табл. 16, фиг. 1, табл. 17, фиг. 1, табл. 20, фиг. 1; Князев и др., 2009а, табл. II, фиг. 1.

Сравнение. На СВО и более ранних стадиях развития вид не отличается от других одновозрастных видов, выделенных в базальном нижнем келловее Северной Сибири — Cadoceras subtenuicostatum Voronetz и С. falsum Voronetz (рис. 1.7.4). На кадиконической стадии С. anabarense и С. subtenuicostatum не различаются по основным видоспецифическим признакам — ширине раковины и плотности ребер, и одинаковой мере они отличаются от С. falsum — меньшей шириной раковины и большей плотностью ребер. Те же различия между ними сохраняются и на КЖК. В этой связи С. subtenuicostatum рассматривается как младший синоним С. anabarense (см. синонимику).

Между тем С. anabarense и С. falsum имеют признаки близкого родства и происхождения от одних и тех же арктических предков. К этим признакам относятся, в первую очередь, общий стиль морфогенеза раковины и положение границ морфогенетических стадий. В частности, границы и экстремумы СВО и кадиконической стадии у них совпадают и одинаково отличаются от среднерусских видов. С позиции концепции биовидов Калломона оба вида можно рассматривать как разновидности одного вида. Более изящная морфа относится к типичным C. anabarense, а вздутая и груборебристая – к C. falsum. Тем не менее по ведущим признакам между этими видами наблюдается статистически подтверждаемые различия - дискретное распределение (с небольшим числом переходных форм) наблюдается на кадиконической стадии как по ширине ракови-(рис. 1.7.4а), так и по плотности ребер (рис. **1.7.46**). Дискретность распределения увеличивается с морфогенетическим возрастом экземпляров, т.е. на взрослых оборотах, в особенности по плотности ребер (рис. 1.7.5), при этом часторебристый пик частоты (33-37 ребер) соответствует *C. anabarense*, а редкоребристый (20-25 ребер) – C. falsum. Поэтому эти таксоны по имеющимся данным преждевременно рассматривать как вариации одного вида.

Рис. 1.7.5. Распределение экземпляров макроконхов кадоцератин из зоны Anabarense Северной Сибири по плотности первичных ребер при различном диаметре раковины. При изучении всей выборки (фиг. а) распределение является почти однородным или слабодискретным; при изучении выборки более крупных экземпляров (фиг. б-д) дискретность распределения увеличивается и становится максимальной для самых крупных экземпляров (фиг. д).

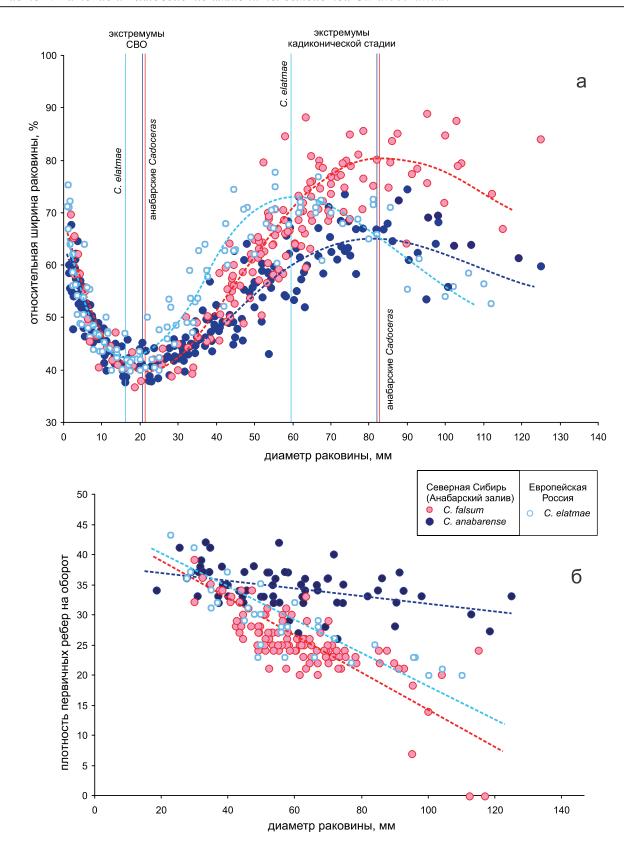


Рис. 1.7.6. Сравнительное распределение экземпляров макроконховых кадоцератин *Cadoceras anabarense* Bodyl. и *C. falsum* Voronetz из базального нижнего келловея (зона Anabarense) Анабарского залива (Северная Сибирь) и *C. elatmae* (Европейская Россия) по относительной ширине раковины (а) и плотности первичных ребер (б).

 $C.\ anabarense$ на средних оборотах нередко определяют как $C.\ elatmae$ (см. синонимику). Наибольшее сходство между ними по ширине раковины наблюдается на ранних оборотах и СВО (до Д = 30 мм) и при Д = 60-80 мм. По плотности ребер эти виды близки только на ранних оборотах. Наибольшее сходство с $C.\ elatmae$ имеют редкоребристые и вздутые вариации $C.\ anabarense$, однако это сходство, как показано выше, является поверхностным, обусловленным параллельным развитием среднерусских и сибирских кадоцератин.

Между обоими видами наблюдаются выраженные, статистически обусловленные различия по ширине раковины (рис. 1.7.6а), плотности ребер (рис. 1.7.6б), относительном диаметре умбилика (рис. 1.6.3) и относительной высоте оборотов (рис. 1.6.5). У *С. elatmae* границы и экстремумы морфогенетических стадий смещены в глубь морфогенеза относительно *С. anabarense*, вследствие чего и СВО, и кадиконическая стадия начинаются раньше. Из-за этого ширина раковины у *С. elatmae* на кадиконической стадии при $\mathcal{I}=30$ -60 мм больше, относительная высота оборотов меньше, а скульптура реже. На конечной жилой камере оба вида также отличаются разной плотностью булл и их рельефностью. В целом все анабарские кадоцератины отличаются в среднем более инволютной раковиной (рис. 1.6.3).

Наиболее близки или даже идентичны данному виду *Cadoceras (Paracadoceras)* Южной Аляски – *C. multiforme* Imlay и *C. glabrum* Imlay. В первую очередь, они близки высокой плотностью ребер вплоть до КЖК (**puc. 1.6.2**), что позволяет их отличать от бореально-атлантических аналогов. Различия между сибирскими и аляскинскими видами носят частный характер, что дает основание относить их к единой филолинии. Голотип *С. multiforme* характеризуется сильным сглаживанием КЖК (Imlay, 1953b, pl. 42, fig. 8), вследствие чего приумбиликальные буллы сохраняются только в начале терминального оборота. Не исключено, что этот признак неустойчив, однако по выборке Имлея это выяснить невозможно.

С. glabrum имеет более устойчивые и статистически подтвержденные отличия от С. anabarense и характеризуется менее инволютной раковиной на разных стадиях морфогенеза, сравнимой с наименее эволютными раковинами С. elatmae (рис. 1.6.16). У С. anabarense большая часть выборки располагается в области более низких значений относительного диаметра умбилика (рис. 1.6.3).

На средних оборотах некоторые экземпляры данного вида имеют большое сходство с *C. apertum* Call. et Birk. (Callomon, 1985, pl. 2, pl. 3, fig. 1-6), поэтому ранее сибирские специалисты полагали, что *C. anabarense* является старшим синонимом *C. apertum* (Князев и др., 2006, с. 105). Изучение выборки *C. apertum* в гренландской коллекции Дж. Калломона показало, что этот вид сильно отличается от *C. anabarense* как в морфогенезе, так и на терминальном обороте. В частности, последний у большинства экземпляров инволютный и полностью гладкий (табл. 38, фиг. 2; табл. 39, фиг. 1, 2), что характерно для группы *C. calyx*, и совсем не свойственно для КЖК *C. anabarense* (табл. 35, фиг. 2). Экземпляры, подобные голотипу *С. apertum* (Callomon, 1985, pl. 2), у которых заметно вторичное возобновление булл вблизи устья, малохарактерны для выборки данного вида.

Распространение. Нижний келловей, зона Anabarense Северной Сибири и Земли Франца-Иосифа.

Материал. 64 экз. из разрезов Северной Сибири: 11 экз. из разрезов восточного берега Анабарского залива (колл. ЯрГПУ, сборы М.А. Рогова 2008 г и Т.М. Емельянцева 1941 г.); 6 экз. из разрезов у пос. Чекуровка (сборы М.А. Рогова); измерения 36 экз. из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) из разрезов западного берега Анабарского залива сделаны благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi, sp. nov.

Cadoceras frearsi: Князев и др., 2009а, табл. І, фиг. 1; Князев и др., 2010, табл. І, фиг. 1-3

Название вида от ψευδής (греч.) – ложный и frearsi – видового названия.

 Γ о л о т и п − Γ М ИГАБМ СО РАН, экз. № 177/722; восточный берег Анабарского залива, обн. 109, основание пачки 44 (изображен в Князев и др., 2009а, табл. І, фиг. 1). Нижний келловей, зона Anabarense, биогоризонт *pseudofrearsi pseudofrearsi*.

Описание. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 120-150 мм в диаметре, полуэволютная на КЖК, полуинволютная в конце кадиконической стадии и инволютная в начале этой стадии. Убиликальная воронка слабоступенчатая, с широким углом; умбиликальная стенка пологая, переходит в боковые стороны с округлым перегибом на терминальном обороте и приостренным перегибом на кадиконической стадии. Поперечное сечение в начале кадиконической стадии изометрическое, в конце кадиконической стадии широкое. Стадия высоких оборотов не изучена.

Скульптура состоит из невысоких, иногда сильно сглаженных ребер, слабодифференцированных на средних оборотах (коэффициент ветвления около 1,5), и хорошо дифференцированных на поздних (КВ = 2-2,5). Ребра прорзирадиатные, прямые, хорошо выражены на кадиконической стадии, на терминальном обороте исчезают и замещаются буллами. Последние редко сохраняются до конечного устьевого края, чаще всего они присутствуют в начале или до середины КЖК, а потом сглаживаются. Соответственно, фаза гладкой раковины на КЖК занимает в среднем половину или чуть больше половины оборота.

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
	111	46	90,4	25,97	0,51
ГМ ИГАБМ 177/252	91,2	33,8	75,7	26,43	0,45
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	60,9	26,9	54,7	22,5	0,49
	50,3	20,8	39,4	22,27	0,53
ГМ ИГАБМ 177/716	62,9	23,4	40	25,12	0,59
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	51,8	21,1	32,8	22,39	0,64
ГМ ИГАБМ 177/332	90,1	33,8	62,7	32,08	0,54
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	74,1	27,2	48,3	28,74	0,56
ГМ ИГАБМ 177/717	47,6	18,5	28,8	25,21	0,64
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	40,6	16,6	22,1	22,41	0,75
ГМ ИГАБМ 177/719	45,5	18,7	20,8	25,05	0,9
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	36,8	14,7	15,6	25,27	0,94
ГМ ИГАБМ 177/722	121	48	66	30,32	0,73
(Анабарский залив, обн. 109, пачка 44, подошва)	82,3	31,8	51,1	25,27	0,62
	94,8	38,1	57,9	28,38	0,66
ГМ ИГАБМ 177/2	78,5	32,8	51,3	26,24	0,64
(Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	58,4	22,9	37,1	23,97	0,62
	48	21,6	27,2	23,75	0,79
ГМ ИГАБМ 177/715	69,8	26,9	46,5	29,51	0,58
(Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	58,4	24,1	40,6	25,68	0,59
ГМ ИГАБМ 177/718	43,9	20,2	30,1	21,64	0,67
(Анабарский залив, об. 109, пачка 44, 3,7 м)	35,3	16,1	25,3	26,35	0,64
EM HEAFM 177/(01 /F Farmer of 502 or 1)	81,3	31,1	43,3	29,77	0,72
ГМ ИГАБМ 177/601 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	70,3	28,3	34,4	27,45	0,82
ГМ ИГАБМ 177/602 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	109	41,7	63,7	27,99	0,65
	92	34,1	51,4	29,67	0,66
ГМ ИГАБМ 177/603 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	74,6	31,2	43,7	26,81	0,71
	36,3	14,8	16,9	25,62	0,88
ГМ ИГАБМ 177/604 (Б. Бегичев, об. 503, сл. 1)	157	54	74	32,36	0,73

Изменчивость проявляется по всем признакам, но наиболее заметно в степени сглаживания ребер на взрослых оборотах и КЖК: от незначительной до полной, так что иногда раковина становится почти гладкой даже на фрагмоконе, который обычно является ребристым. На КЖК вариабельна продолжительность фазы гладкой раковины, которая может охватывать небольшую часть терминального оборота, половину оборота или весь оборот.

По относительной ширине раковины изменчивость также весьма велика (коэффициент вариации 14,7%), при этом выделяются дискретные разновидности с высокой и низкой раковиной (**рис. 1.7.9**). У первых ОШР находится в диапазоне 40-60% (среднее значение 52%), а у вторых – 54-90% (среднее значение 68%).

Хроноподвиды:

C. pseudofrearsi pseudofrearsi – ранний подвид с более высокой раковиной, широким углом умбиликальной воронки и сглаженной скульптурой. Стратиграфически он приурочен в основном к нижней части зоны Anabarense – подошве слоя 44 обнажения 109 восточного берега Анабарского залива и слою 2 обнажения 503 о. Большой Бегичев. К этому подвиду относится и голотип вида.

С. pseudofrearsi latum (поздний подвид) — более вздутая форма с узкой умбиликальной воронкой и скульптурой, сохраняющейся на взрослых экземплярах всей выборки. Он во многом (по пропорциям раковины и стилю ребристости) напоминает некоторые разновидности С. apertum Callomon et Birkelund, в частности хроновариацию, обозначенную Калломоном как С. apertum β (табл. 38, фиг. 1, 2). Это сходство проявляется только на кадиконической (но не на терминальной) стадии и является гомеоморфным, поскольку по другим признакам (например, определяющим морфогенез умбилика, морфотип КЖК) оба вида различаются существенно. Этот подвид найден только в слое 44 обнажения 109 восточного берега Анабарского залива в основном в средней части слоя (3,7 м выше подошвы). Экземпляры из середины слоя 44 известны лишь по кадиконической стадии (Князев и др., 2010, табл. I, фиг. 1-3; фиг. 1а, б – голотип, экз. ГМ ИГАБМ 177/2-1).

Сравнение. Экземпляры данного вида были впервые обнаружены сибирскими специалистами в разрезах о. Большой Бегичев (обн. 503) и восточного берега Анабарского залива (обн. 109), при этом были определены как Cadoceras frearsi (Orb.) (Князев и др., 2009a; Князев и др., 2010) – видиндекса биогоризонта в зоне Elatmae Европейской России. Ознакомление автора с выборкой этих экземпляров из колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск) и сравнение их с топотипическими (из разреза у г. Елатьма) экземплярами C. frearsi убедило, что их несомненное сходство с данным видом, по всей видимости, гомеоморфное. Они действительно близки высокими пропроциями раковины на разных оборотах, стилем морфогенеза умбилика, изящной ребристостью. Отличия между ними имеют, в первую очередь, статистический характер: сибирские экземпляры более инволютные на кадиконической и терминальной стадиях, чем экземпляры C. frearsi при том же диаметре раковины (рис. 1.7.7). При анализе признаковых перекрытий это отличие более значительное, чем между С. frearsi и С. elatmae – двумя различными видами из одной филолинии. Сибирские формы также отличаются на конечной жилой камере сильным сглаживанием раковины и исчезновением булл. У *С. frearsi* редукция булл на КЖК не встречена; наоборот, буллы присутствуют всегда вплоть до терминального предустьевого пережима. Поэтому C. pseudofrearsi и C. frearsi, несомненно, должны относиться к разным видам и скорее всего к различным филолиниям, которые независимо сформировали близкую последовательность морфотипов в различных биохоремах — Восточно-Европейской и Северо-Сибирской провинциях.

От филогенетически и стратиграфически преемственного *C. anabarense* Bodyl. данный вид также отличается в среднем более инволютной раковиной на средних и взрослых оборотах (**рис. 1.7.8**), высокими пропорциями раковины и меньшей плотностью ребер. У *C. anabarense* средняя плотность скульптуры на оборот кадиконической стадии составляет 34 (от 24 до 42), а у *C. pseudofrearsi* – 27 первичных ребер (от 24 до 32).

Распространение. Нижний келловей, зона Anabarense, биогоризонты pseudofrearsi pseudofrearsi и pseudofrearsi latum Северной Сибири.

Материал. 16 экз. из разрезов Северной Сибири: 9 экз. из слоя 44 обн. 109 восточного берега Анабарского залива; 7 экз. из слоя 2 обн. 503 острова Большой Бегичев (колл. № 177, Геологического музея ИГАБМ СО РАН, Якутск). Изучение и измерения экземпляров проведены благодаря любезному разрешению В.Г. Князева.

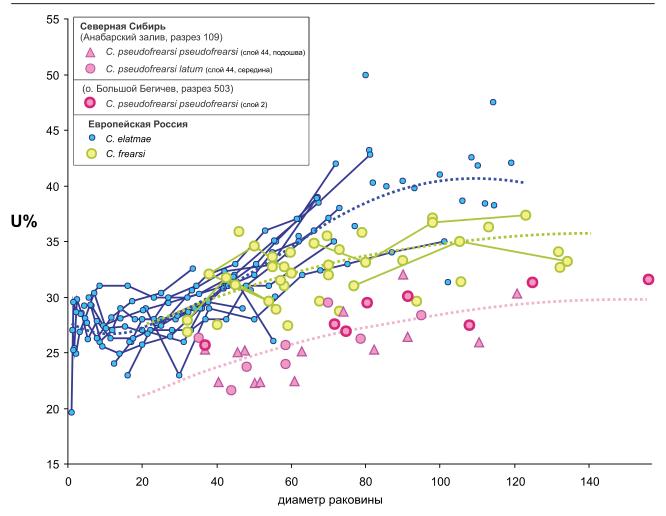


Рис. 1.7.7. Сравнительное распределение экземпляров макроконхов кадоцератин *Cadoceras pseudofrearsi* sp. nov. из базального нижнего келловея (зона Anabarense) Анабарского залива (Северная Сибирь) и близких им по возрасту викариатов *C. elatmae* (Nik.) и *C. frearsi* (Orb.) (Европейская Россия) по относительному диаметру умбилика.

Cadoceras (Paracadoceras) recidivum Kiselev, 2001

Табл. 71, фиг. 1-9

Cadoceras (Paracadoceras) recidivum: Киселев, 2001a, с. 27, табл. 9, фиг. 1-9

Голотип — экз. ЯрГПУ Е/М-186. Рязанская обл., г. Елатьма, правый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.

Описание. Раковина относительно инволютная с широкими оборотами. Скульптура тонкая, слабодифференцированная, с серповидно изогнутыми ребрами. Умбиликальный перегиб взрослых оборотов оттянутый и покрыт выраженными буллами. Онтогенез типа *Paracadoceras*: раковина умеренно эволютная; умбилик градуально расширяется к взрослым оборотам, минуя стадию эволютных оборотов в начале онтогенеза (на 2-3 обороте). Поперечное сечение высокое на средних оборотах; СВО хорошо выражена и заканчивается при Д=30-33 мм. Форма поперечного сечения на СВО высокоовальная с килеватым приострением вентера. На взрослых оборотах поперечное сечение очень

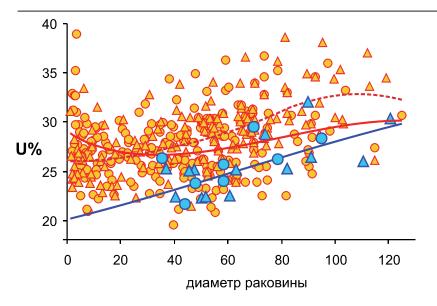
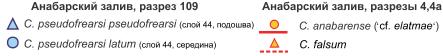


Рис. 1.7.8. Сравнительное распределение экземпляров кадоцератин *Cadoceras* pseudofrearsi sp. nov. из нижней части зоны Anabarense Анабарского залива (Северная Сибирь) и кадоцератин из верхней части зоны Anabarense (*C. anabarense* Bodyl. и *C. falsum* Voronetz) по относительному диаметру умбилика.



низкое, округлое, с наклонной умбиликальной стенкой. Умбиликальный перегиб острый, оттянутый.

Скульптура хорошо развита на CBO с последующим оборотом. Ребристость тонкая, изящная. Ребра прорзирадиатные с сильным серповидным изгибом в привентральной части, образующим глубокий синус. Коэффициент ветвления низкий на CBO: простые ребра обильны, тройные отсутствуют. Сглаживание ребер происходит при Д=50 мм. На взрослых оборотах остаются только буллы – валиковидные бугорки на умбиликальном перегибе. Они ярко выражены и немного сливаются, образуя острый оттянутый край на умбиликальном перегибе.

Сравнение. Морфотип и признаки раковины на ранних оборотах обладают чертами древних представителей рода и свидетельствуют о принадлежности вида к подроду *Paracadoceras*. Поведение признаков в морфогенезе однотипно с таковыми только у *C.* (*P.*) ех gr. *elatmae* (Nik.) (**рис. 1.6.16**), что говорит о близком родстве сравниваемых форм. Вид содержит очень много архаичных признаков (тип морфогенеза, буллы, очень низкий КВ и др.), мало характерных для *Cadoceras* подзоны Enodatum. Эти признаки четко отличают его от всех остальных одновозрастных кадоцератин, относящихся к *Cadoceras* s. str. и *C.* (*Rondiceras*) Troitz.. От *C.* (*P.*) *elatmae* (Nik.) (Митта, 2000б, т. 16, ф. 1 [неотип]) вид отличается менее эволютной раковиной на ранних стадиях роста, высоким сечением оборотов на СВО и широкими взрослыми оборотами. От стратиграфически близкого *C.* (*P.*) *postelatmae* Sas. (Сазонов, 1957, т. 12, ф. 1) вид отличается (только на средних оборотах) высоким поперечным сечением и низким коэффициентом ветвления.

Размеры	В	M M	И	отношения
---------	---	-----	---	-----------

№экз.	Д	В	Ш	У%	пΡ	вР	В/Ш	КВ
E/M-186	78	27,6	59	33,8	10	-	0,47	-
голотип	71,4	26,6	60	33,6	12	-	0,44	-
	64,7	23	50,5	32,7	13	-	0,45	-
	60,5	21,2	43,7	33,4	13	-	0,48	-
	55,5	20,2	37,5	31,2	13	29	0,54	2,23
	49,5	18,7	30,3	29,2	14	30	0,62	2,15
	43,5	17,1	24,3	27,5	16	30	0,7	1,87
	34,5	14	15,4	27,5	18	30	0,91	1,67
	30,7	13,3	12,9	27,7	19	31	1,08	1,63

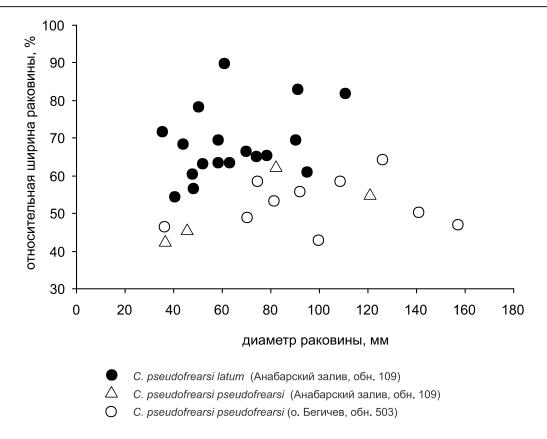


Рис. 1.7.9. Распределение подвидов *С. pseudofrearsi* sp. nov. по относительной ширине раковины.

Морфологически (и, возможно, филогенетически) близким видом к описываемому является *С. falsum* Vor. (Воронец, 1962; т. 7, ф. 2; т. 11, ф. 1; т. 18, ф. 1; т. 19; ф. 1,2), от которого он отличается более эволютными оборотами и грубой скульптурой. От среднекелловейских *С. vetulum* Kiselev (Киселев, 1999, т. 2, ф. 1,9) и *С. bryocostilatum* Kiselev (там же, т. 1, ф. 6-8) вид отличается ранним исчезновением скульптуры и тонкими, менее дифференцированными ребрами.

Взрослые обороты вида (до начала КЖК) сходны с таковыми у *С. сотта* Iml. (Imlay, 1953b, т. 35, ф. 1, 6, т. 36, ф. 1-4). У обеих форм имеются острые косые буллы при слабой выраженности остальных элементов скульптуры. *С. сотта* кардинально отличается от рассматриваемого вида вздутыми внутренними оборотами и прямой или слабоизогнутой формой ребер.

Настоящий вид стратиграфически близок или одновозрастен *С. (С.) durum* (Buckm.). Автор последнего С.С. Бакмэн отнес его к семейству макроцефалитид (Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII), однако систематическое положение вида долгое время оставалось неопределенным, главным образом вследствие сильной деформированности голотипа.

В типовом местонахождении голотипа *С. durum* в Cave Rock Member экземпляры, близкие к голотипу данного вида, встречаются довольно часто (Callomon, 1985; Callomon et al., 1988; Page, 1988, pl. 19, fig. 7, 9; 1989; 1991, pl. 18, fig. 3, 4). Описываемый вид отличается от образцов, изображенных Пэйджем и отнесенных к *С. durum*, большим спектром морфологических отличий: наличием сильной килеватости вентера на средних оборотах и серповидной изогнутостью ребер, что позволяет уверенно обособить сравниваемые формы.

Распространение. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum* Центральной России.

Материал. 2 экз. из слоя 4 обн. у г. Елатьмы (р. Ока, Рязанская обл.).

Cadoceras Fischer, 1882 Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby, 1821)

Табл. 40, фиг. 1, 2; Табл. 41, фиг. 1-3; табл. 42, фиг. 1-10; табл. 46, фиг. 1-6; табл. 48, фиг. 3

Ammonites sublaevis: Sowerby, 1814, p. 117-118, pl. 54

Cadoceras sublaeve: Buckman, 1922, pl. 275, фиг. 1a,б; Arkell, 1933, pl. 36, fig. 4; Arkell, 1957, fig. 368-3; Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N; Howarth, 2017, fig. 53a-d

Cadoceras sublaeve var. rugosa: Spath, 1932, p. 60

Cadoceras declinatum: Воронец, 1962, с. 57, табл. 24, фиг. 2, табл. 27, фиг. 1

C. (Cadoceras) sublaeve transient α : Page, 1988, p. 373-374, pl. 19, figs 4-6

C. (Cadoceras) sublaeve transient β : Page, 1988, p. 374-375, pl. 19, figs 1-3

Cadoceras cf. sublaeve: Князев и др., 2009а, табл. IV, фиг. 2; Князев и др., 2015, табл. I, фиг. 1-3

Лектотип — экз. № ВМ 438812. Изображен Дж. Соверби (Sowerby, 1814, pl. 54, крупный экземпляр), Дж. Калломоном (Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N), М.К. Ховартом (Howarth, 2017, fig. 53a-d) и в данной работе (**табл. 41, фиг. 1**). Англия, Wiltshire, Kellaways. Нижний келловей, Kellaways Sand Member.

Описание. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 150 мм в диаметре, полуинволютная или инволютная на всех оборотах. Терминальная раковина кадиконическая, гладкая или сохраняет слабые буллы до середины оборота, с округлым или приостренным приумбиликальным перегибом. Поперечное сечение в конце стадии высоких оборотов (табл. 41, фиг. 3; табл. 42, фиг. 10), на кадиконической стадии (табл. 41, фиг. 2; табл. 42, фиг. 4-9) и КЖК (табл. 41, фиг. 1; табл. 42, фиг. 1-3) всегда широкое. Стадия высоких оборотов изучена плохо.

Скульптура состоит из рельефных, часто грубых ребер (скульптуродоминантный тип раковины), слабодифференцированных на средних оборотах (коэффициент ветвления 1,5-2, реже 2,5). Ребра прорзирадиатные выше приумбиликального перегиба, прямые, хорошо выражены на СВО и первой половине кадиконической стадии (до Д=50-60 мм), после которых на позднекадиконической подстадии исчезают на вентральной и боковых сторонах и замещаются буллами. Фаза гладкой раковины занимает КЖК или два последних оборота.

Сравнение. Данный вид является типовым видом рода *Cadoceras* и имеет ключевое значение для систематики всех кадоцератин. Поэтому анализ его морфологии имеет особое значение, в особенности в связи с неоднозначностью понимания объема *Cadoceras* s. str. и близких к нему таксонов (см. разд. 1.6). Морфотип, подобный или близкий *C. sublaeve*, характерен для нескольких ви-

Daamanii	ъ	мм	17	отношения (по фотографиям)
Размены	ĸ	N/1 N/1	1/1	- отношения спо потограпиям)

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	75	30,82	63,3	24,79	0,49
http://jsdfossiles.com/Cadoceras-sublaeve-1/en	66,3	26,71	52,6	22,74	0,51
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	65	27,24	46,1	20,92	0,59
http://jsdfossiles.com/Cadoceras-sublaeve-2/en	58,3	25,53	41,8	19,62	0,61
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	77,0	28,4	75,8	30,83	0,38
http://jsdammonites.fr/resources/CADOCERAS+ sublaeve+77mm+Callovien+Angleterre+L\$2BV.jpg	69,5	25,0	53,9	28	0,46
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	151	64,58	122	35,29	0,53
http://www.ammonites.fr/Fiches/0663.htm	126	44,6	112	32,34	0,4
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	140	59,851	93,9	30,23	0,64
http://bertinjc.free.fr/Grandes_Photos/Cadoceras% 20Sublaeve.JPG	115,8	41,64	87,1	29,4	0,48
Частная колл. (Cirencester, Wiltshire)	65	25,94	46,4	25,74	0,56
https://www.ammonit.ru/foto/33073.htm	56,5	22,68	42,1	23,6	0,54
Частная колл. (Ashton Keynes, Wiltshire)	50	23,33	30,8	19,1	0,76
http://jsdfossiles.com/Cadoceras-sp-1/en	41,9	17,78	22,1	21,19	0,81

дов кадоцератин верхнего бата (*C. calyx* Spath, *C. apertum* Call.), нижнего (*C. falsum* Voronetz, *C. tolype* Buckman) и среднего келловея (*C. bryocostilatum* Kis., *C. vetulum* Kis., *C. bjegitschevi* Bodyl.). При этом часть этих видов относились к другим родам или подродам кадоцератин (*Bryocadoceras* Meledina, *Eboraciceras* Buckman). Поэтому анализ морфологии этого вида крайне важен для решения вопроса о его неслучайном или параллельно возникшем сходстве с другими видами. К сожалению, в данной работе изучен ограниченный материал по фотографиям экземпляров из английских разрезов, качественное исследование морфогенеза на поперечных пришлифовках сделать не удалось, а стадия высоких оборотов оказалась не изучена. Охарактеризована в основном кадиконическая и терминальная стадия по 46 измерениям 37 экз.

По ключевому признаку – типу морфогенеза умбилика (восходящий тип на взрослых оборотах) вид близок всем раннекелловейским видам (*C. falsum*, *C. tolype*, *C. sokolovi*, *C. geerzense*, *C. tschef-*

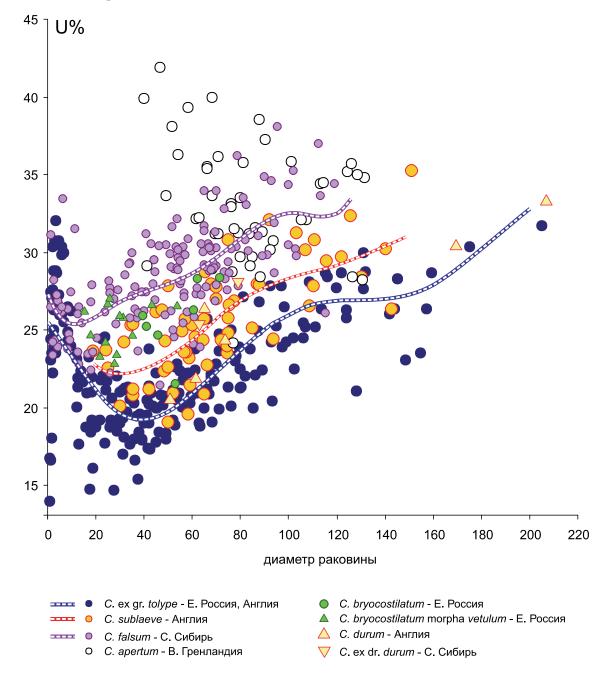


Рис. 1.7.10. Сравнительный морфогенез умбилика у *C. sublaeve* (Sow.) и других морфологически близких им кадоцератин верхнего бата и нижнего келловея.

fkini), но кардинально отличается от позднебатских видов ($C.\ calyx$, $C.\ apertum$), у которых U-тренд переходный или нисходящий (**рис. 1.7.10**). Линия морфогенетического тренда у $C.\ sublaeve$ занимает промежуточное положение между линиями треда $C.\ falsum$ и $C.\ ex.\ gr.\ tolype$, соответственно описываемый вид в целом инволютнее первого вида и эволютнее $C.\ ex.\ gr.\ tolype$.

По остальным признакам (пропорции раковины и характер скульптуры) в выборке вида встречаются экземпляры, которые могут быть очень близки (иногда почти неотличимы) со сравниваемыми видами. Эти вариации могут рассматриваться как морфы внутривидовой изменчивости, среди которых выделяются следующие:

Cadoceras sublaeve morpha *sublaeve* — типичная морфа, характеризующаяся наиболее сглаженным морфотипом и высоким поперечным сечением, напоминающим таковой *C. tolype* или *C. sokolovi* (табл. 41, фиг. 1, 3; табл. 42, фиг. 8, 9). За пределами Англии найдена в Восточной Гренландии и Северной Сибири (Князев и др., 2009а, табл. IV, фиг. 2; Князев и др., 2015, табл. I, фиг. 1-3).

Cadoceras sublaeve morpha *rugosum* – груборебристая морфа, с низким поперечным сечением, соответствующая типу *C. sublaeve* var. *rugosa* Spath, 1932 (Buckman, 1922, pl. 275; **табл. 41, фиг. 2**). В ряду изменчивости вида по признакам формы и скульптуры эта морфа занимает промежуточное положение (**табл. 40, фиг. 1, 2; табл. 42, фиг. 6, 7**). Известна в Англии и Северной Сибири (низовья р. Лены, Оленекская протока).

Cadoceras sublaeve morpha cf. *falsum* – наиболее груборебристая морфа, с очень низким поперечным сечением на кадиконической стадии, напоминающая норму вида *C. falsum* (табл. 37, фиг. 1). В ряду изменчивости вида эта морфа занимает крайнее положение (табл. 42, фиг. 4,5). За пределами Англии эта морфа не обнаружена.

Подвиды. В английских разрезах К.Н. Пэйджем (Page, 1988) показано, что в зоне Calloviense вид образует последовательность из двух хроновариаций, которые он обозначил как *C. sublaeve* transient α и *C. sublaeve* transient β. Первая хроновариация более древняя (биогоризонт *calloviense*) и соответствует голотипу вида, вторая описана из биогоризонта *micans* и отвечает голотипу *C. sublaeve* var. *rugosa* Spath. Их смена Пэйджем доказана в двух разрезах: на р. Эйвон (Avon) вблизи деревни Келлауэйз (Kellaways) (разрез 6, слои 8 и 9 пачки Kellaways Sand) и вблизи г. Уэст Тайзетен (West Tytherton) (разрез 4, слои 3а и 3b). Предлагается рассматривать эти хроновариации как хроноподвилы:

Cadoceras sublaeve sublaeve (Sowerby) – хроноподвид, в выборке которого преобладает *C. sublaeve* morpha *sublaeve*, но также встречаются более редкая *C. sublaeve* morpha *rugosum*.

Cadoceras sublaeve rugosum Spath – хроноподвид, в выборке которого преобладает *C. sublaeve* morpha *rugosum* и встречается *C. sublaeve* morpha cf. *falsum*.

Стратиграфически поздний подвид отличается от раннего рельефной скульптурой. Еще более молодые виды *C.* (*C.*) durum (Buckman, 1922) sensu Page, 1988 (табл. 43, фиг. 5) (из подзоны Enodatum) и *C.* (*C.*) bryocostilatum Kiselev (табл. 43, фиг. 1-3) (из подзоны Jason) в целом сохраняют и усиливают груборебристый морфотип, характерный для позднего подвида, но сохраняют все остальные особенности *C. sublaeve*, в том числе и морфогенеза умбилика (рис. 1.7.10). Таким образом, поздний филогенез *Cadoceras* s. str. происходил по пути усиления скульптуродоминантных признаков раковины. Насколько этот процесс был вторичным и преемственным по отношению к более ранним видам, не совсем ясно. Тем не менее в конце раннего – начале среднего келловея развите *Cadoceras* s. str. представляется наиболее вероятным в виде последовательности видов *C. sublaeve – C. durum – C. bryocostilatum*.

Cadoceras sublaeve declinatum Voronetz – хороподвид (географический подвид), первоначально выделенный по пяти экземплярам из Оленекской протоки Северной Сибири (лектотип изображен в Воронец, 1962, табл. 24, фиг. 2). Также этот подвид найден в нижнем течении р. Лены (**табл. 46, ф. 1, 4; табл. 48, ф. 3**). Он почти не отличим от *C. sublaeve* типовой местности (**табл. 46, ф. 5, 6**), тем не менее статистически выраженные отличия проявляются в большей инволютности раковины на кадиконической стадии.

Распространение. Нижний келловей, зона Calloviense Англии и Восточной Гренландии, зона Sublaeve Северной Сибири. Более высокое (вплоть до низов среднего келловея) положение хороподвида *С. sublaeve declinatum* в северо-сибирских разрезах нуждается в подтверждении полевыми данными.

М а т е р и а л. 3 экз. из разрезов Северной Сибири: 2 экз. из разреза на Оленекской протоке (ЦНИГР 222/327), 3 экз. из разреза Северная Чекуровка (р. Лена).

Cadoceras (Cadoceras) tolype Buckman, 1923

Табл. 49, фиг. 1-3; табл. 50, фиг. 1; табл. 51, фиг. 1-5

Cadoceras sublaeve: Сибирцев, 1886, с. 78, табл. 5; табл. 6; табл. 7, фиг. 4, 5

Cadoceras tolype: Buckman, 1923, pl. 406; Page, 1988, p. 371, pl. 18, fig. 5, 6; Митта, 2016, табл. 6, фиг. 1

Лектотип изображен С.С. Бакменом (Buckman, 1923, pl. 406) — экз. № GSM 47193 (Музей британской геологической службы, Keyworth, Nottingham). Англия, точное местонахождение неизвестно. Нижний келловей, Kellaways Clay Member.

О п и с а н и е . Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика, до 140 мм в диаметре, полуинволютная или инволютная на всех оборотах. Конечная жилая камера кадиконическая, гладкая; на кадиконической стадии раковина максимально широкая в морфогенезе, иногда очень широкая (Ш \geq Д). Поперечное сечение на стадии высоких оборотов изометрическое или умеренно высокое, реже низкое; вентральная сторона приостренная (**табл. 51, фиг. 4, 5**). Приострение вентера часто сохраняется в первой половине кадиконической стадии (**табл. 51, фиг. 1, 6**), а иногда и в конце этой стадии (**табл. 49, фиг. 1**), в результате чего сечение оборота становится субтреугольным. Умбиликальная воронка всегда узкая, с отвесными или полуотвесными стенками. СВО начинается при $\mathcal{I} = 10$ мм и заканчивается при $\mathcal{I} = 35$ мм (в среднем 29 мм); максимум относительной высоты оборота приходится в среднем на $\mathcal{I} = 18$ мм.

Скульптура на СВО состоит из тонких, частых и слабодифференцированных ребер (коэффициент ветвления 2-2,5). Ребра прорзирадиатные, с легким серповидным наклоном вблизи вентера. На кадиконической стадии (табл. 49, фиг. 1-3; табл. 50, фиг. 1в, г; табл. 51, фиг. 1) ребра исчезают на вентральной и боковых сторонах и замещаются буллами на приумбиликальном перегибе

Изменчивость. Как и большинство кадоцератин, вид сильно вариабелен на всех стадиях морфогенеза, в первую очередь по ширине раковины. Это обусловлено изменчивостью скорости развития, вследствие чего брадиморфные экземпляры имеют более высокие пропорции раковины и

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯГПУ 3/38 (Исады)	71,3	23,5	81	19,92	0,29
-	59,3	24	52	20,74	0,46
-	45	20	35,4	20	0,56
-	37	17	25,3	19,46	0,67
-	30	14,2	18,4	19	0,77
ЯГПУ 3/32 (Исады)	71	31	63	24,79	0,49
-	68	28,4	52,5	19,12	0,54
-	54,4	22,6	42	20,96	0,54
-	41	19,2	26,3	19,51	0,73
ЯГПУ 3/32 (Исады)	124	59	96	26,29	0,61
-	106	47,5	88	24,53	0,54
-	87,6	35,5	70	26,83	0,51
-	79,5	34,6	61	23,9	0,57
-	71	32,5	53,6	23,66	0,61
-	58,4	25,7	38,6	22,26	0,67
-	48	20,5	29	20,21	0,71
-	38	16,29	19,5		0,84
-	27,4	13,61	14		0,97
-	18,2	7,72	7,14		1,08
-	11,6	6,67	7,06		0,94

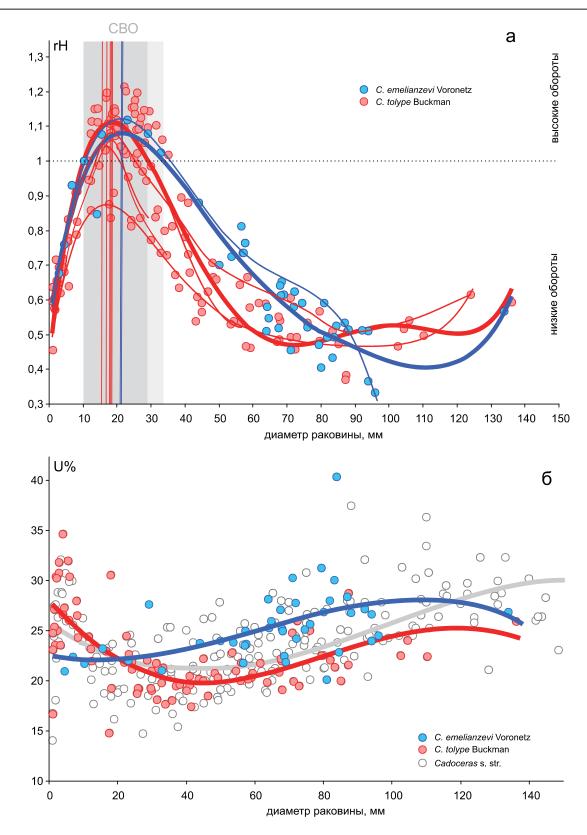


Рис. 1.7.11. Сравнительный морфогенез раковины *Cadoceras tolype* Buckman (Европейская Россия) и *C. emelianzevi* Voronetz (Северная Сибирь) по а – относительной высоте оборотов (rH) и б – относительному диаметру умбилика (U%). Линии тренда (полином) разных видов обозначены разными цветами; из них жирные линии относятся ко всей выборке, а тонкие линии – к индивидуальным экземплярам. Вертикальными линиями на фиг. 1.7.10а показаны положения теоретических максимумов rH на стадии высоких оборотов.

оборота и дольше сохраняют буллы на кадиконической стадии (табл. 49, фиг. 3; табл. 50, фиг. 1). Тахиморфные экземпляры отличаются от нормоморфных более широкой раковиной (табл. 49, фиг. 1). Без учета изменчивости эти морфы можно ошибочно принять за разные виды.

С р а в н е н и е . Вид характеризуется очень широкой раковиной на кадиконической стадии, особенно в позднекадиконической подстадии, иногда с Ш% = 95-100%. В этом возрасте раковина может быть не отличима от значительно более древнего *C. simulans* Spath или стратиграфически преемственного *C. sokolovi* Kiselev. От первого вида *C. tolype* отличается выраженной стадией высоких оборотов, приострением вентера и восходящим морфогенезом умбилика; а от второго (и более поздних *Cadoceras* s. str. рондицерасовой филолинии) — наличием заметных булл на кадиконической стадии. От близкого *C. sublaeve* (Sow.) вид отличается сальтативным типом морфогенеза по пропорциям раковины и ширине умбилика, более выраженной СВО, грубой скульптурой и широким умбиликом на кадиконической стадии.

Наиболее близким видом к описываемому следует считать *Cadoceras emelianzevi* Voronetz (лектотип: Воронец, 1962, табл. 18, фиг. 2, табл. 19, фиг. 1, табл. 22, фиг. 1). Здесь он рассматривается как изохронный викариат *С. tolype*, распространенный в Арктической области. Сходство между этими видами лучше выражено на кадиконической стадии, но у *С. emelianzevi* обороты более высокие (рис. 1.7.11а), а умбилик шире (рис. 1.7.11б). Наибольшее сходство наблюдается на раннекадиконической подстадии между нормоморфами *С. emelianzevi* (Князев и др., 2010, табл. 5, фиг. 2) и брадиморфными экземплярами *С. tolype* (табл. 49, фиг. 2, 3). В целом сибирский вид на этой подстадии имеет более брадиморфный облик, по сравнению с *С. tolype*. Однако на терминальном обороте *С. emelianzevi* характеризуется очень широким углом умбиликальной воронки (Князев и др., 2010, табл. 5, фиг. 1), что совсем не свойственно описываемому виду (табл. 50, фиг. 1). Не исключено, что оба вида следует рассматривать как хороподвиды, но для полной уверенности необходимо более детально изучить изменчивость *С. emelianzevi*.

Распространение. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus Англии, Франции, Европейской России и Восточной Гренландии.

Материал. 70 экз. из разреза правого берега Волги у с. Исады (р. Волга, Нижегородская обл.).

Подрод Rondiceras Troizkaya,1955 Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin, 1881)

Табл. 3, фиг. 1-4; табл. 55, фиг. 2; табл. 56, фиг. 5; табл. 57, фиг. 1-5

Stephanoceras Milaschevici: Никитин, 1881, с. 89, табл. VII(III), фиг. 25

Stephanoceras compressum: Никитин, 1881, с. 90, табл. VII(III), фиг. 26, 27

Rondiceras milaschevici: Камышева-Елпатьевская и др., 1956, табл. 16; 1959, табл. XII, фиг. 3-5; Меледина, 1977, с. 100, табл. 6, фиг. 2; табл. 20, фиг. 2; табл. 28, фиг. 3; табл. 31, фиг. 2; 1994, табл. 13, фиг. 2 Репин, Рашван, 1996, табл. XXXI, фиг. 2, 3; табл. XXXVII, фиг. 3, 5; Митта, 2000б, т. 53, фиг. 1-5

Cadoceras milaschevici: Сазонов, 1957, табл. VII, фиг. 3; табл. VIII, фиг. 1-3

Cadoceras aff. milaschevici: Худяев, 1927a, с. 7

Cadoceras sysolae: <u>Худяев</u>, 1927б, с. 506, табл. XXVII, фиг. 1, 2

Cadoceras (Rondiceras) milaschevici sysolae: Киселев, 1999, с. 89-91

Cadoceras tschefkini: Иванов, 1960, табл. 2; 1975, рис. 2,3

non Cadoceras s. ampl. (ad lib. Eboraciceras) sysolae: Романович, 1980, с. 70

non *Cadoceras* s. ampl. (ad lib. *Eboraciceras*) *sysolae sysolae:* Романович, 1980, с. 72, табл. 1, фиг. 1, 3; рис. 1а,б в тексте

non *Cadoceras* s. ampl. (ad lib. *Eboraciceras*) sysolae grossicus: Романович, 1980, с. 74, табл. 1, фиг. 2; табл. 2, фиг. 1; рис. 1в-д в тексте

Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici: Киселев, 2006, с. 58, табл. 1, фиг. 4-6

Лектотип. ЦНИГРМузей № 60/1369. Изображен в [Никитин, 1881], табл. VII (III), фиг. 25. Переизображен в [Сазонов, 1957], табл. VIII, фиг. 2; в данной работе: **табл. 57, фиг. 3**. Средний келловей, с. Болобаново, р. Волга, Рыбинский район.

Описание. Раковина с градуальным восходящим морфогенезом умбилика на взрослых оборотах, до 200 мм в диаметре, инволютная на ранних оборотах и полуинволютная на средних и поздних оборотах. СВО хорошо выражена и продолжается около двух оборотов, начиная с Д=6 мм и заканчивая Д=42 мм. Вентральная сторона округлая или со слабым приострением на СВО. Умбилик ступенчатый на всех стадиях морфогенеза; на кадиконической стадии умбиликальный шов последующего оборота всегда расположен выше умбиликального перегиба предыдущего. Скульптура сильно сглажена или, чаще, полностью отсутствует на всех оборотах.

Изменчивость проявляется, в первую очередь, в степени бокового сжатия раковины и корреляционно связанной с этим формой вентральной стороны на средних и взрослых оборотах. Крайние варианты такой изменчивости можно обозначить как внутривидовые морфы:

- *C.* (*R.*) *milaschevici milaschevici* (Nikitin, 1881) morpha *milaschevici* разновидность с широкими и более эволютными оборотами, закругленной вентральной стороной. К ней относится лектотип вида (табл. 57, фиг. 3) и лектотип *Cadoceras sysolae* Khud. (табл. 57, фиг. 1).
- *C.* (*R.*) *milaschevici milaschevici* (Nikitin, 1881) morpha *compressum* разновидность с сжатыми с боков, инволютными оборотами и приостренной вентральной стороной (табл. 57, фиг. 4 голотип *Stephanoceras compressum* Nikitin, 1881).

Различие по форме оборотов у разных экземпляров, вероятно, является проявлением изменчивости скорости развития. При этом морфа *milaschevici* соответствует нормально или быстро развивающимся особям вида (нормо- и брадиморфные особи), а морфа *compressum* – медленно развивающимся особям (брадиморфным). Также изменение скорости развития проявлялось в изменчивости терминальных размеров раковины. Тахигеронтные особи характеризуются небольшим терминаль-

Размеры в мм и отношения

№ / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ В/F-3 (Вотча)	111	34,5	90	34,2	0,38
-	71	25,5	54	29,57	0,47
ЯрГПУ В/F-8 (Вотча)	38	17	19	18,4	0,89
_	31	14,7	13	28,8	1,13
ЯрГПУ 5/55 (Черменино)	174	57	110	34,4	0,52
-	135	47	116	34,07	0,4
=	110	39	89	27,27	0,44
-	92	36,6	70	23,15	0,52
ЯрГПУ 5/54 (Черменино)	68	27	55	0,49	28,68
-	58	23	42,6	0,54	25,55
-	46,6	20	29	0,69	23,6
-	38,7	17,3	19	0,91	21,96
ЯрГПУ Ч12б/4 (Черменино)	118,00	42,89	22,36	30,47	0,43
-	98,84	38,98	18,56	25,36	0,47
-	81,60	34,31	13,28	22,11	0,58
-	65,78	28,44	8,61	20,68	0,74
-	52,22	23,69	5,52	18,55	0,97
-	39,96	19,20	3,49	16,24	1,24
-	29,07	14,44	2,26	15,60	1,44
-	19,87	10,04	1,52	16,78	1,49
-	12,58	6,38	6,8	18,19	1,34
-	7,79	3,83	4,98	22,38	1,10
-	5,03	2,27	3,96	28,57	0,82
-	3,48	1,37	2,92	34,07	0,67
-	2,54	0,93	2,23	34,62	0,60
-	1,89	0,73	1,75	28,04	0,60
-	1,37	0,60	1,41	24,49	0,61
-	0,96	0,40	1,01	12,32	0,56

ным диаметром (табл. 3, фиг. 1), нормогеронтные – средними размерами (табл. 3, фиг. 2; табл. 57, фиг. 1) и брадигеронтные – крупными КЖК (табл. 3, фиг. 3; табл. 57, фиг. 2).

С р а в н е н и е. В синонимику данного подвида отнесен *Cadoceras sysolae* Khud., включая его типовые экземпляры – голотип (табл. 57, фиг. 1) и паратип (табл. 57, фиг. 2). Последний происходит из разреза у с. Вотча (в работе Худяева (1927б). Данный вид считался самостоятельным до недавнего времени, при этом предполагалось его близкое родство с *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nikitin). Д.Н. Киселев (1999) предполагал, что *Cadoceras sysolae* является потомком последнего, а В.В. Митта (2000б) рассматривал его как предка. Выявить реальные филогенетические и таксономические взаимоотношения этих видов оказалось возможным только после переизучения разреза у с. Вотча, где, с одной стороны, был найден слой, из которого происходят типовые образцы и, с другой – интервал разреза, где прослеживаются все ступени эволюции *Cadoceras (Rondiceras): tscheffkini – С. (R.) milaschevici khudyaevi – С. (R.) milaschevici milaschevici – С. (R.) milaschevici pura*. В разрезе существует только один слой (5), где *С. (Rondiceras)* имеют тот же морфотип и сохранность, что и у типовых образцов. Предковые формы, выделяемые как *С. (R.) milaschevici khudyaevi* Кізеlev, встречаются ниже (слой 4), имеют другую сохранность, более инволютную раковину и воронковидный (не ступенчатый) пупок на всех оборотах.

Формы, описанные Романовичем как *Cadoceras sysolae*, на самом деле относятся к роду *Longaeviceras*, и происходят из слоя 7 разреза (подзона Obductum), что доказывается не только по морфологическим признакам раковины, но и по специфике сохранности оригиналов. Они все имеют хорошо развитую ребристость, в то время как типовые образцы *C. sysolae* почти совершенно гладкие на всех оборотах.

От *C.* (*R.*) milaschevici pura Voronetz данный подвид отличается более узким ступенчатым умбиликом, в то время как у первого он широкий, воронковидный.

Распространение. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta* – зона Jason, подзона Jason (нижняя часть) Европейской России, зона Milaschevici Северной Сибири.

Материал. 147 экз. из разрезов Европейской России: 10 экз. из обн. у с. Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 83 экз. из обн. у д. Черменино (р. Унжа, Костромская обл.); 10 экз. из обн. у г. Елатьма (р. Ока, Рязанская обл.), 5 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл.), 25 экз. из обн. у г. Макарьев (р. Унжа, Костромская обл.), 14 экз. из обн. у пос. Переборы (р. Волга, г. Рыбинск).

Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi Kiselev, 2006

Табл. 56, фиг. 1-4; табл. 57, фиг. 6

Stephanoceras Milaschevici: Nikitin, 1881, табл. V, фиг. 26, 27

Cadoceras milaschevici: Сазонов, 1957, табл. VII, фиг.2

Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici: Киселев, 1999, с. 89-91

Rondiceras milaschevici: Меледина, 1977, табл. 6, фиг. 2, табл. 20, фиг. 2, табл. 28, фиг. 3, табл. 31, фиг. 2

Rondiceras sysolae: Митта, 2000б, с. 56, табл. 46, фиг. 6; табл. 52, фиг. 1

Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi: Киселев, 2006, с. 59, табл. 1, фиг. 1-3

Голотип. ЯрГПУ № В/І-1. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *milaschevici khudyaevi*, с. Вотча (1), правый берег р. Сысолы.

Описание. Раковина умеренно инволютная на всех оборотах. Пупок воронковидный или слабоступенчатый на всех стадиях морфогенеза. Умбиликальный шов последующего оборота расположен на умбиликальном перегибе предыдущего или несколько выше. Скульптура сглажена, или полностью отсутствует на всех оборотах. В редких случаях наблюдается нерегулярная ребристость (при Д = 10-15 мм) с высоким коэффициентом ветвления -2,8-4.

И з м е н ч и в о с т ь . Ранний хроноподвид *C. milaschevici khudyaevi* занимает промежуточное положение между *C. tscheffkini* и номинальным хроноподвидом *C. milaschevici milaschevici*, поэтому в выборке популяции описываемого подвида встречаются морфы, в разной степени сохра-

Размеры в мм и отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ЯрГПУ В/І-1 - голотип (Вотча)	105	44	105	25	0,41
-	88	35	79,5	23, 86	0,44
ЯрГПУ В/І-2 (Вотча)	83	32	76	28,9	0,42
ЯрГПУ В/І-6 (Вотча)	84,5	33	78	28,99	0,423
-	63,2	25	45	20,56	0,55
ЯрГПУ В/І-9 (Вотча)	48	20	26	18,3	0,77
ЯрГПУ В1/6 (Вотча)	84,68	32,88	77,27	28,93	0,43
-	70,25	26,69	60,65	24,83	0,44
-	58,85	24,96	41,29	21,76	0,60
-	46,58	20,22	26,19	19,00	0,77
-	36,80	17,41	16,19	16,91	1,08
-	27,59	13,17	10,22	16,95	1,29
-	19,32	9,60	6,44	18,81	1,49
-	12,81	6,17	4,61	20,29	1,34
-	8,37	4,03	3,32	22,96	1,21
-	5,39	2,37	2,68	27,45	0,89
-	3,61	1,51	1,96	30,86	0,77
-	2,56	0,97	1,54	32,23	0,63
-	1,90	0,77	1,28	28,89	0,60
-	1,38	0,59	0,99	22,45	0,60

няющие архаические признаки, и морфы с продвинутым морфотипом. Первые напоминают *С. tscheffkini* (раковина инволютная, сохраняющая слабые приумбиликальные ребра при диаметре до 20 мм) (табл. 56, фиг. 3), другие являются полностью гладкими на всех оборотах и отличаются более открытым и слабоступенчатым умбиликом (табл. 56, фиг. 2). Последняя морфа близка к номинальному подвиду (табл. 57, фиг. 1-5), но отличается менее ступенчатой умбиликальной воронкой. Обе морфы представлены в популяции в равной степени.

С р а в н е н и е . От номинальнго подвида описываемый подвид в среднем отличается более широкой, инволютной раковиной и менее ступенчатой умбиликальной воронкой на кадиконической стадии. По форме оборотов на CBO оба подвида почти не отличаются. В популяции раннего подвида чаще встречаются экземпляры, у которых в начале CBO могут сохраняться очень слабые ребра.

Распространение. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт milaschevici khudyaevi Европейской России.

М а т е р и а л . 26 экз. из разрезов Европейской России: 11 экз. из обн. у с. Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 5 экз. из обн. у д. Черменино (р. Унжа, Костромская обл.); 4 экз. из обн. у г. Елатьма (р. Ока, Рязанская обл.), 5 экз. из обн. у д. Никитино (р. Ока, Рязанская обл.); 1 экз. из конденсированных слоев среднего-верхнего келловея разреза в карьере "Стойленский ГОК" у г. Старый Оскол (Белгородская обл.).

Подрод Protolongaeviceras Kniazev, Meledina, Alifirov, 2018

Amaltheus (pars): Никитин, 1878, с. 52

Ammonites (Cadoceras) (pars): Newton, Teall, 1897, c. 496

Stephanoceras (pars): Никитин, 1881, с. 87

Cadoceras (pars): Никитин, 1884, с. 68; Бодылевский, 1960, с. 75; Frebold, 1964, с. 12; Сазонов, 1957, с. 112; Иванов, 1960, с. 386

"Cadoceras sublaeve Sow. sp. and Tchefkini d'Orb. sp." group (pars): Pompeckj, 1900 (1898), p. 79; Pompeckj, 1900, p. 249

Quenstedticeras: Gerard et Contaut, 1932, p. 47

Group 7 of C. sublaeve (Sowerby) (pars): Imlay, 1953b, p. 46

Cadoceras (Stenocadoceras) (pars): Imlay, 1953b. c. 92

Cadoceras (Streptocadoceras) (pars.): Киселев, Меледина, 2004, с. 164; Киселев, 2006

Protolongaeviceras: Князев и др., 2018, с. 60; Князев и др., 2019, с. 17

Типовой вид – *Cadoceras arcticoides* (Kiselev et Meledina, 2004). Европейская Россия, Рыбинск, разрез у пос. Переборы, средний келловей, зона Kosmoceras jason.

Описание. Взрослые обороты умеренно или в полной мере кадиконические, средние – дискоконические. Стадия высоких оборотов выражена, короткая, составляет не более 2,1 оборота, с умеренно высоким поперечным сечением (гН не превышает значение 1,5, в среднем составляет 1,2). На СВО раковина покрыта тонкими рельефными и серповидно изогнутыми ребрами. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с вентральной стороны, и дольше всего сохраняется на приумбиликальном перегибе в виде бугорков в форме запятых. Они изредка могут сохраняться и на конечной жилой камере, но чаще всего КЖК гладкая, с острым приумбиликальным перегибом. Умбилик на взрослых оборотах воронковидный. Диаметр умбилика изменяется в морфогенезе сальтативно и на взрослых оборотах характеризуется восходящим трендом. Ювенильный максимум эволютности приходится на 2-2,5 оборот (Д = 2,3-3 мм).

С равнение. Филогенетически и морфологически подрод занимает промежуточное положение между поздними *C.* (*Paracadoceras*) и ранними *Longaeviceras*. В отличие от первого *C.* (*Protolongaeviceras*) отличается более высоким поперечным сечением оборотов на CBO, большей продолжительностью CBO, сальтативным типом морфогенеза умбилика (**puc. 1.6.25, 1.6.26**). Описываемый подрод сохраняет некоторые архаичные особенности скульптуры: рельефную ребристость с низким коэффициентом ветвления на CBO и приумбиликальные бугорки, напоминающие буллы. Отличия от *Longaeviceras* противоположные: низкое поперечное сечение оборотов на CBO и взрослой стадии, меньшая – продолжительностью CBO.

Наибольшую морфологическую близость подрод имеет с другими группами кадоцератин, у которых «протолонгаевицерасовый» морфотип возник параллельно и независимо как филогенетически, так и географически. Двойником C. (Protolongaeviceras), который исходно имеет бореально-атлантическое происхождение, можно считать подрод C. (Protostenocadoceras) из келловея Южной Аляски. Сравнение с этим подродом дано в его описании.

От *Cadoceras* s. str. и *C.* (*Rondiceras*) описываемый род отличается в целом более архаичной скульптурой на CBO и взрослых оборотах, иным способом редукции скульптуры (на вентральной стороне, а не в приумбиликальной части, как в рондицерасовой филолинии) и формой умбиликальной воронки (гладкой, не ступенчатой). Наибольшее сходство между сравниваемыми подродами наблюдается в начале CBO, при Д = 10-15 мм, после чего оно прогрессивно увеличивается. Также различается форма КЖК: у *Cadoceras* s. str. она более вздутая или шаровидная, чем у *C.* (*Protolongaeviceras*).

Видовой состав. 5 видов: типовой вид, *С.* (*P.*) innocentii (Bodylevsky) (Бодылевский, 1960, с. 76, т. 5, ф. 2); *С.* (*P.*) arcticum (Freb.) (Frebold, 1964, pl.12, f. 1, pl. 13, f. 1, pl. 17, f. 2, pl. 20, f. 2); *С.* (*P.*) fournieri (Ger. et Cont.) (Gerard et Contaut, 1932, p. 47, pl. 14, f. 2, 2a); *С.* (*P.*) pomeroyense (Imlay) (Imlay, 1953b, p. 92, pl. 45, f. 1-3; pl. 46, f. 2).

Распространение. Средний-верхний келловей (зона Athleta) Европейской России, Западной Европы, Земли Франца Иосифа и Северной Сибири.

Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina, 2004

Табл. 44, фиг. 1-8; табл. 45, фиг. 1-5; табл. 64, фиг. 3, 4; табл. 76, фиг. 3, 4

Amaltheus Tchefkini: Никитин, 1878, с. 132, табл. 1, фиг. 2 Stephanoceras Tschefkini: Никитин, 1881, с. 287, табл. VII, фиг. 21-24 Cadoceras Tschefkini: Никитин, 1884, с. 68, табл. III, фиг. 15 Ammonites (Cadoceras) Tchefkini?: Newton, Teall, 1897, pl. 39, fig. 4-6 Ammonites (Cadoceras) modiolaris: Newton, Teall, 1897, pl. 39, fig. 10

Cadoceras Tchefkini: Pompeckj, 1898, pl. 2, fig. 7

Cadoceras tschefkini: Сазонов, 1957, табл. VIII, фиг. 4; Иванов, 1960, табл. 1, фиг. 8

Rondiceras tschefkini: Меледина, 1977, табл. 26, фиг. 2; табл. 30, фиг.1; табл. 33, фиг.1

Rondiceras tcheffkini: Герасимов и др. 1996, табл. 47, фиг. 2a, 2б

Cadoceras (Streptocadoceras) arcticoides: Киселев, 2003, текст-фиг. 2, фиг. 10, 11; табл. 12, фиг. 1-6, табл. 16, фиг. 1, 2; Киселев, Меледина, 2004, с. 164, табл. 1, фиг. 1-6, табл. 2, фиг. 7-9

Cadoceras arcticoides: Киселев, 2012, табл. 26, фиг. 1-8; табл. 29, фиг. 10, 11; Kiselev, Rogov, 2018, pl. 4, fig. 3, 4

Rondiceras stenolobum: Князев и др., 2015, табл. 2, фиг. 1-3

Protolongaeviceras arcticoides: Князев и др., 2019, с. 19, табл., фиг. 1, 2

Голотип. Экз. ЯрГПУ № 2/52. Правый берег Волги под Рыбинском (район Переборы). Средний келловей, зона Jason.

О п и с а н и е . Раковина полуинволютная или инволютная, в морфогенезе умбилик развивается по восходящему тренду (рис. 1.6.25а). Конечная жилая камера не известна. Обороты в первой половине кадиконической стадии сохраняют приумбиликальные бугорки, во второй половине чаще всего теряют, после чего раковина становится гладкой, с острым приумбиликальным перегибом. Умбилик воронковидный или слабоступенчатый. Стадия высоких оборотов хорошо выражена при Д=10-40 мм (рис. 1.6.26). На СВО обороты дискоконические с приостренным вентером и покрыты серповидно изогнутыми ребрами. Скульптура на ранних и средних оборотах низкодифференцированная, часто встречаются простые ребра. На кадиконической стадии преобладают трехветвистые ребра.

Изменчивость проявляется в скорости морфогенеза, вследствие чего варьируют частота и степень выраженности ребер, ширина оборота и угол умбиликальной воронки. Крайние разновидности в ряду изменчивости характеризуются следующими признаками:

- 1. Брадиморфные груборебристые формы, у которых скульптура сохраняется вплоть до конца кадиконической стадии в виде булл; ребра слабодифференцированы, простые ребра многочисленны. Поперечное сечение оборотов и раковины более высокое, чем у нормы, угол умбликальной воронки широкий.
- 2. Тахиморфные тонко- и густоребристые формы; ребра рано исчезают, приумбональные бугорки на взрослых оборотах ослабевают. Сглаживание раковины наступает рано, буллы исчезают в первой половине кадиконической стадии. Обороты более широкие, с небольшим углом умбиликальной воронки. Этот морфотип наиболее сходен с *Cadoceras tscheffkini*.

Вид *Cadoceras arcticoides* также имеет небольшие морфологические отличия у различных хроновариаций, при этом более молодые формы из подзоны Jason (табл. 44, фиг. 6, 7) отличаются от

Размеры	В	M M	И	отношения
---------	---	-----	---	-----------

N/экз.	Д	В	Ш	U%	пР	КВ	В/Ш
ЯрГПУ 2/52- голотип	79	31	66	26,58			0,47
	64	25,4	46,5	23,4	11		0,54
	72	29,3	47,3	27,8			0,62
ЯрГПУ 2/53 (Переборы)	58	24,7	32	21,2			0,77
	46	20	22	19,13			0,91
GnFHV 1/16 (Hanakanı)	53,2	23,3	27,5	21,42	13	3,46	0,85
ЯрГПУ 1/16 (Переборы)	42,2	18,7	19,5	21,3	16	2,44	0,96
GnFHV 1/41 (Hanakanı)	52	22	30	24,81	13	2,77	0,73
ЯрГПУ 1/41 (Переборы)	41,4	18,2	19	22,7	15	2,4	0,96
GnFHV 1/17 (Hanakanı)	38	17	19,5	21,8	21	2,28	0,87
ЯрГПУ 1/17 (Переборы)	28,8	13,6	11,8	20,49	23	1,78	1,15
GrEHV 1/10 (Hanasana)	31	15	13,6	18,7	16	2,31	1,1
ЯрГПУ 1/10 (Переборы)	23,8	11,5	8,7	18,5	17	2,06	1,32

более древних (из подзоны Medea) (**табл. 44, фиг. 1-5**) повышенной приостренностью вентера и выраженным привентральным изгибом ребер на CBO – признаками, которые в дальнейшем будут усилены в роде *Longaeviceras*.

Сравнение. Описываемый вид чаще всего отождествлялся различными специалистами с Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.). Оба вида обладают сходным морфотипом раковины на молодых оборотах (приостренный вентер, тонкие изогнутые ребра), что и служило основанием к их объединению в один вид. Одним из первых авторов, описавших вид после опубликования работы Орбиньи (Orbigny, 1845), был С.Н. Никитин. Приведенные им изображения образцов, происходивших из разрезов под Рыбинском, весьма походили на изображения типовых образцов Орбиньи. Поэтому экземпляры из рыбинской юры негласно стали считаться типичными для вида Cadoceras tscheffkini (Spath, 1932; Бодылевский, 1960), тем более что повторно экземпляры вида из типовой местности не описывались. В работе Орбиньи типовые образцы Cadoceras tscheffkini указаны из обнажения у г. Елатьмы. На самом деле местом происхождения их являлялись, по всей вероятности, выходы келловея у с. Чевкино и с. Никитино, где в настоящее время можно найти экземпляры именно этого вида. Установлено точное положение вида – подзона Enodatum (Митта, 2000б), биогоризонты fracidus и enodatum crispatum (Киселев, 2001а). При изучении келловея у г. Макарьев приуроченность настоящих Cadoceras tscheffkini к этому интервалу была подтверждена. Переизучение разреза у г. Елатьма показало, что Cadoceras tscheffkini в нем отсутствует. Подзона Enodatum в этом разрезе представлена более высокими биогоризонтами, в которых распространен вид Cadoceras (Rondiceras) milaschevici (Nik.).

По данным Никитина (1884), в разрезах рыбинской юры изображенные им *C. tscheffkini* происходят из зоны Jason, что подтвердилось современными наблюдениями в районе с. Переборы и около г. Рыбинска (Киселев, 2003). Однако эти аммониты должны принадлежать не к *C. tscheffkini*, а к другому виду.

Изучение Cadoceras из коллекций, где хранятся экземпляры рыбинских кадоцератин (ЦНИГР музей им. Чернышева (колл. С.Н. Никитина), ГГМ им. Вернадского (колл. Е.А. Троицкой), Ярославский и Рыбинский краеведческие музеи (колл. Естественно-исторического Общества) и ГМ им. А.Н. Иванова (Ярославский педагогический университет)), а также из новых сборов из разреза у с. Переборы, подтвердило, что рыбинские экземпляры следует относить к другому виду, нежели C. tscheffkini (Orb.), поскольку имеющееся между ними сходство на внутренних оборотах, а также гладких вздутых взрослых оборотах, лишь поверхностно. Между сравниваемыми видами существуют глубокие, принципиальные различия на всех стадиях морфогенеза. Во-первых, молодые обороты настоящих C. tscheffkini уже с Π =10 мм, имеют высокие приостренные обороты со сглаженной скульптурой, между тем как у C. (P.) arcticoides они низкие и хорошо скульптурированные. На средних оборотах у C. (P.) arcticoides ребристость может быть очень грубой, почти гребневидной, тогда как у C. tscheffkini она всегда слаборельефная, сглаживающаяся. Во-вторых, средние и взрослые обороты первого вида приближаются к крупному сферокону, как у Cadoceras s. str., а у второго – к небольшому высокому кадикону. В-третьих, у С. tscheffkini с возрастом дольше всего сохраняется и исчезает последней вентральная скульптура, а у C. arcticoides, напротив, приумбиликальные бугорки. Вчетвертых, скульптура у C. tscheffkini сильно дифференцирована и состоит в основном из трех- и четырехраздельных ребер, в то время как у C. (P.) arcticoides преобладают двураздельные ребра, наряду с которыми встречаются простые (архаичный признак). Последнее очень важно, так как в эволюции Cadoceras формы с более дифференцированной скульптурой, как правило, происходят от форм с менее дифференцированной, но не наоборот. К архаичным признакам у данного вида можно отнести и сохранение вплоть до конца жилой камеры, приумбиликальных бугорков, гомологичных буллам у подрода Paracadoceras, что совершенно не свойственно филолинии Rondiceras.

Вышеперечисленные различия имеют надвидовой, а не видовой статус. Оба вида относятся к разным филогенетическим линиям, а отмеченное морфологическое сходство между видами может быть объяснено параллелизмом. Наиболее близким к *C. arcticoides* по морфологии раковины является вид, описанный из келловея Арктической Канады – *C. arcticum* Freb. (Frebold, 1964, pl. 12, fig. 1, pl. 13, fig. 1, pl. 17, fig. 2, pl. 20, fig. 2). Среднерусские экземпляры морфологически весьма близки указанным, что послужило основанием их предварительного отождествления с видом с *C. arcticum* (Киселев, 2001а, б; Kiselev, 2002). Однако учитывая, что *C. arcticum* из Арктической Канады недостаточно изучен (в частности, не известны особенности строения внутренних оборотов), более

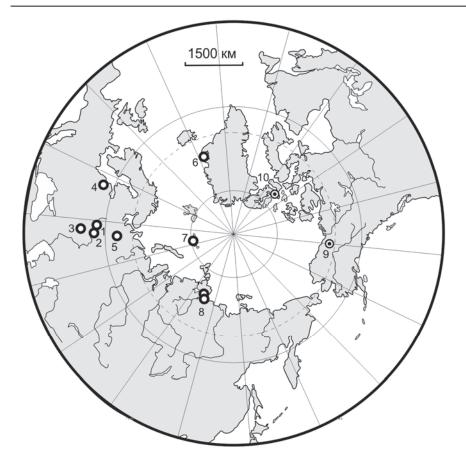


Рис. 1.7.12. Географическое распространение Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina и его викариата C. (Pr.) arcticum Frebold. 1 – Рыбинск (Ярославская обл.), 2 – Наволоки (Ивановская обл.), 3 – Михайлов (Рязанская обл.), 4 – Калининградская обл. (Самбийский п-ов); 5 – Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 6 – Земля Джеймсона (Восточная Гренландия). $7 - 3\Phi И$, 8 - o. Большой Бегичев, Таймыр (Северная Сибирь), 9 – Babbage River (Юкон), 10 – o. Корнуолл (Канадский Арктический архипелаг).

- O Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina
- Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticum Frebold

целесообразным считаем выделение обособленного вида, который трактуется как одновозрастный викарирующий аналог упомянутых выше видов из Южной Аляски и Канады.

Замечания. Вид рассматривается в качестве предшественника вида Longaeviceras praestenolobum (Kiselev et Meledina). Приуроченность этих видов к двум последовательным биогоризонтам jason jason и obductum смежных зон среднего келловея Jason и Coronatum прослежена только в разрезе у с. Вотча (р. Сысола). Непосредственным возможным предком С. (Pr.) arcticoides может быть Cadoceras (Paracadoceras) recidivum Kiselev из подзоны Enodatum Русской платформы. Не исключено, что вид является мигрантом из арктических акваторий келловея, где развивалась обособленная филолиния Cadoceras (Paracadoceras).

Распространение. Исследования последних лет показали, что вид имеет более широкое географическое распространение в Арктике, чем в европейской части России. Первоначально считалось, что его ареал ограничивался в основном Центральной Россией (табл. 44, фиг. 1-7) и, возможно, Землей Франца-Иосифа (Киселев, Меледина, 2004), но затем было доказано его присутствие в разрезах Северной Сибири (Князев и др., 2018; 2019) (табл. 44, фиг. 8). В коллекции аммонитов Дж. Калломона в Восточной Гренландии были обнаружены несколько бесспорных экземпляров этого вида (табл. 45, фиг. 1-3). Несомненно, что его ареал занимал больше половины Арктики, вследствие чего данный вид служит хорошим корреляционным репером нижней части среднего келловея. Совместный его ареал с близким (и, возможно, синонимичным) видом *С. arcticum* из Юкона и Канадского Арктического архипелага охватывает большую часть Арктики (рис. 1.7.12).

Средний келловей, зона Jason Европейской России (Ярославско-Ивановское Поволжье, Рязанской области (г. Михайлов), бассейна р. Сысолы), юго-восточного побережья Балтийского моря – Калининградская обл. (Самбийский п-ов), Польша; зона Milaschevici, биогоризонт *arcticoides* Земли Франца-Иосифа, Северной Сибири (о. Большой Бегичев; Таймыр, р. Чернохребетная), фауна 36 – *Коsmoceras* сf./aff. *jason* Восточной Гренландии (Земля Джеймсона).

Материал. 80 экз. из разрезов Европейской России: 56 экз. из обн. у пос. Переборы (р. Волга, г. Рыбинск), 10 экз. из разрезов у д. Конюшино и с. Михайловское (р. Черемуха, Рыбинский район), 5 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл.), 9 экз. из разреза у с. Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 4 экз. из разреза Коsmocerasbjerg (Olympen, Восточная Гренландия) (колл. GMC).

Подрод Protostenocadoceras subgen. nov.

```
Ammonites. Fam. Macrocephali Buch. (pars): Grewingk, 1850, p. 344 Olcostephanus (pars.): Neumayr, 1885, p. 93, 94.
```

"Cadoceras sublaeve Sow. sp. and Tchefkini d'Orb. sp." group (pars): Pompeckj, 1900 (1898), p. 79; Pompeckj, 1900, p. 249

Group 4 of *C. doroschini* (Eichwald): Imlay, 1953b, p. 45 *Cadoceras* (*Streptocadoceras*) (pars.): Киселев, Меледина, 2004, с. 164

Типовой вид – Ammonites wosnessenskii Grewingk (Grewingk, 1850, Tab. IV, fig. 1a,b,c,d). Точное местонахождение голотипа неизвестно. Южная Аляска, залив Катмай, келловей.

О п и с а н и е . Взрослые и сенильные обороты полукадиконические или платиконические, средние – дискоконические. Стадия высоких оборотов средней продолжительности (от 1,9 до 2,6 оборотов), с низким поперечным сечением (rH не превышает значение 1,3, в среднем составляет 1,12). На СВО раковина покрыта тонкими рельефными, ректирадиатными или слабопрорзирадиатными ребрами, прямыми или незначительно изогнутыми вблизи вентера. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с вентральной стороны, и дольше всего сохраняется на приумбиликальном перегибе в виде бугорков в форме запятых. У брадиморфных экземпляров они могут сохраняться и на конечной жилой камере, но чаще всего КЖК гладкая, с гладким приумбиликальным перегибом. Умбилик на взрослых оборотах ступенчатый. Диаметр умбилика изменяется в морфогенезе сальтативно и на взрослых оборотах характеризуется восходящим трендом. Ювенильный максимум эволютности приходится на 3,5-4 оборот (Д = 5-12 мм).

С р а в н е н и е . Филогенетически и морфологически подрод занимает промежуточное положение между *С.* (*Paracadoceras*) и *Stenocadoceras*. От первого подрод *С.* (*Protostenocadoceras*) отличается более высоким поперечным сечением оборотов на СВО, большей продолжительностью СВО, сальтативным типом морфогенеза умбилика (рис. 1.6.29-1.6.31). Описываемый подрод сохраняет некоторые архаичные особенности скульптуры: рельефную ребристость с низким коэффициентом ветвления на СВО и приумбиликальные бугорки, напоминающие буллы (тип comma), а также полукадиконический тип взрослых оборотов. Отличия от *Stenocadoceras* имеют противоположный характер: низкое поперечное сечение оборотов на СВО и взрослой стадии, сохранение кадиконической стадии (у *Stenocadoceras* она утрачена), меньшая продолжительность СВО.

Наибольшую морфологическую близость новый подрод имеет с бореально-атлантическим C. (*Protolongaeviceras*). Оба этих подрода можно рассматривать как викариаты. Новый подрод отличается не по признакам основного звена эволюции, а по второстепенным признакам:

- 1. КЖК не достигает состояния развитого кадикона.
- 2. Умбиликальная воронка на взрослых оборотах не кратеровидная, а ступенчатая, с гладким приумбиликальным перегибом (а не острым).
 - 3. На СВО ребра не имеют резкого серповидного изгиба.
- 4. Ранний максимум эволютности приходится на более молодые обороты конец ювенильной стадии или начало СВО. Это заключение основано на изучении двух оригиналов (лектотипа *C. doroschini* и топотипа *C. wosnessenskii*), поэтому нуждается в проверке.

В и д о в о й с о с т а в . 2 вида: типовой вид, C. (Pr.) wosnessenskii Grewingk sensu Imlay (Imlay, 1953b, p. 86, pl. 40, ф. 1-12). К синонимам типового вида здесь отнесены C. doroschini (Eichw.) (лектотип: Eichwald, 1871, табл. 7, фиг. 6, табл. 8, фиг. 1; в данной работе табл. 47, фиг. 4); C. kialagvikense Imlay (Imlay, 1953b, p. 41, ф. 1-7); C. tenuicostatum Imlay (Imlay, 1953b, p. 39, ф. 1-12). Экземпляры этих видов рассматриваются как морфы, чьи признаки связаны с изменчивостью скорости развития C. (Pr.) wosnessenskii. В частности, C. (Pr.) wosnessenskii morpha tenuicostatum — тахиморфная разновидность; остальные морфы C. (Pr.) wosnessenskii соответствуют нормоморфным экземп-

лярам. C. (Pr.) wosnessenskii Grewingk sensu Imlay характеризуется самостоятельным морфогенетическим трендом, поэтому его можно рассматривать как отдельный вид, но не исключено, что он может относиться и к брадиморфным экземплярам C. (Pr.) wosnessenskii.

Распространение. Нижний келловей (верхняя часть) – средний келловей (нижняя часть) Южной Аляски.

Род *Longaeviceras* Buckman, 1918 *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina, 2004

Табл. 62, фиг. 1; табл. 63, фиг. 1-5

Cadoceras s. ampl. (ad. lib. Eboraciceras) sysolae sysolae: Романович, 1980, с.72, табл. 1, фиг. 1

Rondiceras stenolobum: Герасимов и др., 1996, табл. 47, фиг. 1

Longaeviceras praestenolobum: Киселев, Меледина, 2004, с. 166, табл. 2, фиг. 1-9

Голотип. Экз. ЯрГПУ № В/С-5, ГМ им А.Н. Иванова (**табл. 63, фиг. 5**). Правый берег Сысолы у с. Вотча. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

Описание. Раковина диаметром до 150 мм. Морфогенез умбилика сальтативный, с восходящим U-трендом на взрослых оборотах. СВО хорошо выражена, продолжительностью около двух оборотов (Д=7-48 мм). Ранние и средние обороты сильно инволютные платиконические высокие с приостренным вентером. Ребра «лонгаевицерасовые»: тонкие, прорзирадиатные, с выгибом к устью на вентральной стороне. Ребристость исчезает при Д=45-60 мм. Первичные ребра сохраняются в виде приумбиликальных бугорков вплоть до начала конечной жилой камеры. Средние обороты более эволютные. С возрастом умбилик расширяется. Взрослые обороты имеют широкую умбиликальную воронку, с гладкими стенками. Стадия кадикона наступает при Д=100 мм. Поперечное сечение низкое, вентральная сторона уплощенная.

Изменчивость проявляется в форме сечения ранних и средних оборотов и характере их скульптуры. Морфотип с широкими оборотами составляет около трети всех экземпляров и часто имеет ректирадиатную или даже рурзирадиатную скульптуру. Остальные экземпляры обладают

Размеры в мм и отношен	ИЯ
------------------------	----

N/экз.	Д	В	Ш	U%	пР	КВ	В/Ш
ЯрГПУ В/С-5 - голотип	115	42	101	35,6			0,41
	63	27	40,08	23,96			0,67
ЯрГПУ 2/53 (Вотча)	49,5	20	26,2	23,63			0,76
	37,5	16,3	17	21,86			0,95
a FHV D/C 2 (D	53,5	25	22	18,7	15	2,76	1,13
ЯрГПУ В/С-3 (Вотча)	42	19,5	15	17,38	20	2,15	1,3
	79	30	53	27,8	13		0,56
ЯрГПУ 4/3-1 (Сухая Песчанка)	62	28,2	41	27,4	15		0,68
ЯрГПУ 4/3-2 (Сухая Песчанка)	64,3	27	38	21,77	13	2,84	0,71
лрг ну 4/3-2 (Сухая песчанка)	58,5	25	31	22,2	13	2,76	0,8
ЯрГПУ 579-338 (Сухая Песчанка)	102	32,5	75	27,9			0,43
ЯрГПУ 579-339 (Сухая Песчанка)	75	30	50	24,4			0,6
ЯрГПУ 579-340 (Сухая Песчанка)	77	30,6	49	26,6			0,62
ЯрГПУ 579-341(Сухая Песчанка)	71,5	30	44	25,4			0,68

высокими оборотами с прорзирадиатными, серповидно изогнутыми ребрами, свойственными типичным *Longaeviceras*.

С р а в н е н и е . От предкового *Cadoceras arcticoides* вид отличается более высоким и платиконическим сечением средних и ранних оборотов, более килеватым вентером и широким углом умбиликальной воронки на поздних стадиях морфогенеза. От более молодых *Longaeviceras stenolobum* и *L. alpha* вид отличается менее высоким поперечным сечением на взрослых оборотах и СВО, меньшей продолжительностью СВО (рис. 1.4.7), более выраженным восходящим развитием умбилика (рис. 1.6.25). Однако по форме умбиликальной воронки, форме оборотов и ребристости на СВО эти виды почти не отличаются (например, табл. 59, фиг. 2-4 и табл. 64, фиг. 2), поэтому рассматриваются в составе одного рода.

3 а м е ч а н и я . По морфологическим признакам раковины вид занимает промежуточное положение между C. (P.) arcticoides и Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). В филолинии Cadoceras (Protolongaeviceras) – Longaeviceras ярко выражен брадигенетический путь развития, при котором морфотип средних оборотов предков переходит у потомков на более поздние обороты.

Распространение. Средний келловей, Зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum* Центральной России, бассейна р. Сысолы.

Материал. 47 экз. из разрезов Европейской России: 25 экз. из разреза Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 2 экз. из обн. у г. Елатьма (р. Ока, Рязанская обл.), 15 экз. из разреза у пос. Ужовка (Нижегородская обл.), 5 экз. из разреза Сухая Песчанка (Оренбургская обл.).

Longaeviceras stenolobum (Keyserling, 1846) emend. Nikitin, 1881

```
Табл. 60, фиг. 1-4; табл. 61, фиг. 1; табл. 64, фиг. 1, 2; табл. 71, фиг. 2
```

Ammonites Tscheffkini var. stenolobus: Keyserling, 1846, s. 330, табл. 20, фиг. 7; табл. 22, фиг. 13, 14 Stephanoceras stenolobum: Nikitin, 1881, s. 121, табл. XII (V), фиг. 28-30

Cadoceras stenolobum: Nikitin, 1885, рис. 7; Бодылевский, 1960, с. 77, табл. 6, фиг. 3; табл. 10, фиг. 1

Cadoceras s. ampl. (ad. lib. Eboraciceras) sysolae grossicus: Романович, 1980, с. 74, табл. 1, фиг. 2, табл. 2 Eboraciceras stenolobum: Меледина, 1977, табл. 19, фиг. 2, 3, табл. 39, фиг. 3, табл. 43, фиг. 3, табл. 46, фиг. 2

Rondiceras stenolobum: Митта, 2000б, табл. 54, фиг. 1-5 Longaeviceras stenolobum: Киселев, 2006, с. 59, табл. 3, фиг. 9-10; табл. 4, фиг. 1-6 Rondiceras stenolobum stenolobum: Репин и др., 2006, с. 98

Лектотип. № 343/46, Горный Музей (Санкт-Петербург), изображен в (Киселев, 2006, табл. 4, фиг. 1, 2). Республика Коми, р. Сысола, с. Вотча. Келловей.

Описание. Раковина диаметром до 150 мм, инволютная, с относительным диаметром умбилика около 15-16% на СВО и до 25% на взрослых оборотах. Морфогенез умбилика происходит по слабовосходящему U-тренду. Поперечное сечением оборотов высокое (до В/Ш = 1,5) на СВО и низкое на взрослых оборотах. СВО хорошо выражена, продолжительностью около 2,5 оборотов, кадиконическая стадия изредка встречается только у тахиморфных экземпляров. Умбиликальная воронка сравнительно широкая (75-80 градусов).

С р а в н е н и е . От *Longaeviceras praestenolobum* вид отличается широким углом умбиликальной воронки (75-80 градусов против 60-66), более высоким поперечным сечением средних и поздних оборотов (**рис. 1.6.26**) и в целом более инволютной раковиной (**рис. 1.6.25**). Наиболее близким видом к описываемому является *L. alpha*, имеющий сходные пропорции поперечного сечения раковины. Основные отличия между ними связаны с динамикой морфогенетических изменений умбилика. У описываемого вида умбилик плавно увеличивет U% на средних и поздних оборотах от 15 до 28%. У *L. alpha* умбилик почти не меняет свой диаметр (промежуточный U%-тренд) и остается одинаково узким — 15-16%. Также *L. stenolobum* обладает несколько менее высокими оборотами на поздних стадиях развития.

Замечания. 1. Понимание морфологии и стратиграфической приуроченности вида разными авторами было долгое время дискуссионным в связи с неоднозначностью представлений о выборе лектотипа. Несмотря на то что В.И. Бодылевским было весьма убедительно показано, что экземп-

Размеры в мм и отношения									
N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш				
Лектотип	123	47	86	23,2	0,54				
-	110,3	42,7	63	22,66	0,67				
-	86,9	42,2	41,1	16	1,02				
-	66,3	32,8	24,3	14,32	1,39				
ЯрГПУ ВС-24 (Вотча)	121	48,5	82,7	27,8	0,58				
-	106	44	61	22,1	0,721				
-	78,2	33,9	32,4	20,46	1,04				

ляр, предложенный Д.Н. Соколовым в качестве лектотипа, не соответствует экземплярам, изображенным Кейзерлингом, образец, предложенный им самим в качестве типа, до сих пор за лектотип не признан (Митта, 2000б). Изучение коллекции Кейзерлинга дало основание полагать, что экземпляр, предложенный Бодылевским (№ 343/46), действительно входил в типовую серию вида. Об этом свидетельствуют следующие обстоятельства:

Экземпляр происходит из разрезов р. Сысолы (вероятно, у с. Вотчи), что подтверждается идентичной формой сохранности и морфологическим сходством с экземплярами, собранными из разрезов. Это соответствует первичному указанию местонахождения Кейзерлинга в его работе и в коллекционной этикетке на разрез у с. Вотча.

Рассматриваемый экземпляр является единственным, с которого могли быть срисованы лопастные линии, изображенные в работе Кейзерлинга. При сравнении рисунков Кейзерлинга с лопастными линями на наружном и внутреннем обороте образца (табл. 60, фиг. 1) наблюдается их значительное морфологическое сходство (табл. 60, фиг. 3, 4). Небольшие отличия в изображениях могут быть объяснены существованием неточностей в рисунке Кейзерлинга.

Вышеприведенных доказательств вполне достаточно, чтобы признать за данным экземпляром статус номенклатурного типа *Longaeviceras stenolobum* и, в соответствии с предложением Бодылевского, рассматривать его как лектотип.

2. По стратиграфическому и морфологическому критериям вид занимает промежуточное положение между *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina и *L. alpha* Kiselev и, вероятно, является связующим филогенетическим звеном между этими видами.

Распространение. Средний келловей, Зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *stenolobum* Европейской России и Северной Сибири.

Материал. 17 экз. из разрезов Европейской России: 10 экз. из обн. у с. Вотча (р. Сысола, респ. Коми), 2 экз. из обн. у г. Елатьмы (р. Ока, Рязанская обл.), 5 экз. из обн. у д. Половчиново (р. Унжа, Костромская обл.).

Longaeviceras alpha Kiselev, 2001

Табл. 59, фиг. 2-4; табл. 72, фиг. 1-3

Longaeviceras alpha: Киселев, 2001a, с. 29, табл. 10, фиг. 1-7 Stenocadoceras multicostatum: Киселев, 2006, табл. 3, фиг. 5-8

Rondiceras stenolobum maksarense: Репин и др., 2006, с. 99, табл. 25, фиг. 1, 2; табл. 28, фиг. 1,5

Голотип — ПИН, экз. 4839/32. Костромская область, Кологривский район, правый берег р. Унжи у д. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, горизонт *posterior*.

О п и с а н и е . Раковина до Д = 150 мм, инволютная на средних и взрослых оборотах. Морфогенез умбилика происходит без заметного изменения относительного диаметра (по промежуточному типу U%-тренда). СВО хорошо выражена и занимает около 3 оборотов – начинается она очень рано

(Д=10-12 мм) и заканчивается поздно (Д=90-100 мм), середина стадии (с наибольшей высотой оборотов) наступает при Д=25-30 мм. (Д = 8-85 мм). Поперечное сечение раковины в области середины СВО заостренно-высокоовальное, после середины стадии высокое платиконическое с высокими боковыми сторонами, округлым вентером и высокой, полого наклонной приумбиликальной площадкой, отграниченной от боковой стороны четким перегибом. Кадиконическая стадия не выражена, взрослые обороты полукадиконические, инволютные, с очень узким умбиликом и широкой и гладкой умбиликальной воронкой. Поперечное сечение взрослых оборотов ромбовидное с высокой, прямой и полого наклоненной приумбиликальной площадкой. Приумбиликальный перегиб острый. Скульптура на ранних и средних оборотах рельефная, состоит из прорзирадиатных ребер, выгибающихся на вентере в виде синуса. Ребристость малодифференцированная, с небольшим количеством тройных ребер и даже с присутствием простых. Незадолго до полукадиконической стадии (Д=70 мм) скульптура полностью исчезает. Последними пропадают вентральные ребра. Точка ветвления не имеет регулярного положения и может располагаться по всей длине боковой стороны.

Размеры	В	M M	И	отношения

N / экз.	Д	В	Ш	U%	В/Ш
ПИН 4839/32, голотип	126	57	83	16,8	0,68
-	118	54	73	16	0,74
-	104	50	58	15,4	0,86
ЯрГПУ 3/43 (Бурдово)	93	44	42	16,1	1,05
-	81	40	37	15,2	1,08
-	-	31	25	-	1,24
ЯрГПУ 3/45 (Бурдово)	27	13	8,8	20	1,47
-	15,8	7,5	5,7	-	1,31

С равнение. Наиболее близким к данному виду следует считать Longaeviceras lahuseni (Bodyl.) (Соколов, 1912, табл.1, фиг. 4 [голотип]) из верхнего келловея; последний рассматривается автором как вероятный потомок L. alpha. Сходство обусловлено общим стилем ребристости (слабая дифференцированность, нерегулярная точка ветвления). Отличия нового вида заметны на поздних стадиях: более узкий пупок и почти гладкие обороты (у голотипа L. lahuseni скульптура полноценно развита еще при Д = 105 мм). От своего вероятного предка Longaeviceras stenolobum (Keyserling) етеми Nikitin (см. выше) описываемый вид отличается более высокими и инволютными оборотами на всех стадиях морфогенеза и сильным наклоном умбиликальной стенки (пВ/ $\Pi = 2,76$ против 2-2,1 у L. stenolobum).

Данный вид напоминает представителей рода *Stenocadoceras* инволютностью и стилем ребристости, однако наличие высокой приумбиликальной площадки с острым приумбиликальным перегибом совершенно не характерно для последних и свидетельствует о принадлежности вида к *Longaeviceras*.

Распространение. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei бассейнов р. Унжи, Сысолы и Печоры.

М а т е р и а л. 30 экз. из разрезов Европейской России: 7 экз. разной сохранности из слоя 2 обн. у д. Бурдово (р. Унжа, Костромская обл.); 15 экз. из переотложенных конкреций слоя 10 обн. у с. Вотча (р. Сысола, респ. Коми); 8 экз. из обн. у д. Одесдино (р. Ижма, респ. Коми).

Род Funiferites Kiselev, Gulyaev et Rogov, 2003

группа Amaltheus funiferus Phill. (pars): Никитин, 1878, с. 109

группа Lamberti (pars): Никитин, 1881, с. 264-272

Cadoceras Fisch. (pars): Никитин, 1884, с. 67-68; 1885, с. 51-52; Spath, 1932, р. 58-64; Сазонов, 1957, с. 100-103

Longaeviceras (pars): Buckman, 1918, p. xiv.

Chamoussetia (pars): Douville, 1912, p. 19-23; Сазонов, 1965, с. 36-38; Callomon, Wright, 1989, p. 803

Chamoussetia (Platychamoussetia) (pars): Репин, 2002, с. 35-36

Cadoceratinae indet. (gen. nov.?): Митта, 2000б, с. 59-60

Funiferites: Киселев и др., 2003, с. 223; Howarth, 2017, р. 73; Kiselev, Rogov, 2018, р. 118

Типовой вид — *Ammonites funiferus* Phillips, 1829 (Phillips, 1829 табл. 6, фиг. 23). Лектотип (OUM J 16381) из коллекции Филлипса изображен в работе (Callomon, Wright, 1989, табл. 92, фиг. 4); Англия, Hackness Rock, верхний келловей, зона Athleta.

Описание. Взрослые и сенильные обороты дискоконические или оксиконические, средние – кадиконические или дискоконические. У ранних представителей рода сечение оборотов широкое или изометрическое с округлым вентером, у поздних – высокоовальное, субтреугольное или килеватое. Взрослая раковина гладкая, скульптура присутствует только на ранних и средних оборотах. Ребра синусоидально изогнуты, с выгибом на вентере. С возрастом скульптура сглаживается, начиная с боковых сторон, и дольше всего сохраняется на вентере, особенно у килеватых форм.

С равнение. Морфотип *Funiferites*, который в наибольшей мере выражен у *F. funiferus*, трижды независимо появлялся в ходе эволюции кардиоцератид (байос – кимеридж): в раннем келловее (фаза Koenigi) – род *Chamoussetia*, в позднем келловее (фаза Athleta) – *Funiferites*, и в раннемсреднем оксфорде – род *Cardioceras*. Непосредственные филетические переходы между этими группами никогда не отмечались, а морфологическое сходство между ними следует рассматривать как проявление параллелизмов и итеративной эволюции у кадоцератин. Поэтому разбор различий между этими таксонами представляется излишним.

Наибольшие трудности возникают при разграничении *Funiferites* и предковых кадоцератин рондицерасовой филемы *Cadoceras* s. str. Основное отличие между этими группами заключается в разном типе морфогенеза: у *Cadoceras* s. str. разница между ранней предкадоцерасовой и взрослой кадоцерасовой стадиями (по Иванов, 1960) очень резкая. На средних оборотах (предкадоцерасовая стадия или стадия высоких оборотов) высота оборотов максимальная в морфогенезе, после чего она плавно снижается до изометрического и потом низкого поперечного сечения (кадоцерасовая стадия). Это хорошо видно на примере *C. sokolovi* (рис. 1.6.27-28): изменение пропорций образует тренд с высоким коэффициентом корреляции (0,87). У *Funiferites* пропорции оборотов не меняются в морфогенезе (коэффициент корреляции находится в пределах 0,0095-0,23) – тип морфогенеза противоположный, по сравнению с предковыми кадоцерасами.

Состав. 3 вида: типовой вид, *F. patruus* (Eichwald) и *F. allae* (Kiselev).

Замечания. Ю.С. Репин (2002) выделил новый подрод *Chamoussetia* (*Platychamoussetia*), в состав которого он поместил два вида: *С. (Р.) dertevi* Repin (типовой вид) и *F. funiferus* (Phillips). Непосредственное изучение нами голотипа *С. (Р.) dertevi* (музей ВНИГРИ, № 859/42, изображен в [ibid, с. 36, рис. 1]) показало, что он происходит не с р. Адъзьвы, как указывает автор вида, а с р. Печоры из эрратического валуна и не имеет точной привязки. Идентичные по матриксу и сохранности ископаемых конкреций с *Chamoussetia chamousseti* (Orb.) нередко встречаются в четвертичных отложениях, обнажающихся по правому берегу среднего течения р. Печоры. Голотип *С. (Р.) dertevi* относится к уплощенной морфе *С. chamousseti*, что подтверждается и наличием отпечатка микроконха этого вида — *Pseudocadoceras boreale* (Buckm.) на жилой камере образца. Таким образом, таксон *Platychamoussetia* следует считать младшим синонимом рода *Chamoussetia*.

Распространение. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт Grossouvrei – верхний келловей, зона Athleta Европейской России; зона Athleta Англии, Франции, Германии, Литвы.

Funiferites allae (Kiselev, 1999) Funiferites allae allae (Kiselev, 1999)

Табл. 77, фиг. 1-3, табл. 78, фиг. 1,2

Eboraciceras sp. nov.: Ротките, 1987, с. 17, табл. IV, фиг. 6 Cadoceras allae: Киселев, 1999, с. 96, табл. 3, фиг. 1-3, 9,8 (только) Funiferites allae allae: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 1-3; pl. 6, fig. 1, 2 Размеры в мм и отношения

Голотип. Экземпляр ЯрГПУ № 7/1; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-I» слой 7 (нижняя часть); средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

Описание. Конечный диаметр раковины неизвестен. Обороты инволютные, вздутые. Wh/Wb редко превышает единицу, в основном при Д=30-35 мм. Стадия высоких оборотов, с rH=1 в начале и конце стадии, наступает при Д=20-30 мм. Конец этой стадии отмечается при Д=35-55 мм. На этой стадии поперечное сечение имеет характерную субквадратно-овальную форму: умбиликальные стенки низкие и отвесные, с округлым, но крутым перегибом; боковые стороны плоские и совершенно параллельные плоскости спирали, занимают примерно чуть больше половины боковой высоты оборота и переходят с округлым перегибом в широкую вентральную сторону. Вентральное заострение отсутствует. Подобная форма поперечного сечения сохраняется довольно долго, до Д=50 мм, при этом боковые стороны постепенно вытесняются вентральной стороной, соединяющейся с умбиликальным перегибом.

Скульптура выражена слабо, начинается сравнительно поздно (Д=10-12 мм) и заканчивается сравнительно рано (Д=35-40 мм), состоит из низких, однообразных по высоте ребер. Последние очень хорошо дифференцированы (коэффициент ветвления 2,57-3,1), простые ребра отсутствуют, доминируют трехраздельные ребра. Ребра прорзирадиатные, со слабым наклоном, имеют синусоидальную форму. Оба синуса, боковой и вентральный, имеют сильный выгиб в сторону устья. Вершина бокового синуса находится в точке ветвления ребер, в нижней трети высоты оборота. Вентральный синус острый и временами создает впечатление ложной заостренности вентера. С возрастом все элементы скульптуры исчезают синхронно или с некоторым запаздыванием вентральных ребер. Линии нарастания на поздних оборотах также имеют синусообразную форму.

Сравнение. Главное отличие данного подвида от стратиграфически предшествующего ему

	Д	В	Ш	У	В/ Ш	U%
7/1 голотип	64,3	33,4	46,5	14,1	0,7	22,02
7/2 паратип	50,8	24,5	25,7	10,4	0,9	20,58
7/9	20,3	9,1	9,31	5,02	0,98	24,77
M:7/315	53	23,6	33,4	8,5	0,7	16,03
M/42	49,7	24	25	8,2	0,96	16,49
M/42	37,4	19	18,2	6,6	1,04	17,64
MII.7.6	70,2	36	40,3	14,6	0,89	20,79
МЦ:7-6	54,6	26,5	30	11,1	0,88	20,33
MII.7 5	70,4	35	42,4	11,05	0,82	15,69
МЦ:7-5	54,1	31,2	29,5	9	1,05	16,63
MII.7.7	50,2	24,2	28,2	9,4	0,86	18,72
МЦ:7-7	40,2	19,4	21,2	8	0,9	19,9
MII.7 10	37,5	17,5	17	8	1,03	21,33
МЦ:7-10	27,4	13	12,4	6,15	1,05	22,44
A125	33,2	15,6	15	6	1,04	18,07
A127	28,3	14	12,5	5,5	1,12	19,43
MII.7 0	21	10,3	8,7	4,2	1,18	20
МЦ:7-8	29,6	14,4	14,3	5,6	1,01	18,92
MK319	20	9	10,6	5,2	0,85	26
MIK319	15,5	7,2	7,7	4,3	0,9	27,74
3H530	21,3	9,7	10,4	5	0,93	23,47
M:7-20	17,4	8,3	8,2	3,5	1,012	20,11
M.360	16	6,8	7,5	3	0,9	18,75
	37,4	19,1	15,2	6,7	1,25	17,91
M. 300	32,2	15,6	12,7	5,6	1,22	17,39
	23,2	10,7	9	4,3	1,18	18,53

близкого вида *Cadoceras proniense* Sasonov и его викарирующего аналога *C. wosnessenskii* (Grew.) – отсутствие кадиконической стадии на взрослых оборотах и заметная синусоидальная изогнутость скульптуры на средних оборотах. Поперечное сечение на средних оборотах может быть близким, но среднестатистически оно более высокое (**рис. 1.6.28**). Гомеоморфным аналогом данного подвида на стадии высоких оборотов (предкадоцерасовая стадия) или в начале кадоцерасовой стадии является нижнекелловейский (подзона Enodatum) вид *C. (Rondiceras) tscheffkini* (Orbigny). По общим пропорциям раковины и выраженности скульптуры они могут быть почти неотличимы на средних оборотах. Описываемый подвид на той же стадии отличается заметной синусоидальной изогнутостью ребер.

Распространение. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei – верхний келловей, подзона Phaeinum центральных областей Европейской России и Литвы (Попеляны).

Материал. 32 экз. из разрезов Европейской России: 31 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл.); 1 экз. из обн. у Москва-Сити (Москва).

Funiferites allae compressus Kiselev, 2018

Табл. 77, фиг. 4-6

Cadoceras allae: Киселев, 1999 с. 96, табл. 3, фиг. 4-7 (только) "*Ammonites" patruus* (pars): Митта, 20006, табл. 55, фиг. 2,3,9 *Funiferites allae compressum*: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 4-6

Голотип. Экземпляр ЯрГПУ № МЦ:7-1; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-I», слой 7 (средняя часть); верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae (нижняя часть).

Описание. Максимальный диаметр раковины измерен перед началом финального разворота спирали у единственного экземпляра (колл. ГБОУ МДЭБЦ) и равен 128 мм. Реконструированный конечный диаметр раковины (на КЖК) составляет около 205 мм. Обороты полуинволютные, дискоконические. Поперечное сечение оборота высокое, редко бывает изометрическим и никогда не бывает низким на средних и взрослых оборотах. Стадия высоких оборотов растянута и наступает при Д=10-15 мм, заканчивается до Д=70 мм или не заканчивается вообще. На этой стадии поперечное сечение имеет характерную субтреугольно-овальную форму: умбиликальные стенки низкие и отвесные, со слегка округленным перегибом; боковые стороны наклоненные, высокие, плавно переходя-

Размеры в мм и отношения

	Д	В	Ш	У	В/ Ш	U%
7/8	32,6	16,25	12,94	6,13	1,25	18,8
2/20	37	18,6	15,2	7	1,22	18,9
M:7-10	40,5	20	15,5	9,5	1,29	23,4
A34	46,2	23,5	17,4	5,7	1,35	12,3
A34	37	19	14,1	5,1	1,34	13,7
МЦ:7-2	71,5	37	37	10,2	1	14,26
МЦ:7-1 голотип	70	35,2	31,5	9,3	1,11	13,28
міц./-і голотин	52,4	27	22	7,8	1,22	14,88
МЦ:7-4	46,2	24,15	19,6	7,5	1,23	16,23
МПЦ. / -4	36,2	19	14,3	6,25	1,32	17,26
МЦ:7-11	45,4	23,5	20,1	7,4	1,16	16,29
МПЦ. /-11	34,6	18,2	14,5	6,3	1,25	18,21
МЦ:8-3	60	31,1	23,6	8,7	1,31	14,5
МЦ.6-3	43,5	21,6	16,3	7,4	1,32	17,01
M550	15,2	6,6	6,3	3,5	1,04	23,02
МЦ467	24,6	11,3	10	5	1,13	20,32
B285	35,5	18	14	5,5	1,28	15,49
D203	26,5	13,3	10,3	5,2	1,29	19,62

щие в округлую вентральную сторону. Вентральное заострение отсутствует. Подобная форма поперечного сечения сохраняется на всех стадиях морфогенеза.

Скульптура, как и у номинального подвида.

С р а в н е н и е . От номинального хроноподвида отличается более высокими оборотами на всех стадиях морфогенеза. По сравнению с другими фуниферитесами (*F. patruus* (Eichwald) и *F. funiferus* (Phillips)) у данного подвида поперечное сечение, наборот, существенно ниже (**puc. 1.6.27-28**).

Хроноподвиды $F.\ allae$, отличающиеся по степени бокового уплощения раковины, напоминают морфы среднекелловейского вида Cadoceras (Rondiceras) milaschevici (Nikitin) — $C.\ (R.)$ milaschevici morpha milaschevici (с низким поперечным сечением) и $C.\ (R.)$ milaschevici morpha compressus (Nikitin) (с более уплощенной с боков раковиной). Первая морфа близка $F.\ allae$ s. str., а вторая — $F.\ allae$ compressus. Это сходство является несомненным проявлением параллелизма, тем не менее оно бывает настолько велико при одном и том же диаметре раковины, что может привести к ошибочной диагностике. Главное отличие упомянутых видов — наличие или отсутствие в морфогенезе кадиконической стадии: у Funiferites она не наблюдается, в то время как у $C.\ (Rondiceras)$ она есть. На стадии высоких оборотов $C.\ (R.)$ milaschevici отличается редукцией скульптуры на боковых сторонах или на всей раковине, что не характерно для Funiferites.

Гомеоморфными аналогами *F. allae compressus* также являются большинство видов рода *Stenocadoceras* (Imlay). Несомненно, что описываемый подвид является одним из нескольких среднерусских викариатов этого арктического рода. Сходство между ними иногда настолько велико по общему ходу морфогенеза (отсутствие кадиконической стадии) и форме раковины (высокое субпрямоугольное или субтреугольное поперечное сечение с округлым, не приостренным, вентером), что отличить их почти невозможно. Особенно сильное сходство наблюдается с видами, для которых характерна малорельефная скульптура на средних оборотах, например таких, как *S. multicostatum* (Imlay) (Imlay, 1953b, pl. 44, f. 1-16). Главное отличие *F. allae compressus* состоит в синусоидально изогнутой форме ребер, в то время как у всех *Stenocadoceras* они серповидно-прорзирадиатные. Стенокадоидный морфотип не раз возникал в келловее в разных группах (*Cadochamoussetia*, *Cadoceras* (*Rondiceras*), *Longaeviceras*, *Stenocadoceras* и *Funiferites*), заполняя собственную адаптивную зону в разных палеобиогеографических областях.

Распространение. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae (нижняя часть) центральных областей Европейской России.

Материал. 15 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл).

Funiferites patruus (Eichwald, 1868) emend. (Nikitin, 1885)

Табл. 77, фиг. 7-10; табл. 78, фиг. 9

Ammonites patruus: Eichwald, 1865-68, с. 1061, табл. 34, фиг. 6 *Cadoceras patruum*: Nikitin, 1885, с. 60, табл. (XI)XIII, фиг. 59, 60

Cadoceras (Cadoceras) patruum: Киселев, 1999, с. 97, табл. 3, фиг. 10-12; табл. 4, фиг. 1-5

"Ammonites" patruus (pars): Митта, 2000б, с. 60-61, табл. 55, фиг. 1, 4-8; табл. 56, фиг. 1,2; табл. 57, фиг. 1

Funiferites patruus: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 7-10

Лектотип — экземпляр, изображенный Эйхвальдом (Eichwald, 1865-68, табл. 34, фиг. 6). Верхний келловей Центральной России (д. Кольцово, Тверская обл.).

Описание. Конечный диаметр раковины достоверно неизвестен. В нашем распоряжении имеется только один образец с фрагментом конечной жилой камеры, реконструированным диаметр которой составляет 178 мм. Соответственно, конечный диаметр на КЖК может достигать до 200 мм. Обороты весьма инволютные на средних и поздних стадиях морфогенеза. Наибольший диаметр умбилика наблюдается на ранних оборотах и постепенно он уменьшается до самых низких значений. Поперечное сечение оборотов высокое, начиная с самых ранних стадий. В/Ш равно 1 уже при Д=7 -10 мм, и в дальнейшем повышается. Форма поперечного сечения на ранних и средних оборотах субпрямоугольная с низкой и крутой умбиликальной стенкой, на поздних — субтреугольная килеватая, при этом умбиликальная стенка становится более пологой и округлой.

Скульптура полностью развита при Д=20-30 мм, после чего пропадает на умбиликальном перегибе, затем на боковых сторонах и при Д=80-100 мм исчезает на вентральной стороне, после чего

раковина становится полностью гладкой. Ребристость очень дифференцирована: двухраздельные ребра почти отсутствуют, преобладают трех- и четырехраздельные ребра. Коэффициент ветвления составляет 2,6-2,8. Двураздельные ребра преобладают только при Д=10-15 мм. Ребра низкие, прорзирадиатные. Форма ребер на всех оборотах почти прямая, с еле заметным синусоидальным изгибом, состоящим из бокового и вентрального выгиба.

Размеры	В	M M	И	отношения
---------	---	-----	---	-----------

	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%
M:7/890	46,4	23,6	16	6,3	1,47	13,57
MII 1/405	36,6	18,2	14	6,2	1,3	16,93
МЦ-1/485	27,4	13,3	10,2	4,4	1,30	16,05
МЦ-1/480	38,4	18,1	15,2	7,1	1,19	18,48
МЦ-1/480	28	18	10,3	6	1,74	21,42
MΓ/2-5	72,3	38,4	25	8,5	1,53	11,75
MII /2-3	52,3	27,5	18,2	7,7	1,51	14,72
MII.0 2	52,5	28	17,2	7,5	1,62	14,28
МЦ:8-2	39	21,3	12,25	6,4	1,73	16,41
MII.0 1	54,2	28,5	21	8,3	1,35	15,31
МЦ:8-1	43,1	22	16,3	7,4	1,34	17,16
A26	32,1	16,2	12	5,6	1,35	17,44
M.7 12	31,1	15,5	10,5	6	1,47	19,29
M:7-13	22,3	11	8	5	1,37	22,42
A149	18,5	9,3	6,2	3,4	1,5	18,37
B630	17,5	9,3	6,3	3,1	1,47	17,71

С р а в н е н и е . От *F. allae compressus* данный вид отличается на всех стадиях морфогенеза выпрямленной скульптурой, более высокими и инволютными оборотами. Аналогичным образом, а также более дифференцированной скульптурой на всех стадиях морфогенеза и синусоидальной изогнутостью ребер, он отличается от *Stenocadoceras*.

Замечания. Лектотип (Митта, 2000б, табл. 55, фиг. 1) и паралектотип (ibid., табл. 55, фиг. 1) кардинально различаются по пропорциям поперечного сечения: паралектотип, отвечающий взрослой стадии морфогенеза, характеризуется В/Ш = 1,08, что совсем не характерно для данного вида. При В=54 мм у паралектотипа (фрагмент оборота) его реконструированный (по регрессионной формуле Д=1,9943В-1,3173) диаметр составляет 106,3 мм. Указанная пропорция поперечного сечения при данном диаметре не входит в диапазон изменчивости *F. patruus* и отвечает взрослым оборотам лишь *F. allae compressus* (рис. 1.6.28). Поэтому паралектотип вида, а также несколько образцов изображенным в работе Митта (2000б) (см. выше), нами включено в синонимику *F. allae compressus*.

Распространение. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae (верхняя часть) центральных областей Европейской России (Рязанская, Московская, Тверская и Костромская обл.).

Материал. 27 экз. из разрезов Европейской России: 21 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл.), 2 экз. из обн у пос. Алпатьево (Московская обл.); 4 экз. из обн. у д. Бурдово (р. Унжа, Костромская обл.).

Подрод Eichwaldiceras Buckman, 1920 Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev, 2018

Табл. 81, фиг. 1-5

Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium: Kiselev, Rogov, 2018, p. 126, pl. 9, fig. 1-5

Голотип. Экземпляр ЯрГПУ № М7-54; Рязанская область, г. Михайлов, разрез «Михайловцемент-I», слой 7 (нижняя часть); средний келловей, подзона Grossouvrei.

Описание. Конечный диаметр раковины неизвестен. Обороты полуинволютные или полуэволютные. Поперечное сечение оборота низкое и никогда не бывает изометрическим в морфогенезе. Стадия высоких оборотов отсутствует. Форма поперечного сечения округлая широкоовальная,

умбиликальные стенки пологие, с округленным перегибом; вентральная сторона широкая и округлая. В морфогенезе какие-либо явные тенденции изменения формы раковины не наблюдаются.

Ребра резко рурзирадиатные, плавно переходящие через вентральную сторону без синусоидальных изгибов. Коэффициент ветвления высокий, обусловлен чередованием двойных и тройных вторичных ребер, приблизительно в равном соотношении. Точка ветвления совпадает с местом рурзирадиатного изгиба ребер.

Размеры в мм и отношения

			Параметры скульптуры					
	Д	В	Ш	У	В/Ш	U%	пР	КВ
М7-54 голотип	33,1	15,2	21,31	8,03	0,71	24,27	20	2,5
М7-55 паратип	28,4	13,2	14,4	7,2	0,92	25,35	15	2,54
М7-56 паратип	20,2	8,97	11,2	5,6	0,8	28	20	2,56
МН-155/1паратип	14,6	6,2	6,7	4,2	0,92	28,76	17	1,87
М7-57 паратип	19,4	7,64	9,36	5,92	0,82	30,5	16	2,8
М-155 паратип	19,2	8	8,45	6,2	0,94	32,29	16	2,37
МГ/2-13 паратип	19,15	7	8,8	5,6	0,79	29,2	17	2,54
PC-1	33,06	15,42	22,45	9,86	0,69	29,82	19	2,87
PC-2	27,7	12,02	14,33	7,95	0,84	28,6	21	2,76
PC-3	22,65	8,7	9,32	8,08	0,93	35,69	23	2,05
PC-4	30	10,1	12,03	11,27	0,84	37,56	17	2,23

Изменчивость. Внутри популяции наблюдается неотчетливая тенденция дифференциации вида на две формы: редкоребристые (пР=15-17), с более грубыми и рельефными ребрами, и часторебристые (пР=19-23), со сглаженными ребрами. Некоторые редкоребристые экземпляры при небольшом диаметре раковины имеют определенное сходство с микроконхами, однако наличие промежуточных форм между ними и явными макроконховыми экземплярами не позволяет отделять микроконхи от всей выборки. Отсутствие конечных жилых камер, обусловленное особенностью сохранности раковин в разрезах у г. Михайлов, также затрудняет выделение морфологических групп. Стратиграфическое распределение редко- и часторебристых вариететов тоже неотчетливо, тем не менее можно отметить, что часторебристые формы, к которым относится голотип вида, более характерны для среднего келловея (подзона Grossouvrei), в то время как редкоребристые – для верхнего (подзона Proniae).

C равнение. Основные различия между видами C. (Eichwaldiceras) состоят в неодинаковой плотности ребристости (рис. 1.7.13). Увеличение плотности ребер происходит на протяжение среднего-позднего келловея от редкоребристых C. (E.) carinatiforme до C. (E.) carinatum. В целом описываемый вид занимает промежуточную позицию как стратиграфически, так и филогенетически между этими видами, что отражено в его названии.

Также от близких видов – типового C. (E.) carinatum (Eichwald) (Eichwald, 1868, табл. XXXIV, фиг. 8) и C. (E.) grande (Arkell) (Douville, 1912, табл. IV, фиг. 56-58), распространенных стратиграфически выше, в зоне Lamberti, описываемый вид отличается отсутствием синусоидального (каринатного) изгиба ребер на вентере и высоким коэффициентом ветвления. Наиболее близок к C. (E.) intermedium стратиграфически (подзона Obductum) и филогенетически предшествующий ему C. (E.) carinatiforme Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 1-5), который отличается от него низким поперечным сечением на всех оборотах и более редкими первичными ребрами.

Замечание. Включение описываемого вида, как и более древнего *C. carinatiforme*, в состав *Eichwaldiceras* носит в определенной степени искусственный характер. Вполне возможно, что рурзикостатный кадиконический морфотип возникал в келловее итеративно несколько раз.

Распространение. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei – верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae Рязанской области.

Материал. 7 экз. из обн. карьера Михайловцемент (г. Михайлов, Рязанская обл.).

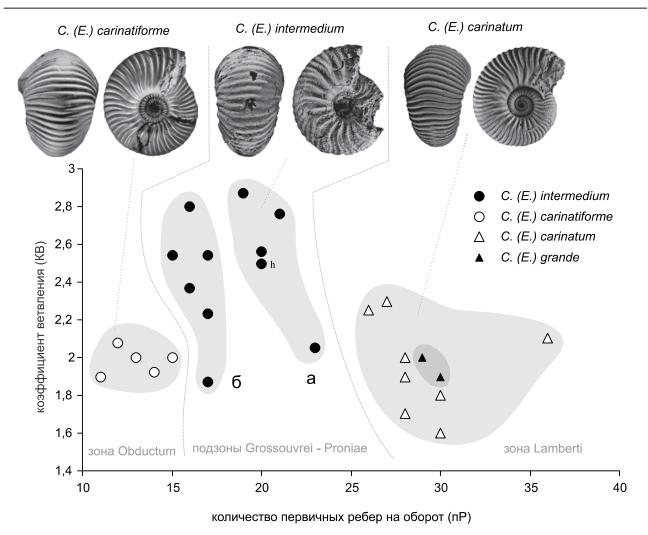


Рис. 1.7.13. Распределение 4 видов *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) по признакам скульптуры. На фотоизображениях показаны следующие образцы: *C.* (*E.*) carinatiforme Kiselev – голотип: экз. ЯрГПУ 3/37, р. Унжа, д. Половчиново (Костромская обл.), подзона Obductum, Д=35 мм; *C.* (*E.*) intermedium Kiselev – голотип, экз. ЯрГПУ № М7-54; разрез «Михайловцемент-І», слой 7 (нижняя часть), подзона Grossouvrei, Д=33,1 мм; *C.* (*E.*) carinatum (Eichwald) – экз. ЯрГПУ D1-70, Разрез «Дубки» (Саратовская область), слой 1 (+30 см), биогоризонт henrici, Д = 34 мм (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

Подсемейство QUENSTEDTOCERATINAE Meledina, 1977 Род Lamberticeras Buckman, 1920

Типовой вид: *Ammonites lamberti* Sowerby (Sowerby, 1821, с. 73, табл. 242, фиг. 1-3). Верхний келловей Англии.

Описание. Раковина с терминальным размером до 25 см, платиконическая или дискоконическая на средних и поздних оборотах, умеренно инволютная или инволютная, реже полуэволютная. Максимальная высота поперечного сечения наблюдается на средних оборотах (В/Ш всегда превышает 1 и достигает 1,5), на поздних оборотах поперечное сечение остается высоким или становится изометрическим (В/Ш = 1) и редко низким (В/Ш < 1). Кадиконическая стадия отсутствует. Ребра прорзирадиатные, серповидно изогнутые. Двуветвистые ребра чередуются с простыми и вставными в разном соотношении. На средних оборотах ребра соединяются на вентральной стороне и образуют тупой киль. На взрослых оборотах килеватость отсутствует и вентральная сторона округлая.

Видовой состав: Lamberticeras lamberti (Sow.); L. henrici (Douv.) (Douville, 1912, с. 55, табл. 4, фиг. 34-37), L. praelamberti (Douv.) (Douville, 1912, с. 57, табл. 4, фиг. 39-42), L. gregarium (Leckenby) (Висктап, 1918, табл. 117b); L. pseudolamberti (Sintzow) (Лагузен, 1883, табл. 4, фиг. 4) (= Q. irinae Sasonov [Сазонов, 1957, табл. 10, фиг. 1]).

Замечания. Виды, отнесенные здесь к *Lamberticeras*, обычно рассматриваются как характерные представители рода *Quenstedtoceras*, однако использование *Quenstedtoceras* (в традиционном понимании) в практике таксономических определений осложняется из-за сложившихся противоречий номенклатурного характера. Последовательность накопления этих противоречий совпадает с появлением нижеследующих номенклатурных инноваций:

- **1821**. Выделение видов *Ammonites lamberti* (Sowerby, 1821, с. 73, табл. 242, фиг. 1-3) и *Amm. leachi* (ibid., с. 73, табл. 242, фиг. 4).
- **1877**. Выделение рода *Quenstedtoceras* (как *Quenstedioceras* Hyatt, 1877, с. 390) без описания, но с указанием единственного вида Q. leachi.
- **1881**. Выделение «группы Lamberti» в роде *Amaltheus* (Никитин, 1881, с. 264), к которой отнесены виды *Amaltheus lamberti* (Sow.), *A. leachi* (Sow.) (non *Q. leachi* (Sow.) sensu Arkell, 1939 Никитиным (1881, табл. 1, фиг. 5, 6) изображены исключительно макроконхи, *A. sutherlandiae* (Murch.), *A. rybiskianus* Nik. и *A. mologae* Nik.
- **1884**. Первый диагноз рода *Quenstedtoceras* (как *Quenstedioceras* С.Н. Никитин,1884, с. 58) с написанием "*Quenstedioceras* nov. gen.".
 - **1886**. С.Н. Никитин (1886) впервые использовал написание Quenstedticeras для Quenstedioceras.
 - **1889**. Pompeckj (1889) предложил использовать название Quenstedtoceras для Quenstedioceras.
 - 1900. Хайат (Hyatt, 1900) согласился с заменой Quenstedioceras на Quenstedtoceras.
- **1918**. Обозначение типового вида рода *Quenstedtoceras* С. Бакменом (Buckman, 1918, р. хі), предложившим в качестве типа *Q. leachi* (Sow.): "Genus, Quenstedtoceras, Hyatt, 1876: Type, *Q. leachii*, Hyatt (*Am. leachi*, J. Sowerby, Min. Conch., Aug. 1819, ccxlii, f. 4)". К этому роду он относит и выделенный им вид *Q. williamsoni* Buckman, 1918 (pl. 118b).
- **1918**. Выделение рода *Vertumniceras* (Buckman, 1918, р. 14) с типовым видом *Am. vertumnus* (голотип: Leckenby, 1859, pl. I, fig. 3, Buckman, 1918, pl. CXVIa,b,c).
- **1920**. Выделение рода *Lamberticeras* с подробным диагнозом и обозначением типового вида *L. lamberti* (Buckman, 1920, p. 14-15, pl. 154): «Lamberticeras, g. n. Genoholotype, *L. lamberti*, J. Sowerby sp. a topotype so identified, in Mr. Tutcher's Coll. (Pl. CLIV)».
- **1920**. Выделение рода *Bourkelamberticeras* (Buckman, 1920, p. 17, pl. 154): «Bourkelamberticeras instead of *Lamberticeras* the species was named after Aylmer Bourke Lambert (J. Sow. Ill, 73)».
- 1937. Первое использование названия Bourkelamberticeras в качестве подрода Quenstedtoceras (Maire, 1937). В составе рода указаны 5 видов и 11 вариаций: Q. (Bourkelamberticeras) intermissum Висктап; Q. (B.) intermissum var. orbis nov.; Q. (B.) intermissum var. armata nov.; Q. (B.) intermissum var. subftexicostatum Sintzow. nom mut.; Q. (B.) Roberti nov.; Q. (B.) fiexicostatum Phillips; Q. (B.) flexicostatum var. Orbignyi nom. mut.; Q. (B.) flexicostatum var. Zieteni nom. mut., Q. (B.) praelamberti Douville; Q. (B.) lamberti (Sow.); Q. (B.) lamberti var. macer. nom. mut.; Q. (B.) lamberti var. Quenstedti nom. mut.; Q. (B.) lamberti var. pseudo-Mariae nom. mut.; Q. (B.) lamberti var. Bertrandi Petitclerc nom. mut.
- 1939. Обозначение неотипа для Quenstedtoceras leachi (Sow.), типового вида рода Quenstedtoceras У. Аркеллом (Arkell, 1939, р. 168, рl. X, fig. 5). Морфологические особенности неотипа полностью отвечают диагнозу рода Vertumniceras Buckman, 1918. По этой причине Аркелл род Vertumniceras рассматривает как младший синоним рода Quenstedtoceras. В этой же работе Аркелл применяет название Bourkelamberticeras в качестве подрода Quenstedtoceras.
- **1949.** Первое указание на двойное авторство рода *Quenstedtoceras* в виде "*Quenstedticeras* Hyatt, 1977, emend Nikitin, 1884" (Крымгольц, 1949, с. 200).
- **1955.** Добавление в "Official list of generic names in zoology" рода *Lamberticeras*: «*Lamberticeras* Buckman (S.), 1920 (gender: neuter) (type species, by original designation: Ammonites lamberti Sowerby (J.), 1819)» (ICZN, 1955, opinion 324j, p. 230).

1957. Использование названия *Lamberticeras* в качестве подрода *Quenstedtoceras* в Treatise (Arkell et al., 1957, р. L304). При этом название *Bourkelamberticeras* рассматривается в качестве объективного синонима. Этот же подход используется и в новой версии Treatise (Howarth, 2017).

1958. Обозначение *Ammonites lamberti* (Sowerby) в качестве типа рода *Quenstedtoceras* (с написанием рода *Quenstedticeras*) в (Крымгольц и др., 1958, с. 79). При этом род *Vertumniceras* рассматривался как младший синоним рода *Quenstedtoceras*.

1977. Подтверждение *Ammonites lamberti* (Sowerby) в качестве типа рода *Quenstedtoceras* С.В.Мелединой (1977, с. 9-18). Соответственно, названия *Lamberticeras* и *Bourkelamberticeras* рассматриваются как невалидные, а род *Vertumniceras* как валидный. Это решение основано на изучении работ С.Н. Никитина (1881, 1884), в которых дано первое описание рода *Quenstedtoceras* и обозначение типового вида.

Основные противоречия в диагностике рода *Quenstedtoceras* связаны выбором типового вида. Исторически сложилось два различных варианта решения этой проблемы, один из них разработан британскими, второй русскими специалистами:

Первый вариант (Buckman, 1918, Arkell, 1939): типом рода по монотипии является *Amm. leachi* (Sowerby) и, соответственно, род *Quenstedtoceras* является старшим синонимом рода *Vertumniceras* Вискman. В качестве неотипа *Q. leachi У.* Аркеллом выбран микроконх, поэтому, *Quenstedtoceras* s. str. должен рассматриваться как микроконховый таксон. Этой версии номенклатуры рода придерживался также H.T.Сазонов (1965).

Второй вариант (Никитин, 1881, 1884; Крымгольц, 1949; Меледина,1977): типом рода является *Amm. lamberti* (Sowerby) – макроконх, поэтому *Quenstedtoceras* s. str. является макроконховым таксоном, а названия *Lamberticeras* и *Bourkelamberticeras* следует считать младшими синономами.

Наиболее оптимальным решением рассмотренной проблемы было бы использование номенклатурного подхода на основе диагноза *Quenstedtoceras*, предложенного С.Н. Никитиным. Это позволило бы сократить часть избыточных таксонов с сомнительной номенклатурой и сохранить микроконховый род *Vertumniceras*. Однако, род *Quenstedtoceras* с типовым видом *Amm. leachi* (Sowerby) обладает всеми признаками пригодности по правилам ICZN. На действие Никитина не распространяется правило первого ревизующего (ICZN, статья 24), поскольку при выделении рода А.Хайет дал указание на название видовой группы (ibid., статья 12(b)(5), поясняющая слово «указание» для названий, опубликованных до 1931 г.). После выделения неотипа *Q. leachi* понимание этого вида утеряло двусмысленность и в узком смысле род *Quenstedtoceras* следует понимать как микроконховый.

При таком подходе возникают сложности в связи с выбором родового названия для аммонитов группы Amm. lamberti из двух наименований: Lamberticeras и Bourkelamberticeras. Выше показано, что путаница в этом вопросе была заложена автором этих родов С. Бакменом, который в марте 1920 г. выделил род Lamberticeras, в июне того же года предложил отказаться от его названия и заменить на Bourkelamberticeras. Это решение Бакмена привело к тому, что оба названия стали неустойчивыми в употреблении. Так, У. Аркелл (Arkell, 1939) первоначально использовал название Bourkelamberticeras. Это название использовалось также В. Мэром (Maire, 1937), Дж. Ширардином (Schirardin, 1958) и Н.Т.Сазоновым (1965). Позднее Аркелл заменил его на Lamberticeras (Arkell et al., 1957). Оно было закреплено как валидное решением международной комиссии по зоологической номенклатуре (ICZN, 1955, opinion 324-j). В предварительном добавлении в официальный лист родовых наименований У. Аркелл (Arkell, 1951, p. 225) мотивировал свое решение следующим образом: «The name Lamberticeras was first published as a nomen nudum by Kilian in 1910 (Lethaea geognostica. Z (No. 1) (Lief. 2): 194). Possessing no status in zoological nomenclature, the name *Lamberticeras* Kilian, 1910, does not invalidate the later name Lamberticeras Buckman, 1920. On erroneous information that the opposite was the case Buckman (1920, Type Ammonites 3:17) renamed his genus Bourkelamberticeras. Both the nomen nudum Lamberticeras Kilian, 1910, and the junior objective synonym Bourkelamberticeras Buckman (S.), 1920, should now be relegated to the Official Index of Rejected and Invalid Generic Names in Zoology».

Заключение по части 1

Совершенствование систематики кардиоцератид, важнейшей в стратиграфическом отношении группы аммонитов Панбореальной надобласти, может быть осуществлено только после распознавания параллелизмов и параллельных филогенетических линий – основной проблемы в систематике семейства, которая приводит не только к таксономическим, но и к серьезным стратиграфическим ошибкам. Для решения этой проблемы необходимо использование тонких методов изучения морфогенеза на обязательной морфометрической основе, что позволяет выявить наиболее существенные признаки, имеющие высокое таксономическое, а в отдельных случаях и стратиграфическое значение. К ним относятся, в первую очередь, морфогенетические признаки основного звена эволюции всего семейства (особенности стадии высоких оборотов), соотношение которых изменялось в целом синхронно (как минимум в масштабе фазы) в различных филолиниях, в том числе и параллельно развивавшихся в разных регионах. Высокое таксономическое значение для демаркации таксонов родового и подродового ранга имеет тип морфогенеза ведущих морфологических признаков раковины, в первую очередь умбилика и пропорций поперечного сечения оборотов.

Количественное соотношение морфологических признаков, составляющих основное звено эволюции подсемейств, изменялось с различными темпами в сторону увеличения доли инновативных признаков в разных филолиниях кардиоцератид. Сравнительная оценка таких темпов также позволяет различать параллелизмы. С другой стороны, таксономическое значение ряда признаков раковины, на основе которых нередко производится разграничение таксонов видовой и родовой группы (длина жилой камеры, пропорции раковины или оборота на одной из стадий морфогенеза и др.), является незначительным и переоцененным.

Детальное изучение филогенеза различных групп кардиоцератид, образующих пучок филолиний, привело к выделению множества хроновидов и хроноподвидов с мельчайшими морфологическими отличиями. Распознавание таких видов можно только после анализа их изменчивости. Разработанная концепция морф внутривидовой изменчивости позволила уточнить критерии видовых границ, благодаря чему проведена ревизия видов, принадлежащим различным родам арктоцефалитин и кадоцератин.

ЧАСТЬ 2. ЗОНАЛЬНАЯ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ БИОСТРАТИГРАФИЯ БАТА И КЕЛЛОВЕЯ

Глава 2.1. Бореальный бат – базальный нижний келловей Европейской России

2.1.1. Введение

За последние двадцать лет достигнут существенный прогресс в биостратиграфическом изучении верхней части средней юры Европейской России. В результате исследований различными специалистами новых и классических разрезов бата и базального нижнего келловея Центральной России и Печорской плиты выявлена детальная последовательность руководящих групп моллюсков (аммонитов, белемнитов и двустворчатых), разработаны более совершенные модели зонального и инфразонального расчленения, схемы корреляции различных версий биостратиграфических шкал Русской плиты с региональными стандартами Западной Европы и различных регионов Арктики.

Новые данные по биостратиграфии нижнего бата и пограничных горизонтов верхнего байоса были получены в результате изучения разрезов в Среднем и Нижнем Поволжье - Саратовской и Пензенской областях (Митта, Сельцер, 2002; Митта и др., 2004, 2012; Митта, 2007; Mitta et al., 2014; Ипполитов, 2018а, б; Гуляев, 2019), а также в Татарстане (Митта, 2003, 2010; Митта, Дитль, 2012; Митта и др., 2014; Гуляев, 2013; Ипполитов, 2019; Ипполитов, Гуляев, 2017, 2019) и бассейне р. Ижмы (Митта, 2009а; Митта и др., 2013; Міtta et al., 2015; Киселев, 2020а; Захаров и др., 2020). Распределение аммонитов в байос-батском пограничном интервале Русской плиты было существенно уточнено после изучения В.В. Митта (Митта, Сельцер, 2002 и др.) и другими специалистами ключевого по своему значению Сокурского разреза (окрестности Саратова). В этом разрезе были установлены зоны Pseudocosmoceras michalskii и Arcticoceras ishmae (последняя впервые в Центральной России) и выделена новая зона Oraniceras besnosovi. Совместное нахождение в одних и тех же слоях аммонитов различных подсемейств и семейств – Pseudocosmoceratinae (Parkinsoniidae) субтетического происхождения и Arctocephalitinae (Cardioceratidae) арктического происхождения позволило впервые надежно привязать бореальную зону Ishmae к нижнему бату (верхняя часть зоны Zigzag) региональных зональных стандартов средней юры Западной Европы и вторичных географических стандартов Субсредиземноморской и Средиземноморской провинций. В настоящее время такое положение зоны Ishmae признано большинством специалистов, несмотря на то что еще сравнительно недавно было принято относить ее к среднему бату. Трехчленное зональное деление терминального байоса-нижнего бата в Сокурском разрезе в объеме зон Michalskii, Besnosovi, Ishmae также стало общепринятым, при этом все три зоны вошли в зональный стандарт средней юры Восточно-Европейской платформы (Унифицированная..., 2012).

Другие результаты биостратиграфических исследований терминального байоса-нижнего бата Европейской России, полученные различными специалистами, не являются общепринятыми. Наиболее дискуссионными можно считать вопросы инфразонального расчленения и объема зон Besnosovi и Ishmae; номенклатуры инфразональных подразделений; корреляции зон и биогоризонтов; положения границы байоса-бата; возраст докелловейской толщи средней юры и положение границы бата-келловея в различных разрезах.

Инфразональное расчленение и номенклатура существенно различаются в моделях биостратиграфического расчленения по аммонитам в работах разных авторов, в основном В.В. Митта и Д.Б. Гуляева. В первую очередь, это касается зоны Besnosovi: в шкале Митта она состоит из двух (Митта, Сельцер, 2002 и др.) или трех (Митта, 2007) биогоризонтов, а у Гуляева (2019) — не менее шести (**рис. 2.1.1**). Версия Гуляева, с одной стороны, отличается более плотной разбивкой нижней части зоны за счет выделения новых биогоризонтов по видам рода *Oraniceras*, а с другой — расширением объема зоны в верхней ее части за счет включения в нее всех арктикоцерасовых биогоризонтов Сокурского разреза — *harlandi* (=*excentricum*) и *ishmae* α, расположенных в шкале Митта только в зоне

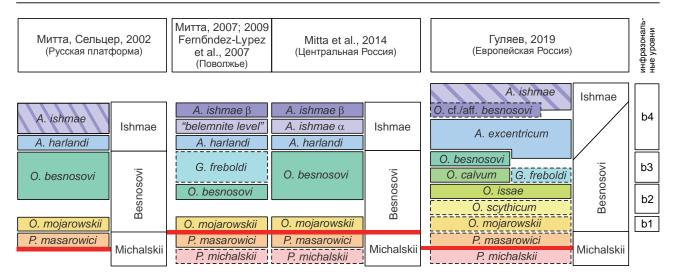


Рис. 2.1.1. Сопоставление различных зональных и инфразональных схем расчленения терминального байоса и нижнего бата Европейской России. Красной линией обозначена граница байоса-бата. Эквивалентные биогоризонты отмечены заливкой одного цвета.

Іѕһтае. Эти расхождения во многом обусловлены неодинаковой трактовкой одних и тех же экземпляров псеудокосмоцератин (ораницерасов) и арктоцефалитин (арктикоцерасов) Сокурского разреза и пониманием номенклатуры видов. Так, одним из оснований для включения в объем зоны арктикоцерасовых биогоризонтов послужило отнесение ключевого экземпляра аммонита, найденного выше так называемого "белемнитового горизонта" (маркирующий уровень в Сокурском разрезе) к роду *Oraniceras*, в то время как первоначально Митта его рассматривал как *Arcticoceras* (Гуляев, 2019, с. 109). Детализация разбивки нижней части зоны Веѕпоѕоvі в работе Гуляева, в первую очередь, основана на материале из разрезов Пензенской области (Плетневский карьер). Точное сопоставление выделенных им биогоризонтов с биогоризонтом *beѕпоѕоvі* из работ Митта затруднено из-за различной трактовки не только аммонитов, но и литологического строения Сокурского разреза. Можно только предполагать, что биогоризонт *beѕпоѕоvі* в работе Митта имеет больший объем, чем тот же биогоризонт шкалы Гуляева, и соответствует примерно трем верхним биогоризонтам зоны Веѕпоѕоvі этой же шкалы. К сожалению, в настоящее время это проверить невозможно, поскольку Сокурский разрез недоступен для изучения.

Корреляции зон и биогоризонтов нижнего бата Европейской России со стандартом Западной Европы также проводится неодинаково, что приводит не только к различному сопоставлению зон, но и проведению байос-батской границы (рис. 2.1.2). Общая черта, объединяющая различные модели, заключается в близком представлении о положении зон Besnosovi и Ishmae в объеме нижнего бата, соответствующих зонам Convergens и Macrescens. Отличия состоят в положении подошвы и кровли бата. Подошва батского яруса в последних схемах Митта совпадает с подошвой зоны Besnosovi, а в работе Гуляева она проходит ниже, внутри зоны Michalskii (как и в первой версии корреляции Митта). Кровля нижнего бата Европейской России совпадает с кровлей верхнего биогоризонта зоны Ishmae (ishmae β [Митта и др., 2004; Mitta et al., 2014], = ishmae [Гуляев, 2019], = ishmae ishтае [Киселев, 2020а]). В схемах Митта этот биогоризонт соответствует кровле зоны (или подзоны) Tenuiplicatus нижнего бата Западной Европы, а в схеме Гуляева – только ее подошве. Обе версии корреляции весьма условны, поскольку основаны на косвенных признаках, с учетом последовательности биостратонов в разрезах, сравнения палеомагнитных структур (Митта, 2007), положения арктикоцерасовых биогоризонтов в Восточной Гренландии (по Callomon, 1993). В соответствии с распространением ораницерасов в Западной Европе нижний бат Поволжья должен соответствовать только зоне Zigzag (не выше подзоны Yeovilensis). Поскольку явных аналогов аммонитам зоны Tenuiplicatus (например, в Dietze, Dietl, 2006) в разрезах Поволжья не найдено, формально эта зона (или подзона) не должна сопоставляться с кровлей нижнего бата Европейской России. Не исключе-

				Европейская Россия										
	Западная Европа			Митта, Сельце	ep, 2002	Митта, 2007; 2009 Fernбndez-Lypez et al., 2007	Mitta et al.,	2014	Гуляев, 2019					
	cp. Progracilis			•										
		Tenuip	licatus	A. ishmae	Ishmae Besuosovi	A. ishmae β "belemnite level"	A. ishmae β A. ishmae α	Ishmae						
			Yeovilensis	A. harlandi		A. harlandi	A. harlandi	isiiiiae	A. ishmae	Ishmae				
BAT	нижний	Zigzag	Macrescens	O. besnosovi		G. freboldi	O. besnosovi	sovi	O. cf./aff. besnosovi O. besnosovi A. excentricum O. calvum G. freboldi	sovi				
				O. mojarowskii	Besi	O. besnosovi		Besnosovi	O. issae O. scythicum	Besnosovi				
			Convergens	P. masarowici		O. mojarowskii	O. mojarowskii		O. mojarowskii P. masarowici					
00	НИЙ		Bomfordi		Michalskii	P. masarowici	P. masarowici	NATE OF STREET	P. michalskii	Michalskii				
БАЙ	БАЙОС верхний	Parkinsoni	Truellei / Densicosta			P. michalskii	P. michalskii	Michalskii						

Рис. 2.1.2. Корреляция различных зональных и инфразональных шкал терминального байоса и нижнего бата Европейской России со стандартной шкалой Западной Европы. Красными линиями обозначены ярусные и подъярусные границы. Эквивалентные биогоризонты отмечены заливкой одного цвета.

но, что на Печорской плите зона Ishmae имеет больший объем, чем в Поволжье, поэтому ее кровля может сопоставляться иначе. Тем не менее данный вопрос до конца не может быть разрешен на имеющемся материале, поскольку соотношение зоны Ishmae в Поволжье и бассейне Ижмы на инфразональном уровне окончательно не выяснено. Этому препятствует ряд обстоятельств.

С одной стороны, несмотря на интенсивное изучение классических разрезов в бассейне р. Ижмы (Митта, 2009а; Митта и др., 2013; Міttа et al., 2015), достоверная смена видов или подвидов арктикоцерасов в разрезах Ижмы и Дрещанки не подтверждена, поэтому проследить в них уже ставшую канонической гренландскую последовательность *A. harlandi – A. ishmae* α – *A. ishmae* β не удается. В данной работе все эти таксоны рассматриваются как хроноподвиды одного вида *А. ishmae* (Keys.) (см. разд. 1.5). С другой стороны, последовательность этих видов в восточно-гренландских разрезах не была охарактеризована вместе с описанием палеонтологического материала. Существуют только указания Калломона (Callomon, 1993, tab. 1) на фигуры изображенных арктикоцерасов из работы Спэта (Spath, 1932), которые соответствуют только последним двум формам. Этого явно недостаточно, чтобы показать смену таксонов или хроновариаций в разрезах и конструктивно сравнивать восточно-гренландскую последовательность арктикоцерасов со среднерусской.

Верхний бат и базальный нижний келловей

Изучение верхнего бата Европейской России в последнее время особенно актуально по нескольким причинам. После обнаружения морских отложений бореального верхнего бата в Среднем Поволжье, первоначально в Нижегородской области (Митта, Стародубцева, 1998; Гуляев, Киселев, 1999а, б) и впоследствии в Мордовии (Митта, 2004а, б; Міttа, 2005), содержащих преимущественно восточно-гренландский комплекс аммонитов, появилась возможность реализации ряда трудноразрешимых стратиграфических задач. К числу последних относятся уточнение и детализация стратиграфии отложений вблизи бат-келловейской границы в Европейской России, осуществление прямой корреляции аммонитовых последовательностей Восточной Гренландии и суббореальных областей, повышение точности бореально-тетической корреляции и совершенствование стандартной шкалы Панбореальной надобласти (бореального стандарта (Захаров и др., 1997) или бореального вторичного стандарта (Callomon, 1993, 2003).

К сожалению, стратиграфическое деление верхнего бата в Европейской России крайне запутанное и нестабильное. Интенсивное исследование верхнебатских отложений Среднего Поволжья разными специалистами привело к созданию нескольких, во многом противоречивых вариантов аммонитовых шкал и схем корреляции верхнего бата и пограничных интервалов нижнего келловея Евро-

пейской России – Д.Б. Гуляева (Гуляев, Киселев, 1999а, б; Гуляев, 2001, 2005, 2011, 2015), В.В. Митта (Митта, 2000б, 2004а, б, 2005, 2006; Міttа, 2005) и Д.Н. Киселева и М.А. Рогова (Киселев, Рогов, 2007а, б). Объединяет эти модели наличие инфразональной шкалы, разработанной по одним и тем же последовательностям бореальных аммонитов – кадоцератин и кепплеритин. Для расчленения верхнего бата используется в основном восточно-гренландская сукцессия аммонитов, для базального нижнего келловея – среднерусская.

В остальном указанные модели заметно различаются, в первую очередь различной индексацией биогоризонтов, детальностью расчленения и положением бат-келловейской границы. Из всех биогоризонтов данного интервала только один (*elatmae*) присутствует во всех шести вариантах инфразональной шкалы (**рис. 2.1.3**), один – в пяти вариантах (*infimum*), а остальные повторяются 1-3 раза. В большинстве вариантов шкал прослеживаются 7 примерно эквивалентных уровней, обозначенных различными названиями:

```
1 – nageli – barnstoni

2 – infimum – keuppi – aff. peramplus – svalbardensis – vardekloeftensis

3 – apertum

4 – infimum subsp. nov. – cf./aff. ammon – sakharovi – bodylevskyi [sensu Kiselev]

5 – jacquoti – keppleri

6 – falsum – quenstedti – chvadukasyense

7 – elatmae
```

Различие трех моделей (Гуляева; Митта; Киселева и Рогова) обусловлено не только неодинаковым подходом к номенклатуре аммонитов, но и различной увязкой опорных разрезов бата и келловея Среднего Поволжья. Наиболее конфликтующие модели Гуляева и Митта диаметрально рассматривают строение бат-келловейского пограничного интервала, который в работах Митта относится к биогорзонтам bodylevskyi и nordenskjoeldi (Mitta, 2005). Оба биогоризонта их автор располагает в подошве подзоны Керрleri, т.е. в базальном нижнем келловее. Их стратотипами являются разрезы на р. Суре: первого – Лекаревка (слой 5, по Митта, 2000б), а второго – Языково (Митта, 2004а; Міtta, 2005). Согласно Митта (2000б), этому интервалу эквивалентна зона Infimum разреза Просек, которая в работах Гуляева, Киселева и Рогова относится к верхнему бату и считается примерно эквивалентной зоне Calyx Восточной Гренландии. По мнению Гуляева, упомянутые слои в разрезах Лекаревка и Языково соответствуют зоне Infimum, т.е. заведомо древнее и на две зоны ниже, чем это постулируется Митта. Таким образом, с точки зрения Гуляева, биогоризонты bodylevskyi и nordenskjoeldi следует рассматривать как младшие синонимы биогоризонта infimum.

Модель Киселева и Рогова (2007а, б) является компромиссной, в которой прослеживается попытка увязать вышеуказанные версии биостратиграфического расчленения. Как и в работах Гуляева, в ней биогоризонт *infimum* относится к верхнему бату, но при этом сохраняется и биогоризонт *bodylevskyi*. Последний в разрезе Просек занимает положение терминального горизонта верхнего бата (выше биогоризонта *infimum*), но тем не менее он же считается эквивалентным упомянутым слоям в разрезах Лекаревка и Языково. Тем самым, авторы полагали, что эти слои занимают интервал, располагающийся между зоной Infimum и подзоной Керрleri. Такой подход, несмотря на свою компромиссность, отличается от моделей Гуляева и Митта в одинаковой степени.

Концептуальные различия инфразонального деления верхнего бата в упомянутых моделях (Митта и остальных авторов) объясняются еще и тем, что они были разработаны на разных опорных разрезах, которые неодинаково увязываются специалистами: Просек (модели Гуляева, Киселева, Рогова) и разрезы бассейна р. Алатырь (модель Митта). В обоих разрезах в основании верхнего бата были выделены различные зоны – Infimum (Просек) и Кеиррі (алатырские разрезы). По мнению Гуляева, Киселева и Рогова, эти зоны являются верхнебатскими и полностью или почти эквивалентны друг другу и зоне Calyx. С точки зрения Митта, только зона Кеиррі относится к верхнему бату, а зона Infimum, по вышеуказанным причинам, эквивалентна подзоне Керрleгі.

В настоящее время уже не вызывает сомнений, что биогоризонт *infimum* и зона Infimum относятся к верхнему бату и эквивалентны зоне Calyx Восточной Гренландии. Это было подтверждено не только данными по кадоцератинам, но и сравнительным изучением *Kepplerites* верхнего бата и

базального нижнего келловея немецкими специалистами (Mönnig, Dietl, 2017). Из этого следует, что зона Кеиррі в целом совпадает с зоной Infimum. Также в работе Мённига и Дитля показано, что кепплериты из разрезов Лекаревка и Языково являются верхнебатскими и в приводимой схеме корреляции (ibid., fig. 32) характеризуют середину верхнего бата Германии (подзону Hannoveranus). С той же подзоной коррелирует и зона Infimum в разных работах (Гуляев, 2001, 2015; Киселев, Рогов, 2007а, б), а также эквивалентная ей зона Calyx Восточной Гренландии (Callomon, 1993).

Запутанность ситуации с обозначением биогоризонтов терминального верхнего бата осложняется тем, что рассматриваемые слои в разрезах Просек и Лекаревка-Языково Митта и Гуляев считают эквивалентными (в этом они едины), но относящимися к разным зонам и ярусам (в этом отличие их подходов). Наоборот, в работах Киселева, Рогова и Мённига, Дитля обсуждаемые слои в разрезе Просек относятся к другой зоне верхнего бата (Calyx), чем слои в разрезе Лекаревка-Языково (эквивалент зон Bodylevskyi или Apertum), т.е. считаются разновозрастными. В частности, Мённиг и Дитль по кепплеритам параллелизуют биогоризонт infimum Просека с восточно-гренландской фауной 22 (K. peramplus – низы зоны Calyx), а слои с K. traillensis и С. bodylevskyi разреза Лекаревка-Языково – с фауной 25 (C. apertum β – средняя часть зоны Apertum).

Эквивалентны ли рассматриваемые слои этих разрезов? Переизучение разреза Лекаревка (Киселев, Рогов, 2007б) показало, что единственный конкреционный горизонт с аммонитами, обнаруженный в бате, содержит комплекс аммонитов, типичный для зоны Calyx, как и в разрезе Просек. При этом в разрезе Лекаревка не обнаружено второго, более высокого горизонта конкреций с несомненными К. traillensis, С. bodylevskyi и С. nordenskjoeldi, которые В.В. Митта, по его указанию (Митта, 2004б), нашел не в коренном залегании. Было высказано предположение, что слои с данной фауной в разрезе просто не найдены или они отсутствуют. Наиболее вероятно, что в бате разреза Лекаревка существует всего один конкреционный горизонт, из которого происходит описанная в разных работах одна и та же фауна аммонитов биогоризонта infimum (что соответствует представлению об эквивалентности слоев в разрезах Просек и Лекаревка). Соответственно кадоцератин, относимых Митта к С. bodylevskyi и С. nordenskjoeldi, более правильно рассматривать как тахиморфные и брадиморфные вариации вида *С. infimum*, как это постулируется Гуляевым (2015).

Таким образом, возраст аммонитов из разреза Лекаревка-Языково, ранее обозначенных в литературе

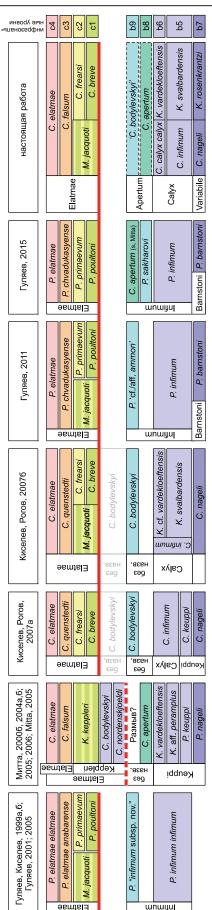


Рис. 2.1.3. Сопоставление различных зональных и инфразональных схем расчленения верхнего бата и базального нижнего келловея Европейской России. Красной сплошной линией обозначена граница бата и келловея, принятая в данной работе, красной пунктирной линией – та же граница в соответствующей тубликации. Эквивалентные биогоризонты расположены на одном уровне (за некоторыми исключениями)

как *C. bodylevskyi* и *C. nordenskjoeldi*, является позднебатским. В этой связи положение биогоризонтов *bodylevskyi* и *nordenskjoeldi* в шкале Митта (Mitta, 2005) выше биогоризонта *apertum* и интервала размыва (**puc. 2.1.3**) представляется ошибочным. С учетом этого вывода приходится признать, что биогоризонт *bodylevskyi* и одноименная зона, установленные в стратотипическом и опорном разрезе Просек в кровле бата, не эквивалентны биогоризонту *bodylevskyi* разреза Лекаревка-Языково (= биогоризонт *infimum* в данной работе). Это совершенно разные биостратоны, которые ранее считались эквивалентными (Киселев, Рогов, 2007а). Поэтому биогоризонт *bodylevskyi* разреза Просек правильнее сопоставлять только с биогоризонтом *bodylevskyi* острова Эксель Хэйберг Канадского Арктического архипелага (формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои) (Frebold, 1964).

По мнению Гуляева, верхние слои верхнего бата разреза Просек не содержат *C. bodylevskyi*, а кадоцератины, найденные в них, относятся к другому виду. В последней версии инфразональной шкалы верхнего бата (Гуляев, 2015) они определены как *Cadoceras sakharovi* Mitta, 2011, на основании чего в терминальных слоях верхнего бата Гуляев выделяет биогоризонт *sakharovi*. К сожалению, плохая сохранность аммонитов из этого биогоризонта дает основание по-разному трактовать их систематическую принадлежность, поэтому выбор его названия является достаточно условным.

Неустойчивость и противоречивость инфразонального деления и корреляции терминального верхнего бата сохраняется в самых последних работах, посвященных этой проблеме. В последней статье Гуляева (2015) на эту тему верхний бат выше биогоризонта *infimum* подразделяется на два биогоризонта – *sakharovi* (нижний, с видом-индексом и *Kepplerites keppleri* (Oppel) sensu Mitta [Митта, 2000, табл. 60, фиг. 1-3]) и *apertum* [sensu Mitta] (верхний, с видом-индексом и *K.* (*K.*) radiatus Lominadze et Sakharov sensu Mönnig, in epist.). Их взаимное положение в единой последовательности не прослежено ни в одном разрезе Среднего Поволжья, в то время как по отдельности они устанавливаются автором по четыре раза в разных разрезах (Гуляев, 2015, схема корреляции рис. 2), т.е. ни в одном разрезе оба биогоризонта не встречены вместе. Их увязка производится косвенным путем, вероятно, по восточно-гренландской последовательности: в схеме корреляции биогоризонт *sakharovi* сопоставляется с нижней частью гренландского горизонта *С. apertum* α (где Гуляев указывает присутствие *Р.* сf. *sakharovi*), а биогоризонт *apertum* Поволжья – с верхами того же горизонта и нижней частью гренландского горизонта *С. apertum* β.

В статье Мённига и Дитля (Mönnig, Dietl, 2017) приводится другая корреляция разрезов Среднего Поволжья по роду Kepplerites. В соответствии с ней слои с Kepplerites keppleri sensu Mitta (разрез Хвадукассы на Суре) (=K. (K.) radiatus sensu Mönnig, Dietl) эквивалентны кровле зоны Арегtum Гренландии – горизонту 28. Следовательно, эти слои должны располагаться выше биогоризонта apertum, который отвечает нижерасположенным гренландским горизонтам 24-26. Биогоризонт apertum Поволжья, выделенный первоначально в разрезе Алатырь III (Mitta, 2005), охарактеризован средней морфой C. apertum β (как указывает Митта), которая является индексом горизонта 25 в Гренландии. Такой вариант корреляции приводит к инверсии терминальных биогоризонтов верхнего бата шкалы Гуляева, вследствие чего биогоризонт sakharovi должен занимать более высокое положение в шкале (а не наоборот), чем биогоризонт apertum. Поскольку "кепплеритовая" модель инфразонального деления верхнего бата во многом опирается на хорошо изученную сукцессию видов рода apertum0 инфразональное деление терминального верхнего бата в Поволжье строится исключительно на косвенных данных.

В настоящий момент можно констатировать, что в кровле верхнего бата Среднего Поволжья могут быть выделены два биогоризонта, эквивалентные нижней и средней части зоны Арегtum. Индексом одного из них является *С. арегtum*, соответствующий морфе β. Выбор индекса другого биогоризонта затруднен недостаточной изученностью определяющих его кадоцератин, поэтому он с равной вероятностью может называться *sakharovi* [sensu Gulyaev] или *bodylevskyi* [sensu Kiselev, Rogov].

Проблема бат-келловейской границы

Граница бата и келловея в отложениях бореального типа привлекает внимание в связи с выбором разреза точки глобального стратотипа (GSSP) границы келловейского яруса. Типовой разрез,

согласно рекомендациям Руководства Международной Стратиграфической Комиссии (Remane et al., 1996) должен отвечать следующим тебованиям: 1) адекватная мощность разреза и темпы седиментации; 2) формирование отложений в условиях непрерывной седиментации; 3) отсутствие синседиментационных и тектонических нарушений; 4) отсутствие метаморфизма и существенных диагенетических изменений отложений; 5) обилие и разнообразие окаменелостей по всему интервалу разреза; 6) отсутствие фациальных изменений вблизи границы; 7) морской генезис; 8) пригодность разреза для проведения магнито- и хемостратиграфических исследований и радиоизотопного датирования; 9) доступность.

Также, по Дж. Калломону и Г. Дитлю (Callomon, Dietl, 2000), глобальный стратотип границы должен а) содержать последовательность стандартных биостратонов (на уровне хроноподзон) выше и ниже границы, обладающих высоким, глобальным или субглобальным, корреляционным потенциалом, и б) соответствовать историческому приоритету и существующему соглашению.

В настоящее время единственным кандидатом на роль стратотипа базальной границы келловейского яруса является разрез Альбштадт-Пфеффинген (Германия), предложенный Дж. Калломоном и Г. Дитлем (Callomon, Dietl, 1990, 2000). Как кандидат на GSSP этот разрез обладает историческим приоритетом. Разрез расположен в Швабском Альбе – типовой местности подзоны Керрlerites керрleri, введенной в стандартную шкалу в качестве базальной подзоны келловея (Callomon, Dietl, Page, 1988; Callomon, Dietl, 1990). Высокий корреляционный потенциал определяется широким географическим распространением вида-индекса подзоны Керрleri, присутствием в аммонитовом комплексе фаунистического горизонта *keppleri* представителей разных биохорем: видов четырех тетических и субтетических семейств и двух бореальных (Callomon, Dietl, 1990 и др.). Полнота биостратиграфической последовательности в районе границы определяется шестью фаунистическими горизонтами (по Mönnig, Dietl, 2017; Dietl et al., 2021), из которых два нижних *hochstetteri* и *radiatus* принадлежат бату, остальные (*keppleri* I, *keppleri* II, *quenstedtiforme*, *suevicum*) – подзоне Керрleri. Слои, включающие последовательность, не содержат внутренних биостратиграфически определимых перерывов, но окаймлены перерывами снизу (основание фаунистического горизонта *hochstetteri*) и сверху (кровля фаунистического горизонта *suevicum*) (Dietl, 1994; Callomon, Dietl, 1990, 2000).

Несмотря на вышеперечисленные достоинства, некоторые особенности разреза Альбштадт-Пфеффинген рассматриваются рядом исследователей (Р. Джордан (Callomon, Dietl, 2000); Митта, 2004б и др.) как серьезные недостатки, не позволяющие претендовать на статус GSSP. К ним относятся, в первую очередь, литологически опознаваемые признаки конденсации по всему разрезу, что позволяет допускать существование пропусков в биостратиграфической последовательности. Однако, как показывали Дж. Калломон и Г. Дитль, сам пограничный интервал в разрезе скорее всего не может содержать биостратиграфически опознаваемого несогласия, поскольку «где, в каком-нибудь другом месте, были найдены дополнительные различимые фаунистические горизонты, обладающие промежуточным возрастом между таковым горизонтов hochstetteri и keppleri? Ответ таков, что после 140 лет интенсивных исследований – нигде. И близкое подобие фаун этих горизонтов предполагает, что в будущем возможность такой находки является небольшой» (Callomon, Dietl, 2000, с. 49). Как впоследствии выяснилось, такая находка оказалось возможной, благодаря чему немецкими специалистами был выделен новый кепплеритовый горизонт K. radiatus в кровле бата в четырех разрезах Германии (Mönnig, Dietl, 2017). Тем не менее даже с учетом этого разрез Пфеффинген до сих пор является единственным разрезом Германии, содержащим полную последовательность биогоризонтов в районе бат-келловейской границы (ibid., fig. 5).

Существующие сомнения относительно пригодности разреза Альбштадт-Пфеффинген в качестве GSSP дали основание членам международной рабочей группы по келловею для предложения альтернативных разрезов стратотипа границы бата-келловея. На 7-м Международном конгрессе по юрской системе (Краков, 2006 г.) группа специалистов обратила внимание на достоинства разреза в районе с. Просек и Исады (Нижегородская обл.) – палеонтологическую насыщенность и разнообразие окаменелостей, относительную непрерывность и др., что позволяет рассматривать данный разрез в качестве кандидата глобального стратотипа границы бата и келловея (Киселев, Рогов, 2007а; Rogov, Zakharov, 2014). Близким качеством характеризуется опорный разрез части средней юры Чуркинская Щелья на р. Пижма (Гуляев, 2007).

2.1.2. Описание разрезов

Верхний байос-нижний бат

Ключевые разрезы нижней части средней юры приурочены к различным структурнотектоническим районам Тимано-Печорской платформы — Ижемской впадине (бассейн р. Ижмы), Тиманскому поднятию (бассейн р. Усы [Цилемской]) и Уральскому краевому прогибу (р. Адзьва) (по [Водолазская и др., 2013; Петров и др., 2015]). Самые полные разрезы нижнего бата располагаются в западной краевой части Ижемской впадины, где морской режим в юрское время, повидимому, начался несколько раньше, чем в периферических областях Тимано-Печорской платформы. Здесь установлены аммонитовые зоны верхнего байоса и базального нижнего бата, в то время как в соседних структурных областях средняя юра, охарактеризованная морской фауной, начинается только с середины нижнего бата (зона Ishmae).

Бассейн р. Ижмы

Типовые местонахождения байоса-бата Печорского Севера расположены в среднем течении р. Ижмы, на отрезке длиной 7 км в районе устья р. Дрещанки и на самой Дрещанке (рис. 2.1.4(A)), в нижнем и среднем течении (до 10 км вверх от устья). Выходящие здесь слои, содержащие аммонитов рода Arcticoceras, а также часть подстилающих и перекрывающих слоев, неоднократно описывались как разрезы нижнего келловея (Бодылевский и др., 1949; Бодылевский, 1963; Меледина, 1987 и др.) и только сравнительно недавно стали относиться к нижнему бату и верхнему байосу (Репин и др., 2006; Митта, 2007, 2009а; Митта и др., 2013; Міttа et al., 2015). Детальная литостратиграфическая реконструкция всей байос-батской толщи была впервые проведена В.В. Митта с соавт. (Міtta et al., 2015) и позднее уточнена в результате наших работ (в [Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021]). Последовательность моллюсков, в первую очередь аммонитов, белемнитов и двустворчатых, была также детализирована, благодаря чему уточнены возраст различных горизонтов и положение байос-батской границы.

В аммонитовой биостратиграфии этого района ключевое значение имеют разрезы р. Дрещанки (правый приток Ижмы). Здесь В.В. Митта (2006, 2009а) впервые найден вид Arctocephalites arcticus в осыпи слоев, расположенных ниже хорошо известных песчаников с Arcticoceras. Благодаря этому в данном регионе удалось наметить верхнебайосскую зону Arcticus, которая до этого распознавалась только в сугубо арктических регионах. В более высоких слоях, уже с высокой вероятностью принадлежащих к нижнему бату, Митта установил провизорно (по аммонитам, найденным ех situ) фаунистический горизонт Arctocephalites freboldi и в соответствии со стандартной шкалой Восточной Гренландии, зону Greenlandicus. В вышележащих "арктикоцерасовых песчаниках" зоны Ishmae (маркирующий горизонт нижнего бата в бассейне Ижмы) выявлена неотчетливая смена видов Arcticoceras, благодаря которой Митта (2009а) наметил здесь фаунистические горизонты harlandi и ishmae, но впоследствии (Mitta et al., 2015) такое деление не использовал. Таким образом, выяснилось, что на уровне зон и частично биогоризонтов биостратиграфическое деление верхнего байосанижнего бата в основном соответствует последовательности аммонитов в Восточной Гренландии.

Несмотря на полученные за последнее десятилетие новые данные, спорные вопросы биостратиграфии этого района сохранились и даже умножились. В уточнении нуждается как зональная, так и инфразональная шкала, что обусловлено весьма условной разбивкой разрезов на биостратоны. Эти проблемы связаны, в первую очередь, с редкой встречаемостью арктоцефалитин в слое, из-за чего ключевые аммониты (например, зон Arcticus и Greenlandicus) чаще встречаются в осыпи. Также эти аммониты сами по себе слабо изучены, что является причиной трудности таксономического разграничения близких видов. Во многом по этой причине до сих пор дискуссионным остается вопрос, существует ли последовательность видов и хроноподвидов *Arcticoceras* в нижнем бате бассейна р. Печоры.

По наблюдениям 2018 и 2019 гг. на р. Дрещанке и примыкающему к ее устьевой части сегменту р. Ижмы нами (Захаров и др., 2020; Киселев, Ипполитов, 2020; Ипполитов, Киселев, 2021) изучено и

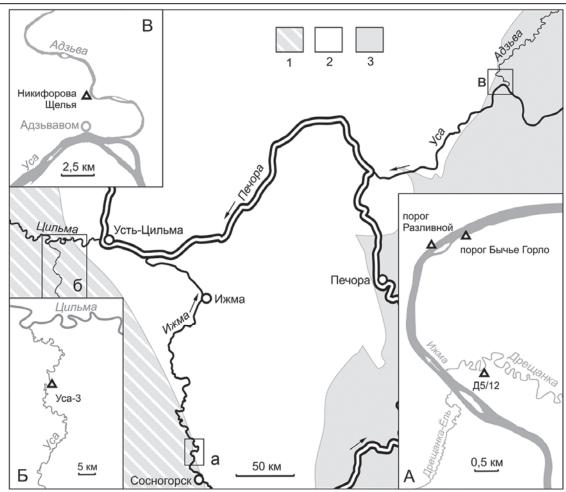


Рис. 2.1.4. Расположение изученных разрезов нижнего бата в Тимано-Печорском регионе. Врезками обозначены картосхемы с более детальным расположением разрезов: А, а – р. Ижма и Дрещанка; Б, б – р. Уса; В, в – р. Адзьва. Условными обозначениями обозначены структурно-тектонические районы Тимано-Печорской платформы и Уральского складчато-надвигового сооружения (по [Водолазская и др., 2013; Петров и др., 2015]): 1 – Тиманское поднятие, Восточно-Тиманский мегавал; 2 – Ижма-Печорская плита; 3 – Предуральский краевой прогиб.

увязано около четырех десятков обнажений средней юры, характеризующих по отдельности различные интервалы байоса-бата. Суммарная мощность слоев сводного разреза, бесспорно относящихся к байос-бату, составляет около 24 м, из них слои, охарактеризованные аммонитами, составляют не более 5 м. Ниже дается описание лишь трех разрезов на р. Дрещанке, имеющих наиболее важное значение для аммонитовой биостратиграфии данного района (рис. 2.1.4).

<u>Разрез А</u> (обн. D-5, по [Mitta et al., 2015]; обн. 12, по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021]). Основной разрез нижнего бата и зоны Ishmae, несколько раз описанный в публикациях, располагается на левом берегу р. Дрещанки, примерно в 2 км от устья (третья левая излучина меандра). Описание разреза составлено автором с учетом опубликованных данных А.П. Ипполитова (Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021).

Слой 2. Песчаник мелкозернистый, крепкий, неслоистый, серый внутри и буроватый снаружи. Слой находится обычно ниже уреза воды. Видимая мощность 0,1 м.

Слой 3. Алеврит глинистый, неслоистый, серый. Мощность 0,2 м.

Слой 4. Глина песчанистая, горизонтально-слоистая, темно-серая, с ореховидными конкрециями пирита, переслаивающаяся с песком глинистым. Доля песчаной фракции увеличивается к кровле, поэтому верхняя часть слоя более песчанистая. В подошве залегает прослой глины с рассеянной зрелой галькой. В нижней части слоя часто встречаются двустворки нукулоидного типа, в верхней половине – белемниты *Pachyteuthis* и *Paramegateuthis*. Мощность 1,7 м.

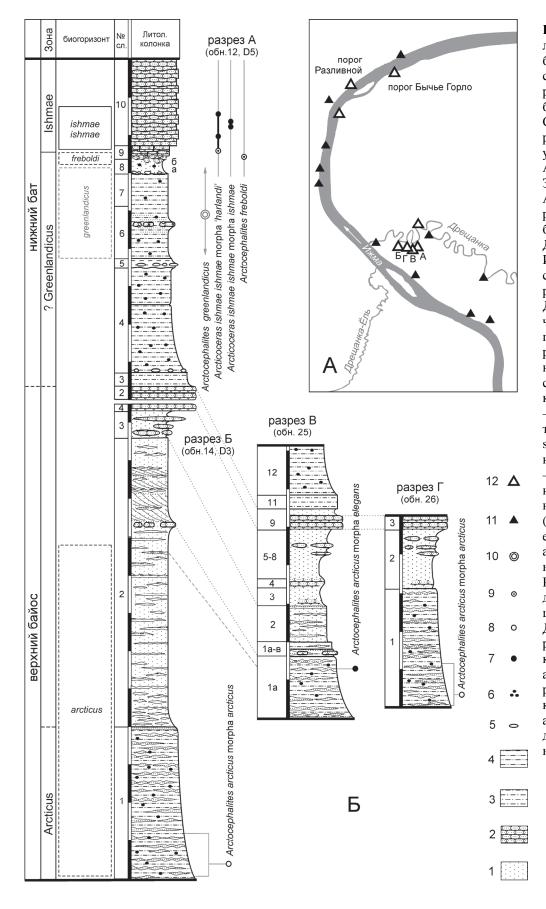


Рис. 2.1.5. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезах байоса и бата р. Дрещанки. Схема строения разрезов составлена с учетом описания А.П. Ипполитова (в Захаров и др., 2020). А – расположение разрезов байоса и бата в низовьях р. Дрещанки и на р. Ижме. Б – схема строения и увязка разрезов А,Б,В на р. Дрещанке. Обозначения: 1 – песок; 2 – песчаник; 3 – алеврит; 4 – глина песчанистая и алевритистая; 5 – галька; 6 – конкреции пирита; 7 находки аммонитов, найденные in situ; 8 - aммониты,найденные ex situ; 9 - аммониты, найденные ex situ и указанные в литературе (Митта, 2009; Міttа et al., 2015); 10 аммониты, найденные в разрезе порога Разливной из породы, соответствующей слою разреза на Дрещанке; 11 – разрезы байоса и бата, в которых не найдены аммониты; 12 – разрезы байоса и бата, в которых найдены аммониты. Единица деления измерительной линейки 0,5 м.

- **Слой 5.** Глина горизонтально-слоистая, темно-серая, с рассеянной зрелой галькой, среди которой иногда встречаются небольшие валунчики. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,2 м.
- **Слой 6.** Глина песчанистая, неяснослоистая, буровато-серая, с ореховидными конкрециями пирита. Мощность 0,7 м.
- Слой 7. Глина песчанистая, неяснослоистая, темно-серая, биотурбированная, с редкими конкрециями пирита. В подошве проходит горизонт уплощенных, иногда лепешковидных, конкреций песчаника с крупным гравием, темно-серого на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,4-0,5 м.
- Слой 8. Песок мелкозернистый, глинистый, неслоистый, темно-серый, с редкими конкрециями пирита и мелкой галькой и крупным гравием в подошве. В кровле порода локально цементируется и переходит в рыхлый песчаник, иногда в гнезда или ореховидные стяжения крепкого песчаника, темно-серого на изломе (горизонт 8б). Мощность 0,25 м.
- **Слой 9.** Песчаник мелкозернистый, плитчато-расслоенный, темно-серый на изломе, крепкий. В слое часто встречаются ядра двустворок и белемниты. Мощность 0,15 м.
- Слой 10. Песчаник мелкозернистый, плитчато-расслоенный, крепкий, светло-серый на изломе, бурый на поверхности. В нижней части слоя (0,5 м выше подошвы) часто встречаются ядра двустворок, белемниты и реже аммониты. Последние представлены Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (табл. 16, фиг. 1,2) и Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni (Rawson). В верхней половине слоя фауна не обнаружена. Мощность до 1,5 м.
- **Разрез Б** (обн. D-2, по [Mitta et al., 2015]; обн. 14, по [Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021]). Один из двух разрезов кровли верхнего байоса и зоны Arcticus, охарактеризованный аммонитами, располагается на левом берегу р. Дрещанки, примерно в 1 км от устья (вторая левая излучина меандра). Выше уреза воды залегают следующие слои (описание автора, 2018 г.).
- Слой 1. Глина песчанистая, вязкая, серая, с чешуйками гидромусковита, переслаивающаяся с песком мелкозернистым, сильно глинистым, серым. Глинистые слои заметно преобладают по объему, поэтому цвет слоя приближается к серому. Текстура пятнистая, образованная пятнами светлого песка на сером фоне. В нижней части слоя (0-0,5 м) доля глинистых слоев увеличивается. В этом же горизонте часто встречаются рассеянные конкреции пирита с остатками древесины. Фауна пиритизирована, очень редкая и представлена *Arctocephalites arcticus* morpha *arcticus* (Newton) (найден ех situ вблизи подошвы, **табл. 18, фиг. 4**) и *Retroceramus* sp. Мощность 2-2,5 м.
- Слой 2. Песок мелкозернистый, сильно глинистый, серый, переслаивающийся с глиной песчанистой, вязкой, серой, с чешуйками гидромусковита. Песчанистые слои заметно преобладают по объему, поэтому цвет слоя приближается к светло-охристому. Текстура пятнистая, образованная пятнами серой глины на фоне светлого песка. Мощность песчанистых прослоев увеличивается вверх по разрезу. В средней части слоя проходит горизонт конкреций песчаника мелкозернистого, черного, листоватого, переполненного остатками древесины. Выше конкреций песчаные прослои становятся косослоистыми. Мощность 3,7 м.
- Слой 3. Песок мелкозернистый с сильно уплощенными разноразмерными (до 0,1 x 0,5 м) конкрециями песчаника мелкозернистого, тонкослоистого, листоватого. В слое наблюдается 2-3 горизонта таких конкреций. Мощность 0,2-0,5 м.
- **Слой 4.** Песчаник мелкозернистый, крепкий, неслоистый, серый внутри и буроватый снаружи. Видимая мощность 0,15 м.
- **Разрезы В, Г** (обн. 25, 26 по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021]) расположены на левом берегу р. Дрещанки между разрезами А и Б. В обнажениях вскрываются горизонты, коррелирующиеся с подошвой разреза А и основной последовательности разреза Б. В обн. 25 в глинистых алевритах слоя 1 в 0,1-0,3 м ниже кровли in situ А.П. Ипполитовым был найден аммонит *Arctocephalites arcticus* morpha *elegans* Spath (**табл. 37, фиг. 4**) зональный индекс верхнего байоса. В соседнем обнажении 26 в осыпи эквивалентного слоя им же был найден экземпляр *A. arcticus* morpha *arcticus* (**табл. 18, фиг. 5**).

В изученной последовательности уверенно устанавливаются две аммонитовые зоны – Arcticus и Ishmae и с высокой вероятностью зона Greenlandicus. Зона Arcticus была впервые установлена В.В.

Митта по единственному экземпляру вида-индекса Arctocephalites arcticus, найденному в осыпи в ~8 м ниже «арктикоцерасового песчаника» в обнажении D-3 (~обн. 26, по [Захаров и др., 2020; Ипполитов, Киселев, 2021)) и представленному пиритизованным фрагмоконом. В этом же разрезе и примыкающем к нему по латерали обнажении 14 нами было сделано еще две находки A. arcticus аналогичной сохранности. В другом близкорасположенном обнажении 25 (см. [Захаров и др., 2020]), еще в 2.5 м выше по разрезу in situ был найден экземпляр, представленный мергельным ядром жилой камеры и раздавленным фрагмоконом. Все найденные экземпляры характеризуют нижнюю часть зоны Arcticus – а именно биогоризонт arcticus стандартной шкалы Восточной Гренландии (Callomon, 1993) и других регионов Арктики (ЗФИ, Северной Сибири). Собранные экземпляры относятся к различным морфам: с более низкого уровня происходит типичная разновидность A. arcticus morpha arcticus (Newton), к которой относится и экземпляр из работы Митта (2009а, табл. 1, фиг. 1а-г); а с более высокого – A. arcticus morpha elegans Spath. Оба экземпляра морфологически отвечают типам A. arcticus (Newton, Teall, 1897, pl. XL, fig. 1) и А. elegans (Spath, 1932, pl. X, fig. 4), могут рассматриваться как варианты внутривидовой изменчивости, как это предполагал еще Калломон (Callomon, 1993, р. 99). Это подтверждается находками обеих морф в эквивалентных слоях из более высокого уровня (в обн. 25 и 26). На основании распределения в разрезах 4 найденных экземпляров A. arcticus констатировать присутствие биогоризонта *arcticus* в интервале ~5–8 м «арктикоцерасового песчаника».

Точное положение кровли зоны Arcticus неизвестно. В работах В.В. Митта она условно соотнесена с заметным перемывом внутри терригенной толщи. Интервал мощностью 5,5 м между последней находкой *А. arcticus* и арктикоцерасовым песчаником не охарактеризован находками аммонитов, однако следует ожидать, что с какой-то его частью соотносится базальный стратон нижнего бата – зона Greenlandicus. На настоящем этапе развития корреляционных схем зона Arcticus относится к байосу во многих работах (Митта, 2007, 2009а и др.; Fernandez-Lopes et al., 2008; Меледина, 2013, 2014), тем не менее это решение не является общепринятым (Репин, 2005; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Гуляев, 2019). Некоторые авторы проводят границу байоса-бата внутри зоны Arcticus (Захаров, Рогов, 2008; Zakharov, Rogov, 2014).

В данной работе принимается, что подошва батского яруса совпадает с основанием зоны Greenlandicus. В разрезах Дрещанки этой зоне соответствуют слои 3-8 глинистой толщи в разрезе А. Подошву зоны достоверно установить не удалось, но предположительно она может соответствовать основанию глинистой толщи разреза А. Кровля зоны устанавливается по палеонтологическим маркерам. Впервые почти такой же вариант биостратиграфического расчленения был предложен Митта, который отнес к зоне Greenlandicus со знаком вопроса выделяемую им пачку II (Mitta et al., 2015). Основанием для этого послужили ех situ находки Arctocephalites, которые, по всей вероятности, происходят из кровли этой пачки или подошвы пачки III. К ним относятся A. freboldi Spath (Митта, 2009а, табл., II, фиг. 2) и Arctocephalites sp. (Mitta et al., 2015, pl. 5, fig. 4). Первый вид характеризует биогоризонт freboldi, располагающийся в кровле зоны Greenlandicus гренландской шкалы.

Нами в разрезах Дрещанки не обнаружено аммонитов, характеризующих эти биогоризонты. Тем не менее несколько взрослых экземпляров Arctocephalites greenlandicus Spath (табл. 14, фиг. 1, 2; табл. 15, фиг. 1, 2) присутствуют в коллекции арктоцефалитин, собранных в 1914 г. А.Н. Замятиным (хранятся в ЦНИГР музее) в ныне не существующем разрезе «порог Разливной» на р. Ижма (Киселев, Ипполитов, 2020). Из этого разреза, вероятно, происходит и лектотип Arcticoceras ishmae (Keys.), а также основная часть находок XIX – первой половины XX в. (Ипполитов, 2020). Эти экземпляры вполне соответствуют типу A. greenlandicus (голотип: Spath, 1932, pl. IX, fig. 1, pl. X, fig. 1), а по сохранности и составу отвечают только слоям 6-8 разреза А: они состоят из темно-серого слабо сцементированного песчаника, пиритизированного и рассыпающегося в местах наиболее активной пиритизации. Такая сохранность совершенно не соответствует песчаникам зоны Ishmae, поэтому данные экземпляры происходят из заведомо более низких слоев, соответствующих слоям 6-8 разреза А. В этом разрезе Замятиным собраны также арктикоцерасы, по сохранности и морфологии такие же, как и в арктикоцерасовых песчаниках разрезов Дрещанки. Несомненно, оба разреза, разделенные расстоянием всего 2,7 км, не могли принципиально отличаться друг от друга ниже арктикоцерасовых песчаников (одинаково развитых в обоих разрезах), поэтому их сопоставление уместно. Находка вида-индекса зоны Greenlandicus подтверждает ее присутствие в бассейне р Ижмы, а также позволяет устанавливать (пока только провизорно) биогоризонт greenlandicus.

По сравнению с другими байос-батскими зонами зона Ishmae наиболее уверенно и обоснованно устанавливается в бассейне Ижмы в маркирующих слоях "арктикоцерасового песчаника". Эти слои залегают под наклоном на излучине Ижмы и выходят неширокой полосой с северо-запада от порогов Бычье Горло и Разливной в русле Ижмы, на юго-восток, через русло Дрещанки (нижнее-среднее течение) до правого берега Ижмы на другой стороне излучины. В настоящее время они лучше всего охарактеризованы палеонтологически в разрезе А в низовьях Дрещанки.

Изучение основного разреза нижнего бата на р. Дрещанке (D-5, по Митта, или обн. 12, по А.П. Ипполитову [Захаров и др., 2020]) показало, что *Arcticoceras* встречается только в основании арктикоцерасовых песчаников в составе единственного комплекса аммонитов. Этот комплекс представляет высокое разнообразие морфотипов одного единственного вида и подвида *A. ishmae ishmae* и большинства морф арктикоцерасов, характерных для всех хроновариаций гренландской последовательности (табл. 16, фиг. 1,2; Киселев, 2020б, табл. 3, фиг. 6, табл. 4, фиг. 3). Он присутствует не только в разрезе Дрещанки, но и в историческом разрезе «порог Разливной» на Ижме, откуда, вероятно, происходит тип *А. ishmae*, а также коллекция арктикоцерасов А.Н. Замятина (Киселев, 2020а, табл. 1, фиг. 5-8; Киселев, 2020б, табл. 4, фиг. 2). Соответственно в зоне Ishmae бассейна р. Ижмы по имеющимся данным можно выделить только один биогоризонт *А. ishmae* іshmae, соответствующий лишь, вероятно, биогоризонту *А. ishmae* α той же зоны гренландской шкалы (см. главу 1.5).

Бассейн р. Усы (Цилемской)

Важнейшее местонахождение раннебатской фауны было изучено автором совместно с А.П. Ипполитовым в 2019 и 2021 гг. в среднем течении р. Усы, правого притока р. Цильмы. Разрезы средней юры в этом районе впервые упоминаются в объяснительной записке к геологической карте (Осадчук и др., 1979), однако фаунистически охарактеризованные слои на основе ошибочных определений аммонитов были отнесены к нижнему келловею. В предшествующих наших публикациях (Киселев, Ипполитов, 2020) этот разрез был охарактеризован как «разрез с наиболее детальной последовательностью комплексов арктоцефалитин зоны Ishmae бассейна р. Печоры». Ниже впервые приводится его описание и дается характеристика аммонитовых комплексов.

В среднем течении р. Усы обнаружено несколько обнажений (1-5) средней юры на правом берегу между ее притоками Савосара и Монастырская Виска. Нижнюю часть разреза видимой мощностью до 10 м слагают светлые пески и песчаники (слои 1-7), относящиеся к паскинской свите по схеме Ю.С. Репина (Репин и др., 2006). Выше по резкой литологической границе залегает пачка бурых гравелитов и крупнозернистых песков с шарообразными стяжениями песчаника (слои 8-11). Верхняя часть этой пачки содержит морскую фауну, включая аммонитов (дрещанкинская свита, ibid.). Песчано-гравеллитовая пачка, в свою очередь, также с несогласием, перекрывается серыми глинами и алевритами основания чуркинской свиты (слои 12-13) с редкой морской фауной, но без аммонитов.

Описание разреза дается только для верхней его части, имеющей значение для аммонитовой биостратиграфии, начиная со слоя 8.

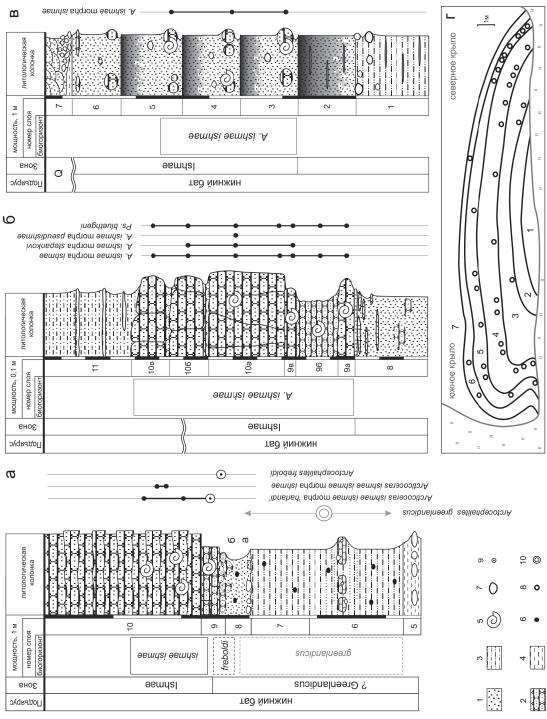
Слой 8. Песок средне- и крупнозернистый, гравелистый, железистый, ярко-рыжий, крепкий, переходящий в песчаник крупнозернистый, слабосцементированный. Вблизи кровли в слое появляются тонкие прослойки сильно ожелезненного песчаника. Их число увеличивается в сторону кровли, где они местами сливаются в одну прослойку. Мощность около 6-7 м.

Слой 9. Песчаник средне- и мелкозернистый, с включениями мелкого и крупного гравия, темно-зеленовато-серый или буровато-серый, крепкий или слабо сцементированный. Фоссилии встречаются часто в виде ожелезненных ядер, пустот и отпечатков. Мощность 0,2-0,3 м.

В слое выделяются три литологических горизонта, отличающихся по цвету и сцементированности породы:

горизонт 9a — песчаник зеленовато-серый или серо-зеленый, сильно глауконитовый, крепкий, образующий эрозионный выступ в профиле выветривания разреза. Аммониты представлены Arcticoceras ishmae morpha ishmae (Keys.) (табл. 17, фиг. 1, 2), Pseudocadoceras (Costacadoceras) bluethgeni (Rawson). Найдены также пустоты от ростров белемнитов Pachyteuthis spp., ядра двустворок, в основном Охуtoma, и гастропод Eucyclus. Мощность 0,03-0,05 м.

разрезе порога Разливствующей слою разреза ние аммонитов в нижмано-Печорского регио- разрез на р. Адзъва структура залегания слоев в обн. Никифорова 5, 6 – находки situ и указанные в лите-(Митта, 2009; нем бате в разрезах Тиразрез на р. Уса (обн. 3). (Никифорова щелья); г – **Щелья.** Рисунок сделан по панорамной фотогра фии, поэтому сохраняет искажения длин по вер гикали и горизонтали обозначения песок, 2 – песчаник гы, 8 – находки конкре аммонитов, 7 – псефи щанка (Д5 / обн. 12); б - песок глинистый, 4 аммониты, найденные Mitta et al., 2015); 10 мониты, найденные ций (для фиг. г), 9 на Дрещанке. /словные ратуре глина,



горизонт 96 – песчаник листоватый, буровато-серый или бурый, со вторичными ожелезнениями по плоскостям отдельности. Среди аммонитов найдены A. ishmae morpha ishmae (Keys.), Ps. (Costacadoceras) bluethgeni (Rawson). Мощность 0,15 м.

горизонт 9в – песчаник, как и в горизонте 9а, но содержит много крупных и мелких двустворок *Camptonectes* spp. и *Pleuromya* spp. Аммониты представлены *A. ishmae* morpha *ishmae* (Keys.), *A. ishmae* morpha *stepankovi* Tuchkov, *Ps.* (*Costacadoceras*) *bluethgeni* (Rawson). Мощность 0,05-0,07 м.

Слой 10. Песчаник средне- и мелкозернистый, буровато-зеленовато-серый, очень крепкий, массивный, неслоистый. Образует выраженный маркирующий горизонт в разрезе. Слой разбит на глыбы, которые иногда скатываются и образуют осыпное скопление в основании обнажения. Аммониты и остальная фауна моллюсков встречаются по всему слою. В слое выделяются три горизонта песчаника, разделенные тонкими прослоями менее сцементированной породы со вторичными ожелезнениями по плоскостям отдельности.

горизонт 10а — песчаник очень крепкий, мощностью 0,3 м, с аммонитами A. ishmae morpha ishmae (Keys.) (табл. 17, фиг. 3; табл. 18, фиг. 2), A. ishmae morpha ishmae (Keys.) / stepankovi Tuchkov, A. ishmae (Keys.) morpha pseudishmae Spath (табл. 17, фиг. 4), Ps. (Costacadoceras) bluethgeni (Rawson), белемнитами — Pachyteuthis spp., и двустворками — многочисленными Pleuromya., буровато-серый или бурый.

горизонт 10б – песчаник, мощностью 0,15-0,2 м, с аммонитами *A. ishmae* morpha *ishmae* (Keys.), *A. ishmae* morpha *stepankovi* Tuchkov, *Ps.* (*Costacadoceras*) *bluethgeni* (Rawson).

горизонт 10в – песчаник, мощностью 0,15 м, с аммонитами A. ishmae morpha ishmae (Keys.) (табл. 18, фиг. 3), Ps. (Costacadoceras) bluethgeni (Rawson). Этот горизонт часто выклинивается в разрезе.

Слой 11. Песок сильно глинистый, серовато-охристый или серый с тремя горизонтами ожелезнения, разделенных прослойками серой породы мощностью 0,1-0,15 м. Мощность 0,5-0,6 м.

Слой 12. Глина неслоистая, темно-серая до черной, слюдистая, с караваеобразными конкрециями серого мергеля. Из фоссилий встречены только белемниты (очень редко). Мощность около 5 м.

Настоящий разрез отчасти напоминает строение средней юры в бассейне р. Ижмы: нижняя и основная по мощности часть разреза почти не содержит фоссилий и представлена монотонной толщей неотчетливо меняющихся и переслаивающихся пород, верхняя образует незначительный по мощности, но литологически дискретный слой "арктикоцерасовых песчаников" (АП), являющийся важнейшим маркирующим горизонтом средней юры в регионе (рис. 2.1.6). В разрезах обоих районов слой АП литологически почти не различается, характеризуется одними и теми же аммонитами и принадлежит одной и той же зоне Ishmae. Однако, в отличие от ижемских разрезов, слой АП вместе с подстилающим слоем в разрезе р. Усы содержит последовательность арктоцефалитин, состоящую из 5 разновозрастных комплексов. Из них три комплекса находятся в слоях, расположенных ниже АП, поэтому не исключено, что они могут быть эквивалентны переходным к АП слоям в разрезе Дрещанки (кровля слоя 8 обн. 12, рис. 2.1.5, разрез А).

Никифорова Щелья (р. Адзьва)

Разрез нижнего бата на р. Адзьве известен в основном благодаря находкам *Arcticoceras ishmae*, которые иногда описывались и изображались в публикациях (Соколов, 1912; Меледина, 1987; Репин и др., 2006; Киселев, 2020а, б). Он был впервые описан Ю.С. Репиным в обн. 14 (Репин, 2005а; Репин и др., 2006) и предложен в качестве парастратотипа дрещанкинской свиты.

Изучение разреза в 2007 г. позволило уточнить его строение и распределение в нем аммонитов. Обнажение средней юры, фигурирующее в литературе под названием Никифорова Щелья (Кулик, 1923), расположено на правом берегу Адзьвы в 8 км выше ее устья. При расчистке удалось установить, что батские слои распространены локально, в обнажении с протяженностью около 25 м, и залегают в составе ледникового отторженца, состоящего из сложно перемятых слоев. Структура залегания этих слоев представляет собой слабовыпуклую антиклинальную складку, с симметричным положением ядра и асимметричным строением крыльев. Северное крыло полого опускается на 6-7 м от вершины до уреза воды, южное крыло представляет отдельную косую или почти лежачую склад-

ку, внутри которой наблюдается удвоение разреза (**рис. 2.1.6г**). Полное строение разреза наблюдается только в средней части обнажения, соответствующей ядру складки. Здесь снизу вверх наблюдаются следующие слои:

- Слой 1. Песок мелкозернистый, глинистый, слюдистый, светлый желтовато-серый, с прослойками углефицированной древесины в средней части слоя и глинистыми примазками вблизи кровли. В нижней части слоя встречены конкреции сливного кварцитопесчаника, переполненного остатками древесины. В верхней части слоя и кровле часто встречаются кварцевые и филлитовые псефиты галечной и мелковалунной фракции. Видимая мощность выше осыпи 1,4 м.
- Слой 2. Песок мелкозернистый, охристо-бурый, с частыми темно-серыми глинистыми примазками, создающими пятнистую текстуру. В кровле слой постепенно становится темно-серым за счет увеличения глинистых примазок. Верхняя граница не резкая. Мощность 0,8-0,9 м.
- Слой 3. Порода, как и в слое 2, но более светлая и с меньшим содержанием глинистых примазок. В верхней части слоя, в интервале 0,1-0,15 м ниже кровли, слой также становится темно-серым за счет увеличения глинистой фракции. В слое иногда встречается кварцевая или кварцитовая галька. Вблизи подошвы проходит горизонт с шаровидными конкрециями песчаника карбонатнофосфатизированного, очень крепкого, бурого с поверхности и темно-бурого на изломе. По форме и размеру (до 20 см в диаметре) конкреции напоминают пушечные ядра. В конкрециях встречены аммониты Arcticoceras ishmae morpha ishmae (Keys.). Мощность 0,9 м.
- **Слой 4.** Порода, как и в слое 3, с конкрециями песчаника в форме пушечных ядер и аммонитами *A. ishmae* morpha *ishmae* (Keys.), белемнитами *Pachyteuthis* spp., двустворками *Retroceramus* spp. Мощность 0,9 м.
- **Слой 5.** Порода, как и в предыдущем слое, с аналогичными по составу, форме и положению конкрециями песчаника. Аммониты представлены *A. ishmae* morpha *ishmae* (Keys.). Мощность 0,8 м.
- **Слой 6.** Порода, как и в предыдущем слое, но в кровле сильно ожелезненная. В конкрециях найдены *Pachyteuthis* spp. Мощность 0,7-0,8 м.
- **Слой 7.** Песок разнозернистый, косослоистый, переслаивающийся с линзочками гиттий и прослойками гравия. Мощность до 30 м.

Верхний бат-келловей

Среднее Поволжье *Просек*

Разрез средне-верхнеюрских отложений, известный в литературе как Просек-Исады (Лысковский район, Нижегородская область), расположен на отрезке правого берега Волги югозападнее с. Просек до с. Исады (рис. 2.1.7). История изучения среднеюрской части разреза охватывает 120-летний отрезок времени после их обнаружения А.Р. Ферхминым в 1886 г. На первом этапе исследования проводилось описание преимущественно келловейской части разреза (Сибирцев, 1886; Герасимов, Казаков, 1939; Кулинич, Фридман, 1990; Гуляев, 1997). Нижняя, песчанистая часть средней юры относилась к бату условно, из-за отсутствия в ней находок макрофоссилий.

После обнаружения в песчанистой пачке слоев богатого комплекса окаменелостей бореальной морской макрофауны была установлена ее принадлежность к верхнему бату (Гуляев, Киселев, 1999а, б). Позднебатский возраст этих слоев обосновывался находками аммонитов, близких или идентичных видам из зоны Cadoceras calyx верхнего бата Восточной Гренландии. В комплексе аммонитов отмечалось преобладание Kepplerites svalbardensis Sokolov et Bodylevski. Редкие экземпляры кадоцератин были отнесены к новым видам Cadoceras infimum Gulyaev et Kiselev и Costacadoceras pisciculus Gulyaev. Своеобразие комплекса аммонитов не позволило напрямую установить в разрезе биостратиграфические подразделения восточно-гренландской шкалы, поэтому слой 1 был обозначен как новая зона Infimum и одноименный биогоризонт.

Аммониты были найдены как в конкрециях (хорошей сохранности), так и в матриксе слоя (деформированы). Основной комплекс аммонитов происходит из крупных конкреций песчаника, которые первоначально не были встречены in situ. Поэтому положение конкреций в слое устанавливалось приблизительно, в 0,5-2,5 ниже кровли. Допускалось, что конкреции образуют несколько горизонтов. После обнаружения рассматриваемых конкреций in situ стало ясно, что они встречаются

существенно ниже, в интервале 2,5-3,5 м и образуют единственный горизонт (Гуляев, 2001).

В верхней части песчанистой толщи в матриксе слоя Д.Б. Гуляевым встречены кадоцератины, близкие к *С. infimum* из конкреций, но отличающиеся морфологически (Гуляев, 2001). Из-за плохой сохранности образцов данная форма была описана в открытой номенклатуре *С.* cf./aff. *infimum* и позднее обозначена как *С. infimum* subsp. nov. (Гуляев, 2005). Ее морфологическое своеобразие и обособленность в разрезе от *С. infimum infimum* послужили основанием для выделения Д.Б. Гуляевым в зоне Infimum двух биогоризонтов (таб. 2.1.1).

В.В. Митта (2000б) песчанистая толща (слоя 1) отнесена к келловею, а не к бату. Ему не удалось обнаружить в этом интервале конкреций с рассматриваемой фауной. Он переопределил аммонитов из работ Д.Б. Гуляева и Д.Н. Киселева: *Kepplerites svalbardensis* Sokolov et Bodylevski им отнесен к К. aff. *keppleri* (Oppel), а разные экземпляры *Cadoceras infimum* Gulyaev et Kiselev рассматривались как отдельные виды. Голотип и все экземпляры из конкреций переопределены как *Cadoceras frearsi* (Orbigny). Образец, найденный in situ в матриксе слоя 1 (Гуляев, Киселев, 1999а, табл. 2, фиг.

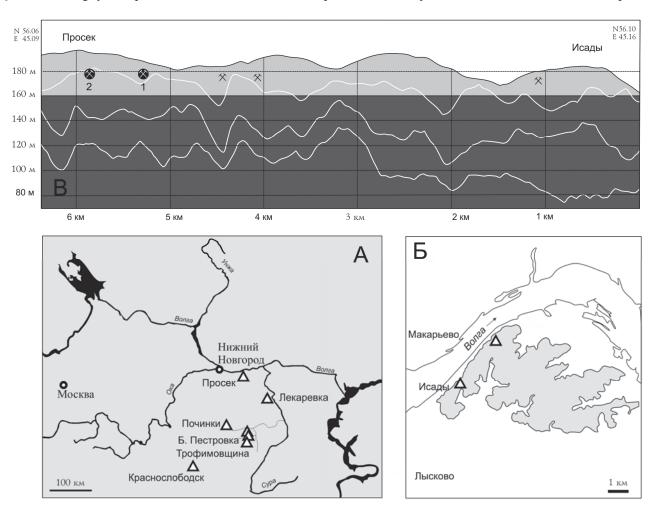


Рис. 2.1.7. Схема расположения разрезов в Среднем Поволжье. Фигуры А, Б, В расположены в последовательности уменьшения картографического масштаба. А – расположение разрезов в Среднем Поволжье. Б – расположение разреза Просек и эрозионного останца юрских отложений на территории Лысковского района. Схема наложена на топографическую модель территории, построенную по данным SRTM в программе Global Маррег. Границы останца выделены по абсолютной отметке 160 м. В – расположение разрезов в продольном профиле берега Волги. В схеме совмещено 4 профиля, сделанных на расстоянии 50 м от уреза воды до водораздельной поверхности останца по данным SRTM. Нижние профили фиксируют расположение оврагов. Ниже и выше абсолютной отметки 160 м (приблизительный уровень подошвы юры) профиль закрашен разным тоном, для обозначения юрских и доюрских отложений.

	Гуляев,		Гуляев, 2001		Гуляев, 2005			Митта, 2000б					Киселев,		
Пачки	Киселев, 1999а									Индек- сация	Предп.		Рогов, 2007а,б		
			surense	Нижний келловей	Elatmae	subpatruus		subpatruus	Subpat-			surensis			subpatruus
Слой 2 - Глинистая пачка	ей					surensis		surensis	ruus			Surchists			surensis
	келловей	n				elatmae	elatmae elatmae			юй	-	elatmae		elatmae	
	кел	Elatmae	elatmae				elatmae anabarense								quenstedti
	Нижний	Elat				jacquoti	acquoti	primaevum	Elatmae	Elatmae і келловей		?keppleri- falsum		jacquoti	frearsi
	I						jace	?poultoni		Нижний elat				ja	breve
Слой 1 - Песчанис- тая пачка	ний Т	unu	ıum	ний Т	unı	cf./aff. infimum	infimum subsp. nov.		um	H		body-	keppleri	1	bodylevskyi
	Верхний бат	Infimum infimum		Верхний бат	Infimum	infimum	infimum infimum inf		Infimum			levskyi	body- levskyi		infimum

Таблица 2.1.1. Стратиграфическое расчленение разреза Просек-Исады по данным различных авторов (из [Киселев, Рогов, 2007а]).

6), был отнесен как *C. bodylevskyi* Frebold. Существовавшая неясность относительно количества конкреционных горизонтов, привела В.В. Митта к предположению, что конкреции образуют два горизонта с различным набором аммонитов: нижним с *C. bodylevskyi* (по В.В. Митта, индекс одноименного фаунистического горизонта) и верхним с *Cadoceras frearsi* (по В.В. Митта, из фаунистического горизонта *keppleri*). Впоследствии было показано (Киселев, Рогов, 2007а), что экземпляр, принятый В.В. Митта за *C. bodylevskyi*, происходит из слоя, расположенного выше (а не ниже) конкреций с кадоцератинами, определенными как *C. frearsi*.

Вышележащая пачка глинистых пород всеми авторами однозначно относится к зоне Cadoceras elatmae нижнего келловея. Однако внутреннее деление зоны Elatmae в разрезе существенно отличается в работах Д.Б. Гуляева и В.В. Митта (табл. 2.1.1). Основные различия наблюдаются в нижней части зоны, мощностью около 5 м. В.В. Митта эту часть разреза предположительно относил к интервалу keppleri-falsum предложенной им последовательности фаунистических горизонтов, однако данный вывод был сделан лишь на основании положения этого уровня в разрезе, поскольку аммониты оттуда указаны не были (Митта, 2000б, с. 18).

В том же интервале Д.Б. Гуляевым (2001) был выявлен комплекс аммонитов, в котором присутствуют как бореальные (кадоцератины и кепплериты), так и тетические (макроцефалитины) таксоны. В этом комплексе был определен *Macrocephalites jacquoti* Н. Douville – вид-индекс базального биогоризонта келловея, эквивалентного биогоризонту *keppleri*. Находка этого важнейшего вида, впервые сделанная на территории России, позволила установить биогоризонт *jacquoti*, ранее выделенный в Западной Европе (Westermann, Callomon, 1988; Thierry et al., 1997), и тем самым зафиксировать основание келловея в разрезе. Однако, поскольку вид *M. jacquoti* известен также из двух верхних фаунистических горизонтов бата (*hollandi* и *hochstetteri*, см. Callomon et al., 1989; Dietl, 1994; Dietl et al., 2021), Д.Б. Гуляев (2002, с. 82) допускал сопоставление нижней части зоны Elatmae, содержащий *М. jacquoti*, с верхней частью батского яруса.

В комплексе биогоризонта *jacquoti* Д.Б. Гуляевым отмечаются и кепплериты, близкие к *K. kep-pleri*. Их плохая сохранность позволила автору дать определение только в открытой номенклатуре. Тем не менее присутствие этой формы послужило дополнительным аргументом для проведения нижней границы келловея в основании слоя 2.

Позднее Д.Б. Гуляевым (2005) была предпринята попытка более детального расчленения нижней половины зоны Elatmae по распространению видов кардиоцератид. В данном интервале установлено три новых биогоризонта poultoni, primaevum, elatmae anabarense, выделенных в бассейне р. Пижмы. Такое же деление зоны Elatmae было предложено Д.Б. Гуляевым и для разреза Просек-Исалы.

Разрез Просек-Исады играет ведущую роль при разработке и детализации биостратиграфических шкал верхнего бата и нижнего келловея для Европейской России. Однако, как показано выше,

в настоящее время не существует единого мнения о строении разреза и возрасте выделенных в нем слоев. Разночтения присутствуют на всех уровнях иерархии стратиграфических подразделений: ярусном, зональном и инфразональном. Это послужило основанием для ревизии прежних представлений на основе новых исследований, выполненных на более высоком уровне детальности (Киселев, Рогов, 2007а, б).

Данный разрез является самым изученным разрезом верхнего бата и нижнего келловея в Среднем Поволжье. Он включает наиболее полную последовательность биостратонов в данном интервале, на основании чего было предложено рассматривать разрез как возможный кандидат на роль GSSP келловея (Киселев, Рогов, 2007а). В результате изучения разреза в 2006 г. было существенно уточнено его строение и последовательность аммонитов (там же). В результате предложен новый, более детальный вариант инфразональной шкалы верхнего бата – базальной части нижнего келловея (зоны Elatmae).

В батском интервале разреза установлены два биогоризонта *infimum* и *bodylevskyi*, отнесенные к зоне Calyx. В нижнем келловее, в объеме зоны Elatmae, установлены биогоризонты *breve*, *frearsi*, *quenstedti*, *elatmae* (выделены по видам Cadoceratinae) и биогоризонт *jacquoti* (выделен по виду из Macrocephalitinae). Граница бата и келловея проведена в основании биогоризонтов *breve* и *jacquoti*.

Описание разреза

Юрские отложения Лысковского района располагаются на изгибе правого берега Волги и представляют собой эрозионный останец длиной около 7 км и шириной до 1,5 км между с. Просек и с. Исады (рис. 2.1.7(Б)). Подошва юры начинается приблизительно от абсолютной отметки 160 м и подстилается верхнепермскими слоями. Обнажения юры наблюдаются в нескольких оврагах берегового склона и в карьере вблизи с. Просек. Основной разрез, где виден контакт батских и келловейских слоев, находится непосредственно под карьером. Дополнительные разрезы вскрываются в двух оврагах, расположенных на отрезке берега длиной 1,5 км выше основного разреза. В них наблюдаются только батские отложения и их контакт с верхнепермскими слоями. Между этими разрезами и с. Исады юрские отложения задернованы, и последнее обнажение в пределах указанного останца появляется непосредственно у с. Исады.

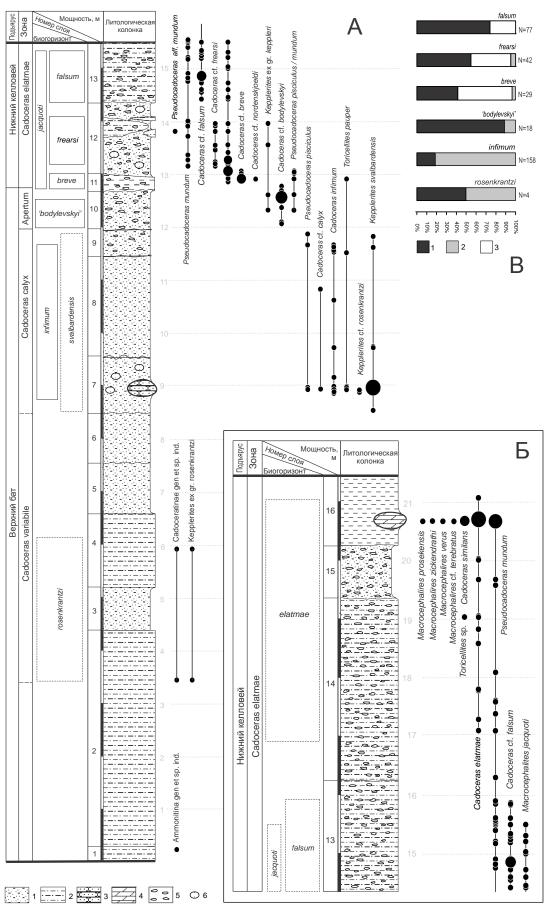
Описание разреза в 2006 г. проводилось в овраге на правом берегу Волги непосредственно под карьером (рис. 2.1.7(В)). В разрезе было выделено 11 слоев, из которых 5 отнесены к бату. Основная часть батского комплекса аммонитов происходит из слоя 7. Нижнюю границу батских слоев на контакте с пермскими выявить не удалось.

При изучении обнажений бата и келловея в районе п. Просек в 2007 г. обнаружен более полный разрез батской песчаной толщи в овраге, расположенном за пределами карьера, ближе к п. Просек (разрез 2, рис. 2.1.7(В)). Ниже дается сводное описание разрезов (снизу вверх). Батские слои подстилаются пестроцветными отложениями перми, непосредственно выше которых залегает следующая последовательность слоев (рис. 2.1.8):

- **Слой 1**. Глина песчанисто-алевритистая, зеленовато-серая, неяснослоистая, плотная. В слое найдены раздавленные ядра аммонитов очень плохой сохранности. Мощность 0,1-0,2 м.
- Слой 2. Глина алевритистая, зеленовато-серая или буровато-серая, переслаивающаяся с песком алеврито-глинистым различной окраски, от зеленовато-серого до серовато-бурого. В целом порода имеет полосчатую, «пестроцветную» текстуру. В песчаных прослоях часто встречаются глинистые примазки или гальки глины. Аммониты найдены лишь в верхней части слоя в виде трудно идентифицируемых ядер, принадлежащих *Kepplerites* и Cadoceratinae. Мощность 4 м.
- **Слой 3**. Песок сильно глинистый и алевритистый, зеленовато-серый или зеленовато-охристый, плотный, неяснослоистый. Мощность 0,8-0,95 м.
- **Слой 4.** Глина песчанисто-алевритистая, слабослюдистая, зеленовато-серая, неслоистая. В средней части слоя найдены раздавленные ядра *Kepplerites* ex gr. *rosenkrantzi* Spath (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. 2, фиг. 3) и неопределимые Cadoceratinae. Мощность 1,5 м.
- **Слой 5**. Песок мелкозернистый, алевритистый, желтовато-серый, неяснослоистый, плотный, со следами биотурбации. В кровле проходит тонкая, 2-5 мм, прослойка ожелезненного песка. Мощность 0.9 м.

Выше располагаются слои, первоначально описанные в соседнем овраге (разрезе 1).

- Слой 6. Аналогичный предыдущему (соответствует слою 1 разреза 1). Мощность 0,6-0,9 м.
- Слой 7. Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, буровато-серый, неяснослоистый, плотный, с округлыми включениями песка рыхлого, светло-серого (соответствует слою 2 разреза 1). В слое проходит горизонт крупных (до 0,7 м) конкреций карбонатного песчаника, плотного внутри и рыхлого снаружи. На том же уровне найдены небольшие, картофелевидные конкреции фосфатизированного песчаника. Конкреции песчаника часто переполнены раковинами аммонитов, среди которых определены Kepplerites svalbardensis Sokolov et Bodylevsky (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. 1, фиг. 1-3), K. rosenkrantzi Spath, Toricellites pauper (Spath), Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev (табл. 19, фиг. 2-6), Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus (Gulyaev). Кровля слоя неровная, волнистая. Видимая мощность 0,8-0,9 м.
- Слой 8. Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слабослюдистый, охристо-сероватобурый, плотный (соответствует слою 3 разреза 1). Ближе к кровле наблюдаются редкие кармановидные включения рыхлого песка. Окаменелости встречаются в виде песчанистых, слабоожелезненных ядер. Аммониты встречаются редко и представлены таксонами предыдущего комплекса. Верхняя граница слоя слабоволнистая. В кровле проходит тонкая прослойка ожелезненного песка. Мощность 1,9 м.
- Слой 9. Аналогичный предыдущему (соответствует слою 4 разреза 1). В кровле проходит тонкая прослойка ожелезненного песка. Мощность 0,5 м.
- Слой 10. Аналогичный предыдущему (соответствует слою 5 разреза 1). Аммониты: *K.* ex gr. *keppleri* (Oppel), *T. pauper* (Spath), *Cadoceras* cf. *bodylevskyi* Frebold (табл. 28, фиг. 2), *C.* (*Catacadoceras*) aff. *nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund (табл. 28, фиг. 3-5), *Ps.* (*Cos.*) cf. *pisciculus* (Gulyaev). Мощность 0,75-0,8 м.
- Слой 11. Глина песчанисто-алевритистая, слабослюдистая, темно-серая, неслоистая, со следами интенсивной биотурбации (соответствует слою 6 разреза 1). Аммониты представлены ядрами и сильно раздавлены. Среди них определены: *C.* (*P.*) breve / cf. breve Blake (табл. 25, фиг. 4, 5), *C.* (*Cat.*) cf. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund (табл. 30, фиг. 1), *Ps.* (*Cos.*) cf. pisciculus (Gulyaev), *K.* (*K.*) ex gr. keppleri (Oppel), Macrocephalites jacquoti Douville (табл. 20, фиг. 6-8). Мощность 0,3-0,4 м.
- Слой 12. Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слабослюдистый, плотный, буровато-серый или серовато-желтый, с рыжеватыми лимонитизированными примазками. Слой переполнен раздавленными глинистыми ядрами ихнофоссилий. Реже встречаются картофелевидные включения песка мелкозернистого, рыхлого, кремово-серого. В верхней половине слоя попадаются линзы песчанистой глины, переполненной песчанистыми ядрами ихнофоссилий. Аммониты встречаются в виде раздавленных ядер и представлены: *К.* ex gr. *keppleri* (Oppel), *C.* (*P.*) cf. *frearsi* (Orbigny), *Ps.* (*Cos.*) *mundum* (Sasonov), *Ps.* (*Cos.*) aff. *mundum* (Sasonov) (табл. 29, фиг. 7), *M. jacquoti* Douville. Мощность 1,2-1,3 м.
- **Слой 13**. Глина песчанисто-алевритистая, слабослюдистая, темно-серая, с частыми кремовосерыми пятнами и лимонитизированными примазками, неслоистая, со следами интенсивной биотурбации (соответствует слою 8 разреза 1). Аммониты: *C.* cf. *falsum / falsum* Voronetz, *Ps.* (*Cos.*) *mundum* (Sasonov), *M. jacquoti* Douville. Мощность 1,9 м.
- **Слой 14.** Глина песчанисто-алевритистая, кремово-серая, с темно-серыми пятнами и лимонитизированными примазками, неслоистая, переполненная песчаными, раздавленными ядрами ихнофоссилий (соответствует слою 9 разреза 1). Среди аммонитов преобладают раздавленные ядра Ps. (Cos.) mundum (Sasonov). Реже встречаются C. (P.) elatmae (Nikitin). Мощность 3,1 м.
- **Слой 15**. Песок, как и в слое 12, но без включений (соответствует слою 10 разреза 1). Аммониты те же, что и в слое 14. Мощность 0,9 м.
- **Рис. 2.1.8.** Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезе Просек. А нижняя часть разреза. Б верхняя часть разреза. В изменение таксономического состава аммонитов в верхнем бате зоне Elatmae нижнего келловея разреза Просек (по сборам 2006 г.). 1 Cadoceratinae, 2 Kosmoceratidae, 3 Macrocephalitinae. N число экземпляров в выборке. Обозначения: 1 песок глинисто-алевритистый; 2 глина песчанисто-алевритистая; 3 песчаник; 4 мергель; 5 ядра ихнофоссилий; 6 фосфоритовые конкреции. Единица деления измерительной линейки 1 м.



Слой 16. Глина темно-серая, известковистая, однородная, неслоистая. Вблизи подошвы (0,3-0,5 м) наблюдается горизонт крупных, овальной формы, септированных конкреций мергеля плотного, серого внутри и темного снаружи. В глине аммониты представлены раздавленными ядрами, в конкрециях имеют полную сохранность раковины. Из конкреций происходит основной комплекс аммонитов зоны Elatmae: *C.* (*P.*) elatmae (Nikitin) (табл. 4, фиг. 1, 2; табл. 29, фиг. 2), *C. simulans* Spath, *Ps.* (*Cos.*) mundum (Sasonov), *M. verus* Buckman, *M. prosekensis* Gulyaev, *M.* cf. terebratus (Phillips), *M. zickendrathi* Mitta. Видимая мощность 1,1 м.

Более высокие интервалы келловея (зоны Subpatruus, Koenigi, Calloviense) лучше обнажены в разрезе у с. Исады. Здесь выше глин зоны Elatmae наблюдается следующая последовательность слоев:

- Слой 1. Глина неслоистая, вязкая, серая, сильно огипсованная. В средней части слоя, в 3 м ниже кровли, проходит горизонт конкреций фосфатизированного мергеля с *Cadochamoussetia surensis* (Nik.) (табл. 5, фиг. 2, 3). В этом же слое Гуляев (1999, 2001) отмечал присутствие комплекса аммонитов с *Cad. subpatruus* (Nik.) на том же уровне, что и *Cad. surensis*. Это наблюдение не подтверждено более поздними исследованиями. Мощность 7-9 м.
- **Слой 2**. Песок среднезернистый, зеленовато-бурый, с мелкими лимонитизированными конкрециями песчаника и углефицированными остатками древесины. Мощность 0,4 м.
- Слой 3. Алеврит крепкий, переходящий в алевролит темно-бурый, с ярко-рыжими лимонитизированными примазками, оолитовый, содержащий пропластки и округлые конкреции алевролита оолитового, размером 0,1-0,4 м. Аммониты: *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman (табл. 49, фиг. 1-3; табл. 50, фиг. 1; табл. 51, фиг. 1-5), *C.? confusum* (Gulyaev), *C. laetum* Gulyaev, *Chamoussetia buckmani* Callomon et Wright, *Pseudocadoceras agitablle* Kiselev, *Ps.* aff. *whithami* Callomon et Wright, *Ps. bellator* Kiselev, *Kepplerites (Gowericeras) curtilobus* (Buckman), *Toricellites corticornutus* Buckman, *Proplanulites* spp. Мощность 0,5-0,6 м.

Обоснование биостратиграфического расчленения

Детальное литологическое изучение разреза показало, что его строение более сложное, чем это выглядело в прежних описаниях. Не существует четкого деления разреза на две толщи – песчанистую и глинистую. Все слои, состоящие из преимущественно песчаной фракции, в той или иной степени содержат примесь глинистых частиц, а слои, представленные глинами, сильно опесчанены. Глинистая пачка (слои 6-11) составлена чередованием более глинистых и опесчаненых слоев с увеличением мощности глинистых слоев вверх. Существует лишь общая тенденция увеличения глинистости к верхней части разреза. Изученная последовательность пород представляет трансгрессивную серию осадков, сформированных, видимо, в условиях относительно непрерывного осадконакопления.

Аммониты обнаружены по всей толще разреза, что позволяет провести его детальное биостратиграфическое расчленение. Они образуют шесть последовательно сменяющихся комплексов, представленных видами трех подсемейств – кадоцератин, кепплеритин и макроцефалитин. Только одно подсемейство, кадоцератины, распространено по всему разрезу в виде последовательности видов одной филогенетической линии *Cadoceras* (*Catacadoceras*) – С. (*Paracadoceras*). На его основе происходит выделение инфразональных биостратонов. Виды кепплеритин и макроцефалитин встречаются лишь в отдельных интервалах разреза и являются маркерами зональных и ярусных подразделений.

Верхний бат

В базальной части разреза нижние три слоя представляют переотложенные породы подстилающих пермских слоев и в значительной мере сохраняют признаки пестроцветности. Первые определимые аммониты встречаются в слое 4 и представлены в основном *Kepplerites*, близкими к *K. rosenkrantzi* Spath. Этот вид является характерным видом-индексом фаунистического горизонта 21 инфразональной шкалы Восточной Гренландии (Callomon, 1993). Фаунистический горизонт *rosenkrantzi* расположен в верхней части зоны Variabile восточно-гренландской шкалы. В связи с этим слой 4 (и предположительно слои 1-3) может быть отнесен к зоне Variabile средней части верхнего бата.

Вышележащие слои 7-9 содержат разнообразную фауну аммонитов, среди которой присутствуют виды, характерные для восточно-гренландской зоны Calyx. В комплексе аммонитов преобладают кепплеритины, в первую очередь *K. svalbardensis*, который является типичным представителем фаунистического горизонта 22 *K. peramplus* зоны Calyx (по Callomon, 1993).

В зоне Calyx устанавливается один биогоризонт — *infimum*, выделенный ранее (Гуляев, Киселев, 1999а, б). Он занимает большую часть зоны, включая слои 7 и 8. Основная выборка экземпляров вида-индекса биогоризонта происходит из конкреций слоя 7. В матриксе слоя 8 найдено несколько деформированных экземпляров, не отличающихся от таковых из слоя 7. Из слоя 8 происходит деформированное ядро экземпляра с конечной жилой камерой, изображенного ранее (Гуляев, Киселев, 1999а, табл. 2, фиг. 6) и ошибочно переопределенного В.В. Митта как *Cadoceras bodylevskyi* Frebold (этот экземпляр сохраняет выраженную первичные и вторичные ребра до конечного устьевого края, что типично для *Catacadoceras*).

В восточно-гренландской шкале зона Calyx представлена двумя фаунистическими горизонтами (Callomon, 1993), выделенными по роду *Kepplerites*: 22 – peramplus и 23 – vardekloeftensis. Видиндекс зоны отмечается Дж. Калломоном только в верхнем фаунистическом горизонте. По мнению Калломона (персональное сообщение), найденные в разрезе Просек экземпляры, ранее определявшиеся как *C. calyx*, близки лишь уклоняющимся вариациям выборки вида из фаунистического горизонта 23 и более соответствуют кадоцератинам фаунистического горизонта 22. Присутствие *K. svalbardensis* также подтверждает эквивалентность слоя 7 нижней части зоны Calyx.

Терминальная часть верхнего бата в сводном разрезе соответствует слою 10. Аммониты встречаются редко и имеют, как правило, плохую сохранность в виде полураздавленных ядер. Комплекс представлен преимущественно кадоцератинами, среди которых определены C. cf. bodylevskyi (табл. 28. фиг. 2). Это основанием ДЛЯ установления В слое биогоризонта служит 'bodylevskyi' (номенклатуру и описание см. в специальном разделе). Ранее (Киселев, Рогов, 2007б) тем же названием обозначались и другие кадоцератины из того же слоя, характеризующиеся экстремально эволютным для Cadoceras морфотипом (табл. 28, фиг. 3-5). После ознакомления с коллекцией восточно-гренландских кадоцератин, хранящихся в геологическом музее Копенгагена, было установлено, что эти экземпляры наиболее близки к более древнему хроноподвиду C. (Catacadoceras) nordenskjoeldi Callomon et Birkelund, обозначенному Дж. Калломоном (Callomon, 1993) как С. nordenskjoeldi a (табл. 28, фиг. 1). Неслучайное сходство этих форм указывает на то, что слой 10 разреза Просек находится непосредственно вблизи бат-келловейской границы, выше которой в зональной шкале Восточной Гренландии принято устанавливать подошву зоны Nordenskjoeldi (Mitta, 2005; Callomon et al., 2015; Dietl et al., 2021). Вероятно, этот интервал следует сопоставлять с верхней частью зоны Apertum гренландской шкалы.

Нижний келловей представлен преимущественно глинистыми отложениями зоны Elatmae. Основание нижнего келловея в разрезе фиксируется по появлению в слое 11 *Macrocephalites jacquoti*, вида-индекса базального биогоризонта келловея в Западной Европе (Westermann, Callomon, 1988; Thierry et al., 1997). Биогоризонт *jacquoti* занимает широкий интервал в разрезе, включающий слои 11-13, в которых установлено три биогоризонта по кардиоцератидам (*breve*, *falsum*). В основании келловея установлен биогоризонт *breve*, имеющий широкое распространение в Европейской России, а также распространенный в Англии, Восточной Гренландии и на Северном Кавказе (номенклатуру и описание см. в специальном разделе).

В слое 11 найден экземпляр, близкий к *C.* (*Catacadoceras*) *nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund – зональному виду-индексу восточно-гренландской шкалы. Его присутствие в биогоризонте *jacquoti* позволяет пересмотреть корреляцию зон Apertum и Nordenskjoeldi с западно-европейской стандартной шкалой.

Kepplerites в слоях 11 и 12 встречаются крайне редко. Они имеют плохую сохранность и определяются как *K*. ex gr. *keppleri*. Поэтому в данном разрезе установление биогоризонта *keppleri* является преждевременным.

Слои 14-16 относятся к биогоризонту *elatmae*, наиболее представительный комплекс которого происходит из конкреций мергеля слоя 16. Это наиболее легко опознаваемый интервал в разрезе, состоящий из песчанистых, биотурбированных глин, в которых конкреции находятся в виде единственного горизонта. Аммониты биогоризонта *elatmae* в Просеке представлены классическим набо-

ром видов кадоцератин и макроцефалитин и описаны в нескольких публикациях (Гуляев, 1999, 2001; Митта, 2000б).

Лекаревка

Разрез у д. Лекаревка (левый берег р. Суры, Нижегородская обл.) был описан В.В. Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б, 2004а, б). Первоначально конкреции с «К. ex gr. svalbardensis» им были отнесены предположительно к верхнему бату (Митта, Стародубцева, 1998). Позднее (Митта, 2000б), при первом описании разреза, слой 5 с конкрециями, содержащими «К. ex gr. svalbardensis» и «Cadoceras bodylevskyi», был отнесен к фаунистическому горизонту bodylevskyi, который располагался в основании нижнего келловея, а не в бате.

В более поздних работах В.В. Митта (2004а,б) дает иные определения аммонитам, найденным в слое 5. *K.* ex gr. *svalbardensis* переопределяется им как *K. traillensis* Donovan. В комплекс кадоцератин, наряду с *C. bodylevskyi*, был добавлен новый вид *Cadoceras nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund. На основании данных переопределений В.В. Митта дважды изменено название фаунистического горизонта в слое 5:

- 1. Митта, 2004a K. traillensis et C. bodylevskyi (эквивалентны фаунистическому горизонту keppleri I Южно-Германской шкалы).
- 2. Митта, 2004б; Mitta, 2007 три фаунистических горизонта K. traillensis, C. bodylevskyi и C. nordenskjoeldi.

Выделенные В.В. Митта фаунистические горизонты помещены им в основание подзоны Керpleri зоны Elatmae.

Проведенное автором изучение в 2007 г. позволило несколько уточнить строение разреза. Нижняя часть разреза закрыта оползнями. Видимые слои, доступные расчистке, расположены в средней части берегового склона. Здесь снизу вверх расположены следующие слои:

- **Слой 1.** Песок алевритистый, мелкозернистый, серовато-бурый, неяснослоистый. Видимая мощность 0,2-0,4 м.
- Слой 2. Алеврит глинистый, местами песчанистый, серовато-бурый. В слое найдено несколько крупных (до 1 м) караваеобразных конкреций песчанистого мергеля, в которых найдены макрофоссилии. Аммониты деформированы, сохраняют раковинный слой и часто переполняют породу. Среди них преобладают (95%) *К. svalbardensis* (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 1, фиг. 3). Реже встречаются кадоцератины. Мощность 0,5-0,7 м.
- **Слой 3.** Песок алевритистый, мелкозернистый, серовато-бурый. Верхняя граница слоя не найдена из-за перекрывающего оползня. Видимая мощность 0,5 м.
- **Слой 4.** Глина серовато-бурая, песчанистая, с небольшими конкрециями мергеля серого. По неопубликованным данным Д.Б. Гуляева, в конкрециях встречаются аммониты, характерные для зоны Elatmae: *C. falsum, Ps. mundum, M. jacquoti* и др. Нижняя граница слоя не прослежена из-за оползня. Видимая мощность около 10-12 м.

Литологически разрез имеет выраженное деление на две части: нижнюю песчанистую и верхнюю глинистую. Это в целом аналогично строению разреза Просек, где нижняя песчанистая пачка также в основном соответствует верхнему бату, а глинистая — нижнему келловею. Характерно, что данное выше описание не совсем совпадает с описанием юрской части разреза (слои 4-6), приведенным в работе В.В. Митта (2000б). Все слои им описаны как глины и, таким образом, деление разреза на песчанистую и глинистую пачки не просматривается.

В нижней, песчанистой пачке нами обнаружен лишь один горизонт караваеобразных конкреций. Аммониты, найденные в нем, принадлежат преимущественно к *К. svalbardensis* и характеризуют зону Calyx верхнего бата. Эти конкреции, вероятно, изохронны конкрециям слоя 7 разреза Просек. Об этом свидетельствует ряд признаков: а) сходство аммонитового комплекса по видовому составу и по соотношению экземпляров *Kepplerites/Cadoceratinae*; б) тафономическое сходство захоронения макрофоссилий – массовые скопления раковин с различной ориентацией и хорошей сохранностью раковины; в) единство положения конкреций в пределах песчанистой пачки разреза.

Все вышеперечисленное указывает на специфическое седиментологическое событие, связанное

с накоплением подобного типа конкреций, происходившее в пределах единого бассейна осадконакопления на территории Поволжья.

Нами не обнаружено в разрезе конкреций с *K. traillensis*, *C. bodylevskyi* и *C. nordenskjoeldi*, отмеченных В.В. Митта (Митта, 2004б, т. 4, ф. 1). Не исключено, слои с данной фауной в разрезе просто не найдены.

Таким образом, в разрезе Лекаревка существует интервал, принадлежащий верхнему бату, эквивалентный зоне Calyx разреза у с. Просек.

Бассейн р. Алатырь

Впервые разрезы верхнего бата и нижнего келловея Мордовии, содержащие комплексы аммонитов, были указаны и описаны В.В. Митта (Митта, 2004а, б, 2005, 2006; Міtta, 2005). Им рассмотрено четыре разреза, обозначенных как Алатырь I-IV, местонахождение которых указано в бассейне р. Алатырь северо-западнее г. Саранска без точной привязки. Все они имеют однотипное строение, для которого характерно деление на песчанистую и глинистую части. В песчанистой части (приалатырская серия лукоянской толщи) В.В. Митта описан интересный комплекс аммонитов верхнего бата, представленный как *Керрlerites*, так и Cadoceratinae. Среди кадоцератин выделены новые виды, из которых *С.* (*Catacadoceras*) *keuppi* (Mitta) и *С.* (*Cat.*) *nageli* (Mitta) выбраны в качестве видов-индексов биостратиграфических подразделений.

По распространению аммонитов, преимущественно в разрезе Алатырь II, Митта (Mitta, 2005, 2007) предложил оригинальную модель зонального и инфразонального деления батской части разреза, соответствующей почти всей песчанистой пачке. Эта часть разреза соответствует зоне С. кеиррі, которая рассматривается как эквивалент зон Variabile и Calyx восточно-гренландской шкалы. В зоне С. ке-

- C. (Cat.) nageli (Mitta), C. (Cat.) efimovi (Mitta), K. aff. inflatus Callomon
- C. (Cat.) keuppi (Mitta), K. svalbardensis Sok. et Bodyl
- K. aff. peramplus Spath, K. svalbardensis Sok. et Bodyl, C. calyx Spath.
- K. vardekloeftensis Callomon, K. aff. dietli Shairer

На основании этой последовательности выделено три новых фаунистических горизонта nageli, keuppi, aff. peramplus и установлен восточно-гренландский горизонт vardekloeftensis.

В кровле части песчанистой пачки разреза Алатырь III, выше которой фиксируется отчетливый перерыв в осадконакоплении, найден комплекс кадоцератин, среди которых Митта (2005) определил *Cadoceras apertum* Callomon et Birkelund. В этом интервале В.В. Митта установил фаунистический горизонт *аpertum*, эквивалентный горизонту *apertum* α Восточной Гренландии. Этот горизонт помещен в верхний бат выше зоны С. keuppi.

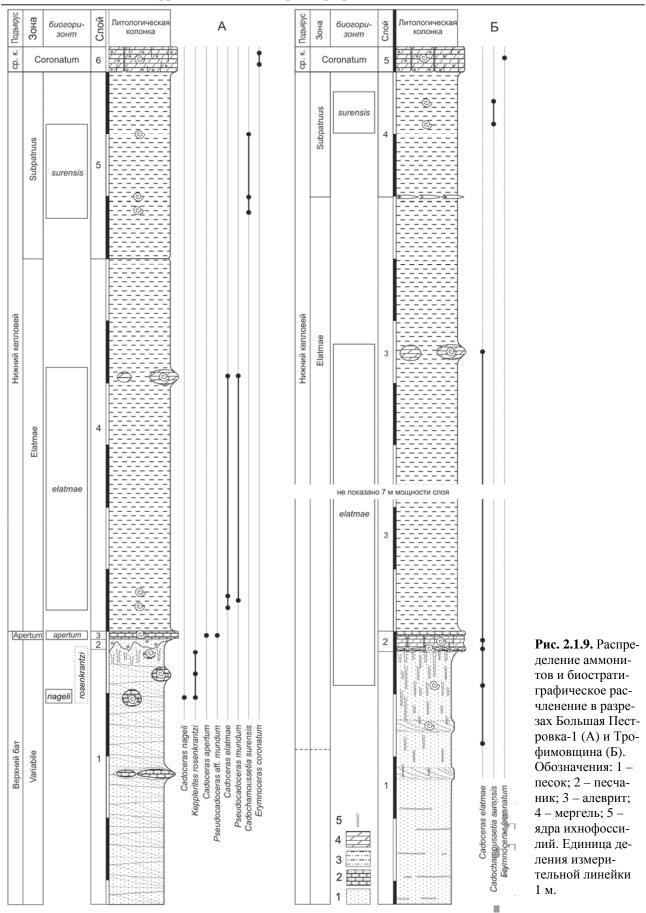
Глинистая часть разреза, по В.В. Митта, содержит аммонитовый комплекс зоны Elatmae и относится соответственно к нижнему келловею.

Нами изучено два разреза на р. Ладка (левый приток р. Инсар, бассейн р. Алатырь) в районе д. Большая Пестровка (Ичалковский р-н, Мордовия) в 2007-2009 гг. Оба разреза имеют однотипное строение, но в деталях различаются как литологически, так и палеофаунистически.

Разрез Большая Пестровка-1 (северный) (иногда обозначен как разрез Репьевка [Гуляев, 2015б]) описан в четырех песчаных карьерах, расположенных в 1-2 км к северо-северо-западу от русла р. Ладки (левый берег). При первом описании обозначен как разрез Большая Пестровка-1 (Киселев, Рогов, 2007б). Нижняя часть разреза представлена толщей косослоистых песков и песчаников (приалатырская серия лукоянской толщи), верхняя — глинами базального нижнего келловея. Биостратиграфическое строение песчаной толщи в разных карьерах (1-4, с юга на север) различается весьма существенно, поэтому ниже приводится описание отдельных разрезов.

Разрез карьеров 2-3 (БП-1[2,3]). Нижняя часть разреза (толща батских песков и песчаников) описана в северной стенке карьера 2 (2007 г.), верхняя часть (келловейские глины) — в карьере 3 (2016 г.) (рис. 2.1.9[a]).

Слой 1. Песок среднезернистый, белесовато-охристый, косослоистый, рыхлый. Нижняя часть слоя закрыта осыпью. Кровля неровная, отчетливо волнистая. Вблизи кровли располагается гори-



зонт обилия вертикальных ихнофоссилий. В двух метрах ниже кровли расположен горизонт больших, уплощенных конкреций железистого песчаника, имеющего плитчатую структуру. Выше расположено несколько горизонтов конкреций округлой формы железисто-фосфатизированного песчаника с *K*. ex gr. *rosenkrantzi* Spath (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 2, фиг. 1, 2). В осыпи, в конкреции подобного типа, найден *C*. (*Cat.*) *nageli* (Mitta) (**табл. 20, фиг. 4**). Видимая мощность около 10 м.

- **Слой 2.** Песок средне-мелкозернистый, желтовато-белый, рыхлый. Подошва неровная. Мощность около 0.1-0.2 м.
- **Слой 3.** Песчаник мелкозернистый, желтовато-бурый, рыхлый с плоскими конкрециями более плотного железистого песчаника, в которых найдены аммониты C. (P.) apertum Callomon et Birkelund (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 5, фиг. 1-3), Ps. (Cos.) ex gr. mundum (Sasonov). Мощность до 0.1 м.
- Слой 4. Глина буровато-серая, плотная, неяснослоистая. Аммониты встречаются редко, раздавлены. В нижней части слоя встречены *С.* (*Paracadoceras*) *elatmae* (Nikitin), *Ps.* (*Costacadoceras*) *mundum* (Sasonov). В верхней части слоя (4-5 м выше подошвы) залегает горизонт крупных шарообразных конкреций мергеля с аммонитами хорошей сохранности, среди которых определены *С.* (*P.*) *elatmae* (Nikitin), *Ps.* (*Cos.*) *mundum* (Sasonov). Мощность до 6-7 м.
- **Слой 5.** Глина серая, плотная, горизонтально-слоистая. Аммониты (в виде пиритизированных или мергелистых ядер) найдены в средней части слоя и представлены *Cadochamoussetia surensis* (Nikitin). Мощность до 3-3,5 м.
- **Слой 6.** Мергель оолитовый, желтовато-серый, оскольчатый, с *Erymnoceras coronatum* (Brug.). Мощность 0,3-0,5 м.
- **Разрез Большая Пестровка-2** (южный) расположен в старом песчаном карьере на правом берегу р. Ладки у западного края д. Большая Пестровка, юго-западнее на 1,5 км от разреза БП-1[2]. В наиболее высокой части разреза с применением расчистки выявлена следующая последовательность слоев (по [Киселев, Рогов, 2007б], с дополнениями) (рис. **2.1.10**):
- **Слой 1.** Песок среднезернистый, местами глинистый, косослоистый, светлый, белесоватосерый. Серии косослоистого песка обрамлены тонкими прослойками серой глины. Окаменелости не найдены. Видимая мошность около 6 м.
- Слой 2. Песок среднезернистый, светлый, охристый, косослоистый, рыхлый. Кровля неровная, отчетливо волнистая. В слое найдено четыре горизонта конкреций песчаника (a-d, рис. 2.1.10). Нижний горизонт "а" (около 4м ниже кровли) состоит из крупных, до 1 м, конкреций карбонатнофосфатизированного песчаника, сверху покрытого железистой коркой. В конкрециях обнаружено массовое скопление аммонитов хорошей сохранности, среди которых преобладают кепплеритины (на 90% и более), в первую очередь Kepplerites svalbardensis Sok. et Bodyl. (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 1, фиг. 1). Значительно реже встречаются кадоцератины, среди которых определены Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev (табл. 19, фиг. 1; табл. 20, фиг. 1). Верхние горизонты (b-d) состоят из небольших конкреций железисто-фосфатизированного песчаника шаровидной или уплощенной формы, содержащие различные комплексы аммонитов: горизонт "b" K. cf./aff. svalbardensis Sok. et Bodyl., Cadoceras calyx calyx Spath (табл. 21, фиг. 1), C. cf. calyx Spath (табл. 20, фиг. 2, 3) и C. (Cat.) cf. infimum Gulyaev et Kiselev (табл. 21, фиг. 2), горизонты "c-d" Kepplerites vardekloeftensis Spath (табл. 29, фиг. 1). Видимая мощность около 10 м.
- **Слой 3.** Песчаник мелкозернистый, желтовато-бурый, рыхлый, плитчатый. Мощность 0,05-0,1 м
- **Слой 4.** Глина буровато-серая, плотная с C. (P.) elatmae, Ps. (Cos.) mundum. Видимая мощность около 3 м.

Несмотря на сходное литологическое строение обоих разрезов, аммонитовая последовательность в слое 1 различается. Верхняя часть песчаной толщи разреза Большая Пестровка-1 содержит более древний комплекс кепплеритов, близких к *К. rosenkrantzi*. К верхнему интервалу принадлежат находки *С. nageli*, найденные в осыпи. Оба вида близки аммонитам из зоны Variabile восточногренландской шкалы, в первую очередь из фаунистического горизонта *rosenkrantzi*.

В разрезе Большая Пестровка-2 характер конкреционных горизонтов и состав аммонитов в песчанистой толще заметно меняется. Во-первых, в разрезе присутствует горизонт крупных конкреций ("a"), переполненных *K. svalbardensis*, аналогичный таковому в разрезах у п. Просек и д. Лекаревка.

Выше него появляются горизонты конкреций, из которых нижний ("b") содержит *C. calyx*, а два верхних ("c" и "d") – *K. vardekloeftensis*. Оба интервала с кепплеритами и кадоцератинами в целом отвечают фаунистическим горизонтам 22 (*peramplus*) и 23 (*vardekloeftensis*) зоны Calyx Восточной Гренландии. В отличие от восточно-гренландских разрезов в разрезе Большая Пестровка-2 не наблюдается совместной встречаемости *C. calyx* и *K. vardekloeftensis*, поскольку эти виды найдены в различных конкреционных горизонтах. Поскольку в слое 2 данного разреза кадоцератины встречаются очень редко, не исключено, что последовательность их распространения может быть существенно уточнена после дополнительных наблюдений.

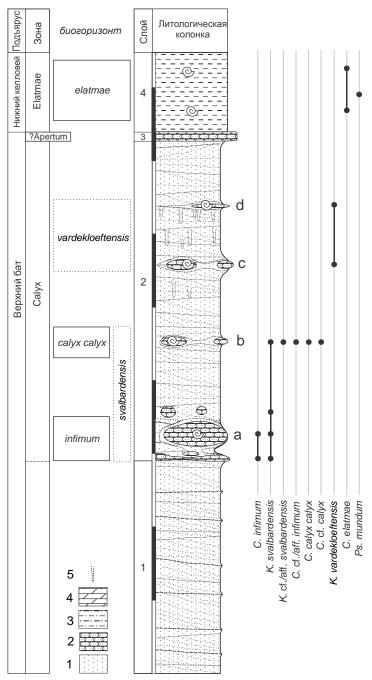


Рис. 2.1.10. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в разрезах Большая Пестровка-2. Обозначения: 1 – песок; 2 – песчаник; 3 – алеврит; 4 – мергель; 5 – ядра ихнофоссилий. Единица деления измерительной линейки 1 м.

Разрез Большая Пестровка-2 очень близок (если не идентичен) разрезу Алатырь II, где верхняя часть разреза имеет близкую последовательность кепплеритов. Здесь же, чуть ниже горизонта с К. aff. peramplus (=K. svalbardensis), В.В. Митта отмечает присутствие С. keuppi (=C. infimum). В том же горизонте В.В. Митта (Міtta, 2007) фиксирует и присутствие С. calyx. Таким образом, состав аммонитов в данном конкреционном горизонте аналогичен таковому в разрезе у п. Просек (слой 7), что позволяет установить в этом разрезе зону Calyx.

В разрезе Большая Пестровка-1 (БП-1[2]), очевидно, содержится только нижняя часть песчанистой толщи верхнего бата, охарактеризованная аммонитами. Верхняя часть, присутствующая в разрезе Большая Пестровка-2, вероятно, перемыта. На это указывают отчетливые признаки перерыва в кровле слоя 1. Проявление локального размыва верхних зон верхнего бата наблюдается не только при сравнении разрезов БП-1 и БП-2 (удаленных друг от друга на 1,5 км), но даже в разных карьерах разреза БП-1 (удаленных на 0,2 км). Так, в разрезе БП-1[4] пески верхнего бата достигают мощности до 15 м, при этом в кровле песчаной толщи найдено два горизонта конкреций песчаника (0,5 и 1,5 м ниже кровли) с K. svalbardensis и K. vardekloeftensis. Таким образом, в самой северной части разреза Большая Пестровка-1 устанавливается зона Calyx, которая южнее размыта, и опять появляется уже в разрезе Большая Пестровка-2.

В слое 3 разреза Большая Пестровка-1 (БП -1[2]) обнаружен комплекс аммонитов, аналогичный таковому из разреза Алатырь III, где Митта (Mitta, 2005) был установлен фаунистический горизонт *apertum*.

Разрез Трофимовщина (Ромодановский р-н, Мордовия) расположен в 7 км южнее

разрезов Большая Пестровка и находится в песчаном карьере у д. Трофимовщина (Ромодановский рн, Мордовия). Разрез также состоит из песчанистой и глинистой толщи, как и вышеописанные, и состоит из следующих слоев (снизу вверх, описание 2016 г.) (рис. 2.1.9[6]).

- Слой 1. Песок мелкозернистый, местами косослоистый, охристый светло-серый, с прожилками ожелезнения. В слое выделяются два прослоя серийно-косослоистого песка мощностью 0,15 м, расположенные в 1,25 и 2 м ниже кровли. По всему слою рассеяны ихнофоссилии, из них ближе к подошве преобладают беспорядочно ориентированные, а ближе к кровле (верхние 2 м) по типу Skolithos. Аммониты встречены в интервале 1,3 м ниже кровли, начиная с верхнего прослоя косослоистых песков. Найдены только кадоцератины Cadoceras elatmae (Nik.). Видимая мощность около 7 м.
- Слой 2. Песчаник мелкозернистый, сильно ожелезненный, ржаво-бурый или иссиня-черный, мощностью 0,15-0,2 м. В слое выделяется три горизонта: нижний песчаник темно-бурый, плавно переходящий в нижележащий слой, мощностью 2-3 см; средний мергель песчанистый, серовато-охристый, мощностью около 10 см; песчаник железистый, от бурого до черного, мощностью до 3 см. В среднем горизонте часто встречается фауна в виде ожелезненных ядер аммонитов и двустворок. Среди аммонитов найдены *C. elatmae* (Nik.) и *Pseudocadoceras mundum* (Sas.).
- **Слой 3.** Глина неслоистая, серая, плотная (полная мощность и строение слоя наблюдается в соседнем карьере, расположенном в 200-300 м севернее). В верхней части слоя (2,5 м ниже кровли) расположен горизонт крупных караваеобразных конкреций мергеля серого, оскольчатого, в которых найдены аммониты C. (P.) elatmae и Ps. (Cos.) mundum. Мощность 14 м.
- **Слой 4.** Глина слабо горизонтально-слоистая, серая, плотная. В подошве залегает горизонт сконденсированных ростров белемнитов. Аммониты (в виде мергелистых ядер) найдены в верхней части слоя и представлены *Cadochamoussetia surensis* (Nikitin). Мощность около 2 м.
- **Слой 5.** Мергель оолитовый, желтовато-серый, крепкий, с *Erymnoceras coronatum* (Brug.). Мощность до 0,4 м.

Литостратиграфически этот разрез близок к остальным разрезам бассейна р. Алатырь трехчленным строением: наличием песчаной толщи в нижней части разреза, глинистой толщи – в верхней, и пограничной прослойкой сильно ожелезненных бронирующих песчаников. Отличия связаны с возрастом песчаной пачки, которая по аммонитам относится к зоне Elatmae и соответственно к нижнему келловею. С учетом этого большая видимая часть песчаной и глинистой толщи, в том числе и пограничный прослой песчаника, относится к одному биогоризонту – elatmae. Это свидетельствует о разновозрастности приалатырской серии в разных участках бассейна. Омоложение возраста кровли песчаной толщи наблюдается как в южной части бассейна (начиная от разреза Трофимовка и южнее), так и в северной (разрез Починки).

Биостратиграфическая шкала бата и базального нижнего келловея Среднего Поволжья (бассейн Суры) и прилегающих территорий (бассейн Мокши) включает 5 зон и 13 биогоризонтов, составляющих основу биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России (таб. 2.1.2). Стратиграфическими реперами этой шкалы являются биогоризонты, прослеживаемые в большинстве разрезов: *infimum*, *elatmae*, *surensis*. Остальные биогоризонты встречаются реже, поскольку чаще или не распознаются в разрезе по аммонитам, либо отсутствуют, фиксируя перерыв в осадконакоплении. Морской верхний бат обнаружен только в разрезах вдоль Сурско-Алатырской оси субмеридионального простирания, за пределами которой на юге (начиная от разреза Трофимовщина) не распознается или отсутсвует. Эта ось является частью поля морского бата, также имевшего субмеридиональное простирание по линии Просек-Саратов.

Каневские дислокации

Район Каневских дислокаций расположен в 80-100 км юго-восточнее г. Киева, на правом берегу Днепра, в пределах крутой излучины около г. Канев («Каневский полуостров», Черкасская обл.). Это место является классическим местонахождением разрезов юры Украины, в первую очередь келловея. Последний наиболее полно охарактеризован палеонтологически, содержит представительную

Таблица 2.1.2. Зональное и инфразональное деление бата и базального нижнего келловея Среднего Поволжья, принятое в данной работе.

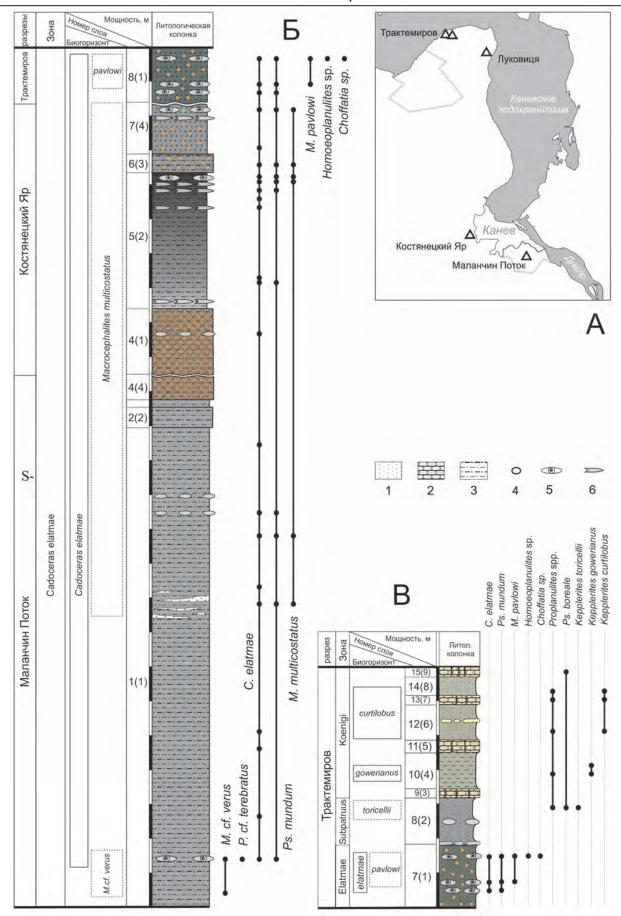
Подъярус	Зона	Биогоризонт					Лекаревка	Б. Пестровка-1	Б. Пестровка-2	Трофимовщина	Починки	Краснослободск
		Chamoussetia saratovensis										
нижний келловей	Subpatruus	Cadochamoussetia subpatruus										
ЮП		Cadochamoussetia surensis										
кел		Cadochamoussetia tschernyschewi										
ІЙІ	Elatmae	Cadoceras elatmae										
KHI		Cadoceras falsum										
КИН		Cadoceras frearsi										
		Cadoceras breve					?					
Верхний бат	A m outron	Cadoceras 'bodylevskyi'					?					
	Apertum	Cadoceras apertum							?			
	Calver	Cadoceras calyx calyx	Kepplerites vardekloeftensis									
Bel (Calyx	Cadoceras infimum	Kepplerites svalbardensis									
, ,	Variabile	Cadoceras nageli	Kepplerites rosenkrantzi									

фауну аммонитов, на основании которой возможно проведение детального биостратиграфического расчленения.

Изучению стратиграфии келловея Каневских дислокаций посвящено множество публикаций, начиная с работ К.М. Феофилактова (1851) и А.Д. Карицкого (Карицкий, 1884, 1890; Karitzky, 1886, 1887), и заканчивая работами А.В. Парышева (Парышев, 1969, 1977; Парышев, Никитин, 1981). Последние до недавнего времени являлись наиболее современными и важными для понимания биостратиграфического строения келловея рассматриваемой территории. В них даны подробные описания Каневских разрезов, монографическое описание аммонитов, проведена ревизия стратиграфических схем предшествующих авторов и предложена наиболее обоснованная на тот момент времени модель зонального расчленения. В частности, А.В. Парышевым было доказано, что келловей на данной территории представлен только нижним подъярусом, в то время как другие авторы (Цитович, 1928; Макридин и др., 1972) указывали на присутствие здесь среднего и верхнего келловея. Результаты исследований А.В. Парышева во многом актуальны и сейчас, однако представляются весьма устаревшими как в части палеонтологических определений, так и в стратиграфических выводах. Предложенное им (Парышев, 1969) деление келловея на зоны Macrocephalites macrocephalus и Керplerites gowerianus в настоящее время уже является архаичным, поскольку биостратиграфические шкалы келловея Европы и Европейской России кардинально изменились как на уровне зон и подзон, так и за счет появления детальных инфразональных шкал. Это делает необходимым переизучение келловея Каневских дислокаций.

В 2011 и 2012 г. нами были изучены важнейшие опорные разрезы келловея Каневской юры (Киселев, Ипполитов, 2011; Гуляев, Ипполитов, 2013), описанные в литературе: в оврагах Маланчин Поток и Костянецкий Яр (г. Канев) и у с. Трактемиров (правый берег Днепра в районе «Каневского полуострова»).

Рис. 2.1.11. Распределение аммонитов в разрезах нижнего келловея Каневских дислокаций. А – схема расположения разрезов, Б – сводный разрез зоны Elatmae, В – верхняя часть разреза у д. Трактемиров. Литологические обозначения: 1 – песок; 2 – песчаник; 3 – глина песчанистая и алевритистая; 4 – конкреционные горизонты; 5 – «детритовый» ракушняк; 6 – горизонты конденсированных белемнитов. Волнистым разрывом разделены составные части сводного разреза: нижняя часть относится к разрезу Маланчин поток, средняя – Костенецкий Яр, верхняя – Трактемиров. Единица деления измерительной линейки 1 м.



Также были изучены коллекции К.М. Феофилактова, собранные им в районе г. Канев и д. Трактемиров с 1850-х по 1890-е гг. (Киев, Национальный краеведческий музей).

Ниже дано описание важнейших разрезов, при этом в нумерации слоев указаны номера слоя сводного разреза и индивидуального (в скобочках) (рис. 2.1.11).

Разрез Маланчин Поток (юго-восточная окраина г. Канев) расположен в нижней части оврага Маланчин Поток и находится на расстоянии около 1 км от устья оврага (и одновременно правого берега Днепра). Разрез представлен пачкой глин нижнего келловея мощностью около 15 м, наклоненной к линии тальвега под углом 45 градусов.

Слой 1(1). Глина алевритистая, неяснослоистая, плотная, буровато-серая, преимущественно однородная, иногда с примазками бурого цвета. В интервале 4,8-6,5 м ниже кровли проходит горизонт, в котором часто встречаются длинные горизонтальные прослойки песка мелкозернистого, белесовато-серого. Крупные прослойки мощностью 0,1-0,3 м часто расщепляются на мелкие линзочки, переходящие в глину. Нижняя и средняя части слоя сильно опесчанены и несколько светлее кровли. Аммониты встречаются по всему слою в виде полураздавленных ядер с остатками раковины и часто сконцентрированы в виде детритовых линз. Преобладают *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *elatmae* (Nik.), *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) *mundum* (Sas.), *Macrocephalites* ex gr. *verus* Buckm. (вблизи подошвы). Мощность около 15 м.

Слой 2(2). Глина алевритистая, неслоистая, плотная, буровато-серая, с однородной текстурой. В подошве проходит горизонт ожелезнения бурого цвета, плавно переходящий в нижележащий слой. Мощность около 0,5-0,6 м.

Слой 3(3). Глина темно-бурая, в подошве сильно ожелезненная. Кровля и подошва нерезко отделены от соседних слоев. Мощность около 0,2 м.

Слой **4(4).** Глина алевритистая, неяснослоистая, буровато-серая, с пятнистой текстурой. Пятна представлены вытянутыми лимонитовыми охристыми примазками, иногда ярко-рыжими. В кровле залегает горизонт ожелезнения мощностью до 10 см. Мощность около 0,5-0,7 м.

Разрез Костянецкий Яр (северо-западная окраина г. Канев) расположен в левой боковой ветке верховьев оврага Костянецкий Яр. Разрез описан в ядре симметричной антиклинальной складки около 30 м шириной и 10 м высотой. В ядре слои не деформированы, но в крыльях наблюдаются внутренние карманообразные складки (шириной до 0,5 м) и взбросы с амплитудой до 2,5 м.

Слой 4(1). Глина алеврито-песчанистая, неяснослоистая, плотная, буровато-серая, с частыми примазками бурого или серого алевролита. По цвету и текстуре в слое выделяются два горизонта:

1a — нижний (мощностью 0.9 м) — глина серая или светло-серая с обильными белесоватыми примазками и линзочками ярко-охристой глины. В кровле проходит горизонт конкреций (5-15 см) серого алевролита с C. (P.) elatmae (Nik.).

16 — нижний (мощностью 0,9-1 м) — глина буровато-серая с частыми буровато- охристыми примазками. Этот горизонт является маркирующим горизонтом и соответствует слою 4 разреза Маланчин Поток. Мощность выше осыпи около 2 м.

Слой 5(2). Глина алеврито-песчанистая, неотчетливо слоистая, плотная, темно-серая в нижней части и смолисто-черная в верхней, с однородной текстурой. Нижняя граница нерезкая. Выше подошвы на уровнях 0,2 м, 3 м, 3,5 м, 3,8 м проходят 4 горизонта сконденсированных белемнитов. В кровле проходит уровень мягких стяжений с раковинным детритом и раковинами аммонитов. Аммониты чаще встречаются в верхней части слоя и представлены *C.* (*P.*) elatmae (Nik.), *Ps.* (*Cos.*) mundum (Sas.), *Macrocephalites multicostatus* (Paryschev). Мощность около 4 м.

Слой 6(3). Глина сильноалевритистая, биотурбированная, серовато-бурая, с пятнистой текстурой (сочетание мелких бурых и черных примазок). Аммониты: C. (P.) elatmae (Nik.), Ps. (Cos.) mundum (Sas.), Macrocephalites multicostatus (Paryschev). Мощность 0,5 м.

Слой 7(4). Песок мелкозернистый, сильноалевритистый, неяснослоистый, плотный, сероватобурый с частыми охристыми примазками. В кровле залегает горизонт сконденсированных белемнитов и стяжений раковинного детрита с аммонитами, как и в предыдущем слое. Мощность 1,4 м.

Разрез Трактемиров (Монастырская горка) расположен на правом берегу Днепра у восточной окраины д. Трактемиров, в обрыве длиной около 300 м. Морской келловей залегает на континентальном бате и вместе с ним разорван двумя надвигами, вследствие чего образует два обнажения (западное и восточное). Более полное строение келловея описано в восточном обнажении.

Слой 7(1). Песок мелкозернистый, сильноалевритистый, неслоистый, рыхлый, сероватозеленовато-бурый с частыми рыжеватыми примазками. В слое залегают три горизонта стяжений ракушнякового детрита с деформированными аммонитами, двустворками, серпулидами и небольшими белемнитами. Аммониты: *C.* (*P.*) elatmae (Nik.), *Ps.* (*Cos.*) mundum (Sas.), *M. pavlowi* Smorodina, *Proplanulites* spp., *Choffatia* sp. Видимая мощность 1,7 м.

Слой 8(2). Песок сильноалевритистый, неяснослоистый, крепкий, буровато-серый. В кровле порода обохрена. В подошве залегает горизонт лепешковидных конкреций песчанистого алевролита, светло-серого. В середине слоя проходит горизонт конкреций серо-бурого фосфатизированного неплотного алевролита, по краям переходящего в глину. Аммониты: *Kepplerites toricellii* (Opp.), *Toricellites* sp., *Proplanulites* spp., *Cadoceras* sp., *Pseudocadoceras* aff. *boreale* Buckman. Мощность около 1,2 м.

Слой 9(3). Песчаник мелкозернистый, переходящий в супесчаник, сильнокарбонатный, крепкий, трещиноватый, серый на изломе, светло-охристый снаружи. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,2 м.

Слой 10(4). Глина алевритистая, неслоистая, плотная, зеленовато-серая, сильно загипсованная по трещинам. Аммониты: *Kepplerites gowerianus* (Sow.), *Toricellites* sp. *Proplanulites* spp. Мощность 1 м

Слой 11(5). Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Мощность 0,3 м.

Слой 12(6). Песок супесчаный уплотненный, переходящий в песчаник мелкозернистый или супесчаник, желтовато-белесый. В середине слоя проходит горизонт крупных $(0,1 \times 1 \text{ м})$ лепешковидных конкреций песчаника. Аммониты встречаются часто, в основном вблизи подошвы. Аммониты: *Kepplerites* cf. *curtilobus* (Buckman), *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites* spp. Мощность 1 м

Слой 13(7). Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Аммониты: *Kepplerites curtilobus* (Buckman), *Proplanulites* spp. Мощность 0,35 м.

Слой 14(8). Песок мелкозернистый, переходящий в песчаник, светло-охристый, с рыжими и серыми примазками. Аммониты встречаются редко, в основном вблизи подошвы. Аммониты: *Kepplerites* sp. juv., *Proplanulites* spp. Мощность 0,4 м.

Слой 15(9). Песчаник мелкозернистый или супесчаник, крепкий, трещиноватый, светлый, желтовато-белесый на изломе. В разрезе образует маркирующий горизонт. Аммониты встречаются редко, найден *Ps. boreale* Buckman. Мощность 0,3 м.

Основные результаты исследования келловея Каневских дислокаций сводятся к следующему.

Келловейский ярус представлен только нижним подъярусом, что подтверждает выводы А.В. Парышева об отсутствии в районе изучения среднего и верхнего келловея. Совокупная мощность нижнего келловея, выявленная по трем разрезам, составляет около 30 м. Самая нижняя часть келловея находится в разрезе Маланчин Поток, средняя часть – в разрезе Костенецкий Яр и верхняя – в разрезе Трактемиров.

Нижний келловей включает зоны Cadoceras elatmae, Cadochamoussetia subpatruus и Proplanulites koenigi. Зона Elatmae представлена глинами опесчанеными и алевритами (в нижней и средней части) и песками алевритистыми (в верхней), совокупной мощностью около 25 м. Она соответствует зоне Macrocephalites macrocephalus А.В. Парышева. Перемена в наименовании связана с тем, что, с одной стороны, название Macrocephalites macrocephalus для базальной зоны нижнего келловея давно упразднено и заменено на Macrocephalites herveyi в шкале Западной Европы (Callomon et al., 1988). С другой стороны, аммонитовый комплекс зоны представлен видами, характерными для зоны Elatmae Европейской России: Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nikitin), Pseudocadoceras (Costacadoceras) mundum (Sasonov), Macrocephalites cf. verus Buckman, M. multicostatus (Paryschev)/M. prosekensis Gulyaev, M. pavlowi Smorodina. Кадоцератины составляют около 90% всех экземпляров аммонитов, что определяет бореальный характер аммонитового комплекса.

Зона Elatmae в изученных разрезах представлена только одним биогоризонтом основной шкалы – *Cadoceras elatmae*. Остальные биогоризонты зоны Elatmae, характерные для Европейской России, не выявлены. Ниже биогоризонта *elatmae* располагается толща глин с сидеритовыми конкрециями,

не содержащая аммонитов и условно относимая к бату (Парышев, 1969; Парышев, Никитин, 1981). Выше расположены зоны Subpatruus и Koenigi. Таким образом, биогоризонт *elatmae* включает всю 25-метровую толщу, которая является весьма неоднородной как в литологическом, так и палеонтологическом плане.

В сводном разрезе биогоризонт *elatmae* включает последовательность из 7 слоев (**рис. 2.1.11**), отличающихся в основном литологически и минералогически (что выражено в цвете), а также гранулометрически. В зоне выявлено, как минимум, три конкреционных горизонта и шесть горизонтов фаунистических скоплений, представленных битыми раковинами аммонитов и двустворок, среди которых встречаются и относительно целые раковины. Также встречены прослои мелкораздробленного ракушняка («детрита») и не менее пяти горизонтов конденсации ростров белемнитов. Подобное литологическое разнообразие в сочетании с большой мощностью не характерно для зоны Elatmae Европейской России и Европы, которая чаще всего представлена монотонным интервалом пород небольшой мощности с одним-двумя конкреционными горизонтами. Максимальная мощность биогоризонта *elatmae* в Среднем Поволжье не превышает 12 м (Трофимовщина), а в среднем составляет 3-4 м.

Не менее необычно распределение аммонитов внутри биогоризонта *elatmae*: наблюдается отчетливая смена видов макроцефалитин, которые образуют три сменяющихся по вертикали комплекса. В нижней части присутствуют *M*. cf. *verus* и *M*. cf. *terebratus*, в средней – *M*. *multicostatus* и в самой верхней части – *M*. *pavlowi*. Вместе с последними впервые появляются пропланулитины и псеудоперисфинктины. Таким образом, наблюдается выраженная последовательность макроцефалитин, в которой по крайней мере два верхних звена, *M*. *multicostatus* и *M*. *pavlowi*, составляют часть единой филогенетической линии эндемичных для Русской платформы макроцефалитин (Киселев, Рогов, 2007а и др.).

Подобное распространение макроцефалитов никогда не описывалось в разрезах биогоризонта elatmae. В Европейской России биогоризонт elatmae содержит лишь редкие находки макроцефалитин. Несомненно, биогоризонт elatmae в районе Каневских дислокаций представлен в наиболее полном объеме. На основе макроцефалитин может быть разработана дополнительная (параллельная или альтернативная) инфразональная шкала (см. ниже), детальность которой в районе Каневских дислокаций наиболее высока (таб. 2.1.3).

Несмотря на то что в разрезах ниже биогоризонта *elatmae* более древние, охарактеризованные аммонитами горизонты келловея не найдены, их локальное присутствие вполне возможно. Это подтверждается анализом коллекции Феофилактова, в которой обнаружены фрагменты аммонитов *Cadoceras (Paracadoceras)* cf. *frearsi* (Orb.) и *Kepplerites* ex gr. *keppleri* (Opp.). Они происходят из

Таблица 2.1.3. Зональное и инфразональное деление базального нижнего келловея Центральной Украины в районе Каневских дислокаций, принятое в данной работе.

Подъярус		Биогоризонт (Европейская Росси	я и Центральна	я Украина)	Тоток	й Яр)B	
	Зона	основная шкала	дополните	тьная шкала	Маланчин Поток	Костянецкий	Трактемиров	Григоровка
		Chamoussetia saratovensis	Kepplerites toricellii					
	Subpatruus	Cadochamoussetia subpatruus	Kannlavita	s russiensis				
зей	Suopatruus	Cadochamoussetia surensis	Керріеніе	s russiensis -				
келловей		Cadochamoussetia tschernyschewi	tia tschernyschewi M. pavlowi					
Сеп			-					
		Cadoceras elatmae		icostatus				
	F1 4		Macroceph	alites verus		?		
Нижний	Elatmae	Cadoceras falsum				?		
		Cadoceras frearsi	M. jacquoti	K. keppleri		?		
		Cadoceras breve		K. Keppieri				

неизвестного конкреционного горизонта оврага Костянецкий Яр. О присутствии прослоев крепкого песчаника в основании келловея в разрезе того же оврага упоминается и Парышевым (1969), без точного указания их положения в разрезе. Таким образом, в настоящее время можно только предполагать присутствие биогоризонтов *keppleri* и *frearsi* в зоне Elatmae этого региона.

Выше зоны Elatmae располагаются зоны Subpatruus, Koenigi и Calloviense, представленные чередованием слоев глин, мергелей, песков и песчаников, мощностью от 4,5 до 8 м. Их описание дано Гуляевым и Ипполитовым (2013), поэтому здесь опускается.

2.1.3. Диагностика аммонитов верхнего бата – базального нижнего келловея

Дискуссионность большинства биостратиграфических шкал, разработанных за последнее время для пограничного интервала бата и келловея Европейской России, определяется многими причинами. Из них основная, на наш взгляд, связана с проблемой таксономической диагностики реперных аммонитов. Конкурирующие шкалы биогоризонтов для Европейской России, предложенные в работах Д.Б. Гуляева (1999, 2001, 2005) и В.В. Митта (Митта, 20006, 2005, 2006; Mitta, 2005; Митта, Стародубцева, 1998), построены на основе реконструкций филогенетической последовательности в трех группах аммонитов: Keppleritinae, Cadoceratinae и Macrocephalitinae. Эволюция этих таксонов сопровождается небольшими количественными изменениями морфологических параметров раковины, большинство из которых выявляются статистически. Поэтому определение близкородственных видов одной филемы по единичным образцам чревато ошибкой. Объективная причина подобных ошибок связана с а) реальной минимальностью морфологических отличий у близких видов, б) наличием параллелизмов и в) возвратным развитием ряда диагностических признаков в разные интервалы времени (наблюдается у Kepplerites (Callomon, 2004) и Cadoceras). Субъективная причина состоит в отсутствии учета филогенетического тренда при диагностике видов и как следствие определения видов по сильноизменчивым признакам.

В результате существующей номенклатурной путаницы возникло множество тупиковых ситуаций, нередко разными исследователями предлагаются два и более видовых названий для одного и того же инфразонального уровня. Пригодность того или иного названия представляется возможным оценить только после морфометрического анализа диагностических признаков филогенетического тренда всей филемы таксона.

Kepplerites

При определении бат-келловейской границы диагностика видов рода *Kepplerites* состоит в том, чтобы выяснить, относится ли данный экземпляр к *Kepplerites keppleri* (Opp.) или нет. В этом случае таксономическая ошибка в определении может привести к стратиграфической на уровне подъяруса. Для разреза Просек предметом дискуссии является диагностика *Kepplerites* из слоя 7. По первоначальной версии (Гуляев, Киселев, 1999а, б), которая принята и в данной работе, этот род представлен преимущественно *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl. (около 150 экз.) и единичными экземплярами *K. rosenkrantzi* Spath (3 экз.). По мнению В.В. Митта (2000б), все изображенные экземпляры близки к *K. keppleri* (Opp.). Так же как *K. keppleri* (=*K. svalbardensis* в нашем понимании), В.В. Митта определяет экземпляр из коллекции В.А. Щировского (Митта, 2000а, табл. 3, фиг. 1). Отличительным признаком данного вида В.В. Митта считает наличие выраженных бугорков в точке ветвления ребер на взрослых оборотах.

По мнению Дж. Калломона (Callomon, 2004), основным морфологическим трендом в филогенезе *Кеpplerites* s. str. является изменение плотности первичных ребер на конечном обороте. Даже при учете этой направленности разделение близких видов *Кеpplerites* представляет сложную задачу по причине возвратного хода морфологических изменений. Например, по Калломону, *К. tenuifasciculatus* Callomon из терминального верхнего бата морфологически близок к базальным позднебатским кепплеритам группы *К. tychonis* Ravn. Поэтому разделить разные, даже филогенетически далекие виды зачастую «под силу только тренированному глазу» (Callomon, 2004, c. 45).

Для решения рассматриваемых диагностических проблем нами проведено морфометрическое сравнение *Kepplerites* из слоя 7 разреза Просек с экземплярами известных видов по признакам скульптуры: число первичных ребер на конечный оборот (пр) и реберное отношение (РО) – отношение числа вторичных ребер к первичным.

Корреляция признаков скульптуры позволяет построить морфологическое пространство для подрода *Кеpplerites* s. str. В нем каждый вид характеризуется своим признаковым полем, размер которого отражает диапазон изменчивости признаков скульптуры и в определенной степени число измеренных экземпляров. Наиболее достоверно представлена база данных по *K. keppleri* (18 экз., из них 10 экз. – топотипы) и *K. svalbardensis* (19 экз., из них 14 экз. – из разреза Просек, 5 экз. – топотипы). Остальные экземпляры являются в основном номенклатурными типами различных видов.

Анализ морфологического пространства *Kepplerites* s. str. позволяет сделать следующие выводы:

- 1. Признаки скульптуры определенным образом скоррелированы: плотность скульптуры обратно пропорциональна коэффициенту ветвления ребер. Этот тип корреляции вообще свойствен аммонитам с тонкой скульптурой и встречается в разных семействах, например у кардиоцератид (Киселев, 1996а, б).
- 2. Морфологические различия видов по признакам скульптуры представляют филогенетический тренд, как это указывал Дж. Калломон (Callomon, 2004). На протяжении бата начала раннего келловея в эволюции *Kepplerites*, от группы *K. tychonis-fasciculatus* к группе *K. keppleri-traillensis*, происходило разрежение ребристости. В конце позднего бата происходит обратный процесс (только в Арктическом бассейне) увеличение частоты ребер, что приводит к появлению видов *К. ingra-hami* sensu Imlay и *К. tenuifasciculatus*.
- 3. Признаковые поля *К. keppleri* и *К. svalbardensis* находятся в разных областях морфологического пространства (**puc. 2.1.12**). Область перекрытия не превышает 25%. Большую часть признакового поля *К. keppleri* образуют топотипы из Германии, а *К. svalbardensis* экземпляры из разреза Просек. Это означает, что идентификация последних как *К. keppleri* является ошибочной. Для *К. keppleri* средняя плотность скульптуры составляет 25-27 ребер, а у *К. svalbardensis* 35-40. Изменчивость у обоих видов по частоте ребер довольно велика, поэтому редкоребристые *К. svalbardensis* напоминают часторебристых *К. keppleri* или *К. traillensis*. Это сходство усугубляется тем, что изменчивость по частоте ребер у *К. svalbardensis* сочетается с выраженностью бугорков в точке ветвления ребер: редкоребристые разновидности имеют более грубую скульптуру (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. I, фиг. 1).

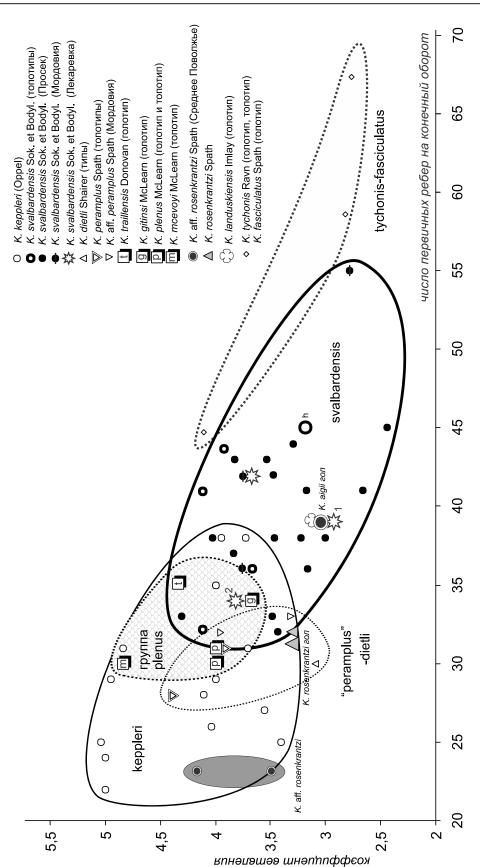
Ошибка в определении может быть связана с изменчивостью третьего признака — выраженности скульптуры на внутренней поверхности раковины. У большинства видов Kepplerites хорошо выделяются две, относительно дискретные, разновидности: S-морфа со сглаженной внутренней поверхностью, но ребристая снаружи (при этом ядро раковины выглядит сглаженным (ibid., фототабл. I, фиг. 2)) и R-морфа с проявлением скульптуры на внутренней стороне (ядро всегда явно ребристое (ibid., фототабл. I, фиг. 1)). Обе морфы неоднократно выделялись как самостоятельные виды в разных группах кепплеритин, например K. (Gowericeras) curtilobus (Buckman) и K. (G.) crucifer (Buckman). В случае с K. svalbardensis сглаженные S-морфы сохраняют на ядре первичные ребра, но почти теряют скульптуру на вентральной стороне.

Сочетание изменчивости по разным признакам скульптуры образует 16 морфотипов K. *sval-bardensis* (ibid., табл. 2).

4. Арктические *Kepplerites*, близкие к *K. keppleri* (*K. plenus* McLearn 1927, *K. gitinsi* McLearn 1927, *K. mcevoyi* McLearn 1928, *K. traillensis* Donovan 1953), морфологически расположены внутри признакового поля *К. keppleri*. Тем не менее они занимают место только крайних, часторебристых вариаций этого вида (**puc. 2.1.10**). Эти виды не должны полностью отождествляться с *К. keppleri*, как это делается Дж. Калломоном (Callomon, 2001), и могут рассматриваться как подвид или самостоятельный вид. Среди них по старшинству приоритетным является *К. plenus*, и соответственно данная форма (вид или подвид) должна называться этим именем.

В верхнем бате Среднего Поволжья наблюдается определенная последовательность видов *Kepplerites*, в которой можно выделить по меньшей мере три звена.

1. Kepplerites ex gr. rosenkrantzi Spath — самые ранние кепплериты, найденные в разрезе у п. Просек (слой 4) и разрезе 1 у д. Большая Пестровка. Морфотип характеризуется грубой и редкой скульптурой на большей части оборотов вплоть до конечной жилой камеры. Подобный морфотип лишь отчасти соответствует типовым экземплярам K. rosenkrantzi Spath, в первую очередь для сред-



на конечной жилой камере (из Киселев, Poroв, 20076). Морфологические границы групп видов очерчены собственной линией. Номенклатурные типы Puc. 2.1.12. Распределение видов Kepplerites из пограничного бат-келловейского интервала в морфологическом пространстве по признакам скульптуры показаны более крупными символами (из [Киселев, Poroв, 2007a, 6]).

них оборотов (паратип: Spath, 1932, pl. 19., f. 3), и совсем не соответствует голотипу (Spath, 1932, pl. 26, f. 1). Эта форма занимает крайнее положение среди батских кепплеритов по степени разреженности ребер (23-24 ребер на конечный оборот), в то время как типичные экземпляры характеризуются более плотной скульптурой (31-33 ребра). Не исключено, что данный вид является новым, однако его морфологическая близость к *К. rosenkrantzi* и положение в разрезах ниже слоев с типичными *К. svalbardensis* позволяет считать его примерно изохронным викарирующим аналогом *К. rosenkrantzi*. Последний в разрезах Среднего Поволжья имеет более широкое вертикальное распространение, чем в Восточной Гренландии. Например, в разрезе у с. Просек этот вид изредка встречается в слое 7 совместно с *К. svalbardensis*. Рассматриваемая форма обнаружена только в пределах Среднего Поволжья.

2. Kepplerites svalbardensis Sokolov et Bodylevsky. Данный вид имеет наиболее широкое распространение в Среднем Поволжье (разрезы Просек, Лекаревка, Б. Пестровка), а также в арктических регионах (Восточная Гренландия, Шпицберген). Вид характеризуется достаточно плотной скульптурой (норма составляет 39-41 ребер на конечный оборот) и достаточно широкой изменчивостью по этому признаку скульптуры (Киселев, Рогов, 2007а, б). Редкоребристые вариации могут определяться различными авторами под иными видовыми названиями. В частности, экземпляры K. aff. peramplus Spath из разреза Алатырь II (Митта, 2004б) следует рассматривать как редкоребристые вариации K. svalbardensis. То же самое относится и к образцам из разреза Лекаревка (изображены в Митта, 2000, 2004б), определяемым как K. traillensis. Морфологически эти экземпляры расположены в поле изменчивости K. svalbardensis (рис. 2.1.10).

В разрезах Среднего Поволжья *К. svalbardensis* приурочен в крупным конкрециям, переполненным аммонитами хорошей сохранности с беспорядочной ориентировкой. Такие конкреции характеризуют определенное седиментационное событие, отражающее специфический этап развития морского бассейна. В связи с этим горизонт конкреций с *К. svalbardensis* является хорошим стратиграфическим маркером для внутрирегиональной корреляции.

3. Kepplerites vardekloeftensis Callomon. Встречен только в мордовских разрезах (Б. Пестровка-2 и Алатырь II) выше конкреций с *K. svalbardensis*. Вид *K. vardekloeftensis* (голотип: Spath, 1932, pl. 25., fig. 1), характеризуется тонкой, сглаженной скульптурой и небольшим диаметром конечной жилой камеры.

Существование самостоятельного горизонта с K. traillensis Donovan (=K. planus McLearn), выделенного В.В. Митта (2004а,б) в основании келловея, достаточно дискуссионно. Типовой разрез фаунистического горизонта traillensis находится у д. Лекаревка. Образцы Kepplerites из этого разреза, опубликованные в работах В.В. Митта, в большей степени сходны по ведущим морфологическим признакам с K. svalbardensis (рис. svalbardensis). В том же морфологическом ареале находятся образцы svalbardensis, найденные нами в данном разрезе (см. выше).

Таким образом, выявленная последовательность *Kepplerites* позволяет разработать кепплеритовую инфразональную шкалу, параллельную шкале, разработанную по кадоцератинам.

Cadoceras

Филетическая линия *Cadoceras* (*Catacadoceras*) – *C.* (*Paracadoceras*) в разрезах верхнего бата – базального нижнего келловея Среднего Поволжья представлена последовательностью из четырех видов.

1. Cadoceras (Catacadoceras) nageli (Mitta). Один из ранних видов Catacadoceras, имеющий выраженную скульптуру на конечной жилой камере. По этому признаку он весьма близок к C. barnstoni Meek, включая все его морфы (см. описание вида). В Восточной Гренландии последний отмечается в подзоне Variabile, в фаунистическом горизонте 21 rosenkrantzi, и для вышерасположенной зоны Calyx является мало характерным (Callomon, 1993). В разрезах Среднего Поволжья C. nageli встречен лишь в Мордовии (Алатырь I, II, Большая Пестровка-2). Вместе с ним описан вид C. efimovi (Mitta), который также относится к вышеупомянутой группе ранних Catacadoceras и рассматривается здесь как синоним и брадиморфную вариацию C. nageli.

- 2. Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev. Этот вид макроконховых кадоцератин был первым описан из верхнего бата Среднего Поволжья, в разрезе у п. Просек. Впоследствии экземпляры данного вида были найдены в алатырских разрезах В.В. Митта (Mitta, 2005), но отнесены им к новому виду Paracadoceras keuppi Mitta. Образцы из разрезов Алатырь I и II имеют тот же морфотип конечной жилой камеры, что и у С. infimum из разреза Просек (Киселев, Рогов, 2007а, табл. 2, фиг. 2): она покрыта скульптурой, из которой наиболее выражены лишь первичные ребра. Вторичные ребра сглажены, что отличает этот вид от С. nageli. Данный вид ассоциирован с К. svalbardensis как в разрезе Просек, так и в разрезе Алатырь II.
- 3. Cadoceras (Paracadoceras) bodylevskyi Frebold. Для данного вида, впервые описанного из Арктической Канады, характерен достаточно специфический набор признаков конечной жилой камеры: высокая инволютность, низкое число умбиликальных бугорков и выраженное возобновление скульптуры вблизи конечного устьевого края. В разрезах Среднего Поволжья этот вид был впервые отмечен в разрезе у д. Лекаревка (Митта, 2000б и др.) вместе с «K. ex gr. svalbardensis» (по нашему мнению, ошибочно, см. гл. 2.1.1). Позднее (Киселев, Рогов, 2007а) рассматриваемый вид был обнаружен в разрезе Просек, в кровле верхнего бата. Экземпляры, найденные в слое 10 разреза Просек, имеют плохую сохранность, поэтому для них не удается провести измерения. Между тем экземпляры с конечной жилой камерой (табл. 28, фиг. 1, 2) сохраняют важнейший признак данного вида: возобновление ребристости на вентральной стороне перед конечным устьем. Этот признак хорошо виден у голотипа (Frebold, 1964, pl. 17, фиг. 1). Он отмечается также у других видов Cadoceras (Catacadoceras), таких как C. (Cat.) catostoma Pompecki sensu Imlay (Imlay, 1953, pl. 34, f. 1-14) (=C. (Cat.) imlayi sp. nov.) и С. (Cat.) sakharovi Mitta (голотип: Митта, 2011, таб. 5, фиг. 1). Предполагается, что эти виды являются близкими и примерно изохронными. К сожалению, из-за особенностей сохранности материала экземпляры из разреза Просек не могут быть с полной определенностью отнесены к тем или иным упомянутым видам и в равной степени имеют морфологическое сходство со всеми ними. Поэтому, как упоминалось выше, в данной работе эти формы относятся к C. bodylevskyi условно.

Точное стратиграфическое положение слоев, где найдена типовая серия вида, является неопределенным (формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои). Южноаляскинские образцы «С. саtostoma» ассоциированы в разрезах формации Чинитна и Шелихова с первыми нижнекелловейскими С. (Paracadoceras) или встречаются чуть ниже (глава 2.4.3). Близкий вид С. sakharovi на Северном Кавказе характеризует терминальный горизонт верхнего бата (Митта, 2011). В разрезе Просек С. 'bodylevskyi' встречается ниже появления первых Macrocephalites, что позволяет отложения с данным видом с большей вероятностью относить к верхнему бату.

Аммонитовый комплекс биогоризонта *C. 'bodylevskyi'* в разрезе Просек представлен почти одними кадоцератинами. Кепплериты встречаются очень редко (5-10%). В разрезе у д. Лекаревка это соотношение отличается в обратную сторону (Митта, 2000а), что характерно для более низких горизонтов верхнего бата (зона Calyx, биогоризонт *infimum*). Вероятно, биогоризонт *bodylevskyi* в данном разрезе отсутствует.

4. Cadoceras (Paracadoceras) breve Blake. Этот вид установлен в Среднем Поволжье, в разрезе у п. Просек (номенклатура и стратиграфическое положение данного вида подробно обсуждается в [Киселев, Рогов, 2007а]). Характерной особенностью взрослых оборотов и конечной жилой камеры этого вида является наличие длинных, косых приумбиликальных ребер, которые не окончательно оформились в бугорки (буллы). Этот признак виден как у голотипа, так и у образцов из разреза Просек. Конечная жилая камера на вентральной стороне гладкая до конечного устья, что отличает ее, наряду с более широким умбиликом и специфическими особенностями скульптуры, от близкого вида С. bodylevskyi Frebold. На этом основании в синонимику вида С. breve помещены все экземпляры из Юкона, которые рассматривались Пултоном как С. bodylevskyi (Poulton, 1987, pl. 28). Экземпляр из работы Пултона с конечной жилой камерой (Киселев, Рогов, 2007б, фототабл. 4, фиг. 5) обладает всеми вышеописанными признаками и близок к образцам из Просека (ibid., фототабл. 4, фиг. 1).

В разрезе Просек *С. breve* появляется совместно с первыми *Macrocephalites jacquoti*, что зафиксировано также в бассейне р. Печоры (Гуляев, 2007). Несмотря на то что *М. jacquoti* появляется в верхнем бате типовой местности (Южная Германия) (Dietl, 1994), за пределами Германии (Англия,

Франция) он характеризует базальный интервал нижнего келловея, эквивалентного биогоризонту *keppleri* (Thierry et al., 1997). Поэтому слои с данным видом должны быть отнесены к келловею. Рассматриваемый вид, следовательно, можно считать одним из маркеров базальной границы келловея.

2.1.4. Стратиграфические подразделения и корреляция бата – базального нижнего келловея европейской части России

Предлагаемая ниже биостратиграфическая шкала бата и базального нижнего келловея разработана в основном по разрезам Поволжья и бассейна р. Печоры и может рассматриваться как региональная стандартная шкала Европейской России. Она основана на синтезе предшествующих стратиграфических шкал, измененных с учетом вышерассмотренных данных. Инфразональные шкалы построены по последовательности наиболее стабильных инфразональных уровней. Шкала батского яруса состоит из 5 зон и 9 биогоризонтов (рис. 2.1.13), а базальный нижний келловей представлен зоной Elatmae в объеме 4 биогоризонтов.

Нижний бат включает зону Besnosovi, параллельную ей зону Greenlandicus (нижняя часть подъяруса) и зону Ishmae (верхняя часть). Поскольку автор специально не занимался изучением аммонитов подсемейства Pseudocosmoceratinae, в данной работе заимствуется более простая версия инфразонального деления зоны Besnosovi (по Mitta et al., 2014) в объеме двух биогоризонтов – *Oraniceras mojarowskii* и *Oraniceras besnosovi*. Верхний из них биогоризонт *besnosovi*, выделенный в Поволжье, приблизительно эквивалентен двум верхним биогоризонтам арктической зоны Greenlandicus – *Arctocephalites greenlandicus* и *Arctocephalites freboldi*. Последние также включены в региональную шкалу как альтернативные биогоризонты. На данный момент они устанавливаются провизорно по находкам видов-индексов, найденных ех situ, (биогоризонт *greenlandicus* – в бассейне р. Ижмы, а биогоризонт *freboldi* – в бассейне р. Ижмы и Сокурском разрезе), поэтому на схемах обозначены пунктиром. Описание этих подразделений в данной работе опускается.

В зоне Ishmae достоверно устанавливается только один биогоризонт *Arcticoceras ishmae ishmae*, эквивалентный биогоризонту *Arcticoceras ishmae* α Восточной Гренландии (**puc. 2.7.1**). Остальные биогоризонты зоны Ishmae гренландской шкалы установить в европейской части России по имеющимся данным не представляется возможным (см. разд. 1.5 и 2.7).

Существование морского среднего бата в Европейской России, который хоть в какой-то степени соответствовал бы западно-европейским аммонитовым зонам, в настоящий момент палеонтологически не доказано, поэтому в стратиграфической шкале между верхним и нижним подъярусами находится лакуна. По палеомагнитным данным, средний бат установлен в верхней части Сокурского разреза (Dzuba et al., 2017) (нижняя часть пачки IV, по Mitta et al., 2014), но он представлен, по всей видимости, неморскими отложениями.

В принятой здесь шкале верхнего бата изменения затрагивают как зональную, так и инфразональную шкалу:

- 1. В зональную последовательность верхнего бата Европейской России включены все зоны верхнего бата Восточной Гренландии Variabile Callomon, 1959; Calyx Callomon, 1972 и Apertum Callomon, 1975, замещающие ранее выделенные зоны Infimum Gulyaev et Kiselev, 1999; Keuppi, Mitta, 2005; Barnstoni, Poulton, 1987 sensu Gulyaev, 2011 и "зону без названия" (Mitta, 2005; Киселев, Рогов, 2007а). Поскольку большинство аммонитов верхнего бата Поволжья представлены теми же видами, что и в Восточной Гренландии, установление восточно-гренландских зон в данном регионе правомерно. Это решение приводит к сохранению исторического приоритета биостратонов, увеличению корреляционных возможностей биостратиграфической шкалы и отражению в шкале палеобиогеографической информации. В данном случае выделение провинциальных зон является избыточной процедурой, оправданной лишь на первых этапах стратиграфических исследований.
- 2. Основная инфразональная последовательность верхнего бата уже традиционно для Поволжья разработана по кадоцератинам и включает биогоризонты *Cadoceras nageli* Mitta, 2005 *Cadoceras infimum* Gulyaev et Kiselev, 1999 *Cadoceras calyx calyx* nov. *Cadoceras apertum* Callomon, 1993

	Западная Европа				Европей	ская Россия	ИУ	
	Discus		Apertum		'C. bodylevskyi'			
7	_				C. apertum			
верхний	Hannoveranus		Calver		C. calyx calyx	K. vardekloeftensis	b7	
зеру	Orbis		Calyx		C. infimum	K. svalbardensis	b6	
ш.	Blanasense			Variabile	C. nageli	K. rosenkrantzi	b5	
	Hodsoni							
сред.	H Morrisi							
be		ntractus						
0		racilis						
	Tenuip	olicatus						
Σ	Yeovilensis		Ishmae			A. ishmae ishmae	b4	
нижний	Ziazoa	Managana	O <u>V</u> .		O. besnosovi	Ar. greenlandicus freboldi	b3	
H	Zigzag	Zigzag Macrescens	Besnosovi	Greenlandicus	O. Desnosovi	Ar. greenlandicus greenlandicus	b2	
	Convergens		Bes			O. mojarowskii	b1	

Рис. 2.1.13. Зональная и инфразональная шкалы бата Европейской России и ее корреляция со стандартной шкалой бата Западной Европы (Германия). ИУ – инфразональные уровни.

emend. Mitta, 2005 — *Cadoceras 'bodylevskyi*' Kiselev & Rogov, 2007. Первые три биогоризонта более надежно выделяются и прослеживаются в разрезах и являются основой инфразонального деления верхнего бата. Верхние биогоризонты, *apertum* и '*bodylevskyi*', составляющие зону Apertum, включены в шкалу верхнего бата провизорно. Их последовательность до конца не выяснена в разрезах, установлена по косвенным данным, поэтому на схемах они обозначены пунктиром.

3. Альтернативная инфразональная последовательность верхнего бата разработана только для зон Variabile и Calyx по трем видам *Kepplerites*, из которых два являются индексами биогоризонтов тех же зон в инфразональной шкале Восточной Гренландии. К ним относятся биогоризонты *Kepplerites rosenkrantzi* Callomon, 1993; *Kepplerites svalbardensis* Kiselev et Rogov, 2007; *Kepplerites vardekloeftensis* Callomon, 1993. Эти биогоризонты могут быть использованы для более надежной межрегиональной корреляции, в первую очередь с инфразональной шкалой верхнего бата Восточной Гренландии, Арктической Канады и Германии. Альтернативные биогоризонты по кепплеритам для зоны Арегtum в данной работе не выделены.

Граница бата и келловея устанавливается выше биогоризонта 'bodylevskyi' в подошве биогоризонта breve (по [Киселев, Рогов, 2007а, б]) по появлению Macrocephalites jacquoti Douv. Положение границы в стандартной шкале в основании биогоризонта keppleri предложено Дж. Калломоном, Г.Дитлем и К. Пэйджем (Callomon, Dietl, Page, 1988) и в настоящее время является общепризнанным договорным положением с 1990 г. (Callomon, Dietl, 2000). К сожалению, Kepplerites ex gr. keppleri (Орр.) крайне редко встречаются в пограничном бат-келловейском интервале в Европейской России, поэтому вид К. keppleri не может служить удобным маркером границы в этом регионе. Более того, в литературе не изображено ни одного экземпляра кепплеритов из среднерусских разрезов, который мог бы бесспорно относиться к этому виду. Чаще наблюдается другая ситуация, когда экземпляры, первоначально определенные как Kepplerites keppleri, впоследствии относятся к другим видам. Примером могут служить экземпляры из разреза Хвадукассы (Митта, 2000б, табл. 60, фиг. 1-3), отнесенные немецкими коллегами (Mönnig, Dietl, 2017) к K. radiatus Sakharov et Lominadze.

По этой причине для определения бат-келловейской границы приходится использовать другие маркеры, в частности *Macrocephalites jacquoti*. Этот вид определяет базальный нижний келловей в инфразональных шкалах Англии и Франции, в которых выделен биогоризонт *jacquoti*, параллель-

ный биогоризонту *keppleri* (Page et al., 1988; Callomon et al., 1988; Thierry et al., 1997). В соответствии с этим пограничное биостратиграфическое подразделение, выделенное или установленное ниже подошвы *keppleri* (*jacquoti*), следует относить к бату, а расположенное выше – к келловею. На этом основании биогоризонт *'bodylevskyi'* должен принадлежать к бату.

К сожалению, *М. jacquoti* как маркер бат-келловейской границы имеет свои ограничения, поскольку в Германии этот вид распространен еще в кровле бата — биогоризонтах *hochstetteri* и *arisphinctoides* (Dietl, 1994; Mönnig, Dietl, 2017; Dietl et al., 2021). Но, вероятно, эпизод в истории этого вида, сопровождавшийся расширением ареала, пришелся на начало келловея. Поэтому за пределами Германии, где *М. jacquoti* появился впервые, он может использоваться для определения bt/clграницы.

Определения M. jacquoti в Европейской России принимаются не всеми специалистами. Так, Митта все экземпляры, отнесенные к этому виду в работах Гуляева, Киселева и Рогова, относит к роду Eckhardites, который, по его мнению, вообще не принадлежит к семейству макроцефалитид (Митта, 2000б, 2009б). Не вдаваясь в обсуждение этой проблемы, разобранной в нескольких статьях (Киселев, Рогов, 2007а; Гуляев, Рогов, 2009; Гуляев, 2015в), отметим, что разница во взглядах на таксономию этих аммонитов незначительно влияет на решение обсуждаемой стратиграфической проблемы. По данным Митта (2000б), первые представители рода Eckhardites встречаются в биогоризонте keppleri, поэтому также могут быть пригодны в качестве маркера bt/cl-границы. В связи с этим становится очевидным, что биогоризонт breve (выделяемый в разрезе Просек) должен относиться к келловею, а не к бату, несмотря на то что его межрегиональная корреляция в разных регионах неоднозначна. Биогоризонт breve Европейской России рассматривается здесь как эквивалент фаунистического горизонта 28 Восточной Гренландии (Cadoceras cf./aff. breve), расположенного в кровле зоны Apertum. Этот же горизонт сопоставляется с кровлей верхнего бата Германии (биогоризонт arisphinctoides) Мённигом и Дитлем (Mönnig, Dietl, 2017) по кепплеритам. Если вариант корреляции, предлагаемый немецкими специалистами верен, то возможны два варианта ее объяснения:

- 1) биогоризонты *breve* и cf./aff. *breve* не эквивалентны, из них первый относится к келловею, второй к бату;
- 2) среднерусский биогоризонт *breve* эквивалентен только верхней части гренландского биогоризонта cf./aff. *breve*. При этом bt/cl-граница проходит внутри последнего и выражается сменой видов *Kepplerites radiatus K. keppleri*, а в Европейской России массовым появлением *M. jacquoti*. В таком случае кровля биогоризонта *'bodylevskyi'*, где встречаются *Kepplerites* cf. *radiatus*, частично соответствует нижней части биогоризонта cf./aff. *breve*.

В данной работе для проведения корреляции хоть и используется второй вариант, но он может быть проверен только новыми полевыми наблюдениями. Так, в стратотипе зоны Apertum (Fossilbjerget SW 43, Callomon, 1993), содержащем описанный Калломоном комплекс аммонитов, биогоризонт cf./aff. *breve* должен включать не только конкреционный горизонт слоя 16, но и часть вышележащего слоя 17, в котором предположительно может встречаться только этот вид-индекс. То же самое можно допустить и в отношении других разрезов, например Fossilbjerget S 42, слои 22-23 (ibid.), Olympen S-1 62 (стратотип биогоризонта cf./aff. *breve*).

Инфразональное деление **базального нижнего келловея** (зоны Elatmae) принципиально не отличается от предложенного ранее (Киселев, Рогов, 2007а, б) и представлено последовательностью из 4 биогоризонтов, выделенных по кадоцератинам: *Cadoceras breve* (Callomon, 1984) emend. (Gulyaev, 2002); *Cadoceras frearsi* (Gulyaev, 2005); *Cadoceras falsum* Mitta, 1998 (=*Cadoceras quenstedti* Callomon et al., 1989 sensu [Киселев, Рогов, 2007а, б]); *Cadoceras elatmae* Gulyaev et Kiselev, 1999. Изменена только номенклатура биогоризонта *quenstedti*, название которого заменено на *falsum*. Это связано, с одной стороны, с тем, что голотип *Cadoceras quenstedti* (Spath, 1932, с. 59), как недавно было установлено (Mitta et al., 2015), относится к роду *Bullatimorphites*. С другой стороны, изучение морфогенеза среднерусских *Cadoceras*, происходящих из этого биогоризонта, подтвердило ранее изложенное мнение В.В. Митта (2000б), что часть из них действительно относится к *Cadoceras falsum* Voronetz (см. описание вида).

Корреляция этих биогоризонтов с восточно-гренландской шкалой производится по видам-

индексам прямо или по викарирующим аналогам. Зона Nordenskjoeldi сопоставляется с базальной частью подзоны Elatmae, что подтверждается совместным нахождением в разрезе Просек видов *C*. сf. nordenskjoeldi (табл. 30, фиг. 1) и *C. breve*. Оба вида найдены совместно с первыми *M. jacquoti* (Киселев, Рогов, 2007а, фототабл. II, фиг. 3-6), что также указывает на то, что зона Nordenskjoeldi в схеме корреляции может находиться значительно ниже, чем это принималось ранее – в подошве базального нижнего келловея. В предыдущих работах (Киселев, Рогов, 2007а, б) этот факт не был учтен и зона Nordenskjoeldi ошибочно (следуя "традиции") сопоставлялась с более высокими интервалами нижнего келловея (зоной Subpatruus). Предполагался и другой вариант корреляции (принятый здесь), но при условии появления доказательств батского возраста зоны Ареrtum.

Корреляция биогоризонтов нижней части зоны Elatmae (breve, frearsi, falsum, elatmae) с инфразональными подразделениями подзон Keppleri и Terebratus Германии (keppleri, quenstedtiforme, suevicum, wutachense) (Callomon et al., 1989; Mitta et al., 2015; Mönnig, Dietl, 2017) может производиться прямо только по *М. jacquoti*. Эти подзоны не содержат общих видов кардиоцератид, поэтому корреляция между ними осуществляется косвенно, по видам-индексам, которые могут рассматриваться как изохронные географические аналоги: *С. falsum* (Е. Россия) – *С. quenstedtiforme* (Германия); *С. elatmae* (Е. Россия) – *С. suevicum* (Германия); *С. tschernyschewi* (Е. Россия) – *С. wutachense* (Германия). Более высокие инфразональные подразделения рассматриваемых шкал (до зоны Коепіді) коррелируются исключительно по положению.

Описание подразделений предлагаемой шкалы см. в специальном разделе (2.7).

Глава 2.2. Келловей-нижний оксфорд Европейской России

2.2.1. Введение

Изучение келловейских и нижнеоксфордских отложений Европейской России за последнее время характеризуется переходом на более детальный уровень расчленения и создание новых стратиграфических шкал на уровне зон, подзон и биогоризонтов. В результате исследования классических и новых разрезов, преимущественно в Центральной России и Респ. Коми, предложены новые варианты стратиграфического деления для нижнего келловея (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б; Гуляев, 1999, 2001, 2005, 2015; Gulyaev et al., 2002; Киселев, Рогов, 2007а, б), среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда (Киселев, 1999, 2001а; 2006; Киселев и др., 2003; Митта, 2003; Киселев, Меледина, 2004; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018).

Нижний келловей

После выхода пионерных работ, посвященных инфразональной биостратиграфии нижнего келловея Англии (Callomon et al., 1988; Page, 1988, 1989) началась разработка инфразональных шкал нижнего келловея в Германии и Европейской России, в основном по близким последовательностям видов аммоноидей (в первую очередь, космоцератид и кардиоцератид). В результате в разных регионах были предложены несколько вариантов, по сущности аналогичных шкал, различающихся в большей степени номенклатурой выделенных или установленных биостратонов. Детальность и номенклатура биостратонов английской шкалы в настоящее время полностью стабилизированы, а германской и российской – близки к завершению, но до сих пор неустойчивы. Зональное деление нижнего келловея во всех моделях одинаково, за исключением частных номенклатурных отличий. Нижний келловей Европейской России делится на 4 зоны – Elatmae, Subpatruus (подзона, по [Митта, 2000б]), Koenigi (=Gowerianus, согласно Митта [ibid.]) и Calloviense. Инфразональное деление этих зон не совпадает разных моделях (в основном В.В. Митта и Д.Б. Гуляева), что обусловлено различным подходом к систематике одних и тех же аммонитов и в меньшей степени разницей результатов, полученных при изучении разрезов (рис. 2.2.1).

Зона Elatmae Nikitin, 1881 — провинциальная среднерусская зона базального нижнего келловея. Она рассматривается в разных работах неодинаково по объему (как на уровне подзон, так и биогоризонтов) и различается у разных авторов положением нижней и верхней границы и номенклатурой биогоризонтов. В первой инфразональной модели она устанавливалась в минимальном объеме, включая 4 биостратона (слои с фауной и 3 биогоризонта) (Митта, Стародубцева, 1998). Затем Гуляев (1999) расширил объем зоны, поместив в нее биогоризонты подзоны Subpatruus, которая в шкале Митта размещалась в зоне Gowerianus. Позднее такая трактовка зоны Elatmae использовалась Митта в новой версии шкалы нижнего келловея, при этом зона включает уже две подзоны (Elatmae и Subpatruus) и 10 биогоризонтов. В инфразональную шкалу было добавлено два инфразональных биостратона ниже биогоризонта keppleri, выделенных в разрезе Лекаревка-Языково (bodylevskyi и nordenskjoeldi), которые, согласно рассмотренным выше данным, следует относить не к келловею, а к середней части верхнего бата (обсуждение см. в разд. 2.1.1).

Зона Elatmae в таком объеме оказалась громоздкой, больше остальных зон келловея в два и более раз, поэтому Гуляевым (2005) было предложено вывести из ее состава подзону Subpatruus и поднять ранг последней до самостоятельной зоны. В таком виде зоны Elatmae и Subpatruus приняты разными специалистами (Киселев, Рогов, 2007а, б; Князев и др., 2009а, 2010) и даже вошли в одну из

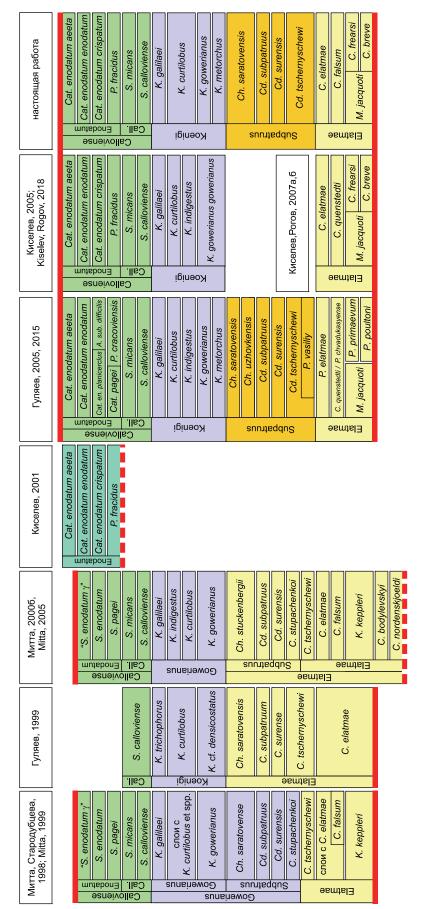


Рис. 2.2.1. Зональное и инфразональное расчленение нижнего келловея Европейской России в работах различных авторов. Зоны и составляющие их биогоризонты обозначены заливками разного цвета. Красными линиями проведены подъярусные границы, указанные в как таковые в оригинальной публикации.

ны, выделенные по другим таксонам (Cadoceras, Chamoussetia, Proplanulites), показаны без заливки показаны биогоризонты, выделенные про видам рода Kepplerites (биогоризонты с одинаковым названием обозначены одним и тем же цветом). Биострато **Рис. 2.2.2.** Вариации инфразонального деления зоны Koenigi в Англии, Германии и Европейской России и их оригинальная корреляция. Цветной заливкой

										_	
KOENIGI							3OHA	\			
Gowe	rianus	C	Curtilo	bus		G	alilae	ei	Подзо	она	
K. metorchus	K. gowerianus	K. curtilobus	K. indigestus α	K . indigestus β	K. trichophorus	K. galilaei		Page, 1988			
K. metorchus	K. gowerianus	K. curtilobus	C. tolype	P. ferruginosus	K. trichophorus	K. galilaei		Callomon et al., 1988	Англия		
K. metorchus	K. gowerianus K. gowerianus K. gowerianus	K. bradleyi [MS] 'K. curtilobus'	K. indigestus α	K. indigestus β P. ferruginosus K. indigestus β P. ferruginosus	K. trichophorus K. trichophorus K. trichophorus	K. koperniki [MS] K. galilaei		Mönnig, 2010, Mönnig, 2017	ВИІ		
K. metorchus	K. gowerianus	'K. curtilobus'	C. tolype	P. ferruginosus	K. trichophorus		K. galilaei	K. sp. nov. E	Mönnig, 2017		
K. metorchus	K. aff. gowerianus	K. sp. nov. A (besseli [MS])	K. sp. nov. B (halleyi [MS]	K. densicostatus	K. sp. nov. C (hubblei [MS])	P. crassiruga	K. galilaei	K. sp. nov. E (koperniki [MS])	Mönnig, 2010, 2015, 2017 Mönnig et al., 2018	Северная Германия	
	K. densicostatus		K. curtilobus		K. trichophorus	K. galilaei		Гуляев, 1999, 2001			
Ch. stuckenbergii	K. gowerianus	K. curtilobus		K. indigestus		K. galilaei		Митта, 2000	Европ		
gowerianus	K. gowerianus	K. indigestus		K curtilohus		90000	K galilaei		Гуляев, 2002, 2005	ейская Рос	
K. gowerianus metorchus	K. gowerianus gowerianus	K. indigestus K. densicostatus		K Curtilohus	K. crucifer	K. galilaei		K. galilaei		Гуляев, Ипполитов, 2013; Гуляев, 2015	сия и Центра
K. metorchus	K. gowerianus	cf K. sp. nov. A	'K. curtilobus'	K. densicostatus	K. sp. nov. C	K. sp. nov. E K. galilaei K. sp. nov. D		K. sp. nov. E K. galilaei K. sp. nov. D		Mönnig, 2010, 2017	Европейская Россия и Центральная Украина
K. metorchu	K. gowerianu			K Curtilohu		K. galilaei		Наст работа	์ ล		

версий бореального стандарта (Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008). Тем не менее выделение второй подзоны в самостоятельную зону, как и включение ее в бореальный стандарт, вызвало возражение Митта (2006) и она не была принята как зона келловея в Унифицированную региональную стратиграфическую схему юрских отложений Восточно-Европейской платформы (2012), несмотря на то что в объяснительной записке было высказано мнение о целесообразности такого решения Гуляевым, Мелединой и Князевым (ibid., с. 42, 43). B данной работе Subpatruus рассматривается как самостоятельная зона, а зона Elatтае принята в минимальном объеме.

Зона Subpatruus Sibirtsev, 1886 emend. (Mitta, 1998). Провинциальная зона, инфразональное расчленение которой основано на эндемичной последовательности кадоцератин. После выделения (первоначально как подзоны) было разработано несколько вариантов ее инфразонального деления с различным положением нижней границы. В шкале Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б) подошва зоны Subpatruus располагалась выше кровли биогоризонта tschernyschewi и в основании биогоризонта stupachenkoi. В модели Гуляева (2005, 2015), которой придерживается и автор (Киселев, Рогов, 2007а), подошва зоны расположена в подошве биогоризонта tschernyschewi, т.е. на один биогоризонт ниже. При этом основание зоны (подзоны) Subpatruus во всех случаях проводится по появлению Cadochamoussetia. Понижение подошвы зоны Subpatruus в шкале Гуляева обусловлено несколькими причинами. Во-первых, по его

мнению, вид *C. tschernyschewi* относится к роду *Cadochamoussetia*, поэтому зона Subpatruus должна включать биогоризонт *tschernyschewi*. Во-вторых, вид *C. stupachenkoi* Mitta, 1998 следует рассматривать как младший синоним *C. tschernyschewi* и соответственно биогоризонты *tschernyschewi* и *stupachenkoi* должны считаться эквивалентными. В-третьих, в разрезах нижнего келловея достоверно не прослежена смена *C. tschernyschewi* и *C. stupachenkoi* – видов или хроновариаций, с трудом различающихся на практике.

Положение кровли зоны Subpatruus понимается всеми исследователями одинаково – выше биогоризонта *saratovensis* (=*stuckenbergii*, по [Митта, 2000б]).

Зона Koenigi Karitzky, 1887 (= Gowerianus (Lahusen, 1883) sensu Mitta, 2000) — одна из наиболее хорошо распознаваемых стандартных европейских зон келловея в Бореально-Атлантической области, от Англии до Центральной России и Мангышлака. Она характеризуется устойчивой номенклатурой, поэтому, несмотря на безусловный приоритет вида-индекса Kepplerites gowerianus перед Proplanulites koenigi. Изменение названия зоны для Европейской России, как это предлагает Митта (2000б), в отрыве от принятого в Западной Европе вряд ли продуктивно. Поэтому в данной работе вопрос номенклатуры этой зоны не обсуждается.

Более существенной проблемой является крайне неустойчивое инфразональное деление зоны Коепіді. За последние 20 лет было предложено более десяти взаимно противоречивых версий инфразональных шкал, построенных с учетом меняющихся представлений об эволюции рода Керplerites в фазе Koenigi. Несмотря на то что эта группа аммонитов в целом развивалась одинаково в Бореально-Атлантической области и проходила одни и те же фазы филогенеза (с минимальными провинциальными отличиями в пределах Западной и Восточной Европы), представления о количестве и последовательности филогенетических фаз Kepplerites меняются в работах различных авторов иногда кардинально (рис. 2.2.2). Из 16 выделенных биогоризонтов наиболее стабильным стратиграфическим положением характеризуются только три: galilaei (100% стабильных положений, по рис. 2.2.2), gowerianus (80%) и metorchus (70%). Остальные являются нестабильными: curtilobus и trichophorus (50%), indigestus и koperniki (30%), densicostatus (20%) или крайне нестабильными (менее 10% – hubblei, halleyi, besseli и др.). Такое состояние инфразональных шкал отражает, в первую очередь, хаос в систематике поздних кепплеритов, обусловленный отсутствием прогресса в ревизии этой группы. Выделение новых биогоризонтов производится в основном путем замены видаиндекса и изменения номенклатуры ранее выделенных, при этом биогоризонт с одним и тем же названием может занимать в очередной новой версии инфразональной шкалы другое положение, чем ранее (например, биогоризонты curtilobus, indigestus и densicostatus).

Следует отметить, что создание большинства новых вариантов инфразональных шкал не сопровождается должным обоснованием (стратиграфическим и палеонтологическим), что снижает их практическую ценность. Чаще всего крайне незначительные различия используемых видовиндексов соседних биогоризонтов можно трактовать как проявления изменчивости, а не видоспецифические различия, поэтому диагностика этих видов становится почти невозможной. В этой связи в данной работе инфразональная шкала зоны Koenigi сокращается до четырех биогоризонтов, видычиндексы которых могут хорошо распознаваться. Более глубокая детализация инфразональной шкалы может быть произведена обоснованно только после ревизии подрода Kepplerites (Gowericeras) зоны Koenigi.

Зона Calloviense Oppel, 1856, как и зона Koenigi, выделяется повсеместно в Бореально-Атлантической области и характеризуется в региональных шкалах почти идентичной структурой как в Западной Европе, так и Европейской России. Различия между ними в основном номенклатурные, связанные с наименованием биогоризонтов подзоны Епоdatum. Первая инфразональная шкала этой подзоны для Русской платформы была предложена Митта (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000б). В ней сохраняется английский вариант (Callomon et al., 1988) ее деления на три биогоризонта по видам рода (или подрода) Catasigaloceras и использование названий с нелиннеевскими символами. Позднее, в работе Киселева (2001а) номенклатура биогоризонтов была изменена (нелиннеевские названия были заменены названиями подвидов-индексов) и в кровле зоны добавлен новый биогоризонт Cat. enodatum aeeta, эквивалент которому в западно-европейской шкале до сих

пор не найден. Этот вариант инфразональной шкалы подзоны Enodatum используется различными авторами с сохранением оригинальной номенклатуры (Kiselev, Rogov, 2018) или с изменением названий и авторства двух биогоризонтов (Гуляев, 2005).

Неоднократные попытки разработать детальную инфразональную шкалу нижнего келловея Европейской России или Русской платформы привели к появлению множества несовпадающих по детальности и номенклатуре вариантов, ни один из которых не может быть принят в полном виде как общепринятый инфразональный региональный стандарт. Тем не менее большинство инфразональных подразделений (биогоризонтов) в каждом варианте имеют свой эквивалент в шкале другого автора. На основе такого совпадения в нижнем келловее можно выделять 18 устойчивых инфразональных уровней, для каждого из которых выделено несколько биогоризонтов с различными названиями (в данной работе эти уровни обозначены буквенно-цифровыми индексами, рис. 2.2.3). Их количество почти соответствует инфразональному объему (совокупности биогоризонтов, по [Киселев, 2020г]) различных биостратиграфических шкал, либо отличается в меньшую сторону, например в отношении последних шкал Гуляева (86%), либо в большую сторону (шкала Митта, 106%).

Средний келловей

Среднекелловейские отложения широко распространены на территории Европейской России, однако они представлены в основном маломощными и конденсированными слоями. Это долгое время препятствовало созданию биостратиграфической шкалы для данной территории, сравнимой по детальности с зарубежными аналогами. Расчленение среднего келловея в российских шкалах на две зоны – Jason и Coronatum появилось примерно на 100 лет позднее, чем в Европе (d'Orbigny, 1852), а подзональное деление – на 40 лет. Во второй половине 20 века большинство авторов или оставляли деление среднего келловея двучленным, состоящим из двух зон (Jason и Coronatum) (Сазонов 1957, 1965; Меледина, 1987), либо рассматривали в объеме одной зоны (Герасимов и др., 1996).

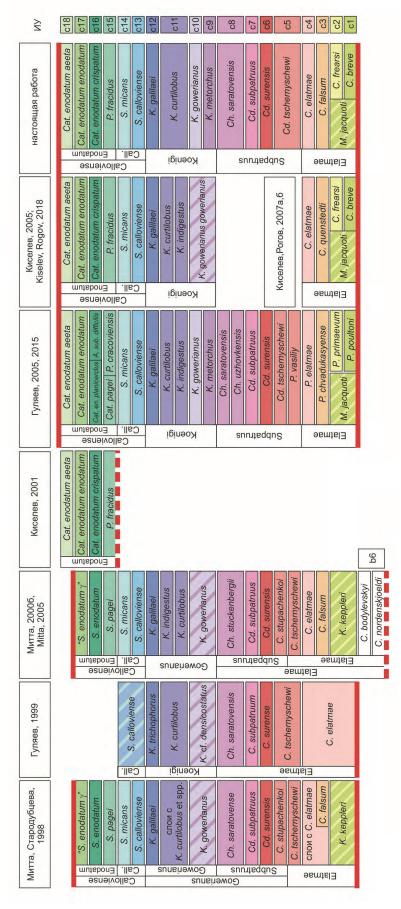
Западно-европейская суббореальная шкала среднего келловея, принятая в качестве регионального и глобального стандарта (Thierry et al., 1997), включает две зоны (Jason и Coronatum) и четыре подзоны (Medea, Jason, Obductum, Grossouvrei), выделенных в основном по аммонитам подсемейства Коsmoceratinae (Callomon, 1955, 1964). В Центральной России средний келловей охарактеризован той же последовательностью космоцератин, что и в Западной Европе, поэтому аммонитовая шкала Русской плиты может включать, как минимум, все подзоны европейской стандартной шкалы (Киселев, 1999).

Инфразональное деление среднего келловея суббореальных районов Европы (Англия, Северо-Западная Франция) было разработано фрагментарно, в основном для подзоны Grossouvrei (Callomon, 1964). Попытки более детального расчленения всех среднекелловейских подзон предпринимались неоднократно, в частности в Северной Германии (Mönnig, 1989, 1993). Единственный вариант полного инфразонального деления суббореального среднего келловея в объеме 8 биогоризонтов существует только для Германии (Mönnig et al., 2018), но даже и он пока опубликован лишь в виде таблицы и должным образом не описан.

Для Центральной России инфразональная шкала среднего келловея впервые предложена Киселевым (2001а) на основе изучения опорных разрезов, где наблюдается детальная последовательность среднекелловейских аммонитов (Елатьма, Алпатьево, Михайловцемент, Макарьев, Черменино, Бурдово). Новая на тот момент шкала включала последовательность из 6 биогоризонтов, соответствующая объему большинству подзон (за исключением подзоны Jason). Инфразональное деление последней было разработано позднее (Киселев, Меледина, 2004). В настоящее время средний келловей европейской части России принимается в объеме 8 биогоризонтов (Киселев, 2006; Kiselev, Rogov, 2018). Это деление весьма устойчиво, не содержит различимых пропусков и может рассматриваться как инфразональный стандарт для Русской платформы.

Верхний келловей

Детализация верхнекелловейских стратиграфических шкал Европейской России происходила с запозданием, по сравнению с нижне- и среднекелловейскими шкалами. Косвенно это связано с тем,



ляющие один и тот же инфразональный уровень, обозначены заливкой одного цвета. Красными линиями проведены подъярусные границы, указанные в Рис. 2.2.3. Эквивалентные инфразональные уровни (ИУ) в биостратиграфических шкалах нижнего келловея Европейской России. Биогоризонты, составкак таковые в оригинальной публикации.

что отложения верхнего подъяруса келловея не имеют столь широкого распространения на территории Европейской России, как нижнего и среднего келловея. Также большинство известных верхнекелловейских разрезов характеризуются развитием отчетливых уровней конденсации, которые снижают полноту разрезов. По этой причине на территории Европейской России достаточно редко встречаются разрезы, в которых верхний келловей представлен в полном объеме обеих зон Peltoceras athleta и Lamberticeras lamberti. Особенно сокращен объем верхнего келловея в осевой части ареала келловейских отложений Русской платформы (меридиональный сектор Среднерусского моря), включающего бассейны рек Ижмы, Сысолы, Унжи, Нижегородскую обл. и Респ. Мордовию. Здесь верхний келловей либо перемыт полностью (район Ижмы и Сысолы, Макарьевский и Мантуровский районы бассейна Унжи, Ивановское Поволжье, Нижегородская область и Мордовия), или представлен низами зоны Аthleta (Кологривский район Костромской обл.). В этой связи территория юга Московской синеклизы, в основном Рязанская и Московская области, имеют ключевое значение для разработки стандартной инфразональной шкалы верхнего келловея и нижнего оксфорда всей Европейской России.

В латеральных и южных районах распространения келловея (Рязанская, Тульская, Московская, Ярославская, Оренбургская и Саратовская области) верхний келловей представлен обеими зонами, реже одной (зоной Lamberti – Тархановская пристань, Татарстан). В большинстве разрезов, где верхний келловей имеет двучленное строение, обе зоны также сокращены в объеме в результате выпадения отдельных интервалов.

Вышеприведенные данные отражают острый дефицит относительно полных и непрерывных разрезов верхнего келловея на Русской платформе, на основе которых возможна прогрессивная детализация стратиграфической шкалы, сравнимая с уровнем детальности, достигнутым в Западной Европе за последние десятилетия.

Верхний подъярус келловея в Европейской России официально подразделяется на две зоны Peltoceras athleta и Quenstedtoceras lamberti (Унифицированная схема, 1993, 2012). За последние годы опубликовано несколько работ, где предлагаются варианты более детальной шкалы верхнего келловея. В работах автора (Киселев, 1999, 2001а) было обосновано установление в зоне Athleta Центральной России подзон Phaeinum и Proniae, выделенных до этого в Западной Европе (Brinkmann, 1929; Callomon, 1968; Callomon, Sykes, 1980).

Позднее В.В. Митта (2003) по данным изучения разреза у Тархановской пристани и пос. Дубки на Русской платформе установил биогоризонт *paucicostatum* зоны Lamberti западно-европейской шкалы. Им же предполагалась возможность четырехчленного деления зоны Lamberti аналогично таковому стандартной шкалы. Предварительный вариант детальной шкалы верхнего келловея, включающий 5 подзон и 8 биогоризонтов, предложен Д.Н. Киселевым и М.А. Роговым (в Gulyaev et al., 2002; Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005). Все подзоны верхнего келловея Европейской России те же самые, что и в западно-европейских шкалах (Phaeinum, Proniae, Spinosum, Henrici, Lamberti), однако предложенная последовательность биогоризонтов несколько отличалась от западно-европейской. Было намечено 6 новых биогоризонтов *allae allae, allae compressus, patruus, funiferus, kuklikum* и *mojarowskii*.

Новый вариант стратиграфического деления верхнего келловея основан на распространении видов и подвидов космоцератид (род *Kosmoceras*) и кардиоцератид (роды *Funiferites* и *Lamberticeras*), интервал распространения которых установлен в разрезах европейской части России и Западной Европы и обоснован в соответствующих моделях филогенеза таксонов. В роде *Kosmoceras* выявлена четкая последовательность видов *K. phaeinum – K. proniae – K. rowlstonense – K. kuklikum*, по которой проводится инфразональное расчленение зоны Athleta на биогоризонты.

Наряду с космоцерасовыми биогоризонтами в объем зоны Athleta предлагается ввести шкалу биогоризонтов, выделенных по роду Funiferites (Киселев и др., 2003) и последовательности видов и подвидов этого рода (F. allae allae -F. allae compressus -F. patruus -F. funiferus). Детальность «фуниферитовой» шкалы не уступает космоцерасовой, что позволяет их использовать на равноправной основе.

Данное деление в основном имело декларативный характер, и лишь позднее этот недостаток был в какой-то мере исправлен для зоны Lamberti и нижнего оксфорда в статье, посвященной границе келловея и оксфорда в опорном разрезе у д. Дубки (Kiselev et al., 2013). Этот же разрез был пред-

ложен в качестве кандидата на роль GSSP оксфордского яруса (Rogov, Zakharov, 2014), не уступающего другим подобным разрезам — Савурнон во Франции (Fortwengler et al., 2012; Pellenard et al., 2014) и Редклифф Пойнт в Англии (Page, 2004; Page et al., 2009).

В последней статье на эту тему (Kiselev, Rogov, 2018) приводятся данные изучения наиболее важных разрезов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда в районе г. Михайлов (Рязанская обл.), на основе которых разработана модель стратиграфического расчленения верхнего келловея, в особенности его нижней части – зоны Athleta. В статье впервые описаны инфразональные биостратоны зоны Athleta – phaeinum, proniae, rowlstonense и kuklikum, прослеживаемые по всей Бореально-Атлантической области, и провинциальные биогоризонты, выделенные по филогенетической последовательности видов рода Funiferites. В качестве стратотипа большинства космоцерасовых и фуниферитовых биогоризонтов (см. разд. 2.7) предложены разрезы у г. Михайлов (Михайловцемент). Кроме биогоризонтов бореальной шкалы в зоне Athleta установлены биогоризонты субсредиземноморской шкалы по видам подсемейства Peltoceratinae.

В итоге в верхнем келловее выявлено 9 инфразональных уровней, на основе которых разработана шкала биогоризонтов, привязанная к стандартным западно-европейским зонам (Athleta и Lamberti), подзонам (Phaeinum, Proniae, Kuklikum, Henrici и Lamberti). Принципиально эта шкала не отличается от таковой Англии, Северо-Западной Франции и Северной Германии, поскольку видычидексы большинства биостратонов характерны для всей Бореально-Атлантической области. Как и в Западной Европе, кровля келловея на Русской плите проведена ниже первого появления рода Сагdioceras – в основании биогоризонта scarburgense.

Нижний оксфорд

Современный вариант зонального и подзонального деления нижнего оксфорда, в объеме зон Mariae и Cordatum и подзон Scarburgense, Praecordatum, Bukowskii, Costicardia и Cordatum, разработан в Англии (Buckman, 1913; Morley Davies, 1916; Spath, 1939; Arkell, 1939, 1941; Callomon, 1964; Callomon, 1968; Wright, 1983; Page, 1991, 1994). Разработка инфразональной шкалы нижнего оксфорда, связанная с детальным изучением границы средней-верхней юры в пограничных отложениях верхнего келловея (зона Lamberti) и нижнего оксфорда (зона Mariae), первоначально проводилась преимущественно во Франции на протяжении последних сорока лет (Debrand-Passard et al., 1978; Marchand, 1979, 1984, 1986; Courville, Bonnot, 1998; Bonnot, Marchand, 1994; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Contini et al., 1989; Cariou et al., 1997 и др.). Предложенный французскими авторами вариант инфразональной шкалы охватывает преимущественно зону Mariae, а трехчленное деление вышележащей зоны Cordatum, предложенное Аркеллом (Arkell, 1941), было использовано без изменений. Во французской шкале зона Магіае делится на пять биогоризонтов, из которых четыре выделены по видам-индексам единой филемы Cardioceras (Scarburgiceras): scarburgense Buckman, 1913 emend. Fortwengler & Marchand, 1994; praemartini Fortwengler, Marchand, 1994; alphacordatum Callomon, 1993 emend. Fortwengler, Marchand, 1994; praecordatum Buckman, 1920. Heсмотря на то что данный вариант расчленения зоны Mariae был предложен как стандартный для всей Западной Европы (Cariou et al., 1997), он не получил окончательного признания в Англии (Page, 2004).

В Европейской России нижний подъярус оксфордского яруса изучен в разрезах Рязанской, Московской, Ярославской, Оренбургской, Саратовской областей. Наиболее представительные разрезы границы средней-верхней юры и зоны Магіае расположены в Рязанской (Михайлов), Саратовской (пос. Дубки) и Оренбургской областях (р. Бердянка). Изучение этих разрезов позволило выявить детальную последовательность кардиоцератин, в целом аналогичную европейской, и установить большинство французских и английских биогоризонтов и подзон (Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013). Наиболее полная последовательность зоны Магіае, включающая четыре биогоризонта (scarburgense, praemartini, alphacordatum, praecordatum), обнаружена в разрезах на р. Бердянке (д. Беляевка) и у д. Никитино (Рязанская обл.); менее полная — в разрезах Дубки, Михайловцемент (scarburgense, alphacordatum, praecordatum) и Пески (scarburgense, alphacordatum). Таким образом, для зоны Магіае Европейской России полностью применим европейский подзональный вариант расчленения в объеме подзон Scarburgense и Praecordatum, а также четырех биогоризонтов scarbur-

gense, praemartini, alphacordatum, praecordatum. Эта последовательность соответствует в основном французской шкале.

Зона Cardioceras cordatum в Англии, по предложению У. Аркелла (Arkell, 1941), расчленяется на три подзоны Викоwskii, Costicardia и Cordatum. В Европейской России зона обнажается менее полно, чем нижележащая зона Mariae. Тем не менее в разрезах Рязанской (Михайлов, Костино, Никитино), Оренбургской (Бердянка), Московской (Пески), Ярославской (Рыбинск), Саратовской (Дубки) областей обнаружена последовательность кардиоцератид, аналогичная европейской. Это позволило установить в зоне Cordatum все три вышеупомянутые подзоны. Полная последовательность аммонитов подзон Викоwskii, Costicardia и Cordatum найдена в разрезах у г. Михайлов и ст. Пески. В остальных разрезах выявлены лишь фрагменты данной последовательности.

Предложенный вариант стратиграфической шкалы нижнего оксфорда (Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013) в целом совпадает с западно-европейским делением: 100% на уровне подзон; 87 % на уровне биогоризонтов для Франции (7 общих биогоризонтов из 8) и 63% для Англии. Высокое сходство рассматриваемых шкал отражает единство развития Западно-Европейского и Среднерусского палеобассейнов в Бореально-Атлантической области.

2.2.2. Описание разрезов

Ниже дается описание в основном тех разрезов, на основе которых разработано деление верхней части нижнего келловея, среднего – верхнего келловея и нижнего оксфорда. Часть разрезов нижнего келловея описана в разд. 2.1.

Вотча

Келловейские отложения у с. Вотча на р. Сысоле не раз привлекали внимание специалистов (Keyserling, 1846; Кудрявцев, 1911; Хименков, 1914; Худяев, 1927, 1936 и др.). В работе Кейзерлинга дано только описание и изображение фоссилий, среди которых 6 видов принадлежат келловейским аммонитам, найденным непосредственно в разрезе у с. Вотчи. Из них один вид описан как новый (таб. 2.2.1).

Описание разреза впервые дается в работах В.Г. Хименкова и И.Е. Худяева. В них приводятся богатые списки окаменелостей, преимущественно из среднего келловея. Наиболее полное описание разреза келловея у с. Вотча (в составе сводного) сделано Худяевым (1936). Из последней работы видно, что разрез обладает наиболее полным строением по сравнению с другими разрезами бассейна р. Сысолы, где обнажаются келловейские осадки, хорошо охарактеризованные палеонтологически (обнажения у с. Ыб, Визинга).

В сводном разрезе келловея бассейна Сысолы Худяев устанавливает присутствие всех трех подъярусов, включающих 8 слоев песчаных и глинистых пород общей мощностью около 30 м. Отдельно им выделены переходные слои на границах подъярусов. Аммониты в разрезе встречаются неравномерно и отличаются большим разнообразием только для отдельных конкреционных уровней среднего и верхнего келловея. К сожалению, в своих работах Худяев редко изображал аммонитов, поэтому большая часть его определений является декларативными и значительно устарели. В списках фауны большинства слоев наблюдается значительная примесь диахронных видов. Так же, как показала практика, характеристика и последовательность слоев, данные Худяевым в сводном разрезе, значительно расходятся в деталях с таковыми в конкретных разрезах. Наблюдается лишь общее сходство. Это не позволяет провести биостратиграфическое деление данных отложений по описаниям Худяева на более детальном уровне, что приводит к необходимости их переизучения.

В течение 2000-2001 гг. автором был переизучен разрез у с. Вотча в южной и северной части, где обнажаются различные горизонты келловея (Киселев, 2006). В результате выявлена последовательность из 17 аммонитовых комплексов, в интервале стандартных западно-европейских зон Коепіді нижнего келловея — Coronatum среднего. Установлены 4 стандартные зоны и 4 подзоны, выделено 5 новых биогоризонтов tcheffkini, milaschevici khudyaevi, milaschevici milaschevici, praestenolobum, stenolobum. Среди аммонитов в большинстве комплексов найдены виды, характер-

Таблица 2.2.1. Аммониты келловея из разрезов бассейна р. Сысолы, указанные и изображенные в работах различных авторов. Ячейки видов, чьи номенклатурные типы происходят из данных разрезов, обозначены серой заливкой. Для изображенных видов указываются таблица (числитель) и фигура (знаменатель) (из [Киселев, 2006], с дополнениями).

2. Erymnoceras 3. Kepplerites C 4. Kepplerites C 5. Kepplerites C 6. Toricellites C 7. Sigaloceras C 8. Catasigaloce 9. Catasigaloce 10. K. (Gulielmit. 11. K. (G.) obduc 12. K. (Zugokosn 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) gross. 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) genn 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina s 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. aa 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasil) 28. Cadoceras p 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasa 32. C. (R.) milasa 33. C. (R.) milasa 34. C. (R.) milasa 35. C. (R.) milasa 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (c) 41. C. cf. sublaeve (c) 41. C. cf. sublaeve (c) 42. C. arcticoides 43. L. praestenolo 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. chomoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	Аммониты	Keyserling, 1846	Худяев, 1927; 1936	Романович, 1980	Киселев, 2006	Гуляев, Ипполитов, 2016
3. Kepplerites C 4. Kepplerites C 5. Kepplerites C 6. Toricellites C 7. Sigaloceras C 8. Catasigaloce 9. Catasigaloce 10. K. (Gulielmit. 11. K. (G.) obduc. 12. K. (Zugokosn 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) gross. 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) gemn 17. K. (K.) dunc. 18. Gulielmina sp 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. aa 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras (F 26. C. (R.) milasc 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae sy 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (; 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraesten 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	eras coronatum (Brug.)	20/11,12	*		*	
4. Kepplerites C 5. Kepplerites C 6. Toricellites C 7. Sigaloceras C 8. Catasigaloce. 9. Catasigaloce. 10. K. (Gulielmin. 11. K. (G.) obduc. 12. K. (Zugokosn. 13. K. (Z.) poster. 14. K. (Z.) gross. 15. K. (Z.) phaei. 16. K. (K.) gemn. 17. K. (K.) dunc. 18. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel. 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu. 23. G. (S.) cf. ac. 24. Chamousettic. 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears. 27. C. (P.) vasily. 28. Cadoceras pc. 29. C. (C.) sokol. 30. C. (Rondicera. 31. C. (R.) milasc. 32. C. (R.) milasc. 33. C. (R.) milasc. 34. C. (R.) milasc. 35. C. (R.) cf. tch. 37. C. sysolae sy. 38. C. sysolae sy. 39. Cadoceras cf. 40. C. sublaeve (; 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides. 43. L. praestenoloum. 44. L. stenolobum. 45. Longaevicera. 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera. 48. Lambericeras. 49. Quenstedtoce. 50. Pseudocadoc. 51. Ps. bornoeom. 54. Ps. suraense. 55. Ps. cf. macell. 56. Pseudocadoc. 57. Pseudocadoc.	eras doliforme Roman				3/15,16	
5. Kepplerites C 6. Toricellites C 7. Sigaloceras C 8. Catasigaloce 9. Catasigaloce 10. K. (Gulielmit 11. K. (G.) obduc 12. K. (Zugokosn 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) gross 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) gemn 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina s 19. Gulielmicera 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) yeasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheffi 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenolo 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	es cf ex gr. gowerianus (Sow.)		*		*	*
6. Toricellites of Proceedings of Sigaloceras of Si	es curtilobus (Buckm.)				*	*
7. Sigaloceras c 8. Catasigaloce 9. Catasigaloce 10. K. (Gulielmit. 11. K. (G.) obduc 12. K. (Zugokosm 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) proster 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) gemm 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmines s 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettia 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras p 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasa 32. C. (R.) milasa 33. C. (R.) milasa 34. C. (R.) milasa 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) cf. cd 47. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (C.) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenou 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	es ct. gantaei (Opp.) es cf. unzhensis (Mitta)				*	*
8. Catasigaloce. 9. Catasigaloce. 10. K. (Gulielmin. 11. K. (G.) obduc. 12. K. (Zugokosm. 13. K. (Z.) poster. 14. K. (Z.) poster. 15. K. (Z.) phaei. 16. K. (K.) gemm. 17. K. (K.) dunc. 18. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel. 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu. 23. G. (S.) cf. ad. 24. Chamousettic. 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears. 27. C. (P.) vasily. 28. Cadoceras (P. 29. C. (C.) sokol. 30. C. (Rondicera. 31. C. (R.) milasc. 32. C. (R.) milasc. 33. C. (R.) milasc. 34. C. (R.) milasc. 35. C. (R.) tcheff. 36. C. (R.) cf. tch. 37. C. sysolae sps. 38. C. sysolae gr. 39. Cadoceras cf. 40. C. sublaeve (C.) 41. C. cf. sublaeve (C.) 42. C. arcticoides. 43. L. praestenou. 44. L. stenolobura. 45. Longaevicera. 46. L. lahuseni E. 47. Longaevicera. 48. Lambericeras. 49. Quenstedtoce. 50. Pseudocadoc. 51. Ps. boreale B. 52. Ps. cuneatum. 54. Ps. suraense. 55. Ps. cf. macell. 56. Pseudocadoc. 57. Pseudocadoc.	as calloviense (Sow.)				*	*
9. Catasigaloce. 10. K. (Gulielmit. 11. K. (G.) obduc. 12. K. (Zugokosn. 13. K. (Z.) poster. 14. K. (Z.) gross. 15. K. (Z.) phaei. 16. K. (K.) gemn. 17. K. (K.) dunc. 18. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel. 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollue. 23. G. (S.) cf. ac. 24. Chamousettic. 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears. 27. C. (P.) vasily. 28. Cadoceras pr. 29. C. (C.) sokol. 30. C. (Rondicera. 31. C. (R.) milasc. 32. C. (R.) milasc. 33. C. (R.) milasc. 34. C. (R.) milasc. 35. C. (R.) tcheff. 36. C. (R.) cf. tch. 37. C. sysolae sps. 38. C. sysolae gr. 39. Cadoceras cf. 40. C. sublaeve (t.) 41. C. cf. sublaeve (t.) 42. C. arcticoides. 43. L. praesteno. 44. L. stenolobum. 45. Longaevicera. 46. L. lahuseni E. 47. Longaevicera. 48. Lambericeras. 49. Quenstedtoce. 50. Pseudocadoc. 51. Ps. boreale B. 52. Ps. cumeatum. 53. Ps. homoeom. 54. Ps. suraense. 55. Ps. cf. macell. 56. Pseudocadoc. 57. Pseudocadoc.	` /				*	
10. K. (Galielmite 11. K. (G.) obduct 12. K. (Zugokosm 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) proster 14. K. (Z.) proster 15. K. (Z.) proster 16. K. (K.) gemm 17. K. (K.) dunct 18. Galielmina strong 19. Galielmicera. 20. G. (G.) galiel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pollul 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) milasc 36. C. (R.) chefft 36. C. (R.) chefft 37. C. sysolae system 29. Cadoceras cf. 40. C. sublaeve (G.) 41. C. cf. sublaeve (G.) 42. C. arcticoides 43. L. praestenot 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E. 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B. 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	loceras enodatum (Nik.)		*			
12. K. (Zugokosm 13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) poster 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) genn 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina sp 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. aa 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae sy 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (C.) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	lmites) jason (Rein.)		*		3/13,14	
13. K. (Z.) poster 14. K. (Z.) grosser 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) genn 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina sp 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae sy 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (c) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoo 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. chomoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	oductum (Buckm.)				2/1-4	
14. K. (Z.) gross: 15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) gemn 17. K. (K.) durc 18. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac. 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc. 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheffi 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (G. 41. C. cf. sublaeve 42. C. arcticoides 43. L. praestenol 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	kosmoceras) crassum Tint.				*	
15. K. (Z.) phaei 16. K. (K.) gemm 17. K. (K.) dunce 18. Gulielminca sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac. 24. Chamousettia 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pp. 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasa 32. C. (R.) milasa 33. C. (R.) milasa 34. C. (R.) milasa 35. C. (R.) tchefft 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (C.) 41. C. cf. sublaeve (C.) 42. C. arcticoides 43. L. praestenoid 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					*	
16. K. (K.) genn 17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina sp 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sp 38. C. sysolae gr 39. Cadoceras cf 40. C. sublae 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. chomoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					2/5,6	
17. K. (K.) dunc 18. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollut 23. G. (S.) cf. aa 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sp. 38. C. sysolae gr. 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (the C. s	haeinum (Buckm.)	19/10.11			*	
18. Gulielmina sp. 19. Gulielmina sp. 19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac. 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pollus 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sysolae gra 39. Cadoceras cf. 40. C. sublaeve (G. 41. C. cf. sublaeve (G. 41. C. cf. sublaeve (G. 42. C. arcticoides 43. L. praestenou 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E. 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B. 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudo		19/10,11	at.		19	
19. Gulielmicera. 20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. au 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) milasc 36. C. (R.) milasc 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (control of the control of	. ,		*		*	
20. G. (G.) guliel 21. G. (G.) cf. co 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. au 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasa 32. C. (R.) milasa 34. C. (R.) milasa 35. C. (R.) milasa 36. C. (R.) tcheffl 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (control of the control 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	veras (Gulielmiceras) jenceni (Teiss.)				*	
21. G. (G.) cf. co. 22. G. (S.) pollu 23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F. 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheffl 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae sy 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (c) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseri 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc			*			
23. G. (S.) cf. ac 24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae gr 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (C) 41. C. cf. sublaeve (C) 42. C. arcticoides 43. L. praestenol 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	C. complanatum (Tint.)		-		*	
24. Chamousettic 25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheffl 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae sys 39. Cadoceras cf 40. C. sublaev (S 41. C. cf. sublaev 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ollux (Rein.)	19/12,13; 22/3-7	*		12	
25. Cadoceras (F 26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pc 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaev 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	aculeatum (Eichw.)		*			
26. C. (P.) frears 27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras pe 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milasc 32. C. (R.) milasc 33. C. (R.) milasc 34. C. (R.) milasc 35. C. (R.) tcheffl 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (s) 41. C. cf. sublaeve 42. C. arcticoides 43. L. praestenon 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ettia sp., Ch. chamousseti (Orb.)		*		*	*
27. C. (P.) vasily 28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milaso 32. C. (R.) milaso 33. C. (R.) milaso 34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) tchefff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (control 41. C. cf. sublaeve (control 42. C. arcticoides 43. L. praestenou 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	s (Paracadoceras) elatmae (Nik.)		*			*
28. Cadoceras po 29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicera 31. C. (R.) milaso 32. C. (R.) milaso 34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) tchefff 36. C. (R.) ct. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (41. C. cf. sublaeve 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc						4/3
29. C. (C.) sokol 30. C. (Rondicere 31. C. (R.) milase 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milase 34. C. (R.) milase 35. C. (R.) tcheff 36. C. (R.) tcheff 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gr 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					3/1-4	4/1
30. C. (Rondicere 31. C. (R.) milaso 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milaso 34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) milaso 35. C. (R.) cf. tch 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sysola	•				3/1-4	*
31. C. (R.) milaso 32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milaso 34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) milaso 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sy 38. C. sysolae sy 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ceras) milaschevici (Nik.)		*			*
32. C. (R.) sysola 33. C. (R.) milaso 34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) tcheffl 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (September 1988) 41. C. cf. sublaeve (September 1988) 42. C. arcticoides 43. L. praestenoides 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ilaschevici milaschevici (Nik.)				1/4-6	
34. C. (R.) milaso 35. C. (R.) tchefff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gr 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (41. C. cf. sublaeve 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedroce 50. Pseudocadoc 51. Ps. borneale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	solae Khudjaev		27/1,2		31	
35. C. (R.) tchefff 36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (start) 41. C. cf. sublaeve 42. C. arcticoides 43. L. praestenon 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedroce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ilaschevici khudjaevi Kiselev				1/1-3	
36. C. (R.) cf. tch 37. C. sysolae sys 38. C. sysolae gre 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (september 1) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenon 44. L. stenolobun 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ilaschevici pura (Voronetz)				*	
37. C. sysolae sysolae sysolae grass. C. sysolae grass. C. sysolae grass. C. sysolae grass. C. sublaeve (1941. C. cf. sublaeve (1942. C. arcticoides 43. L. praestenou 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E. 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B. 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc		20/6; 22/11,12	*		2/7,8	
38. C. sysolae gra 39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (; 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc			*			
39. Cadoceras cf 40. C. sublaeve (; 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc				1/1,3	43	
40. C. sublaeve (1) 41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praestenoi 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	0			1/2; 2/1	*	
41. C. cf. sublae 42. C. arcticoides 43. L. praesteno 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	**				*	
42. C. arcticoides 43. L. praestenos 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc			*		Ψ	
43. L. praestenou 44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. borneale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	pides Kis. et Meled.				3/11,12	
44. L. stenolobum 45. Longaevicera 46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	enolobum Kiselev et Meledina				*	
46. L. lahuseni E 47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc		20/7; 22/13,14	*		3/9,10; 4/1-6	
47. Longaevicera 48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ceras alpha Kiselev				3/5-8	
48. Lambericeras 49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cumeatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					*	
49. Quenstedtoce 50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	ceras keyserlingi (Sok.)			ļ	*	
50. Pseudocadoc 51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	eras lamberti (Phill.)		*			
51. Ps. boreale B 52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	toceras leachi (Sow.)		*			
52. Ps. cuneatum 53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	doceras ex gr. mundum (Sas.)				*	*
53. Ps. homoeom 54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					*	*
54. Ps. suraense 55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc	eomorphum Kiselev				1/7,8	
55. Ps. cf. macell 56. Pseudocadoc 57. Pseudocadoc					1/9,10	
57. Pseudocadoc	acellum Kiselev				*	
57. Pseudocadoc	doceras callomoni Kiselev				*	
58. H. (Ananlanu	doceras nanseni (Pomp.)				*	
	lanulites) submutatus (Nik.)				*	
	nosquensis (Fisch.)	22/8				
	ria ex gr. popilanica (Krenk.)				*	
	phalites cf. macrocephalus (Schlot.) phalites cf. pavlowi Smorodina		*			4/2

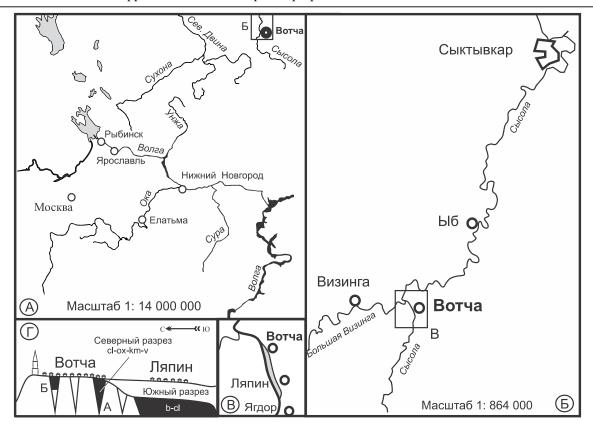


Рис. 2.2.4. Схема расположения разрезов в районе с. Вотча. Фигуры А, Б, В расположены в последовательности уменьшения картографического масштаба. На фиг. Г показано расположение оврагов и разрезов у с. Вотча и пос. Ляпин во фронтальном профиле берега р. Сысолы. Обнажения коренных пород обозначены черным цветом (из [Киселев, 2006]).

ные для келловея как Центральной России, Западной Европы, так и одновременно для Арктического бассейна. Выделен новый подвид *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi.*

В работе автора (ibid.) недостаточно разработано биостратиграфическое расчленение низов келловея – зоны Elatmae. Этот пробел был отчасти восполнен в работе Гуляева и Ипполитова (2016), где дана первая модель инфразонального расчленения зоны Elatmae в данном районе. Авторами выделено три биогоризонта – primaevum (=frearsi в данной работе), elatmae и новый, предварительно выделенный биогоризонт vasily.

Новые наблюдения, сделанные в 2019 г. в разрезе Б, не дали принципиально новой информации, но позволили внести незначительные уточнения в схему строения разреза и состав аммонитовых комплексов среднего келловея.

Разрезы в районе с. Вотча расположены на правом берегу Сысолы в уступе очень высокого, до 30 м, коренного берега, который подходит непосредственно к реке вблизи села (рис. 2.2.4). В северной его части, непосредственно у с. Вотча, разрез осложнен сильными оползнями и юрские отложения вскрываются только в оврагах. Здесь представлены все развитые в этом месте ярусы юры, причем наименее закрыты оползнями слои от среднего келловея до кимериджа. В южной половине берегового склона, напротив д. Ляпин, верхняя часть юры срезана эрозией и обнажаются только отложения бата и нижнего келловея. Ниже приводятся описания двух разрезов, из южной и северной частей уступа.

Южный разрез

Непосредственно от уреза воды на протяжении около 500 м можно наблюдать следующую последовательность слоев (снизу вверх):

Слой 1. Песок мелкозернистый светло-охристый с конкрециями темно-бурого песчаника (размер 0,1-0,5 м/0,05-0,2 м), часто переполненного остатками углефицированной древесины. Конкреции образуют отчетливый горизонт в 2,5 м от кровли. Мощность слоя от уреза воды до 6 м.

Слой 2. Алеврит или глина алевритистая буровато-серого цвета с конкрециями плотного известковистого алевролита, покрытыми рыжей лимонитовой коркой. Конкреции образуют два горизонта. Нижний горизонт проходит в середине слоя, на 3 м выше кровли и состоит из очень крупных дисковидных конкреций до 1,5 м в диаметре, в среднем 0,5-0,8 м/0,15-0,3 м. Верхний горизонт проходит непосредственно в кровле и состоит из небольших конкреций 0,1-0,3 м/0,05-0,2 м. Окаменелости встречаются исключительно редко и только в конкрециях. Все они представлены полураздавленными ядрами. В нижнем горизонте конкреций найдены аммониты *Pseudocadoceras* (Costacadoceras) ex gr. mundum (Sas.) и, по данным Гуляева и Ипполитова (2016), Cadoceras primaevum Sas. (= C. frearsi (Orb.) здесь), а в верхнем (ibid.) – Cadoceras elatmae (Nik.). Нижняя граница слоя резкая, часто волнистая. Мощность слоя до 6 м.

Слой 3. Песок крупнозернистый, местами гравелистый, с хорошо окатанными зернами, зеленовато-бурый, иногда рыжеватый. Нижняя и верхняя границы слоя резкие. Мощность 0,1 м.

Слой 4. Глина буровато-серая плотная неяснослоистая, мелкослюдистая с редкими ореховидными конкрециями пирита и фосфатизированного мергеля. Аммониты встречаются в глине и представлены редкими отпечатками с остатками раковинного слоя. Для нижней части слоя в работе Гуляева и Ипполитова (2016) указан комплекс аммонитов *Cadoceras vasily* Gulyaev [MS], *Pseudocadoceras* cf./aff. *mundum*, *Toricellites* cf. *unzhensis* (Mitta), *Macrocephalites* cf. *pavlowi* Smorodina. Мощность до 4 м.

Слой 1 принадлежит к верхней части сысольской свиты, выделенной на основании отличий литологических признаков и споро-пыльцевых комплексов в самостоятельную свиту — очейскую (Розанов, 1986). Позднее ее ранг был понижен до пачки (Унифицированная схема..., 1993). Очейская пачка имеет широкое распространение в бассейнах рек Сысолы, Яренги, Лузы и Мезенской Пижмы. В.И. Розанов параллелизует ее с зоной Arcticoceras ischmae, широко развитой в бассейне р. Печоры.

Слои 2-4 трансгрессивно залегает на очейской пачке с признаками продолжительного перерыва и относятся к чуркинской свите. Возраст слоя уверенно определяется зоной Elatmae нижнего келловея по присутствию вида-индекса и других реперных видов данной зоны. Зона Elatmae включает, как минимум, два биогоризонта (frearsi и elatmae), но не исключено, что ее инфразональный объем в разрезе больше указанного. В данной работе провизорный биогоризонт vasily не принят, поскольку его самостоятельность недостаточно доказана и номенклатурно не оформлена, поэтому слой 4 рассматривается как часть биогоризонта elatmae.

Вышележащие слои расположены в кровле разреза и представлены глинами с конкреций мергеля, в которых Гуляевым и Ипполитовым (2016) найдены характерные аммониты зоны Koenigi. В северном разрезе у с. Вотча аналогичные слои расположены в 5 м ниже кровли келловея и содержат аналогичную фауну аммонитовую фауну (см. ниже).

Северные разрезы

В северных разрезах, в отличие от южного, обнажаются уже все подъярусы келловея и более верхние ярусы юры. Их можно наблюдать только в вершинах оврагов и только после серьезных расчисток. Наиболее полную расчистку удалось сделать в 1998 и 2001 гг. в третьем, предпоследнем овраге от начала села (разрез А), и первом овраге (разрез Б) (рис. 2.2.4.г). В них в 15 м выше уреза воды снизу вверх наблюдается следующая последовательность слоев (рис. 2.2.5):

Слой 1. Глина буровато-серая плотная неяснослоистая с небольшими лепешковидными конкрециями плотного серого мергеля. Конкреции образуют горизонт в 0,2 м ниже кровли. Видимая мощность 0,5 м.

Слой 2. Глина тонкоалевритистая зеленовато-серая плотная неяснослоистая. В подошве наблюдается прослой с плотно расположенными гороховидными конкрециями серого мергеля, среди которых встречаются крупные (до 0,5 м/0,2 м) конкреции того же состава. В них найдены редкие аммониты *Chamoussetia* sp., *Kepplerites (Gowericeras)* cf. *gowerianus* (Sow.). В середине слоя найден

Kepplerites (Gowericeras) cf. curtilobus (Buckm.), в 0,3 м от подошвы — Kepplerites cf. galilaei (Buckm.). В кровле слоя проходит горизонт небольших овальных конкреций серого мергеля с Sigaloceras calloviense (Sow.) и Cadoceras (Cadoceras) geerzense (Behrendsen) (табл. 53, фиг. 1, 2). Глина изобилует остатками двустворчатых, из которых доминируют Pleuromya, Nuculoma и Nanogyra. Мощность слоя 2-3 м.

- Слой 3. Глина алевритистая, переходящая в алеврит, зеленовато-серая, плотная, неяснослоистая, с лепешковидными конкрециями серого мергеля. В конкрециях найдены *Cadoceras* (*Cadoceras*) tscheffkini (Orb.) (табл. 54, фиг. 1) и С. (С.) proniense Sas. (табл. 55, фиг. 1). В основании слоя, в глине, найдено раздавленное ядро *Catasigaloceras* sp. Мощность до 0,3 м.
- Слой 4. Глина алеврито-песчанистая, голубовато-серая, переходящая в песок мелкозернистый глинистый. В центре слоя проходит горизонт крупных конкреций темно-серого песчанистого мергеля (до 0,5 м/0,2 м), рядом с которыми найдено скопление аммонитов, до 30 шт., представленных *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi* Kiselev (табл. 56, фиг. 1-3). В кровле слоя расположен горизонт с гороховидными конкрециями пиритизированного алевролита или песчаника с *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Ps. (Novocadoceras) suraense* (Sas.). Мощность 0,8-1 м.
- Слой 5. Глина голубовато-серая, плотная, неяснослоистая, с крупными и мелкими конкрециями фосфатизированного мергеля, имеющими темно-коричневую окраску на изломе. В конкрециях найдены аммониты *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici* (Nik.) (табл. 55, фиг. 2; табл. 56, фиг. 5; табл. 57, фиг. 5), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus* (Nik.), *Grossouvria* ex gr. *popilanica* (Krenk.). Вероятно, из этого слоя происходит паратип *Cadoceras sysolae* Khudyaev (табл. 57, фиг. 2), который рассматривается здесь как синоним *C. milaschevici milaschevici*. Мощность слоя 0,2-0,5 м.
- Слой 6. Глина алевритистая, бурая или буровато-серая, охристая, с прослоем сконцетрированных раковин, расположенным вблизи подошвы. Раковины беспорядочно ориентированы, в местах наиболее плотных скоплений образуют небольшие конкреции бурого песчанистого мергеля, плавно переходящего в окружающую глину. В прослое найдены аммониты Kosmoceras (Gulielmites) jason (Rein.) (табл. 62, фиг. 2), Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni (Teis.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura Vor., C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina (табл. 64, фиг. 3, 4), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Ps. (Costacadoceras) nanseni (Pomp.), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.). Нижняя граница неровная, образует глубокие, до 10 см, вертикальные изгибы. Мощность 0,15-0,2 м.
- **Слой 7.** Алеврит глинистый, рыжий, местами переходящий в плотный железистый алевролит. Аммониты представлены деформированными ядрами. Найдены *Ps. nanseni* (Pomp.). Мощность 0,2-0,25 м.
- Слой 8. Глина песчанистая серовато-бурая или серая с прослоем в середине слоя ракушняковых скоплений. Здесь же часто встречаются крупные (0,2 м/0,5 м) конкреции плотного серого мергеля, покрытые снаружи красной железистой коркой. В конкрециях найдены Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.) (табл. 58, фиг. 1, 2), Gulielmiceras (Gulielmiceras) cf. complanatum (Tint.), Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina (табл. 62, фиг. 1; табл. 63, фиг. 3-5), Platylongoceras cf. macellum (Kiselev). Мощность слоя до 0,5 м.
- Слой 9. Алеврит, переходящий в алевролит, сильно ожелезненный, ярко-рыжий, неслоистый, кусковатый. Аммониты представлены деформированными ядрами, в основном *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) effulgens (Buckman) (табл. 61, фиг. 2), *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.) (табл. 60, фиг. 2; табл. 61, фиг. 1; табл. 64, фиг. 1,2). Мощность 0,3-0,4 м.
- Слой 10. Алеврит «рухляковый», неравномерно рассыпающийся, беловато-серый с прослоями зеленовато-серой глины и конкрециями белого крепкого алевролита, который местами образует караваеобразные прослои. В глине найдены Subvertebriceras densiplicatum (Boden), Cardioceras (Maltoniceras) ex gr. maltonense (Young et Bird). В подошве слоя часто встречаются окатанные конкреции серого оолитового мергеля, покрытые остатками обрастающей фауны, в основном Nanogyra и Serpulidae. Наблюдается несколько типов конкреций, имеющих небольшие литологические различия и содержащие комплексы аммонитов: 1) Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum Tint., Gulielmi-

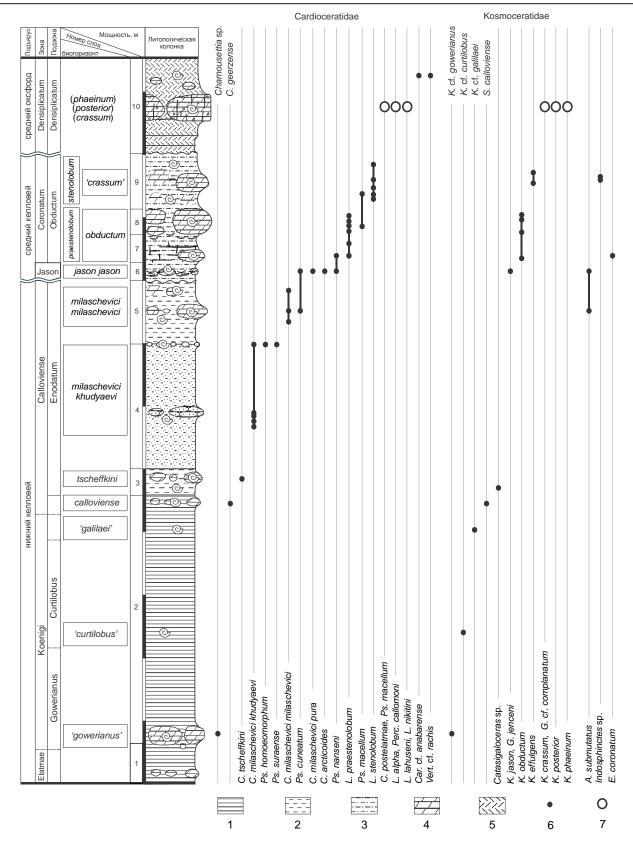


Рис. 2.2.5. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в северном разрезе на р. Сысоле у с. Вотча. Цена деления линейки мощности равна 0,5 м. Литологические обозначения: 1 – глина слоистая; 2 – глина неслоистая; 3 – алеврит; 4 – мергель, 5 – «рухляк» алеврито-глинистый; 6 – находки не переотложенных аммонитов; 7 – находки аммонитов из горизонтов конденсации.

ceras (Gulielmiceras) cf. complanatum (Tint.), Longaeviceras cf. alpha Kiselev (табл. 59, фиг. 2-4), Cadoceras postelatmae Sasonov, Platylongoceras cf. macellum Kiselev, Erymnoceras cf. coronatum (Brug.); 2) Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brinkm., Longaeviceras alpha Kiselev, Percacosticeras callomoni (Kiselev), Erymnoceras cf. doliforme (Roman); 3) K. (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckm.), L. lahuseni Bodyl.; 4) Longaeviceras nikitini (Sok.). Мощность слоя 0,2-0,4 м.

Слой 1 данного разреза литологически и по положению аналогичен слою 4 южного разреза. Поэтому, несмотря на отсутствие находок аммонитов, его можно отнести к зоне Elatmae. Слой 2 содержит аммонитовую фауну, типичную для зоны Koenigi. Присутствие *Chamoussetia* sp., *Kepplerites (Gowericeras)* cf. *gowerianus* (Sow.), характерных для нижней части слоя, *K.* (*G.*) cf. *curtilobus* (Buckm.) и *K.* (*G.*) cf. *galilaei* (Buckm.), распространенных в верхних его горизонтах, позволяет установить здесь подзоны Gowerianus, Curtilobus и Galilaei. В кровле слоя 2 по виду-индексу устанавливается зона Sigaloceras calloviense. Она соответствует только нижней подзоне Calloviense западноевропейской шкалы (табл. 2.2.2).

Слои 3-5 характеризуются аммонитовой фауной, в основном представленной кардиоцератидами. Большинство из них являются характерными видами главным образом биогоризонтов подзоны Catasigaloceras enodatum. Единственный деформированный образец, близкий к виду-индексу подзоны, найден только в основании слоя 3. Плохая сохранность не позволила определить его видовую принадлежность, важную для установления биогоризонта, однако присутствие *Cadoceras tscheffkini* (Orb.), характерного для двух нижних биогоризонтов подзоны Enodatum Центральной России, позволяет соотносить слой 3 с биогоризонтами *Proplanulites fracidus* и *Catasigaloceras enodatum стізратит* (по Киселев, 2001а). Отсутствие достоверных видов-индексов этих биостратонов в разрезе привело к необходимости выделения нового биогоризонта с видом-индексом *Cadoceras tscheffkini* (Orb.) (Киселев, 2006), к которому относится конкреционный горизонт слоя 3.

В слоях 4 и 5 данного разреза также не найдены виды-индексы биостратонов, установленных по космоцератидам. Аммониты в основном представлены различными видами кардиоцератид, из которых значительно преобладает *Cadoceras milaschevici* (Nik.). В Центральной России этот вид распространен в двух верхних биогоризонтах подзоны Enodatum (*enodatum enodatum и enodatum aeeta*) и в подзоне Medea зоны Jason. В слоях 4 и 5 найдены ранняя и поздняя хроновариации *C. milaschevici* – *C. milaschevici khudyaevi* и *C. milaschevici milaschevici*. На основе этих подвидов автором (Киселев, 2006) были выделены биогоризонты *milaschevici khudyaevi* (слой 4) и *milaschevici milaschevici* (слой 5). Первый из них примерно совпадает с биогоризонтом *enodatum enodatum*, т.е. целиком располагается в подзоне Enodatum. Второй биогоризонт параллелизуется как минимум с верхней частью подзоны Enodatum (биогоризонт *enodatum aeeta*) и подзоной Medea. В соответствии с этим более точно «привязать» слой 5 к космоцератидным биостратонам достаточно трудно. Но по ряду признаков (отсутствие в слое поздних разновидностей *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., характерных для подзоны Medea, и наличие признаков значительного перерыва в кровле слоя) слой 5 предположительно отнесен к подзоне Enodatum.

Вышележащие слои 6-9 содержат обильную и разнообразную фауну аммонитов, в которой присутствуют, наряду с кардиоцератидами, и космоцератиды, в том числе и виды-индексы среднекелловейских биостратонов стандартной шкалы. Это позволяет здесь установить зону Jason (слой 6) и подзону Obductum (слои 7, 8, 9). В зоне Jason присутствует только поздний хроноподвид *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.) – K. (G.) $jason\ jason\ (Rein.)$, что позволяет установить в ней лишь верхний в подзоне биогоризонт $jason\ jason\ B$ подзоне Obductum вид-индекс подзоны найден лишь в слое 8, на основе чего в нем устанавливается биогоризонт obductum.

В слое 9 космоцератиды найдены только в разрезе Б – K. (Z.) effulgens (Buckman) – характерный представитель биогоризонта crassum подзоны Obductum. Вид-индекс Kosmoceras crassum Tint. встречен в слое 10 в переотложенном виде. Аммониты слоя 9 занимают промежуточное положение между аммонитами биогоризонта obductum и биогоризонта crassum и, возможно, характеризуют самостоятельный инфразональнй уровень. В слоях 8 и 9 наблюдается смена двух филогенетически близких видов Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina и Longaeviceras praestenolobum (Keys.) етемностоя совместно с космоцератидами, как это и наблюдается в слое 9. В связи с этим по вышеупомя-

нутым видам удобно выделять альтернативные биогоризонты. Соответственно слой 8 относится к биогоризонту *praestenolobum* (альтернативному биогоризонту *obductum*), а слой 9 – к биогоризонту *stenolobum*.

Граница между слоями 9 и 10 имеет множество признаков перерыва. Среди сконденсированных конкреций четырех типов из слоя 10 первый тип содержит фауну биогоризонта *crassum* подзоны Obductum. Вторая разновидность конкреций характеризуется аммонитами подзоны Grossouvrei. Третий тип конкреций содержит фауну аммонитов (в том числе и вид-индекс) подзоны Phaeinum верхнего келловея стандартной шкалы. В четвертом типе конкреций найден только один вид-индекс зоны Longaeviceras nikitini верхнего келловея альтернативной шкалы. Среди сконденсированных конкреций не найдены нижнеоксфордские аммониты.

Изучение разреза по простиранию обнаружило сильную латеральную изменчивость слоев, осложненную гляциодислокациями и оползнями. В третьем овраге, в 50 м (ближе к вершине) от разреза А обнаружен выход аналогичных слоев с той же последовательностью фаун, но с несколько иной литологической характеристикой пород (разрез А'). Все слои келловея и оксфорда были почти лишены лимонита и насыщены глауконитом, отчего все породы имеют белесоватую окраску с активной примесью зеленых или голубых оттенков. Ниже приводится описание разреза.

- **Слой 1.** Глина коричневато-серая, светлая, плотная, неслоистая. В кровле найден *Cadoceras* (*Cadoceras*) geerzense (Behrendsen). Видимая мощность 0,5 м.
- **Слой 2**. Мергель серый, с буроватой коркой снаружи, плотный, оскольчатый. Вероятно представляет собой большую конкрецию лепешковидной формы, размером до 3 м. Мощность до 0,3 м.
- **Слой 3.** Алеврит, переходящий в алевритистую глину, голубовато-зеленовато-белый или светло-серый, глауконитовый. Ближе к кровле порода становится крепкой и вязкой и местами переходит в алевролит. В кровле проходит горизонт конкреций фосфатизированного алевролита с *Cadoceras* (*Rondiceras*) milaschevici milaschevici (Nik.). Мощность до 0,7 м.
- Слой 4. Глина алевритистая, голубовато-зеленовато-серая, глауконитовая, неяснослоистая. Слой переполнен крупными двустворками, в основном Nanogyra и Astarte, и белемнитами Pachyteuthis cf. cuneata Gust. Аммониты представлены деформированными ядрами, из которых определены Kosmoceras (Gulielmites) jason (Rein.), C. (R.) milaschevici., C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina, Ps. (Costacadoceras) cf. nanseni (Pomp.). Нижняя граница слоя неровная и резкая. Мощность 0, 25 м.
- Слой 5. Глина алевритистая, синевато-серая с рыжеватыми примазками, неяснослоистая. В слое наблюдаются два горизонта конкреций плотного серого мергеля. В нижнем горизонте найден Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina. Из верхних конкреций определены аммониты Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.) и Platylongoceras macellum Kiselev. Мощность 0,25-0,5 м.

В келловее бассейна р. Сысолы в интервале зона Koenigi – зона Coronatum выявлено не менее 16 инфразональных уровней (из них три в сконденсированном виде), на основе которых установлено большинство биостратиграфических подразделений, характерных для келловея Центральной России, Западной Европы и Бореально-Атлантической области в целом (таб. 2.2.2). Виды бореального семейства аммонитов Cardioceratidae преобладают в аммонитовых комплексах, а в отдельных интервалах (верхи зоны Calloviense – низы подзоны Jason) являются единственными представителями аммонитов. Это привело к необходимости использования для биостратиграфического расчленения альтернативной инфразональной шкалы.

Бассейн р. Унжи

Черменино

Разрез у д. Черменино, расположенный на правом берегу р. Унжи вблизи ныне исчезнувших сел Горка и Архангельское, является одним из наиболее полных разрезов нижнего и среднего келловея Кологривского района Костромской области. Его описание дано в ранних статьях автора (Киселев, 1999, 2013), хотя первое упоминание разреза присутствует уже в работе С.Н. Никитина (1885), а

Нижний келловей

Micans

Calloviense

Koenigi

Elatmae

c14

c13

c12

c11

c10 c4

c3

c2

yc	Зона, подзона			Биогоризонты шкалы Европейской России					
дкадоП			ИУ	основная шкала	альтернативная шкала				
Верх.	¹ I Amiera		c29	?	Longaeviceras nikitini (сконд.)				
келл.			c27 Kosmoceras phaeinum (сконд.)		Longaeviceras lahuseni (сконд.)				
I.	'n.	Grossouvrei	c25	Kosmoceras posterior (сконд.)	Longaeviceras alpha (сконд.)				
	Obductum Jason		oro	Obductum	Obdustum	c24	Kosmoceras crassum	Longaeviceras stenolobum	
Cp.			c23	Kosmoceras obductum	Longaeviceras praestenolobum				
			c22	Kosmoceras jason jason					
	မ		c17-c21	?	Cadoceras milaschevici milaschevici				
	viense	Enodatum	c16-17	?	Cadoceras milaschevici khudyaevi				
й	ovic		c15-16	?	Cadoceras tscheffkini				

нет отложений

Sigaloceras calloviense

Kepplerites galilaei

Kepplerites curtilobus

Kepplerites gowerianus

Cadoceras elatmae

аммониты не найдены

Cadoceras frearsi

Таблица 2.2.2. Схема биостратиграфического расчленения келловея в разрезах бассейна р. Сысолы.

список характерных аммонитов приводится И. Худяевым (1927а). В разрезе устанавливается непрерывная последовательность западно-европейских стандартных зон и подзон келловея в интервале зон Koenigi – Jason, приводится детальная палеонтологическая характеристика установленных биостратонов и предлагается рассматривать данный разрез как опорный.

К сожалению, в первом описании разреза (Киселев, 1999) были допущены серьезные ошибки в биостратиграфическом расчленении. Ключевая ошибка состояла в неправильном определении единственного образца *Коѕтосетаѕ* из конкреций слоя 12 на отметке 15 м от подошвы разреза и нескольких образцов того же рода из слоя 13. Они были определены как *К. obductum* (Висктап), и соответственно данный интервал, представляющий около половины мощности разреза, был отнесен к подзоне Obductum среднего келловея. Вскоре после выхода упомянутой публикации данные образцы были переопределены как *К. medea* Callomon и изображены в другой работе (Киселев, 2001а, табл. 1, фиг. 11, 13, 14). Соответственно возраст слоев 12 и 13 изменился – они были отнесены к подзоне Меdea зоны Jason, а зона Coronatum в разрезе отсутствует.

Ошибка в размере одной зоны является весьма существенной, и первоначально это достаточно сильно исказило представления о хронологической последовательности кадоцератин в среднем келловее. Ошибка была распознана достаточно быстро, что было учтено в последующих публикациях, посвященных биостратиграфии келловея и филогении кадоцератин (Киселев, 2001а, в), однако переописание разреза было произведено существенно позднее (Киселев, 2013). Материалом для этого послужили как старые полевые данные, собранные в 1992-1998 гг., так и новые (за 2005-2010 гг.), благодаря которым были уточнены определения аммонитов, их стратиграфическое распространение, мощности слоев, литологическая характеристика и другие признаки.

Разрез начинается слоем косослоистого песчаника, ярко-рыжего (слой 1, рис. **2.2.6**), с частыми остатками обугленной древесины и редкими песчанистыми ядрами аммонитов, определенных в от-

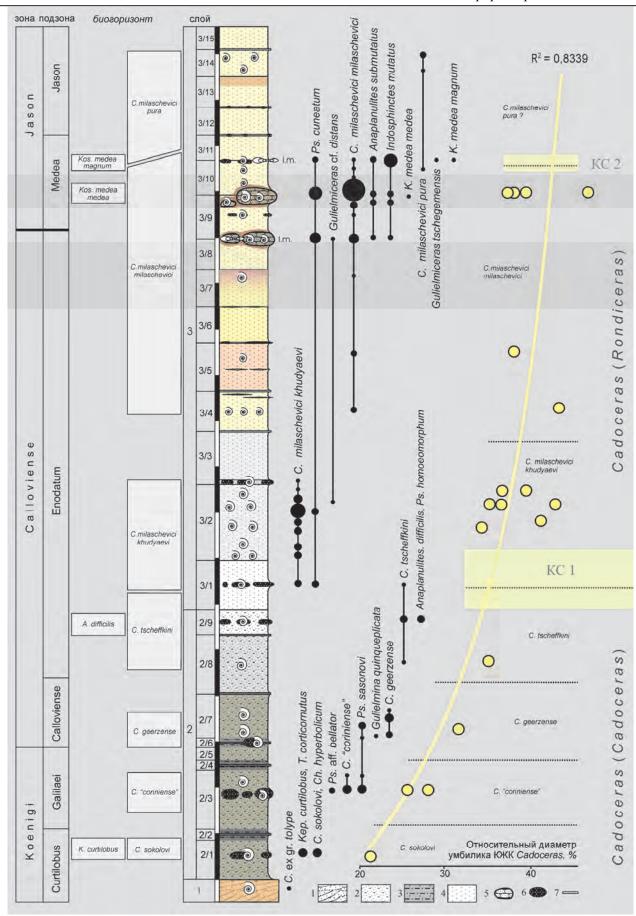
крытой номенклатуре. Выше идет толща монотонных песков мелкозернистых, алевритистоглинистых, рыхлых, мощностью 19-20 м (слои 2, 3), отделенная от слоя 1 выраженным перерывом. Внутри толщи резких литологических границ не наблюдается, все изменения носят плавный характер. Толща делится две пачки (2 и 3) и 24 слоя. Пачка 2 отличается от пачки 3 повышенной глинистостью, причем примесь мелко- и микрозернистых фракций плавно уменьшается вверх по разрезу и граница между пачками проводится достаточно условно.

Слои выделяются по тончайшим изменениям цвета, конкреционным горизонтам и тонким глинистым линзующимся прослойкам.

- 2/1 (бывш. слой 2 (Киселев, 1999)). Песок буровато-серый мелкозернистый слюдистый с небольшими (до 0,2 м) шаровидными конкрециями черного, или темно-бурого фосфатизованного песчаника, часто переполненными фауной. Аммониты: *Kepplerites curtilobus* (Buckm.)., *Toricellites approximatus* Buckm., *T. corticornutus* Buckm., *Chamoussetia hyperbolicum* (Leckenby), *Cadoceras* (*Cadoceras*) sokolovi Kiselev (табл. 1, фиг. 2-4), *Pseudocadoceras* (*Pseudocadoceras*) cf. boreale Buckm., *Ps.* (*Costacadoceras*) sp. indet. Мощность 1,2 м.
- **2/2** (бывш. слой 3). Песок темно-серый, до черного, глинистый, мелкозернистый с небольшими гороховидными конкрециями красно-бурого лимонита. Мощность 0,2 м.
- 2/3 (бывш. слой 4). Песок серовато-бурый. Мелкозернистый, слюдистый с железистыми прослоями. В верхней половине слоя найдены конкреции железистого, местами фосфатизованного, песчаника с *Cadoceras* (*Cadoceras*) cf. geerzense (Behrendsen), C. (C.), *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) aff. bellator Kiselev. Мощность 1,15 м
- **2/4** (бывш. слой 5). Песок темно-серый, глинистый, мелкозернистый, с гороховидными лимонитовыми конкрециями. В центре слоя проходит маркирующая тонкая черная глинистая прослойка. Мощность 0.25 м.
 - 2/5 (бывш. слой 6). Песок серый, мелкозернистый, слюдистый. Мощность 0,4 м.
- **2/6** (бывш. слой 7). Песок темно-серый, мелкозернистый, глинистый, с черным глинистым прослоем в подошве. В слое встречены конкреции плотного сидерита, местами пиритизированного, переходящего в фосфатизофанный песчаник, переполненные деформированными аммонитами. Среди последних определены: *Cadoceras* (*Cadoceras*) geerzense (Behrendsen), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Gulielmina quinqueplicata* Buckman. Мощность 0,25 м.
- 2/7 (бывш. слой 8). Песок мелкозернистый, слегка глинистый и алевритистый, светлый, буровато-серый с примазками серых и охристых тонов, рыхлый, неяснослоистый, слабослюдистый. В кровле расположена прослойка сильно-глинистого песка. В подошве и в середине слоя найдены фосфатизированные ядра *Cadoceras tsheffkini* (Orb.). Мощность 1,6 м.
- **2/8** (бывш. слой 10, нижняя часть). Песок, как и в пачке 2/7. В средней части найден *Cadoceras tsheffkini* (Orb.). Мощность 1,26 м.
- **2/9** (бывш. слой 10, средняя часть). Песок, как и в слое 2/7. В середине слоя проходит горизонт конкреций ($20 \times 15 \times 15$ см) песчаника сильно фосфатизированного, темно-бурого или черного с аммонитами в виде раздавленных ядер. Найдено 3 конкреции в интервале 1 м. В них определены: *Cadoceras tsheffkini* (Orb.), *Homoeoplanulites* (*Anaplanulites*) *difficilis* (Buckm.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev. Мощность 0,55 м.
- **3/1** (бывш. слой 10, верхняя часть). Песок, как и в слое 2/7, но слегка более глинистый, буровато -охристый. В середине слоя найдено 3 конкреции, аналогичные конкрециям из нижележащего слоя, с *Cadoceras* (*Rondiceras*) milaschevici khudyaevi Kiselev (часто) (**табл. 57, фиг. 6**), Pseudocadoceras cuneatum Sasonov. Кровля слоя прослеживается неотчетливо, он плавно переходит в вышележащий слой, который отличается меньшей глинистостью и более светлой окраской. Мощность 1,06 м.
- **3/2** (бывш. слой 11). Песок мелкозернистый слабоглинистый, светлый, охристо-серый, рыхлый, неяснослоистый. В подошве встречен горизонт песчанисто-фосфатизированных *C.* (*R.*) *milaschevici khudyaevi* Kiselev. Аналогичные скопления встречаются и в середине слоя. Ядра раковин расположены кучно, вплотную или на расстоянии 5–10 см. Мощность 1,64 м.
- 3/3 (бывш. слой 11, верхняя часть). Песок, как и в пачке 3/2. В подошве проходит горизонт конкреций песчаника сильно фосфатизированного ($0.5 \times 0.15 \times 0.05$ м), светло- или темно-бурого до черного, местами с пиритом, часто переполненных *Protocardia*. Конкреции имеют неправильную разветвленную форму. В них встречены единичные C.(R.) milaschevici khudyaevi Kiselev.

- 3/4 (бывш. слой 12, нижняя часть). Песок мелкозернистый, слабоглинистый, кварцевый, слабослюдистый, неяснослоистый, рыхлый. В кровле наблюдается глинистая прослойка мощностью до 3 см. Местами она образует параллельные линзочки. Мощность 1,06 м.
- 3/5. Песок мелкозернистый, кварцевый, светлый, разбеленно-охристый, рыхлый, неяснослоистый. В кровле располагается горизонт линзочек песка глинистого, серого. Линзочки удалены друг от друга по горизонтали и по вертикали на 5-10 см. В середине пачки встречаются отдельные скопления раковин *C.* (*R.*) milaschevici milaschevici (Nik.) разной степени сохранности. Мощность 0,86 м.
- 3/6. Песок, как и в предыдущей пачке, цвета какао с молоком (ЦКМ). В слое наблюдаются цветные примазки лимонита, в середине слоя выраженная глинистая линзочка. На выветрелой части проявляется косая слоистость, которая не видна при расчистке. В кровле глинистая прослойка переходит в аргиллит железистый, хрупкий, оскольчатый. Ниже аргиллитовой линзы идет ожелезнение песка до рыхлого песчаника. Мощность 1,04 м.
- 3/7. Песок мелкозернистый слабослюдистый, лимонно-разбеленно-желтый со слабовыраженной горизонтальной слоистостью. В кровле слоя заметна тонкая глинистая прослойка, которая сменяется по простиранию белесоватым слоем песка. Мощность 0,8 м.
- **3/7.** Песок, как и в предыдущем слое, но в верхней части цвет плавно меняется в сторону ЦКМ, в кровле расположена прослойка песка лимонно-желтого, с рыжими примазками, мощностью 10-15 см. В прослое найден взрослый *C.* (*R.*) *milaschevici milaschevici* (Nik.). Мощность 0,8 см.
- 3/8. Песок мелкозернистый, как и в нижележащих слоях. Цвет грязно-белый или пепельносерый со слабым охристым оттенком и рыжеватыми примазками. В 58 см выше подошвы присутствует горизонт песка ЦКМ, выше которого в кровле пачки проходит горизонт конкреций плотного буровато-серого карбонатно-фосфатизированного песчаника $(0.5 \times 0.3 \times 0.2 \text{ м})$, покрытых черной железо-марганцевой оболочкой. В них найдены C. (R) milaschevici milaschevici (Nik.) (много), Pseudocadoceras cuneatum Sasonov, Gulielmiceras cf. distans (Tintant) (редко). Конкреции встречаются сравнительно редко. На этом же уровне расположен горизонт крупных раковин Indosphinctes mutatus (Тгаит.), ориентированных горизонтально. Раковины хорошей сохранности, заполненные песчаником, как и в конкрециях. Мощность 0.68 м.
- 3/9. Песок такой же, как и в предыдущем слое. В кровле проходит горизонт с крупными, до 1,5 м, глыбовидными конкрециями очень плотного серого карбонатно-фосфатизированного песчаника, покрытыми черной железо-марганцевой оболочкой. Они аналогичны таковым из предыдущего слоя, но отличаются крупным размером. В них редко встречаются аммониты Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Callomon (меньше 1% выборки), С. (R.) milaschevici milaschevici (Nik.) (90%) (табл. 3, фиг. 1-4), Pseudocadoceras cuneatum Sasonov (4-7%), Indosphinctes mutatus (Traut.) (1%), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.) (2-3%), Grossouvria ex. gr. variabilis (Lah.) (меньше 1%). В середине пачки (58 см выше подошвы) проходит горизонт мелких конкреций черного фосфатизированного песчаника. Мощность 0, 96 м.
- 3/10. Песок такой же, как и в предыдущем слое. В кровле проходит горизонт мелких, ореховидных или картофелевидных конкреций черного фосфатизированного песчаника с *Kos.* (*G.*) medea magnum Kiselev, *C.* (*R.*) milaschevici milaschevici (Nik.), *Ps. cuneatum* Sasonov, *I. mutatus* (Traut.), *A. submutatus* (Nik.). Отдельно от конкреций встречаются крупные раковины *I. mutatus* (Traut.), образующие маркирующий горизонт. В 38 см выше подошвы найден *C.* (*R.*) milaschevici pura Voronetz. Конкреции местами замещаются горизонтом светлоокрашенного глинистого песка, переходящего в нижележащую породу через вертикальные трубочки *Scolithos*. Мощность 0,78 м.

Рис. 2.2.6. Разрез келловея у д. Черменино (из [Киселев, 2013]). Справа – схема разреза. Литологические обозначения: 1 – песок косослоистый; 2 – песок глинисто-алевритистый; 3 – песок сильно глинистый; 4 – песок; 5 – конкреции песчаника; 6 – конкреции фосфатизированного песчаника; 7 – маркирующие глинистые прослои. І.т. – маркирующий горизонт с крупными раковинами Indosphinctes mutatus. Единица деления измерительной линейки 1 м. Слева – график изменения относительного диаметра умбилика Cadoceras в разрезе. Для измерения использовались только экземпляры с конечной жилой камерой (КЖК), собранные in situ. КС 1 – качественное событие полной редукции скульптуры, КС 2 – качественное событие появления гладкой пупковой воронки. Желтые прямоугольники показывают интервал КС в разрезе.



- 3/11. Песок, как и в предыдущем слое. В кровле наблюдается выраженная глинистая прослойка мощностью 1-3 см, в которой проходит горизонт ореховидных или картофелевидных конкреций сильно фосфатизированного черного песчаника. Мощность 0,58 м.
- 3/12. Песок, как и в предыдущем слое, за исключением кровли, где наблюдается тонкая глинистая прослойка, под которой находится горизонт песка ЦКМ мощностью до 10 см. Здесь же встречаются лепешковидные стяжения фосфатизированного песка или песчаника. Мощность 0,6 м.
- **3/13**. Песок, как и в предыдущем слое. В кровле располагается горизонт песка ЦКМ мощностью 5-10 см. Мощность 0,68 м.
- **3/14**. Песок, как и в предыдущем слое с горизонтом ЦКМ в кровле, в сочетании с глинистой прослойкой. В середине и кровле найдены *C.* (*R.*) *milaschevici pura* Voronetz. Мощность 0,58 м.
- **3/15**. Песок, как и в предыдущем слое, но лимонно-желтого цвета. В подошве цвет более бледный, к середине слоя интенсивно-лимонный. В слое часто встречаются глинистые *Chondrites*, число которых увеличивается к кровле. Мощность 0,8 м.

В разрезе установлены зоны, подзоны и биогоризонты стандартных шкал нижнего и среднего келловея Западной Европы (Раде, 1988, 1989; Callomon et al., 1988) и Европейской России (Митта, 2000; Гуляев, 1999, 2001, 2005; Киселев, 1999, 2001а, 2005, 2006).

Подзона Curtilobus Callomon et al. 1988 emend. Раде 1989 установлена в разрезе по характерному комплексу космоцератид (включая вид-индекс) и кардиоцератид. Среди последних достаточно необычны обильные находки *Chamoussetia* (не менее 20% выборки), что более свойственно предшествующей в стандартной шкале подзоне Gowerianus Callomon et al. 1988 emend. Раде, 1989. В Англии редкие *Chamoussetia hyperbolicum* отмечаются в верхней части подзоны, биогоризонте *indigestus* (b) Раде 1988. Название последнего Д.Б. Гуляев (Gulyaev et al., 2002) рассматривает как номенклатурно ошибочное и предлагает заменить его на *curtilobus*.

Остальные подзоны нижнего келловея установлены не по видам-индексам, а по остальным видам аммонитового комплекса подзоны – кадоцератинам и перисфинктоидеям.

В подзоне Galilaei Callomon et al. 1988 emend. Page 1989 найдены только кадоцератины, аналогичные формам из подзоны Galilaei Восточной Гренландии, обозначенным Дж. Калломоном как *Cadoceras* sp. nov. J [coriniense MS], но не описанным по правилам МКЗН (Callomon, 1993). По мнению Калломона, им соответствуют экземпляры, рассматриваемые Л.Ф. Спэтом (Spath, 1932) как «английские формы *C. tchefkini*». В Англии из той же подзоны К.Н. Пэйджем изображены экземпляры, морфологически близкие или идентичные нашим, обозначенные как *Cadoceras* (*C.*) sp. nov. D. (Page, 1988, pl. 18, f. 10, 11).

Подзона Calloviense Callomon 1955 в разрезе устанавливается по присутствию двух видов: *Gulielmina quinqueplicata* (рассматривается как микроконх вида-индекса *S. calloviense* (Sow.) и нередко сводится в синонимику последнего (Page, 1988)), и *C. geerzense* (=*C.* cf. *sublaeve* (Sow.) в (Киселев, 1999)) – характерного вида кадоцератин, приуроченность которого к данной подзоне была доказана В.В. Митта (2000б).

Основание подзоны Enodatum проводится в разрезе по появлению первых *C. tsheffkini* (Orb.). Биогоризонт *tsheffkini* Kiselev, 2006 эквивалентен базальным биогоризонтам подзоны Enodatum: в Европейской России соответствует нижней части подзоны в объеме биогоризонтов *fracidus* Buckman 1921 emend. Kiselev 2001 и *enodatum crispatum* Callomon et al. 1988 emend. Kiselev 2001, в Англии – биогоризонтам *enodatum crispatum* (Киселев, 2005, 2006) и *difficilis* Callomon et al. 1988. Последний хорошо выделяется в разрезе в объеме конкреционного горизонта, где экземпляры *A. difficilis* (=*Elatmites* cf. *elatmaensis* Sas. в (Киселев, 1999)) составляют большую часть выборки.

Подзона Enodatum занимает большую часть разреза и выше биогоризонта difficilis характеризуется в основном только кадоцератинами, причем единственным видом *C.* (Rondiceras) milaschevici (=Cadoceras sysolae Khud. в (Киселев, 1999)). По распространению его подвидов установлены биогоризонты milaschevici khudyaevi Kiselev 2006 и milaschevici milaschevici Kiselev 2006, из которых первый в Европейской России предположительно соответствует биогоризонту enodatum enodatum, т.е. средней части подзоны. Биогоризонт milaschevici milaschevici эквивалентен верхней части подзоны Enodatum и подзоне Medea среднего келловея, поэтому границу нижнего-среднего келловея можно установить только по космоцератидам.

Подзона Medea Callomon 1955 в разрезе надежно устанавливается по виду-индексу подзоны, экземпляры которого ранее (Киселев, 1999) из пачек 3/9 и 3/10 ошибочно определялись как *К. ов- ductum* (Висктап). Установлено (Киселев, 2001а), что эти экземпляры относятся к разным подвидам *К. medea*, на основании чего в разрезе устанавливаются биогоризонты *medea medea* Callomon et al. 1988 emend. Kiselev 2001 и *medea magnum* Kiselev 2001. Соответственно граница нижнего и среднего келловея поднимается по сравнению с предыдущим вариантом почти на 8 м.

В подзоне Меdea хорошо выражен своеобразный маркирующий горизонт I.m. – уровень, где часто встречаются крупные, до 0,4-0,5 м, раковины *Indosphinctes mutatus* на стадии конечной жилой камеры, залегающие горизонтально. Он имеет высокий корреляционный потенциал в пределах центральной части Европейской России. Впервые такой горизонт был отмечен в разрезе Макарьев (Киселев, 2001а) и затем прослежен в других разрезах.

В подзоне Jason Callomon 1955 вид-индекс не встречен. Подзона устанавливается по находкам *С.* (*R.*) *milaschevici pura* – подвида, характерного для верхней части подзоны Jason, биогоризонта *jason jason* Kiselev et Meledina 2004 (Киселев, Меледина, 2004; Киселев, 2005).

Развитие кадоцератин в разрезе. Кадоцератины – доминирующая группа аммонитов в разрезе у д. Черменино, составляющая от 80 до 100% аммонитовых комплексов. Это единственная группа, которая встречается во всех слоях. Среди кадоцератин в разрезе наиболее полно прослеживается смена видов и подвидов филолинии Cadoceras (Cadoceras) – Cadoceras (Rondiceras), что позволяет охарактеризовать этапы и ключевые моменты в ее развитии. Филогенез группы можно проследить одновременно по трем ключевым признакам в выборках нижнего и среднего келловея:

- 1. Расширение относительного диаметра умбилика (U%) на средних и поздних оборотах раковины вплоть до конечной жилой камеры (КЖК). В основном этот процесс проходил на взрослых оборотах и КЖК (см. рис. **2.2.6**, диаграмма справа). Минимальное значение U% у раннекелловейских видов составляет около 20%, а к середине среднего келловея иногда превышает 40%.
- 2. Редукция скульптуры вплоть до полного ее исчезновения. Этот процесс происходит плавно, по пути сглаживания ребер и сокращения стадии ребристой раковины, сдвигания ее на все более ранние стадии морфогенеза. Полная потеря скульптуры означает первое качественное событие в филогенезе группы (КС 1), что приводит к появлению подрода Rondiceras. Это событие устанавливается у С. (R.) milaschevici khudyaevi из слоев 3/1 и 3/2. В слое 3/2 встречаются образцы со странным проявлением исчезающей ребристости: на одной из боковых сторон раковины скульптура отсутствует, а на противоположной еще сохраняется. Подобная асимметрия хорошо прослеживается на «умболитах» одного экземпляра: правый гладкий, левый слаборебристый. В интервале КС 1 встречаются экземпляры Rondiceras как полностью гладкие на всех оборотах, так и сохраняющие слабую струйчатую скульптуру.
- 3. Сглаживание пупковой воронки. Этот процесс происходит резко и лишь при появлении одного подвида С. (R.) milaschevici pura. Сглаживание пупковой воронки следует рассматривать как второй качественный скачок (КС 2) в развитии группы. Он также хорошо наблюдается на «умболитах», которые сохраняются лучше самой раковины. В разрезе КС 2 занимает небольшой пограничный интервал слоев 3/10 и 3/11, где встречаются совместно Rondiceras с нормально развитой ступенчатой воронкой, иногда до грубоступенчатых экземпляров, и гладкие формы.

К основным достоинствам разреза, на основе которых он выделяется как опорный, относятся следующие:

- 1. Отсутствие существенных седиментационных перерывов. Осадочная толща мощностью около 20 м представлена монотонной последовательностью песчаных слоев, в которой не наблюдается резкой смены литологических признаков.
- 2. Биостратиграфическая последовательность не содержит различимых пропусков в интервале зон Koenigi (в объеме подзон Curtilobus и Galilaei), Calloviense и Jason.
- 3. Среди аммонитов в разрезе особенно хорошо представлена филогенетическая последовательность макро- и микроконховых кадоцератин (линия *Cadoceras (Rondiceras)* и *Pseudocadoceras* группы *Ps. cuneatum*), которая также не содержит пропусков на уровне видов и даже подвидов. Эти группы кадоцератин включают важнейшие руководящие виды келловея, в первую очередь Европейской России, а также Западной Европы и Арктики. Пожалуй, на сегодняшний день разрез у д. Черменино

является единственным, где прослеживается вся полная последовательность этой филогенетической линии. На ее основе разработана параллельная инфразональная шкала келловея (Киселев, 2005, 2006), применимая для значительных территорий Панбореальной надобласти.

Макарьев

Разрезы у г. Макарьев расположены на правом берегу р. Унжи в южной и северной части города (разрезы Южный Макарьев и Северный Макарьев). Коренные слои представлены отложениями келловейского, оксфордского и кимериджского ярусов, которые обнажаются севернее и южнее города. Этот разрез описывался в литературе много раз как наиболее показательный разрез юры бассейна р. Унжи: Никитин, 1885; Соколов, 1929 (келловей-кимеридж); Меледина, 1987 (келловей); Месежников и др., 1989 (оксфорд); Герасимов и др., 1996 (келловей, материал В.В. Митта); Митта, 2000б (келловей); Наптерегрие et al., 1998 (оксфорд-кимеридж); Киселев, 2001а (келловей).

Разрез келловея начинается отложениями нижнего подъяруса мощностью 1,5-2 м. Полное их описание здесь опускается (см. в работе Митта, 2000б), и приводится описание только верхней части нижнего келловея (по [Киселев, 2001а]) (рис. 2.2.7).

- **Слой 1**. Песок мелкозернистый? светло-серый, с желтоватым оттенком, с *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *S. micans* Buckm., *Cadoceras (Cadoceras) geerzense* (Behr.). Видимая мощность до 0,1 м.
- **Слой 2**. Песок слабоглинистый, разнозернистый, буровато-черный, переполнен полуокатанными линзовидными мергельными и песчанистыми конкрециями, а также шаровидными конкрециями фосфатизированного мергеля. В конкрециях найдены: *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *C.* (*C.*) geerzense (Behr.). Мощность 0,05-0,1 м.
- **Слой 3**. Песок сильноглинистый, мелкозернистый, зеленовато-черный, с прослоями темносерых глин. Верхняя граница слоя резкая. Мощность 0,2-0,25 м. В слое обнаружено 3 горизонта конкреций с различной фауной:
- **3а.** Конкреции мелкие гороховидные или лепешковидные (нижние 0,05 м слоя). Аммониты: Catasigaloceras sp., Proplanulites fracidus Buckm. (табл. 70, фиг. 1, 2), Proplanulites cf. cracoviensis Tornq., Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.), C. (Eichwaldiceras) ex gr. laetum Gulyaev, Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Grossouvria nikitinoensis (Sasonov), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).
- **36**. Конкреции крупные (до 0,4 м), лепешковидные, переполненные фауной (середина слоя в 0,10-0,2 м выше подошвы). Аммониты: Catasigaloceras enodatum crispatum (Buckm.) (табл. 65, фиг. 6), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), G. (Gulielmiceras) anterior Brink., Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini morpha tscheffkini (Orb.), C. (C.) tscheffkini morpha wosnessenskii (Grew.), Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria evoluta (Neum.), Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis Buckm. (табл. 70, фиг. 5-7), Grossouvria gracilis (Siem.) (табл. 70, фиг. 3, 4), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).
- **3в**. Горизонт с мелкими картофелевидными конкрециями светло-серого мергеля (кровля слоя), с аммонитами, как из горизонта 3б.
- **Слой 4.** Глина песчанистая, рыхлая, темно-серая, с зеленоватым отенком. В слое встречены редкие сидерито-мергелистые конкреции с фауной. Аммониты: *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call. (**табл. 65, фиг. 8**), *K. (Kosmoceras) nodosum* Call., *Grossouvria* sp. Мощность 0,2 м
- Слой 5. Глина алевритистая, рыхлая, тонкослоистая, с двумя горизонтами сидеритовых конкреций, переполненных фауной. Аммониты: Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum Kiselev (табл. 65, фиг. 9), Kosmoceras (Kosmoceras) baylei Tint., Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmii (Sow.), G. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis (Sas). Мощность 0,8 м.
- Слой 6. Глина серая, плотная, слоистая, с черными сидерито-фосфоритовыми конкрециями. Конкреции имеют пиритизированное ядро и переполнены пиритизированными аммонитами, среди которых определены: Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwikii (Buckm.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici (Nik.), C. (Cadoceras) ex gr. tscheffkini (Orb.), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.). Слой перемыт на большей части разреза и встречается отдельными линзами мощностью до 0.1 м.

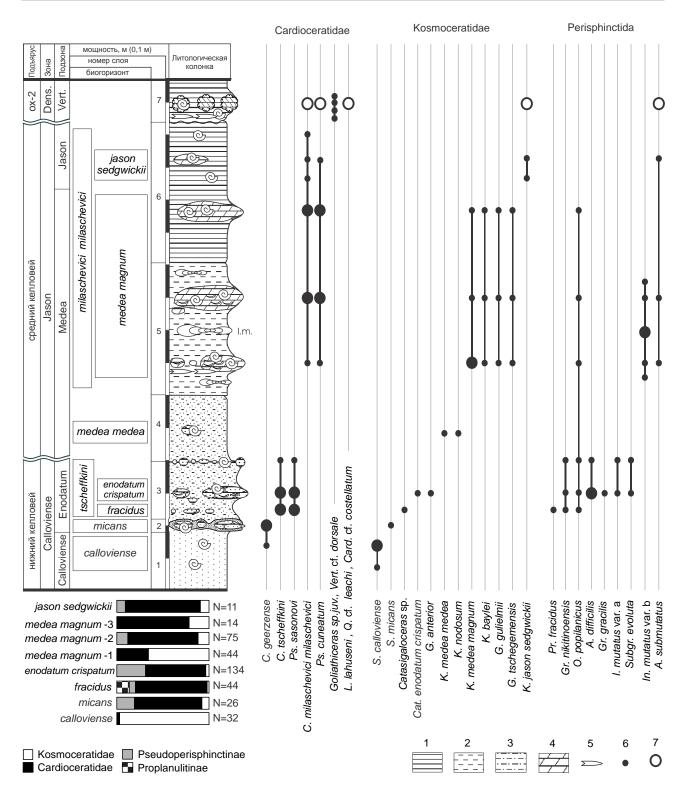


Рис. 2.2.7. Разрез келловея в северной части г. Макарьев, распределение в нем аммонитов и биостратиграфическое расчленение. Литологические обозначения: 1 – глина слоистая; 2 – глина неслоистая; 3 – алеврит; 4 – мергель, 5 – сконденсированные белемниты; 6 – находки не переотложенных аммонитов; 7 – находки аммонитов из горизонтов конденсации. І.т. – маркирующий горизонт с крупными раковинами Indosphinctes mutatus. Единица деления измерительной линейки 0,1 м. Внизу слева – аммонитовый спектр (соотношение экземпляров аммонитов различных семейств или подсемейств) различных биогоризонтов.

Слой 7. Глина зеленовато-серая, плотная, неслоистая, с многочисленными фосфоритами картофелевидной формы (0,05-0,15 м). Большинство фосфоритов источены ходами сверлильщиков. Слой переполнен окатанными рострами *Cylindroteuthis puzozi* (Orb.). В глине найдены аммониты: *Euaspidoceras* ex gr. *perarmatum* (Sow.), *Goliathiceras* sp. juv., *Vertebriceras* cf. *dorsale* Buckm.

В фосфоритах найдены аммониты: Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwikii (Buckm.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), C. aff. proniense Sas., C. (C.) sp. ind., Pseudocadoceras cuneatum Sas., Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Longaeviceras aff. lahuseni Bodyl., Quenstedtoceras cf. leachi (Sow.), Peltoceras cf. arduennense (Orb.), Cardioceras (Subvertebriceras) cf. costellatum (Sow.). С.В. Мелединой (1987) из конкреций определены также: Peltoceras cf. athletoides Lah., Binatisphinctes sinzowi (Nik.et Rozhd.), B. kobyi (Lor.), Lamberticeras cf. pseudolamberti (Lah.). Мошность 0.1-0.3 м.

Выше располагается мощная (4 м) толща зеленовато-серых глин с фауной среднего оксфорда.

В данном разрезе верхи нижнего келловея представлены подзоной Enodatum, а средний келловей – зоной Jason. Основанием подзоны Enodatum следует считать нижнюю границу горизонта конкреций в слое 3, так как в них встречены самые ранние среднекелловейские *Catasigaloceras*. Однако последние, в основном *Cat. enodatum crispatum* (Вискт.), встречаются крайне редко. Специфическая особенность горизонта 3а – количественное преобладание пропланулитин (в основном *Proplanulites fracidus* Вискт.) над псевдоперисфинктинами. Аналогичный уровень был обнаружен в Англии в районе Уилтшира С. Бакмэном, что позволило ему выделить гемеру *fracidus*, которая установлена в Центральной России как биогоризонт по характерному виду *Proplanulites* (Киселев, 2001а).

В вышележащих горизонтах 36 и 3в пропланулитины полностью отсутствуют, но наблюдается большое разнообразие псевдоперисфинктин, количество экземпляров которых увеличивается вверх по разрезу. Основную массу псевдоперисфинктин слоя 3 составляют *Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis* (Вискт.), зачастую морфологически полностью соответствующие голотипу вида. В английских разрезах преобладание псевдоперисфинктин отмечено в нижней половине XVII биогоризонта *enodatum* β подгоризонте *difficilis* (Callomon et al., 1988). Однако голотип *H. difficilis* (Висктап) (Висктап, 1922, IV, табл. СССХХІХ) происходит из верхнего подгоризонта *S. enodatum* β XVII горизонта (Саут Кэйв, Англия). Это позволяет коррелировать слои 36 и 3в с верхним горизонтом, хотя отсутствие в разрезе слоев, сопоставимых с биогоризонтами *enodatum* α и γ, делает данную датировку приблизительной.

В слое 3б найден экземпляр *Cat. enodatum crispatum* (Buckm.). Поскольку этот подвид описан из разреза Саут Кэйв (в ранге вида [Buckman, 1923]), это также дает основание для корреляции слоя 3б со стандартным биогоризонтом *enodatum* β.

Основная часть среднего келловея в разрезе представлена подзоной Medea. От нижележащей подзоны Enodatum она отделена небольшим перерывом, эвивалентным двум биогоризонтам enodatum enodatum и enodatum aeeta шкалы Европейской России. Комплекс космоцератид полностью соответствует таковому из стандартной подзоны Medea. Последняя представлена в полном объеме и включает биогоризонты medea medea и medea magnum. Верхний биогоризонт хорошо охарактеризован аммонитами в трех горизонтах конкреций. Таксономический состав аммонитов биогоризонта medea magnum на всех уровнях остается неизменным, однако меняется количественное соотношение экземпляров, принадлежащих различным семействам: в подошве преобладают космоцератиды, а в середине и кровле биогоризонта – кардиоцератиды. В нижней части подзоны проходит горизонт с крупными раковинами (мегаконхами) Indosphinctes mutatus – характерный событийный уровень (І.т.), встреченный в большинстве разрезов подзоны Medea в Верхнем Поволжье (рис. 2.2.6, 2.2.7).

Верхняя граница келловея совпадает с горизонтом конденсации в основании слоя 7. Фосфориты в подошве слоя содержат средне-, верхнекелловейскую и нижнеоксфордскую фауну, а первичные верхнекелловейские и нижнеоксфордские слои здесь отсутствуют. О конденсации слоя также свидетельствуют литологические и биофациальные признаки — приуроченность к подошве фосфоритов со следами сверления и окатанных белемнитов. Начиная с подошвы вышележащего глинистого слоя распространены среднеоксфордские аммониты с преобладанием видов рода *Vertebriceras* соответственно, объем конденсации эквивалентен половине среднего келловея, верхнему келловею и нижнему оксфорду, т.е. 21 биогоризонту инфразонального стандарта (рис. 2.7.2).

Бурдово

Разрез расположен на правом берегу Унжи у д. Бурдово (Кологривский район) и имеет различное строение и залегание в северной и южной части. В северном разрезе, охарактеризованном в работах Митта (2000б) и Гуляева (2015а), обнажаются, преимущественно нижний келловей и низы среднего келловея. Верхняя часть среднего келловея и верхний келловей вскрываются в южном разрезе (Киселев, 2001а).

Ниже дается описание только южного разреза. В нем обнажена последовательность дислоцированных слоев, лежащих под наклоном до 45 градусов, надстраивающих нижний келловей, выходы которого расположены в 50-60 м вверх по течению. Промежуток между обоими обнажениями задернован. В разрезе выявлена следующая последовательность слоев (Киселев, 2001а, рис. 3):

Слой 1. Пески буровато-серые, мелкозернистые, местами сильно ожелезненные, с конкрециями фосфатизированного песчаника с *Kosmoceras obductum* (Buckm.). Мощность 0,5 м.

Слой 2. Пески рыжевато-бурые с конкрециями железистого песчаника, диаметром до 0,5 м. В песке встречаются только белемниты, в конкрециях найдены аммониты: Erymnoceras doliforme (Roman), Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brinkmann (табл. 69, фиг. 1-3), К. (Kosmoceras) pseudogrossouvrei Tint. (табл. 68, фиг. 4), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.) (табл. 66, фиг. 4), G. (S.) pollux (Rein.) (табл. 67, фиг. 4), G. (Gulielmiceras) robustum (Tint.) (табл. 66, фиг. 3,6), G. (G.) fasciculatum (Tint.) (табл. 66, фиг. 5), Longaeviceras alpha Kiselev (табл. 72, фиг. 1-3), Platylongoceras tribulatum Kiselev, Percacosticeras callomoni Kiselev, Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum Kiselev, Binatisphinctes fluctuosus (Pratt), Okaites comptoni rossicus (Siem.), O. ex gr. mosquensis (Fisch.). Мощность 1,2 м.

Слой 3. Песчаник плитчатый плотный железистый, с рассеянными лимонито-сидеритовыми ядрами. Последние часто содержат в центре второе ядро, состоящее из серого мергеля. Граница с предыдущим слоем неотчетливая. Аммониты: Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckm.) morpha phaeinum (Buckm.), K. (Z.) phaeinum (Buckm.) morpha zugium (Buckm.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) acutistriatum (Buckm.) (табл. 66, фиг. 9), G. (S.) aculeatum (Eichw.), Pseudopeltoceras chauvinianum (Orb.). Мощность 0,4 м.

Слой 4. Песок светлый буровато-серый. Мощность 0,1 м.

Слой 5. Песок ярко-рыжий с сероватым крапом, мелкозернистый. В основании слоя расположен горизонт с плитами железистого песчаника (размером $0,1 \times 0,5-1,5$ м). В песке найдены белемнитиды *Cylindroteuthis* cf. *oweni* (Phill.), *C.* cf. *subextensa* (Nik.), *Lagonibelus beaumonti* (Orb.), *L.* ex gr. *kostromensis* Geras. В конкрециях встречены аммониты *Funiferites patruus* (Echw.) emend. Nik. (**табл. 77, фиг. 11, 12**). Мощность 0,45 м.

Слой 6. Алеврит темно-бурый с небольшими картофелевидными фосфоритами. Фауна: *Cardioceras (Maltoniceras) bodeni* Maire, *Pachyteuthis* cf. *breviaxis* (Pavl.). Мощность 0,08 м.

Выход слоев у д. Бурдово завершает трансгрессивную серию келловейских осадков Кологривского района, нижняя часть которой обнажена у с. Черменино. Слой 2 содержит богатую аммонитовую фауну, основную массу которой составляют космоцератины. Среди последних количественно преобладает *К. (Z.) posterior* Brink. — характерный вид подзоны Grossouvrei в Англии (Brinkmann, 1929; Callomon, 1963, 1964). В выборке *К. posterior* преобладает морфа, соответствующая норме вида (табл. 69, фиг. 1), но также найдены экземпляры, близкие к *К. grossouvrei* (табл. 69, фиг. 3), однако настоящих представителей последнего вида, отличающихся более эволютными оборотами, более тонкой ребристостью, редуцированными боковыми бугорками и др., в данном слое не найдено. Выше (слой 3) появляются аммониты, характерные для подзоны Рhaeinum. Среди них найден видиндекс подзоны, а также род *Pseudopeltoceras*, характерный для одновозрастной ей тетической подзоны Rota. Биогоризонт *grossouvrei*, располагающийся в кровле зоны Coronatum стандартных шкалах Европы и Европейской России, в настоящем разрезе не найден, что свидетельствует о существовании небольшого перерыва между слоями 2 и 3.

В бассейне р. Унжи келловей представлен как минимум 17 биогоризонтами, последовательность которых неполная (таб. 2.2.3). Самый крупный пропуск эквивалентен большей части зоны

Subpatruus (три инфразональных уровня). Существуют указания на присутствие отдельных биогоризонтов этой зоны (*subpatruus*, *saratovensis*) в разрезе Знаменка (Keupp, Mitta, 2013), но они пока не подтверждены изображениями окаменелостей. Зона Coronatum на большей части бассейна Унжи отсутствует, и только в одном разрезе (Бурдово) она сохраняется почти в полном объеме. Верхний келловей известен в том же единственном разрезе в сильно сокращенном виде. Верхняя часть верхнего келловея (зона Lamberti), как и низы нижнего оксфорда, достоверно на данной территории не выявлены, что фиксирует крупнейший в келловее-оксфорде регионально выраженный перерыв, соответствующий 7-8 инфразональным уровням, в интервале биогоризонтов *kuklikum-alphacordatum*. Для большинства разрезов бассейна Унжи объем перерыва между келловеем и оксфордом еще больше и составляет 20-21 инфразональный уровень.

Бассейн р. Оки

Михайлов

Юрские отложения в бассейне р. Проня (юго-западная часть Рязанской обл.) получили известность после небольшой статьи М. Неймайра (Neumayr, 1876), в которой были описаны аммониты из окрестностей д. Чулково Скопинского уезда (рис. 2.2.8). Он показал, что слои, из которых происходят аммониты, оказавшиеся в его распоряжении, фаунистически весьма близки орнатовым слоям Германии. Он описал 7 видов аммонитов и выделил новый – *Perisphinctes scopinensis*. Сам Неймайр

Таблица 2.2.3. Схема биостратиграфического расчленения келловея в разрезах у р. Унжи.

	Зона, подзона		Биогоризонт шкалы Европейской России							
подъярус			ИУ	основная шкала	альтернативная шкала	Черменино	Пеженга	Бурдово	Мантурово	Макарьев
Верх. келл.	Athleta		c28	F. patruus	L. nikitini (сконд.)					
			c27	Kos. phaeinum	L. lahuseni (сконд.)					
Нижний келловей	Coronatum	Grossouvrei	c25	Kos. posterior	L. alpha (сконд.)			∞		
		Obductum	c23	Kos. obductum	L. stenolobum					
	Jason	Jason	c22		C. milaschevici pura	~				
			c21	Kos. jason sedgwicki						\sim
		Medea	c20	Kos. medea magnum	C. milaschevici milaschevici					
			c19	Kos. medea medea						
	Calloviense	Enodatum	c18	Cat. enodatum aeeta		?				
			c17	Cat. en. enodatum		•				
			c16	Cat. enodatum	C. milaschevici khudyaevi					∞
				crispatum	C. tscheffkini					
		Micans	c15	Pr. fracidus					∞	
		Calloviense	c14	S. micans	C. geerzense					
			c13	S. calloviense						
	Koenigi		c12	K. galilaei	C. sokolovi					
			c11	K. curtilobus						
			c10	K. gowerianus	Ch. chamousseti	~~	~~	\sim	\approx	$\sim \sim$
		Subpatruus	c5	Cad. tschernyschewi						
		Elatmae	c4	C. elatmae						

никогда не был в Скопинском уезде и получил коллекцию аммонитов из вторых рук. Впоследствии фауна из скопинских разрезов была более подробно изучена Лоренцом Тейсейром (учеником Неймайра), который собрал коллекцию аммонитов непосредственно в разрезах. В своей статье (Теіsseyre, 1883) он описал комплекс аммонитов из орнатовых глин копей Чулкова, который включал 26 до этого выделенных видов и 7 новых видов: *Harpoceras rossiense, Cosmoceras subnodatum, C. proniae, C. jenzeni, C. pollucinum, Perisphinctes subaurigerus, P. rjasanensis, P. vischniakoffi.* Большинство этих аммонитов представлено пиритовыми ядрами и в настоящее время сохранились достаточно плохо (табл. 73, фиг. 5, 9-11).

Первые описания разрезов келловея на р. Проне были сделаны И. Лагузеном (1883). У с. Свистово им выделены три слоя с келловейскими аммонитами: «а» (= зона Koenigi нижнего келловея), «b» (=зона Coronatum среднего келловея) и «с» (= зона Coronatum среднего и Athleta верхнего келловея). Сходное описание разреза у с. Свистово и с. Симеон впоследствии сделано П.А. Герасимовым в 1938 г. (Герасимов, 1971; Герасимов и др., 1996).

Первое сведения о распространении аммонитов у г. Михайлов в карьерах завода «Михайловцемент» были приведены автором (Киселев, 1999) по материалам М.А. Рогова. Рассматривалась только часть разреза — 8-метровая пачка относительно однородных глин среднего-верхнего келловея (эквивалентные орнатовым слоям Европы), в которой была собрана представительная фауна аммонитов с посантиметровой привязкой к слою. Изучение последовательности аммонитовых комплексов позволило впервые установить в разрезе западно-европейские подзону Grossouvrei зоны Coronatum и подзоны Phaeinum и Proniae зоны Athleta. Из этих слоев описан новый вид *Funiferites allae* (Kiselev), впервые установлено стратиграфическое положение *Funiferites patruus* (Eichw.).

В работе В.В. Митта (2000б) приведено краткое описание трех разрезов в карьерах у заводов «Михайловцемент», «Спартак» и д. Горенка. Из них более подробно описывается разрез «Михайловцемент», где им выделяется 5 слоев, из которых 3 верхние охарактеризованы аммонитами. В них отмечается последовательность из 5 аммонитовых комплексов, принадлежащих среднему и верхнему келловею.

В статье М.А. Рогова (2000) дано описание ряда характерных видов оппелиид для келловея Русской платформы, в том числе 8 видов из разрезов у г. Михайлов. Среди этих видов выделено 3 новых, голотипы которых происходят из Михайловского разреза.

В работе (Киселев и др., 2003) впервые приводится схема разреза «Михайловцемент» (без описания) с указанием распространения аммонитов рода *Funiferites* и показана последовательность зон, подзон и биогоризонтов. Этот вариант расчленения принят и в данной публикации.

Автором настоящей работы келловейские и оксфордские отложения изучались в карьерах завода «Михайловцемент», у пос. Первомайский и д. Змеинка и завода «Серебрянский» (быв. завод «Спартак») у д. Горенка. Все они расположенны в 2-7 км к западу от города и находятся в непосредственной близости друг от друга, на расстоянии 1-2 км (рис. 2.2.86). В разрезах наблюдается заметная фациальная изменчивость по латерали даже в пределах одного карьера, а также выклинивание некоторых слоев. Наиболее резкая фациальная смена наблюдается в нижней части разреза (нижний-средний келловей), где литологический состав изохронных образований изменяется от тонкодисперсной глины до среднезернистого песка на протяжении 500 м на фоне существенных колебаний мощности. Это делает необходимым описание нескольких разрезов в одном карьере.

Разрез «Михайловцемент» I

Расположен в карьере «Михайловцемент». Его описание проведено в 1999-2005 гг., поэтому вследствие разработки карьера этого разреза уже не существует.

Непосредственно выше известняков карбона здесь залегала следующая последовательность юрских слоев (**рис. 2.2.9**):

Слой 1. Алеврит черный или темно-бурый, рыхлый, неяснослоистый, с выраженными горизонтально ориентированными биотурбациями. Фауна встречается редко и представлена в основном белемнитами *Pachyteuthis* ex gr. *subrediviva* и двустворками, преимущественно *Astarte* sp. Мощность слоя около 3 м.

Слой 2. Песок глинистый, бурый, переходящий кверху в рыжий, рыхлый, неяснослоистый. Нижняя граница слоя резкая. Мощность 0,65-0,7 м.



Рис. 2.2.8. Схема расположения разрезов келловея-нижнего оксфорда в бассейне р. Оки: а — на территории юго-западной части Московской синеклизы; б — в районе г. Михайлова (соответствует территории, выделенной прямоугольником на фиг. а). Черными символами обозначены местонахождения современных разрезов келловея и оксфорда, серыми символами — исторические разрезы. 1 — Михайлов; 2 — Никитино; 3 — Костино; 4 — Пески; 5 — Веневский карьер; 6 — Свистово; 7 — Чулково (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

- Слой 3. Песчаник мелко- и среднезернистый, красно-бурый, карбонатно-железистый с частыми овальными конкрециями светло-серого, карбонатного песчаника (до $0.5 \times 0.2 \times 0.2$ м). Подошва слоя плавно переходит в нижележащий слой. В конкрециях изредка встречаются аммониты, представленные *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici* (Nik.), *Pseudocadoceras cuneatum* Sas., *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call. В разрезе «Михайлов-Горенка» из того же уровня наряду с K. (Gt.) Ct.) Ct. Ct.
- **Слой 4.** Песок глинистый, буровато-серый, переходящий в интенсивно бурый. Вблизи кровли изредка встречаются округлые конкреции карбонатного песчаника с члениками криноидей *Acrochordocrinus* sp. Мощность слоя 0,7 м.
- Слой 5. Мергель песчанистый, светлый, буровато-серый, рыхлый, плавно переходящий в нижележащий слой. Фоссилии встречаются редко, имеют плохую сохранность и представлены ядрами. Среди аммонитов определены *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.), *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina, *Pseudocadoceras* cf. *macellum* Kiselev. Мощность 0,15-0,2 м.
- Слой 6. Глина алевритисто-песчанистая, темно-бурая с *Erymnoceras* ex gr. *coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp., *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *crassum* Tint. По латерали слой фациально замещается алевритом глинистым, неравномерно окрашенным, рыжевато-бурым или охристым, яснослоистым с аммонитами *K.* (*Z.*) *crassum* Tint., *K.* (*Kosmoceras*) *pollucinum* Teiss. (**табл. 73, фиг. 6**), *Gulielmiceras* (*Spinikosmoceras*) *castor* (Rein.), *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Rollierites sp., Zieteniceras* cf. *rarecostatum* Rogov, *Brightia* (*B.*) *eccentrica* Rogov, *Orbignyiceras orbignyi* (Tsyt.), *O. lonsdalii* (Pratt), *Lunuloceras fallax* (Zeiss), *Rossiensiceras rossiense* (Teis.). Мощность 0,2-0,3 м.
- Слой 7. Глина буровато-серая, плотная, однородная, неяснослоистая. Мощность слоя 8,3 м. В слое наблюдается последовательность аммонитовых комплексов в интервалах слоя, не различающихся литологически (снизу вверх):

7a (0-0,75 м от подошвы)

Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brink. (табл. 73, фиг. 4; табл. 69, фиг. 4), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. clavifer (Tint.), G. (S.) robustum (Tint.), Erymnoceras doliforme Rom., Binatisphinctes fluctuosus Buckm., Okaites comptoni rossicus (Siem.) (табл. 84, фиг. 3), Zieteniceras rarecostatum Rogov, Brightia (Brightia) eccentrica Rogov, B. (B.) brightii (Pratt), B. (B.) rarecostata (Buckm.), B. (B.) cf. progzhellensis Rogov, Orbignyiceras lonsdalii (Pratt), O. orbignyi (Tsyt.), Lunuloceras fallax (Zeiss), Rossiensiceras rossiense (Teis.), Putealiceras balkarense (Lominadze).

7b (0,75-1,8 m)

Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv. (табл. 73, фиг. 1-3), K. (Kosmoceras) fibuliferum Buckm., K. (К.) gemmatum (Phillips) (табл. 73, фиг. 7, 8), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux (Rein.) (табл. 74, фиг. 5,6), G. (S.) aculeatum (Eichw.), Binatisphinctes fluctuosus Buckm., Okaites comptoni comptoni (Pratt), Funiferites allae allae (Kiselev) (табл. 77, фиг. 1,3; табл. 78, фиг. 1), Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev. (табл. 81, фиг. 1), Brightia (В.) pseudocracoviense (Tsytovitch), B. (В.) cf. progzhellensis Rogov, B. (В.) cf. subinvoluta (Bonar.), B. (В.) mangoldi (Lominadze), Rossiensiceras cf. rossiense (Teiss.), Putealiceras virile (Zeiss), Zieteniceras rarecostatum Rogov, Orbignyiceras lonsdalii (Pratt), O. cf. michailowense (Zeiss), Lunuloceras fallax (Zeiss), L. sinuicostatum (Zeiss).

7c(1.8-4 m)

Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckm.) (табл. 74, фиг. 2), K. (Kosmoceras) fibuliferum (Buckm.), K. (K.) gemmatum (Phillips) (табл. 76, фиг. 1), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) ornatum (Rein.), G. (Spinikosmoceras) aculeatum (Eichw.), Binatisphinctes fluctuosus Buckm., Okaites mosquensis (Fischer) (табл. 84, фиг. 2), Pseudopeltoceras chauvinianum (Orb.) (табл. 84, фиг. 4), Funiferites allae allae (Kiselev) (табл. 77, фиг. 2; табл. 78, фиг. 2), Brightia (B.) progzhellensis Rogov, B. (B.) lominadzei Rogov, B. (B.) cf. subinvoluta (Bonar.), B. (B.) salvadori (Parona et Bonar.), Orbignyiceras cf. michailowense (Zeiss), Orbignyiceras pseudopunctatum (Lahusen).

7d(4-8,3 m)

Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae Teiss. (табл. 74, фиг. 1), K. (Kosmoceras) gemmatum Phill., K. (K.) gracile Kopik, Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. ornatum (Rein.), G. (Spinikosmoceras)

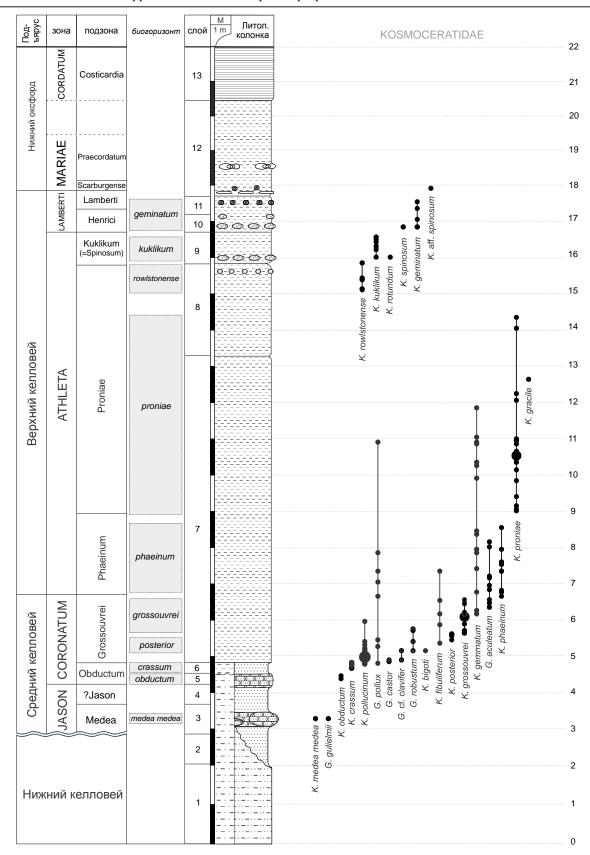


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов): а – космоцератиды; б – кардиоцератиды; в – оппелииды; г – перисфинктида. Литологические обозначения см. на рис. 2.2.11 (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

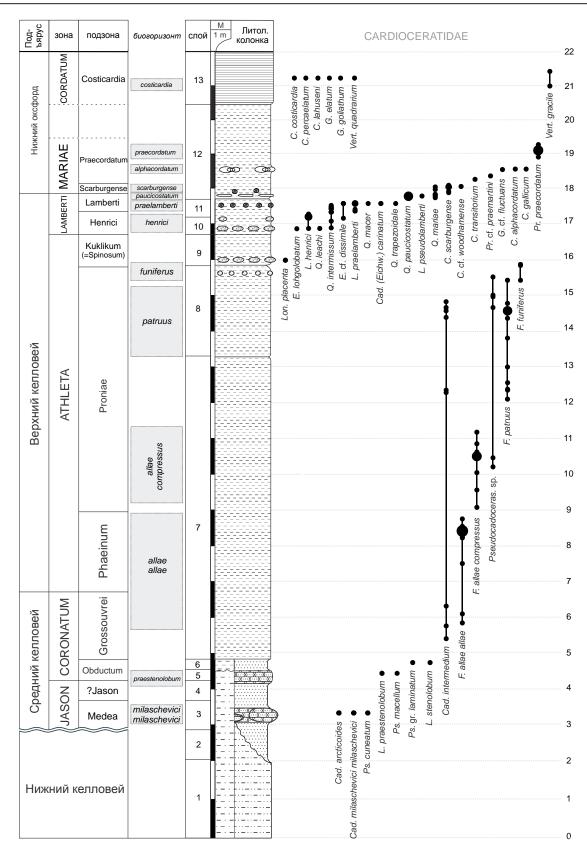


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов). (Продолжение).

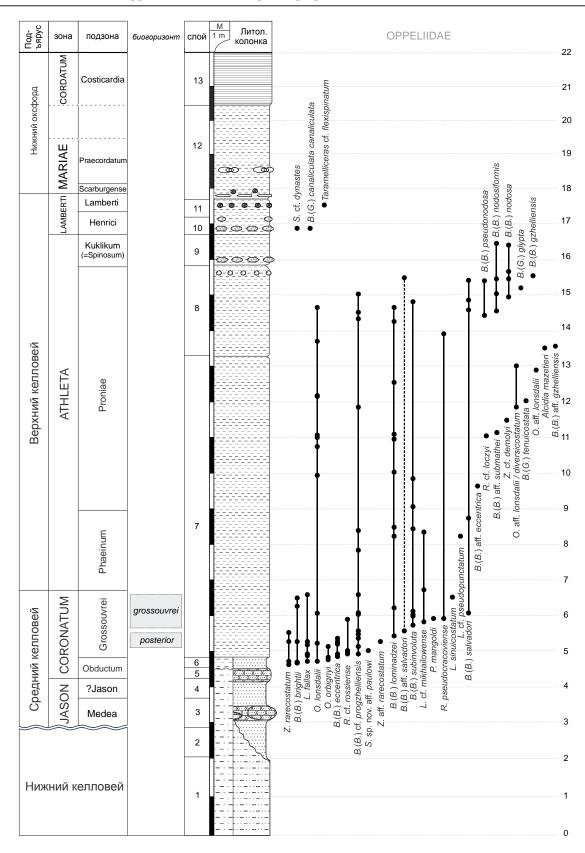


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов). (Продолжение).

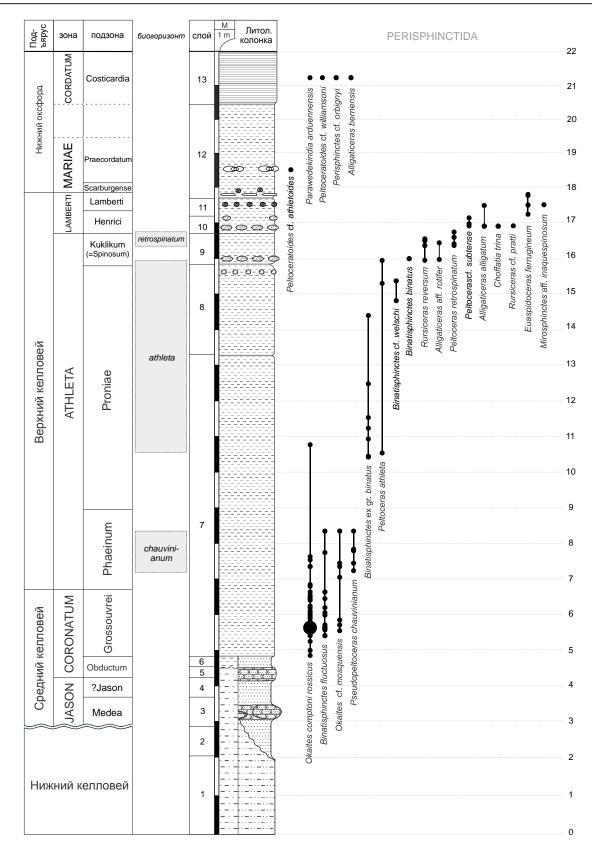


Рис. 2.2.9. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент I» (г. Михайлов). (Продолжение).

aculeatum (Eichw.), Binatisphinctes ex gr. binatus Buckm., Pseudopeltoceras aff. chauvinianum (Orb.), Peltoceras athleta (Phillips), Funiferites patruus (Eichw.) (верхние 3 м) (табл. 77, фиг. 8, 10), F. allae compressum Kiselev (нижний 1 м) (табл. 77, фиг. 4, 6), Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev (табл. 81, фиг. 2, 4, 5), Orbignyiceras kaspiense Repin et Rashvan, O. lonsdalii (Pratt), O. aff. lonsdalii (Pratt), O. diversicostatum (Gerard et Contaut), Brightia (Brightia) nodosiformis Rogov, B. (B.) lominadzei Rogov, B. (B.) cf. subinvoluta (Bonar.), B. (B.) progzhellensis Rogov, B. (Glyptia) tenuicostata Rogov, Rossiensiceras cf. loczyi (Zeiss), Zieteniceras cf. demolyi (Lem.).

Слой 8. Глина алевритистая, буровато-серая, плотная, однородная, неяснослоистая. В кровле слоя проходит горизонт мелких, ореховидных, конкреций фосфатизированного мергеля. В глине и конкрециях встречены аммониты Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae Teiss. (нижние 2 м), К. (L.) rowlstonense (Young et Bird) (верхний 1 м) (табл. 74, фиг. 3), К. (Kosmoceras) cf. rotundum (Quenst.), Funiferites funiferus (Phill.) (табл. 78, фиг. 3, 4), F. patruus (Eichw.), Brightia (Brightia) nodosa (Quenst.), B. (B.) nodosiformis Rogov, B. (B.) glypta (Buckman), B. (B.) gzhellensis Rogov, B. (B.) salvadori (Parona et Bonar.). Мощность слоя 3 м.

Слой 9. Глина алевритистая, буровато-серая, плотная, неслоистая, насыщенная железистыми оолитами. В подошве слоя часто расположены конкреции мергеля желтовато-серого (на изломе и снаружи), с железистыми оолитами. В конкрециях найдены аммониты Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum (Quenst.), K. (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckm.) (табл. 74, фиг. 4), Longaeviceras placenta (Leck.) (табл. 79, фиг. 1, 2; табл. 81, фиг. 6), Brightia (Brightia) nodosa (Quenst.), B. (B.) nodosiformis Rogov, Orionoides termieri Gerard et Contaut, Binatisphinctes binatus (Leckenby) (табл. 86, фиг. 2), Alligaticeras aff. rotifer (Brown) sensu Cox (табл. 86, фиг. 5). В средней части слоя, выше конкреционного горизонта, встречены К. (К.) rotundum (Quenst.), Alligaticeras alligatum Вискт., Peltoceras retrospinatum Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot (табл. 85, фиг. 1, 2). В 2 см ниже первого горизонта конкреций в глине встречаются последние Funiferites funiferus (Phill.), однако в самих конкрециях они уже не наблюдаются. Мощность 1,3 м.

Слой 10. Глина алевритистая, буровато-серая, плотная, с железистыми оолитами, с конкрециями мергеля желтовато-серого, образующими горизонт в подошве или середине слоя. В конкрециях найдены аммониты Lamberticeras henrici Douv. (табл. 81, фиг. 7), Eboraciceras longilobatum (Вискта) (табл. 80, фиг. 1), Quenstedtoceras intermissum (Вискта), Q. leachi (Sow.) emend Arkell (табл. 81, фиг. 12), Q. damoni (Nikitin) (табл. 81, фиг. 11), Peltoceras cf. subtense (Leckenby), Choffatia cf. poculum (Leckenby), Sublunuloceras cf. dynastes (Waagen), Brightia (Glyptia) canaliculata canaliculata (Quenst.). Мощность до 0,5 м.

Слой 11. Глина, буровато-серая, плотная, неслоистая, с железистыми оолитами. В кровле проходит горизонт конкреций мергеля сильно фосфатизированного, темного на изломе, с оолитами. В глине и конкрециях найдены аммониты Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckm.), Lamberticeras praelamberti (Douv.) (табл. 81, фиг. 8, 9), Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichw.) (табл. 96, фиг. 6), Quenstedtoceras trapezoidalis Troitz., Q. macer (Quenst.) (табл. 81, фиг. 10), Rursiceras reversum (Leckenby), R. pratti Spath, Euaspidoceras ferrugineum Jeannet. Мощность 0,5

Слой 12. Глина алевритистая, темно-серая, рыхлая, слоистая. Мощность 2,5-2,7 м. В слое наблюдается следующая последовательность аммонитовых комплексов:

12а (15 см выше подошвы)

Прослой, обогащенный рострами *Cylindroteuthis spicularis* (Phill.) деформированными, фосфатизированными ядрами раковин аммонитов *Kosmoceras* sp., *Lamberticeras* cf. *pseudolamberti* (Sow.), *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange).

12б (15 -50 см)

Горизонт с рассеянными раковинами аммонитов Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense /cf. scarburgense (Young et Bird) (табл. 80, фиг. 6-8), C. (S.) transitorium Spath (табл. 81, фиг. 16), Protocardioceras cf. praemartini (Spath) (табл. 81, фиг. 14), Quenstedtoceras cf. mariae (Orb.), Q. aff. paucicostatum (Lange).

12в (50-70 см)

Горизонт с крупными мергельно-фосфатизированными paковинами *Cardioceras* (Scarburgiceras) alphacordatum Spath (табл. 83, фиг. 1), С. (Scoticardioceras) gallicum Maire (табл.

81, фиг. 13), Goliathiceras (Pachycardioceras) sp., Peltoceras athletoides (Lahusen). 12г (100-160 см)

Горизонт с отпечатками и деформированными ядрами аммонитов *Protocardioceras* praecordatum (Douville) (табл. 83, фиг. 2,3).

Слой 13. Глина тонкогоризонтальнослоистая, местами неяснослоистая, плотная, вязкая, угольно-черная или буровато-серая с Cardioceras (Cardioceras) costicardia Buckman (табл. 82, фиг. 11,12), С. (С.) percaelatum Pavlow (табл. 81, фиг. 17), С. (Scoticardioceras) lahuseni Maire (табл. 82, фиг. 3, 6), Goliathiceras goliathum (Orb.) (табл. 82, фиг. 1), G. (Pachycardioceras) elatum (Maire) (табл. 82, фиг. 2), Vertebriceras quadrarium var. quadrarium (Buckman) (табл. 82, фиг. 8, 10), V. quadrarium var. biplicatum Arkell (табл. 82, фиг. 4), Vertebriceras gracile Arkell (табл. 82, фиг. 5, 7, 9), Peltoceras (Peltoceratoides) williamsoni (Phillips) var. constantii (Orb.), Parawedekindia arduennensis (Orb.), Alligaticeras (Properisphinctes) bernensis (Loriol). Мощность около 1,5 м.

Разрез «Михайловцемент» II

Как и первый разрез, расположен в карьере «Михайловцемент», но его описание сделано в свежей стенке карьера в 2017 г. Он отличается от предыдущего по фациям и мощностям и охарактеризован палеонтологически менее полно (рис. 2.2.10).

Слой 1. Песок мелкозернистый, глинистый, черный, плотный, местами переходящий в слабосцементированный песчаник. В слое рассеяны небольшие (0,5-0,15 см) конкреции пирита в форме рогулек. Ближе к кровле слой биотурбирован. В слое встречены деформированные раковины аммонитов *Paracadoceras* spp., сохранившие перламутр и заполненные осадком по всей раковине. В верхней части слоя (0,5-0,6 м ниже кровли) аммониты образуют гнездовидные скопления. Видимая мощность 6-7 м.

Слой 2. Алеврит буровато-серый, местами бурый, с мозаичным включением черного песка и песчаника. В слое проходит выраженный горизонт лепешковидных конкреций (20-30 × 2-5 см) песчанистого алевролита, буровато-серого внутри и охристо-серого снаружи. Светлая корка на поверхности конкреций отделена резкой границей как от темного ядра, так и от матрикса слоя. Слой переполнен битыми раковинами аммонитов, двустворок и гастропод. Среди аммонитов определены *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina, *C. (Rondiceras) milaschevici* (Nik.), *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* Call., *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev), *Indosphinctes* cf. *mutatus* (Traut.). Из двустворчатых моллюсков доминируют крупные астарты, фибропектены и модиолусы.

В переотложенных конкрециях найдены *Kepplerites gowerianus* (Sow.) (преобладают) и единичные *Pseudocadoceras*. Иногда конкреции разрушены и ядра *Kepplerites* встречаются прямо в матриксе слоя. Мощность 0,05-0,1 м.

В противоположном борту карьера аналоги слоев 1-2, лишенные окаменелостей, обнажаются на ограниченном участке и имеют мощность от 0,5 до 2 м. В основании разреза отмечается прослой хорошо окатанной гальки (мощностью 0,2-0,3 м), состоящей из обломков каменноугольных пород. Слой 2 по простиранию замещается оолитовым мергелем рыжего, красного и светло-серого цвета. В этом прослое мергеля кроме космоцератид и кардиоцератид был также обнаружен обломок *Rossiensiceras uhligi* (Neum.).

Слой 3. Глина алевритистая, неяснослоистая, биотурбированная, светлая буровато-серая. Нижние 0,05-0,1 м слоя имеют более темный цвет. В кровле проходит тонкий прослой ожелезнения, прослеживающийся латерально по всему разрезу. Аммониты встречаются по всему слою, среди них преобладают Erymnoceras coronatum (Brug.), Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Longaeviceras stenolobum (Keys.). Подошва слоя неровная, волнистая, местами непосредственно налегает на переотложенные конкреции слоя 2, а иногда находится вровень с ними, что может привести к путанице в определении границы. Мощность 0,5 м.

Слой 4. Глина неяснослоистая, плотная, однородная, светлая, буровато-серая. Мощность слоя 7,5 м. Аммониты встречаются по всему слою, в нижней части (около 1 м) интенсивно, в верхней части (4 м ниже кровли) – редко. В интервале 1-3,5 м выше подошвы слой закрыт осыпью, поэтому изучить его не удалось. Тем не менее в слое выявлена последовательность аммонитовых комплексов, аналогичная слою 7 в разрезе «Михайловцемент» І.

Слой 5. Глина плотная, слегка сланцеватая, интенсивно биотурбированная, светло-серая. В слое проходят 4 горизонта конкреций мергеля оолитового, иногда фосфатизированного, разного размера и габитуса. Порода конкреций плавно переходит в матрикс слоя.

Горизонт A — мергель оолитовый, слегка фосфатизированный, буровато-серый на изломе, представленный конкрециями картофелевидного размера и габитуса. Конкреции пронизаны ходами сверления диаметром 3-10 мм. Горизонт расположен на расстоянии 26-30 см выше подошвы и не образует маркирующего горизонта. Найдены *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird).

Горизонт B – конкреции вытянутые, весьма крупные – 5-10 см в высоту и до полуметра в длину, состоящие из мергеля оолитового, светлого, желтовато-белесоватого на изломе. В разрезе образует выраженный маркирующий горизонт, хорошо прослеживающийся по латерали. Расположен на расстоянии 75-80 см выше подошвы. Фауна встречается редко. Из двустворок чаще встречаются тригонии. Аммониты представлены ядрами, иногда с деформированной жилой камерой, без раковинного слоя. Среди них определены Kosmoceras (Kosmoceras) cf. rotundum (Quenst.).

Между горизонтами В и С расположен интервал без конкреций мощностью 70-75 см. Аммониты присутствуют по всему интервалу в виде раздавленных глинистых ядер. В комплексе найдены космоцератиды Kosmoceras (Lobokosmoceras) cf. kuklikum (Buckman), K. cf. rotundum (Quenst.), Gulielmiceras cf. arkelli (Mak.), а также Peltoceras retrospinatum Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot и Rursiceras spp.

Горизонт C – конкреции, как и в горизонте В. Цвет породы на изломе отличается — светлосерый, а не желтоватый. В разрезе также образуется весьма заметный маркирующий горизонт. Расположен на расстоянии 1,3-1,4 м выше подошвы. Аммониты встречаются часто, в основном Lamberticeras henrici Douville, Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), K. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Peltoceras subtense (Leck.), P. retrospinatum Gerard et Contaut sensu Bonnot (табл. 84, фиг. 1), Choffatia cf. trina (Buckm.).

Горизонт D — конкреции мергеля оолитового небольшие, картофелевидного габитуса и размера, реже более крупные, до 20 см. У крупных конкреций внутренняя часть сильно фосфатизированная, темно-бурая или черная. Горизонт расположен на расстоянии около 1,7-1,9 м выше подошвы, не всегда выражен в разрезе и не является маркирующим горизонтом. Аммониты сохраняются в виде фосфатизированных ядер с остатками раковины. Они представлены Lamberticeras praelamberti Douville, Eboraciceras dissimile (Brown), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), K. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Euaspidoceras ferrugineum Jeannet.

В верхней части слоя, в интервале 5-7 см ниже кровли, расположен горизонт конденсированных белемнитов, хорошо прослеживающийся по латерали. В этом интервале часто встречаются деформированные раковины аммонитов, в основном *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). Здесь же изредка встречаются конкреции фосфатизированного мергеля, в которых найдены *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow) (табл. 80, фиг. 2).

Кровля хорошо выделяется в разрезе, в то время как подошва слоя неотчетливо отличается от кровли предыдущего слоя, в основном по светло-серой окраске. Общая мощность слоя составляет 2,2-2,5 м.

Слой 6. Глина неслоистая, серая, с однородной текстурой. В основании слоя, в интервале 0-20 см выше подошвы, расположен горизонт переотложенных белемнитов. В этом же интервале весьма часто встречаются аммониты *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Выше аммониты встречаются очень редко. В середине слоя, примерно в 130-150 см выше подошвы, проходит выраженный горизонт с горизонтально ориентированными раковинами крупных аммонитов, диаметром до 40 см. Они сохраняют конечную жилую камеру, которая всегда заполнена осадком и деформирована. Внутренние обороты не деформированы, замещены светлокоричневым фосфатизированным мергелем. Аммониты представлены *Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath, *Peltoceras athletoides* (Lahusen).

В верхней части слоя, примерно в 2 м выше подошвы и 0,85 м ниже кровли, проходит горизонт конкреций мергеля светло-серого, картофелевидного размера и габитуса. Аммонитов в них не найдено. Мощность слоя 2,6-2,7 м.

Слой 7. Глина зеленовато-серая или серо-зеленая, с пятнистой текстурой, обусловленной частыми примазками темно-серой глины на зеленоватом фоне. Мощность 0,15-0,45 м.

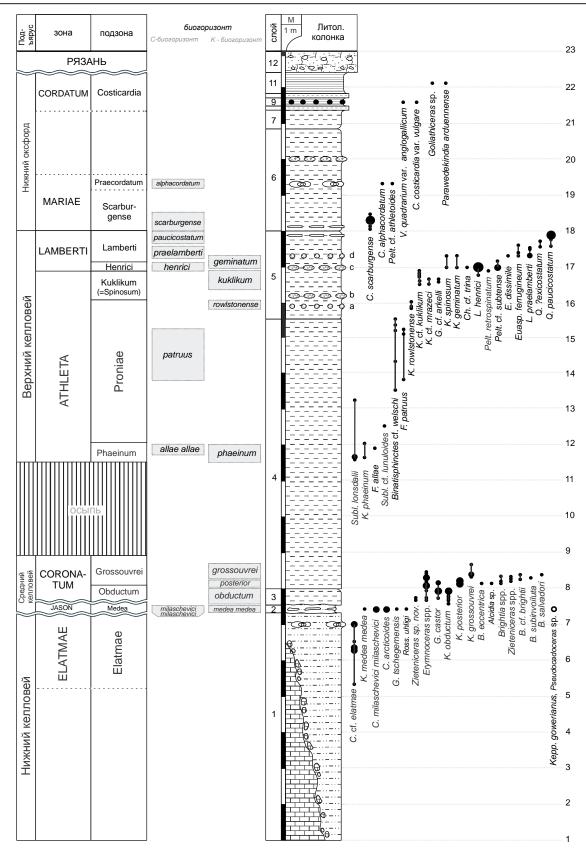


Рис. 2.2.10. Распространение аммонитов в разрезе «Михайловцемент II» (г. Михайлов). Белым символом (кружком) показан таксон, найденный в переотложенных конкрециях. Литологические обозначения см. на рис. 2.2.11 (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

- **Слой 8.** Глина неравномерно окрашенная, с пятнистой текстурой, с мозаичным чередованием рыжих и угольно-черных пятен. Нижняя граница резкая. Мощность 0,12-0,15 м.
- Слой 9. Глина листоватая, плотная, вязкая, угольно-черная. В середине слоя проходит горизонт конкреций мергелистых фосфоритов ореховидного габитуса, светло- коричневых на изломе. В глине изредка встречаются ядра аммонитов, целиком состоящие из пирита с остатками перламутра. Из них определен Cardioceras (Cardioceras) costicardia var. vulgare Arkell (табл. 82, фиг. 12), Vertebriceras quadrarium var. anglogallicum Arkell. Мощность 0,3 м.
- Слой 10. Глина плотная, биотурбированная, неравномерно окрашенная, интенсивно-рыжего цвета с мелкими примазками черной глины, заполняющей ядра ихнофоссилий. Мощность 0,05-0,1 м.
- Слой 11. Глина слоеватая или листоватая, темно-серая, иногда черная. Ближе к кровле слой постепенно желтеет и приобретает цвет вышележащего слоя. Горизонтальная слоистость местами нарушается волнообразными деформациями, которые становятся более интенсивными ближе к кровле. Встречаются единичные *Goliathiceras* sp., *Peltoceratoides arduennense* (Orb.). Там же слой нарушается небольшими протрузиями желтоватого рухляка. Мощность 0,77-0,8 м.
- Слой 12. Песок среднезернистый, часто с примесью мелкого гравия, переходящий в песчаник слабосцементированный, зеленовато-охристый. Фауна представлена редкими *Surites* и *Buchia*. Слой нередко образует карниз. Мощность 0,5 м.

Слой перекрывается плейстоценовыми суглинками легкими, желтовато-серыми, мощностью до 4 м.

Настоящий разрез в целом повторяет литологическое строение и биостратиграфическую схему разреза «Михайловцемент» I (рис. 2.2.9), но отличается от него в следующих деталях:

- 1. Нижний келловей охарактеризован палеонтологически, что позволило установить в слое 1 зону Elatmae. Вероятно, слой 1 разреза «Михайловцемент» І также должен быть отнесен к этой зоне.
- 2. Мощность нижней части глинистой толщи, от подошвы до конкреционного уровня биогоризонта *rowlstonense*, отличается на три метра. С другой стороны, верхняя часть глинистой толщи, принадлежащая нижнему оксфорду, существенно, в три раза, увеличена во втором разрезе. Это свидетельствует о том, что разрез может содержать небольшие локальные пропуски во всех слоях, не прослеживающиеся по латерали. Поэтому наиболее полная стратиграфическая схема юры в данной местности должна учитывать по возможности описания более чем одного разреза.
- 3. Биостратиграфические различия в среднем-верхнем келловее крайне незначительны у всех разрезов у г. Михайлов и проявляются только на уровне биогоризонтов. В частности, в среднем-верхнем келловее и нижнем оксфорде устанавливаются те же зоны, подзоны и биогоризонты, за исключением биогоризонта *crassum*. Это позволяет фиксировать небольшой перерыв в основании зоны Coronatum разреза «Михайловцемент» II.

Разрез «Горенский карьер»

Карьер находится вблизи правого берега р. Проня, между поселком Октябрьский и д. Горенка. Он начал разрабатываться заводом «Серебрянский» в 2012 г. рядом с неработающим карьером бывшего завода «Спартак». Изучение разрезов юры Горенского карьера проводилось в 2014 г. Д.Н. Киселевым и А.П. Ипполитовым. Оно показало, что в целом общий принцип строения юрских слоев здесь такой же, как и в разрезах карьера «Михайловцемент»: снизу располагается песчано-глинистая толща, которая относится к нижнему келловею – нижней части среднего келловея; выше ее сменяет глинистая толща среднего – верхнего келловея и нижнего оксфорда. Как и в карьере Михайловцемент, нижняя, песчанистая, толща испытывает значительные фациальные изменения по простиранию, в то время как толща серых глин латерально почти не меняется. Ниже дано описание четырех разрезов с различным строением нижней толщи (рис. 2.2.11). Для верхней глинистой толщи приводится общее описание (рис. 2.2.12).

Разрез 1 расположен в южной стенке карьера. Здесь на известняках карбона снизу вверх последовательно залегают:

Слой 1. Песок мелкозернистый, глинистый, сильно биотурбированный, светлый буроватосерый с пятнистой текстурой. Пятна образованы по структуре биотурбации – светло-охристый песок заполняет тела ихнофоссилий, расположенные в более темной и бурой породе. Кровля резкая и волнистая. Мощность 1-1,5 м.

- **Слой 2.** Песок мелкозернистый, глинисто-алевритистый, слегка сцементированный, яркорыжий с серыми глинистыми примазками. Подошва резкая и волнистая. Мощность 0,2-0,22 м.
- **Слой 3**. Песок, как и в слое 1, но с меньшим количеством светлых пятен в пятнистой текстуре. Мощность 0,28-0,3 м.
- **Слой 4**. Песок мелкозернистый, алевритистый, рыхлый, сильно ожелезненный, ярко-рыжий с серыми пятнистыми включениями. Мощность 0,15 м.
- **Слой 5**. Песок мелкозернистый, светлый, серовато-бурый или буровато-серый с ярко-рыжими включениями песка. Мощность 0,25 м.
- **Слой 6**. Песок мелкозернистый, интенсивно биотурбированный, серовато-бурый, темный с тонкой крапчатой текстурой. Мощность 0,05 м.
- Слой 7. Песок мелкозернистый, неслоистый, биотурбированный, серовато-охристый, с частыми серовато-бурыми крапчатыми примазками, число которых увеличивается в верхней половине слоя. В кровле проходит тонкая маркирующая прослойка песчаника мелкозернистого толщиной около 5 мм, покрытая сверху и снизу тонким карбонатным налетом. Иногда прослойка расширяется до состояния округлого желвака или конкреции с фосфатизированной внутренней частью. В одной из них надены аммониты *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici* (Nik.), *Indosphinctes* cf. *mutatus* (Traut.). Мощность 0,2 м.
- Слой 8. Песок мелкозернистый, переходящий в алеврит, частично сцементированный, местами переходящий в песчаник или алевролит. Порода сильно ожелезненная, насыщенная железистыми оолитами, буровато-рыжая или ярко-рыжая. В средней части слоя, примерно в 0,15 м выше подошвы, проходит горизонт крупных аммонитов-мегаконхов *Indosphinctes mutatus* (Traut.) с горизонтально ориентированной раковиной. На том же уровне встречены более редкие *C.* (*R.*) milaschevici milaschevici (Nik.) (табл. 79, фиг. 3) и Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call. Мощность 0,5 м.
- Слой 9. Алеврит глинистый, горизонтально слоистый, в сухом виде сланцеватый, сероваторыжий, с однородной текстурой, крепкий. В подошве проходит горизонт слабоокатанных белемнитов. Аммониты встречаются часто и представлены Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brink., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum (Eichw.), Longaeviceras alpha Kiselev, Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum Kiselev, Ps. laminatum Buckm., Erymnoceras doliforme (Roman). Мощность 0,05-0,23 м.
- Слой 10. Глина неяснослоистая, темно-серая, с обилием мелкодисперсного раковинного детрита. Аммониты встречаются часто и по всему слою. По их распространению в слое установлены четыре космоцерасовых биогоризонта и два биогоризонта по кардиоцератидам (рис. 2.2.12). Мощность около 4,5-5 м. По литологическим признакам в слое можно выделить три горизонта:
- 10а. Порода насыщена рыжеватыми лимонитизированными примазками, создающими крапчатую текстуру. В подошве наблюдается скопление ростров белемнитов со следами окатанности. Мощность 0,15 м.
- 10b. Горизонт с повышенным содержанием средне- и мелкодисперсного раковинного детрита. Железистые примазки отсутствуют, текстура однородная. Мощность 1,4 м.
- 10с. Порода, насыщенная микроскопическим раковинным детритом. Среднедисперсные обломки редки или не наблюдаются. В подошве проходит горизонт мергелистых фосфоритов ореховидного габитуса. Мощность 3,5 м.
- **Слой 11**. Глина плотная, неяснослоистая, светло-серая, с однородной текстурой. Мощность 2,5 м. В слое проходят 5 горизонтов сингенетичных конкреций мергеля оолитового, иногда фосфатизированного, разного размера и габитуса.

Горизонт A — мергель оолитовый, слегка фосфатизированный, буровато-серый на изломе, представленный округлыми конкрециями диаметром до 5 см. Расположен в подошве слоя и не образует маркирующего горизонта. Среди аммонитов найдены *Funiferites funiferus* (Phillips).

Горизонт В – конкреции мергеля оолитового, светлого, желтовато-серого, овально-округлой формы, до 20-30 см по длинной оси. В разрезе образует выраженный маркирующий горизонт. Расположен на расстоянии 40 см выше горизонта А. Аммониты представлены ядрами. Среди них определены Kosmoceras (Kosmoceras) cf. rotundum (Quenst.), K. (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckman),

алеврит песчанистый; 4 – глина пестроцветная; 5 – мергель; 6 – мергель оолитовый; 7 – песок; 8 – песчаник (из [Kiselev, Rogov, 2018]). (г. Михайлов). Литологические обозначения: 1 – глина тонкогоризонтальнослоистая; 2 – глина неяснослоистая или неслоистая; 3 – глина песчанистая или **Рис. 2.2.11.** Распространение аммонитов в песчанистой пачке нижнего келловея и пограничных слоев среднего келловея в разрезах 1-5 Горенского карьера Средний келловей Нижний келловей **KOENIGI** CORONATUM Gowerianus Grossouvrei Ωı 9 N ω Разрезы 4-5 K. gowerianus Ch. chamousseti Proplanulites spp. 3 6 ω 0 ω 6 $\stackrel{\rightharpoonup}{=}$ $\frac{1}{2}$ 4 13 5 Разрез 3 KAP50H K. gowerianus Ch. chamousseti Ps. boreale Proplanulites spp. N ω Paspes 2 K. cf. gowerianus Ch. cf. chamousseti Proplanulites spp. N S 9 10 그 ω ω Разрез 1 8 Medea Grossouvrei Gowerianus O **KOENIGI JASON CORONATUM** Нижний келловей Средний келловей

306

Горизонт С – конкреции, как и в горизонте В. Не образуют в разрезе маркирующий горизонт и могут быть перепутаны с вышерасположенным конкреционным горизонтом D. Находится выше горизонта В на расстоянии 0.9 м. Аммониты: K. (K.) rotundum (Quenst.) (Taбл. Taf. T

Горизонт D – конкреции, как и в горизонте В. Цвет породы светло-серый. В разрезе также образует заметный маркирующий горизонт. Расположен непосредственно выше горизонта С на расстоянии не более 5 см. Аммониты встречаются часто: Lamberticeras henrici Douville, Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), K. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Gulielmiceras cf. arkelli (Mak.).

Горизонт E — конкреции мергеля оолитового небольшие, округлые или овальные, до 15-20 см. Внутренняя часть конкреций, как правило, сильно фосфатизированная, темно- бурая или черная. Горизонт расположен на расстоянии около 0,9 м выше горизонта D. Аммониты сохраняются в виде фосфатизированных ядер с остатками раковины. Они представлены Lamberticeras praelamberti Douville, Eboraciceras cf. dissimile (Brown), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), K. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Choffatia cf. poculum (Leckenby) (табл. 86, фиг. 4).

Слой 12. Глина плотная, темно-серая, с частыми рыжеватыми примазками, создающими пятнистую или крапчатую текстуру. В разрезе образует маркирующий горизонт, хорошо отличающийся по рыжеватой окраске. Аммониты представлены сплюснутыми ядрами, среди которых определены Quenstedtoceras paucicostatum (Lange), Lamberticeras pseudolamberti Sintzow и Kosmoceras sp. Мощность 0.15 м.

Слой 13. Глина неслоистая, серая, с однородной текстурой. В основании слоя, в интервале 0-20 см выше подошвы, расположен горизонт переотложенных белемнитов. В этом же интервале весьма часто встречаются аммониты Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird). Выше аммониты встречаются очень редко. В слое выявлены два горизонта конкреций: нижний, на расстоянии 0,3 м выше подошвы (конкреции мергелистого фосфорита ореховидного габитуса) и верхний, расположенный выше предыдущего горизонта на расстоянии 0,8 м (конкреции лепешковидного габитуса, состоящие из мергеля пепельно-серого на изломе). В верхнем горизонте изредка встречаются Protocardioceras cf. praemartini (Spath) (табл. 81, фиг. 15). В кровле слоя найдены Cardioceras (Cardioceras) costicardia Buckm. и Vertebriceras quadrarium var. anglogallicum Arkell (табл. 82, фиг. 13). Мощность около 2,5 м.

В северной и северо-западной стенках карьера (разрезы 4-5) нижний келловей постепенно становится все более песчанистым, вплоть до замещения алевритов и алевролитов песками и песчаниками мелкозернистыми. При этом сохраняется ритмичное чередование сцементированных и рыхлых алевритопесчанистых слоев, характерное для разреза 3. В середине и кровле разреза, так же как и в разрезе 3 (рис. 2.2.11), расположены горизонты конкреций алевропесчаника с комплексом аммонитов подзоны Gowerianus. Таким образом, базальная алевро-песчанистая часть келловея в Горенском карьере повсеместно относится к одной и той же подзоне Gowerianus. На основании этой закономерности слои 1-6 в разрезе 1 могут быть отнесены к той же подзоне, несмотря на то, что они не охарактеризованы аммонитами. Вышерасположенные слои 7,8 того же разреза принадлежат к той же песчанистой пачке, но уже относятся к среднему келловею, к подзоне Medea. В остальных резрезах эта подзона размыта полностью (разрезы 3-5) или еще сохраняется в виде переотложенной гальки (разрез 2, слой 3).

Аммониты нижнего келловея разрезов Горенского карьера недостаточно изучены, в особенности в нижних горизонтах песчанистой пачки, где они встречаются редко и фрагментарно. Не исключено, что нижняя ее часть, где появляются первые *Kepplerites* и *Proplanulites*, может принадлежать к верхней части зоны Subpatruus.

Средний-верхний келловей и нижний оксфорд глинистой толщи Горенского карьера в целом не отличается от разрезов карьера «Михайловцемент» как литологически, так и биостратиграфически. На зональном и инфразональном уровне наблюдается полное единство вплоть до последовательности биогоризонтов, количества биостратиграфически фиксируемых перерывов и положения ярусных и подъярусных границ. Небольшие различия связаны лишь с колебанием мощности отдельных слоев, биостратонов и положением конкреционных горизонтов или уровней конденсации. В свод-

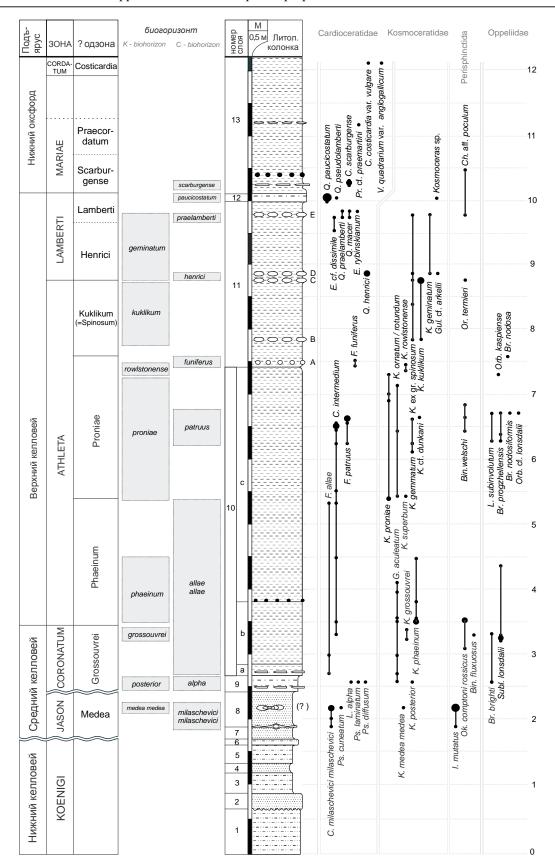


Рис. 2.2.12. Распространение аммонитов в разрезе «Горенский карьер» (г. Михайлов). Литологические обозначения см. на рис. 2.2.11 (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

ном разрезе среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда в районе г. Михайлов в полном объеме представлены зоны Coronatum и Athleta. Все остальные зоны в той или иной степени не полные, что связано не только с наличием внутренних перерывов, но и с недостаточной палеонтологической изученностью тех интервалов, где аммониты встречаются реже.

Елатьма

Обнажение коренных пород у г. Елатьмы (Рязанская обл.) является одним из наиболее известных разрезов юры в Центральной России и уже давно фактически используется как опорный разрез келловейских отложений. Первые определения ископаемых из Елатьмы принадлежат Л. фон Буху (Вuch, 1840). В работе А. Орбиньи (Orbigny, 1845) дано описание нескольких видов аммонитов из этого разреза, среди которых 4 являются среднекелловейскими. Описание разреза приводится в работах С.Н. Никитина (Nikitin, 1881), А.Б. Богословского (1906), А.Д. Архангельского (1922), Н.Т. Сазонова (1957), С.В. Мелединой (1987). Зональная и подзональная шкала келловея, близкая к современной, была разработана в работах Сазонова и Мелединой, инфразональное расчленение впервые проведено Д.Н. Киселевым (2001а) для верхней части нижнего келловея, среднего и верхнего келловея. Более подробно история изучения разреза у г. Елатьмы рассмотрена в той же работе и И.А. Стародубцевой (2012) и здесь не приводится.

Из разреза происходят 19 номенклатурных типов аммонитов Catasigaloceras enodatum enodatum (Nik.), Cat. enodatum aeeta (Kiselev), Kosmoceras waldheimi Nik., Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nik.), C. (P.) primaevum (Sas.), C. (P.) postelatmae Sas., C. (P.) recidivum Kiselev, C. (C.) tscheffkini (Orb.), Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Ps. homoeomorphum Kiselev, Ps. dorbignyi Maire, Ps. cuneatum Sas., Ps. suraense Sas., Homoeoplanulites submutatus (Nik.), H. elatmaensis (Sas.), Grossouvria nikitinoensis (Sas.), Okaites fischerianus (Orb.), Properisphinctes pseudobernensis Sas., Rollierites renardi (Nik.). Часть этих видов являются видами-индексами зон (Elatmae), подзон (Enodatum) и биогоризонтов (епоdatum enodatum и епоdatum аееta) келловея. Их положение в разрезе твердо установлено последними исследованиями, вследствие чего разрез Елатьма может рассматриваться как стратотип нескольких биостратонов и опорный разрез части суббореального келловея Центральной России. В предыдущей работе (Киселев, 2001а) было предложено рассматривать данный разрез как стратотип трех биогоризонтов enodatum enodatum, enodatum aeeta и crassum.

В настоящее время изучение разреза под д. Инкино у г. Елатьмы затруднено. Как отмечал еще А.Д. Архангельский (1922, с. 258), разрез сильно осложнен оползнями и постоянно изменяется. С.В. Меледина, приводившая описание разреза в 1980-е годы, уже не нашла нижнюю границу среднего келловея, закрытую оползнем, хотя в работе Н.Т. Сазонова эта граница еще обнажалась. К 1990 г. разрез оказался почти полностью задернован (за исключением бечевника) и практически перестал быть перспективным для исследования. Последние наблюдения, сделанные в 1999 г. Д.Н. Киселевым и М.А. Роговым, позволили составить более точное описание разреза. В настоящей работе используются результаты этих исследований. Мониторинг разреза в 2014 г. показал, что сейчас для изучения доступна только средняя часть глин зоны Elatmae, выходящая на бечевнике. Все остальные интервалы плотно задернованы.

Наиболее перспективный разрез (54°56'42.38" N, 41°45'46.49"E) располагается в длинном оползне длиной до 200 м, расположенном в 20 м от уреза воды (в межень). Изучение оползня по латерали показало неоднородность его строения: во-первых, слои наклонены к северу, в результате чего в северном конце оползня плоскость его скольжения проходит в основании среднекелловейских слоев (следовательно, разновозрастные конкреции там перемешаны); вовторых, оползень поперечно разорван на 5-6 блоков, каждый из которых смещен относительно соседнего, поэтому на границах срезов также наблюдается смешение различных слоев. Нами разрез был изучен в нескольких местах оползня. Ниже приводится описание разреза из южного конца оползня, в котором строение среднего-верхнего келловея практически не нарушено.

Разрез начинается от уреза воды слоем нижнекелловейских глин зоны Elatmae, мощностью около 5 м (Сазонов, 1957). Выше наблюдаются следующие слои (по Киселев, 2001а, с уточнениями):

Слой 1. Глина алевритисто-песчанистая, серая, с небольшими конкрециями серого мергеля, в которых встречаются (по Н.Т. Сазонову, 1957, с. 61): *Kepplerites gowerianus* (Sow.), *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Cadoceras postelatmae* (Sas.). Мощность 3,5 м.

- **Слой 2.** Песок мелкозернистый, алевритистый, серый слюдистый, с частыми линзовидными прослойками черной глины. Фауна встречается редко и в очень плохой сохранности, из которой определены (из кровли): *Sigaloceras* sp., *Pachyteuthis* aff. *cuneata* Gust. Мощность 5 м.
- Слой 3. Ракушняк с отдельными прослоями песка мелкозернистого серовато-бурого. Основную массу породы составляют *Ivanovella* sp., среди которых подчиненное положение занимают двустворки (*Radulopecten (Fibropecten)*, *Astarte*, *Gryphaea*, *Trigonia* и др.). В слое найдены аммониты *Cadoceras* cf. *tscheffkini* (Orb.), *C.* (*Eichwaldiceras*) sp. Мощность 0,1 м.
- Слой 4. Песок мелкозернистый серовато-бурый с конкрециями плотного серого песчаника. Последние покрыты снаружи коркой ракушняка из Ivanovella. В конкрециях найдены Catasigaloceras enodatum enodatum (Nik.) (табл. 65, фиг. 1), Cat. planicerclus (Buckm.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), G. (G.) intronodulatum Buckm., G. (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), C. (Paracadoceras) glabrum Imlay part. (табл. 47, фиг. 2), C. (P.) recidivum Kiselev. (табл. 71, фиг. 1), C. (Eichwaldiceras) aff. carinatiforme Kiselev, Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Ps. (Novocadoceras) suraense (Sas.), Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria recuperoi (Gemmellaro), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis Sas., Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel). Мощность 0,25 м.
- Слой 5. Песок мелкозернистый, темно-бурый, с конкрециями очень плотного серого песчаника. Конкреции окружены скорлуповатой оболочкой из рыхлого железисто-марганцовистого песчаника вишнево-черного цвета. В конкрециях найдены: Catasigaloceras enodatum aeeta Kiselev (табл. 65, фиг. 3, 4), Cat. pingue (Lom. et Sakh.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), Choffatia cf. sacuntala Spath, Subgrossouvria cf. evoluta (Neum.), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis (Sas.), G. variabilis (Lah.). Мощность 0,25 м.
- Слой 6. Песок алевритистый, желтовато-бурый, с очень редкими конкрециями песчаника серого с Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call., Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.)/gulielmii (Sow.), Grossouvria sp. Мощность 0,3 м.
- Слой 7. Песок глинистый или мергелистый (особенно ближе к кровле), рыжевато-бурый, местами оолитовый. В основании слоя проходит горизонт с рыхлым или рассеяным скоплением фауны, в основном двустворок и реже аммонитов. В 0,1 м ниже кровли и в кровле проходят горизонты неплотного ракушняка из двустворок (Trigonia, Modiolus, Gryphaea, Myophorella и др.) и аммонитов, с редкими конкрециями плотного розовато-серого песчаника (размером 0,05-0,5 м), в которых найдены аммониты: Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii (Pratt) (табл. 66, фиг. 1, 2), К. (Kosmoceras) tschernischevi (Nik.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni Teiss. (табл. 66, фиг. 7), G. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.) (табл. 3, фиг. 1), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), ?Indosphinctes mokschaensis (Sas.), Subgrossouvria eurypticha (Neum.), Properisphinctes pseudobernensis Sas., Okaites pseudomosquensis (Siem.). Мощность 0,4 м.
- Слой 8. Мергель желтовато-серый, оолитовый с окатанными картофелевидными конкрециями плотного бурого песчаника. В конкрециях песчаника найдены аммониты: Erymnoceras coronatum (Brug.), Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.) (табл. 67, фиг. 1, 2), K. (Kosmoceras) bigoti Douv., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Choffatia pseudofunata (Teiss.), Indosphinctes abichi (Neum.), Rehmannia (Loczyceras) crassicostata (Lóczy), Orbignyiceras orbignyi (Tsytovitch), Brightia ellyptica Rogov, Alcidia nurrhaensis (Waagen), Zieteniceras cf. rarecostatum Rogov. Ammohutы из мергеля: Erymnoceras cf. coronatum (Brug.), Rollierites renardi (Nik.), Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens (Buckm.) (табл. 68, фиг. 2, 3), K. (Z.) crassum Tint. (табл. 68, фиг. 1), K. (Kosmoceras) pollucinum Teis., K. (K.) waldheimi Nik., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), G. (S.) pollux (Rein.), G. (S.) fuchsi (Neum.) (табл. 67, фиг. 3), G. (Gulielmiceras) cf. robustum Tint., Longaeviceras stenolobum (Keys. em. Nik.), Okaites mosquensis (Fisch.), Grossouvria nikitini (Par. et Bon.), Brightia davitashvilii Lominadze, Br. subinvoluta (Bonarelli), Lunuloceras fallax (Zeiss), Orbignyiceras cf. lonsdalii (Pratt), Putealiceras cf. punctatum (Stahl). Мощность 0,2 м.
- Слой 9. Глина бурая, неслоистая, оолитовая с *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brink. Аммониты сильно деформированы и рассыпаются в руках, что затрудняет их точное определение. Мощность 0,15 м.

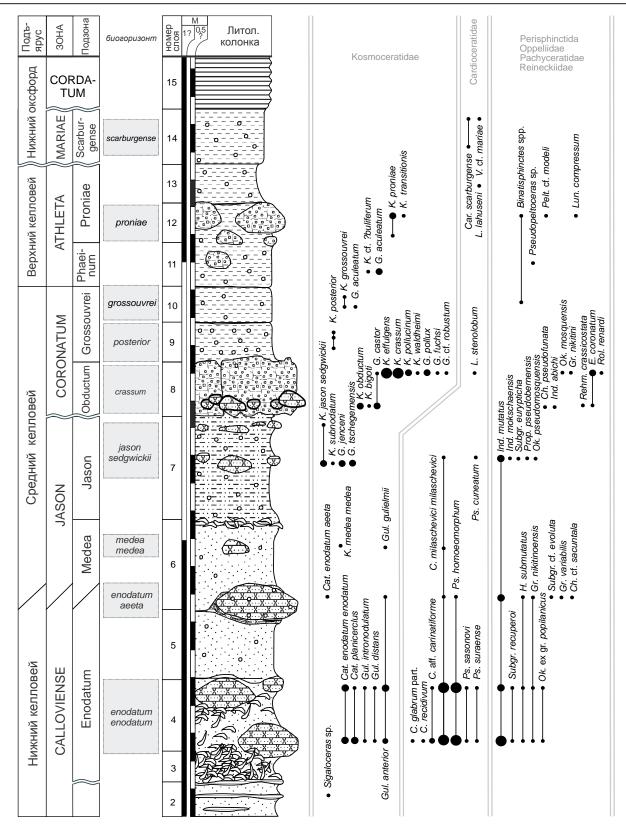


Рис. 2.2.13. Разрез келловея у г. Елатьма, распределение в нем аммонитов и биостратиграфическое расчленение.

Слой 10. Глина темно-серая, неслоистая, слабооолитовая с Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv. (табл. 69, фиг. 5), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum (Eichw.). Мощность 0,1 м.

Слой 11. Глина рыжевато-охристая, неслоистая, редкооолитовая. В слое встречаются прослойки и вкрапления серой глины. Аммониты: *Kosmoceras (Zugokosmoceras)* cf. *fibuliferum* (Buckm.), *Pseudopeltoceras* sp. Аммониты имеют плохую сохранность, что не делает возможным провести их точное определение. Мощность 0,12 м.

Слой 12. Глина серая, известковистая, местами оолитовая, с пиритовыми и мергельными железистооолитовыми конкрециями. Последние образуют конкреционный горизонт в кровле. В мергеле встречены (по данным автора и С.В. Мелединой, 1987, с. 115): Kosmoceras (Lobokosmoceras) ex gr. proniae Teiss., K. (Kosmoceras) transitionis (Nik.), Peltoceras cf. modeli Pries., P. cf. baylei Pries., P. aff. tuarkyrensis Amann., Binatisphinctes kobyi (Lor.), Orbignyiceras lunuloides (Kilian). Мощность 0,2 м.

Слой 13. Глина рыжевато-серая, редкооолитовая с Longaeviceras lahuseni Bodyl. Мощность 0,2 м.

Слой 14. Глина светло-серая, с охристым оттенком, насыщенная железистыми оолитами с Lamberticeras henrici Douville и Cadoceras (Eichwaldiceras) cf. carinatum (Eichw.). В верхней части слоя, в 5-8 см ниже кровли, встречены ростры Lagonibelus beaumonti (Orb.) и Cylidroteuthis cf. puzosiana (Orb.). Мощность 0,2 м.

Слой 15. Глина горизонтально-слоистая, темно-серая, с железистыми оолитами. Аммониты встречаются в виде раздавленных глинистых ядер, среди них определены *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) sp., *Quenstedtoceras* cf. *mariae* (Orb.). Видимая мощность 0,5 м.

Выше разрез задернован, но выходы темно-серых глин прослеживаются еще на несколько метров вверх в отдельных участках склонов верхних террас Оки. По описанию Н.Т. Сазонова (1957), они относятся к среднему и верхнему оксфорду, однако нами эти слои не исследовались.

Келловей в разрезе у г. Елатьма содержит относительно непрерывную последовательность биостратонов, которая начинается с подзоны Enodatum нижнего келловея и заканчивается подзоной Proniae верхнего (рис. 2.2.13). Особенно полно представлена последовательность биогоризонтов в районе границы нижнего-среднего келловея – enodatum enodatum, enodatum aeeta и medea medea.

В базальной части подзоны Enodatum (слой 3) не найдено катасигалоцерасов, которые позволили бы достоверно установить биогоризонт стандартной последовательности. Однако присутствие в слое 3 *Cadoceras* cf. *tscheffkini* – характерного репера нижней части подзоны Enodatum в Европейской России позволяет рассматривать этот слой эквивалентным биогоризонту *enodatum crispatum*.

Небольшой перерыв в объеме биогоризонта установлен в основании зоны Coronatum, в слое 8, который включает два комплекса аммонитов подзоны Obductum. Из них первый, характерный для биогоризонта *obductum*, найден в переотложенных конкрециях песчаника, сцементированных в мергелистом матриксе слоя с аммонитами биогоризонта *crassum*.

Зона Coronatum разреза у г. Елатьма содержит наиболее представительный в Европейской России комплекс аммонитов биогоризонта *crassum*, включающий как минимум 17 видов аммонитов, принадлежащих космоцератидам, кардиоцератидам, перисфинктоидеям, оппелиидам и пахицератидам. В ранней работе (Киселев, 2001а) данный разрез было предложено рассматривать как стратотип биогоризонта *crassum*.

Неожиданным сюрпризом оказалась находка в зоне Coronatum представителя семейства рейнеккиид *Rehmannia* (*Loczyceras*) *crassicostata*. Любопытно, что экземпляр этого вида является самой ранней известной находкой аммонита в разрезе у г. Елатьма. Он был найден в 1841 г. (хранится в колл. Оливьери в Горном музее Санкт-Петербургского Государственного горного института) и впоследствии в данном разрезе не отмечался ни одним исследователем. В настоящее время это единственная находка рейнеккиид в бореальном среднем келловее России, которая позволяет уточнить корреляцию подзоны Obductum с тетической шкалой.

Москва-Сити

Келловейские и оксфордские отложения на территории Москвы изучались в основном во временных обнажениях, образованных при строительстве различных сооружений, карьерах и каменоломнях. Наиболее известный разрез подобного типа был описан П.А. Герасимовым в каменоломне «Камушки» на левом берегу Москвы-реки (Герасимов и др., 1962; Герасимов, 1971). В обеих работах Герасимов характеризует этот разрез как «прекрасный пример строения среднекелловейских и

покрывающих их юрских отложений Подмосковья». В разрезе он выделяет три слоя, из которых нижний относится к среднему келловею, в котором из аммонитов указывается *Erymnoceras banksii* (Sow.), *E. coronatum* (Brug.), *E. renardi* (Nik.), *Pseudoperisphinctes mosquensis* (Fisch.), второй слой – к нижнему оксфорду (без упоминания аммонитов), и третий – к среднему оксфорду, в котором отмечается *Amoeboceras alternans* (Buch) и *A. tuberculatoalternans* (Nik.). В 1951 г. карьер исчез в связи застройкой территории.

Переизучение слоев, описанных Герасимовым, оказалось возможным при закладке котлованов во время строительства небоскребов на территории Московского международного делового центра «Москва-Сити», расположенного на левом берегу Москвы-реки на Пресненской набережной (55° 44'52.14" N, 37°31'59.55" E), недалеко от бывшего карьера «Камушки» (рис. 2.2.8). Первые исследования этих разрезов сделаны А.А. Школиным и С.Ю. Маленкиной (Маленкина и др., 2007; Маленкина, Школин, 2009). В последней работе этих авторов дается детальное литологостратиграфическое описание, где выделяются 7 слоев, каждый из которых относится к отдельной свите, принадлежащих к среднему келловею (криушская и великодворская), верхнему келловею и нижнему оксфорду (подосинковская), среднему оксфорду (ратьковская) и верхнему оксфорду (коломенская и ермолинская).

Ниже дается описание и биостратиграфическое расчленение двух разрезов котлованов «Москва -Сити» (участки 16 и 18), проведенное в 2010 и 2011 гг. Оба разреза находятся примерно в 150 м севернее Пресненской набережной (координаты: $55^{\circ}44,47'34''$ с.ш., $37^{\circ}32,09'36''$ в.д.). Они имеют однотипное строение, поэтому ниже приводится общее описание.

Юрские слои здесь залегают на известняках доломитизированных, окремнелых, буроватожелтых, с конкрециями кремня и жеодами кварца, видимой мощностью около 3 м (слой 1), принадлежащих касимовскому ярусу верхнего карбона. Выше наблюдается следующая последовательность (рис. 2.2.14):

Слой 2. Алеврит глинистый, оолитовый, буровато-серый, рассыпчатый, местами слабосцементированный. Подошва резкая, неровная, волнистая, часто со следами сверления Gastrochaena pusilla Geras., которые образуют плотные скопления различной протяженности. В слое присутствуют два горизонта конкреций мергеля оолитового, серовато-бурого, слабосцементированного снаружи и крепкого внутри. Нижний горизонт находится на расстоянии 0,25 м выше подошвы. В основном мелкие, картофелевидные конкреции, иногда сливающиеся в более крупные караваеобразные стяжения, часто неправильной формы. В них найден Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Вискт.) (табл. 66, фиг. 8). Верхний горизонт расположен в 0,5 м выше подошвы и состоит из караваеобразных конкреций размером до 0,3 м с аммонитами Erymnoceras doliforme Roman, Kosmoceras posterior Brink. Мелкие ореховидные конкреции оолитового мергеля встречаются и в середине слоя. Общая мощность слоя 0,55-0,6 м.

Слой 3. Глина неслоистая, серая или серовато-бурая, переполненная крупными зернами железистых оолитов. В кровле залегает горизонт конкреций мергеля оолитового, различного размера (иногда до полуметра в длину), уплощенного (5-7 см мощности). Снаружи конкреции покрыты бурой ожелезненной коркой, внутри имеют плотную серую сердцевину. Аммониты встречаются по всему слою *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv., *Gulielmiceras* cf. *fasciculatum* (Tint.), *Funiferites allae* (Kiselev). Мощность 0,15-0,3 м.

Слой 4. Глина серая, неслоистая, насыщенная разного размера железистыми оолитами. Иногда они крупные, до 1 см и имеют угловатую форму. По всему слою встречаются полуокатанные обломки кремня галечной и гравийной размерности. Снаружи конкреции покрыты бурой ожелезненной коркой, внутри имеют плотную серую сердцевину. В слое найден *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phill.) (табл. 58, фиг. 5). Мощность 0,15-0,2 м.

Слой 5. Глина серая, неслоистая, оолитовая, с частыми караваеобразными конкрециями мергеля оолитового, крепкого, серого на изломе, мощностью до 0,15 м и в длину до 1 м. Иногда конкреции связаны друг с другом анастомозами. В разрезе образуют выраженный маркирующий горизонт. В конкрециях найдены аммониты *Lamberticeras henrici* Douville, *K.* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman), *Brightia* (*Brightia*) sp.. Мощность 0,15-0,2 м.

Слой 6. Глина серая, неслоистая, насыщенная железистыми оолитами, рыхлая, с галькой и гравием бурого кремня. Вблизи подошвы найден *Lamberticeras* cf. *lamberti* (Sowerby). В кровле распо-

лагается горизонт небольших конкреций мергеля оолитового, мягкого, серого на изломе. В конкрециях встречены аммониты K. (L.) geminatum (Buckman). В середине слоя проходит горизонт сконденсированных ростров белемнитов Lagonibelus beaumonti (Orb.) и Cylidroteuthis cf. puzosiana (Orb.), среди которых преобладают ростры со следами окатанности. Мощность 0,4 м.

Слой 7. Глина темно-серая, плотная, неслоистая, местами биотурбированная. В 10 см выше подошвы проходит горизонт конкреций мергеля оолитового, желтовато-серого или бурого на изломе. Снаружи конкреции покрыты крепкой желтоватой корочкой, на которой присутствуют обрастания серпулид и двустворок. Такие же конкреции встречаются в средней и верхней частях слоя, но не образуют видимых горизонтов. В конкрециях на всех уровнях встречены *К. (L.) geminatum* (Висктап) и реже *Gulielmiceras duplicosta* (Quenst.). В матриксе слоя аммониты представлены *К. (L.) geminatum* (Висктап), *Peltoceras* spp., *Alligaticeras* spp. В подошве наряду с конкрециями найдены скопления обломков обугленной древесины. По всему интервалу встречаются ростры *Cylidroteuthis* cf. *puzosiana* (Orb.) и *Cylidroteuthis* cf. *oweni* (Phill.). Мощность 0,4-0,5 м.

Слой 8. Глина серая, неслоистая с Protocardioceras russiense (Sas.). Мощность 0,15 м.

Слой 9. Глина неяснослоистая, серая, однородная, плотная, оскольчатая, с раковистым изломом, местами биотурбированная. В основании слоя проходит горизонт переотложенных конкреций мергеля оолитового, серого, с плотной корочкой лимонита и глауконитизированной глины, резкой границей и следами сверления. В конкреции такого типа найден *К. (L.) geminatum* (Buckman). В верхней части слоя появляются аммониты – деформированные глинистые ядра с остатками перламутрового слоя, представленные *Subvertebriceras densiplicatum* (Boden). Мощность 0,8-1 м.

Слой 10. Глина алевритистая, неслоистая, буровато-темно-серая, однородная. В подошве наблюдается горизонт стяжений в виде неправильной формы желваков со строматолитовой структурой, образованный тонким переслаиванием алевролита рыжевато-бурого с зеленоватым глауконитизированным алевролитом. Желваки образуют мозаичный хардграунд со следами обрастаний серпулидами и присутствием члеников Acrochordocrinus и пентакринид. На том же уровне в массовом количестве встречаются Bathrotomaria, неправильные морские ежи и аммониты разного размера. Среди последних преобладают Subvertrbriceras zenaidae (Ilov.). На том же уровне и на 2-5 см выше встречено несколько мегаконхов Perisphinctes spp. Также в нижней части слоя найдены Cardioceras tenuiserratum (Орр.), Cawtoniceras kokeni (Boden) и др. В середине слоя, примерно в 50 см выше подошвы, проходят несколько тонких прослоек глины светло-серой, заметно биотурбированной, мощностью до 2 см. На этом же уровне наблюдаются скопления двустворок Oxytoma с примесью Pinna и Grammatodon и отдельные скопления ринхонеллид. В верхней части слоя найдены Paramoeboceras glosense (Bigot et Brasil) и Amoeboceras cf. alternoides (Nik). Мощность около 1 м.

Келловейские отложения в разрезах Москва-Сити сильно сконденсированы по сравнению с другими разрезами данного региона. Наиболее полно представлена зона Coronatum, в которой выявлена почти вся стандартная инфразональная последовательность (за исключением биогоризонта *crassum*, которому может соответствовать верхняя часть слоя 2, в которой пока не найдено аммонитов). Подзона Phaeinum установлена по сопутствующему виду аммонитового комплекса подзоны – *Kosmoceras couffoni*.

Верхний келловей содержит перерывы в средней части (отсутствует подзона Proniae) и в кровле – на границе келловея и оксфорда фиксируется перерыв объемом в 5 биогоризонтов, составляющих верхнюю часть зоны Lamberti и нижнюю часть зоны Mariae. Зона Lamberti устанавливается в подошве по биогоризонту henrici, а в остальной части по космоцератидному биогоризонту geminatum, который соответствует трем нижним биогоризонтам, выделенным по кардиоцератидам (henrici, praelamberti, lamberti). Распространение вида-индекса К. (L.) geminatum в разрезе занимает больший интервал (слои 5-8), чем биогоризонт (слои 5-7). Это связано с тем, что в слое 8, принадлежащем уже среднему оксфорду, данный вид встречается в переотложенных конкрециях, которые выстилают подошву этого слоя. Характерно, что конденсация верхнекелловейских конкреций наблюдается уже в самой зоне Lamberti, в верхней ее части (слой 7), где все конкреции переотложены из нижележащего слоя. Вероятно, на границе 6 и 7 слоев может быть зафиксирован перерыв объемом в один биогоризонт, но доказать его биостратиграфически пока трудно из-за редкой встречаемости кардиоцератид в слое 7.

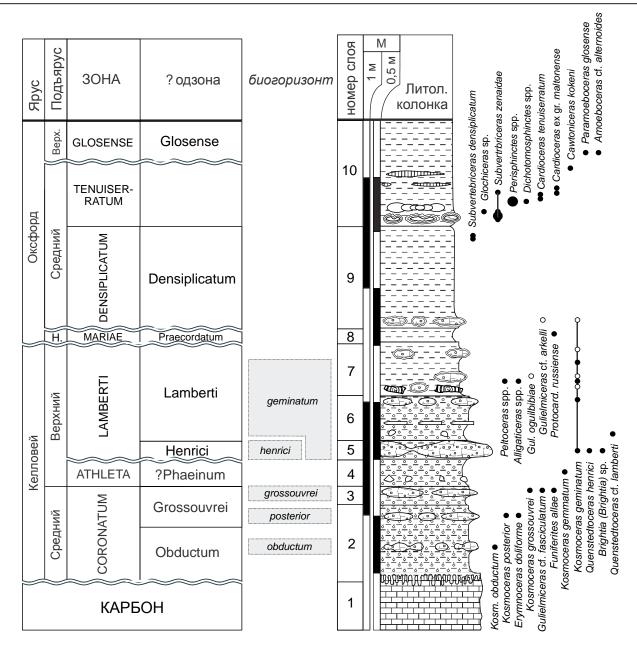


Рис. 2.2.14. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Москва-Сити.

Алпатьево

Разрез расположен на правом берегу р. Оки около пос. Алпатьево (Московская обл., 54°53'06.47"N, 39°19'41.36"E). Основную часть разреза составляют келловейские отложения, зональное, подзональное, а в последнее время и инфразональное, расчленение которых проведено разными авторами (Пригоровский, 1911; Сазонов, 1957; Митта, 2000б; Гуляев, 2001, 2013).

Ниже дается описание только верхней, наименее изученной, части разреза, соответствующей среднему-верхнему келловею и нижнему оксфорду (по материалам полевых исследований 1998 г.) (рис. 2.3.15).

Слой 1. Алеврит песчанистый или песчаник, местами переходящий в уплотненный песок среднезернистый, с примесью мелкого гравия, неслоистый, бурый или зеленовато-бурый. Аммониты

представлены ядрами. В кровле найдены несколько Sigaloceras calloviense (Sow.). Мощность 0,6-0,7 м.

- Слой 2. Песчаник средне-крупнозернистый, переходящий в гравелит, неравномерно горизонтально-слоистый, красновато-бурый. По всему слою распространены тонкие пропластки глины и включения галек зеленоватого песчаника. По плоскостям слоистости наблюдаются скопления двустворок с преобладанием пектинид. Аммониты встречаются часто, в основном следующие виды: Catasigaloceras enodatum enodatum (Nik.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria recuperoi (Gemmellaro), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.). Мощность 0,15-0,2 м.
- Слой 3. Песок среднезернистый, серовато-охристый, переслаивающийся с прослойками биотурбированного песчаника 1-2 см мощностью. Аммониты: *Cat. enodatum enodatum* (Nik.), *Gul. (Gul.) anterior* (Brink.), *C. (R.) milaschevici milaschevici* (Nik.), Мощность 0,2 м.
- Слой 4. Песок среднезернистый, серовато-охристый или бурый, переходящий в крепкий железистый песчаник. Часто песчаник содержит крупные стволы древесины. В слое рассеяны более мелкие конкреции песчаника шаровидной формы, часто переполненные двустворками. *Cat. enodatum aeeta* Kiselev, *Gul.* (*Gul.*) anterior (Brink.), *C.* (*R.*) milaschevici milaschevici (Nik.), *Ps. cuneatum* Sas., *Ind. mutatus* (Traut.), *Choffatia cardoti* (Petitclerc), *An. submutatus* (Nik.). Мощность слоя 0,3 м.
- **Слой 5.** Песок среднезернистый, неслоистый, светло-желтый. Из аммонитов встречен только *Choffatia cardoti* (Petitclerc). Мощность 0,3 м.
- Слой 6. Песок глинисто-алевритистый, бурый, переходящий в плотный железистый песчаник, образующий крупные караваеобразные или плитообразные стяжения. Внутри стяжений песчаник становится черным, фосфатизированным. Изрезка встречаются пиритовые конкреции. Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call., Gul. (Gul.) gulielmii (Sow.), C. (R.) milaschevici milaschevici (Nik.), Ps. cuneatum Sas., Ind. mutatus (Traut.), Grossouvria nikitinoensis (Sas.). Мощность 0,2-0,4 м.
- **Слой 7.** Песок среднезернистый, желтовато-пепельно-серый или белый, с косыми прослойками бурого глинистого песка, образованными за счет проникновения вышележащего породы слоя. Аммониты не обнаружены. Мощность 0,3-0,4 м.
- **Слой 8.** Песок среднезернистый, глинисто-алевритистый, бурый. Подошва неравномерноволнистая, с частыми косыми прослоями вмыва в нижележащий слой. Аммониты встречаются очень редко в виде песчаных ядер. Определен только *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.). Мощность 0,8 м.
- Слой 9. Песок средне-мелкозернистый, алевритистый, интенсивно биотурбированный, рыжевато-серый или серовато-рыжий, с пятнистой и крапчатой текстурой. Биотурбации представлены плотно сомкнутыми ходами илоедов, заполненных серой глиной. В нижней части слоя биотурбированность плавно уменьшается и порода слоя плавно переходит в породу нижележащего слоя. Подошва нерезкая. Окаменелости очень редки и фрагментарны. Среди аммонитов найден *С.* (*R.*) milaschevici (Nik.). Мощность 0,6-0,7 м.
- Слой 10. Глина алевритистая, сильнооолитовая в верхней части слоя, черно-желтовато-бурая. Нижняя часть слоя песчанистая, имеет более темную окраску и резко отграничена от предыдущего слоя. В верхней части слоя встречается много раздавленных ядер аммонитов Erymnoceras coronatum (Brug.), К. (Gulielmites) obductum (Buckm.), К. (Kosmoceras) bigoti Douv., К. (К.) fibuliferum (Buckm.), К. (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv., Gul. (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Pseudopeltoceras sp. Мощность 0,7 м.
- Слой 11. Глина буровато-серая, насыщенная крупными железистыми оолитами. В подошве проходит горизонт конекреций серого оолитового мергеля, ореховидного или картофелевидного габитуса. Конкреции встречаются двух типов: сингенетичные, с мягкой облочкой, переходящей в матрикс слоя, и переотложенные гладкие, с твердой, иногда глянцевой поверхностью и более мелкими оолитовыми зернами. Оба типа конкреций отличаются составом аммонитов: в переотложенных найден *К.* (*Z.*) phaeinum (Buckman) (табл. 39, фиг. 3), в сингенетичных *К.* (Lobokosmoceras) proniae Teiss. (табл. 39, фиг. 5), *К.* (*К.*) gemmatum Phill., Funiferites patruus (Eichw.) emend. (Nik.) (табл. 78, фиг. 9) и др. Подошва резкая, волнистая. В глинистом матриксе часто встречается *К.* (*L.*) proniae Teiss. (табл. 39, фиг. 4). Мощность 0,05 м.

Слой 12. Глина буровато-серая или бурая с крупными железистыми оолитами. Ближе к подошве размер оолитовых зерен уменьшается. Мощность 0,3 м.

Слой 13. Мергель буровато-серый или серый, оолитовый, часто в виде глыбовидных конкреций или образующий стяжение в форме плиты. Слой образует маркирующий горизонт в разрезе. Среди аммонитов определены *Lamberticeras henrici* Douville, *K.* (*Lobokosmoceras*) *geminatum* (Buckman), *K.* (K.) *spinosum* (Sow.). Мощность 0,1-0,2 м.

Слой 14. Глина алевритистая, бурая с крупными железистыми оолитами. Мощность 0,05-0,1 м.

Слой 15. Мергель буровато-серый или желтовато-серый, оолитовый, состоящий из глыбовидных конкреций, иногда в виде двух налегающих друг на друга горизонтов. Слой образует маркирующий горизонт в разрезе. Аммониты встречаются часто, в виде недеформированных ядер. Нами найдены только космоцератиды — *К.* (*К.*) spinosum (Sow.), *К.* (*К.*) transitionis (Nik.). В работе Н.Т. Сазонова (1957) из этого слоя отмечаются образцы, которые здесь определены как следующие виды: Quenstedtoceras paucicostatum (Lange), *L. pseudolamberti* Sintzow, *L. praelamberti* Douville. Мощность 0,15-0,2 м.

Слой 16. Глина буровато-серая с крупными железистыми оолитами. Аммониты не обнаружены. Мощность 0,1 м.

Слой 17. Глина тонко-горизонтальнослоистая, иногда листоватая, темно-серая, пластичная. Аммониты встречаются в виде пиритизированных ядер, такие как (по Н.Т. Сазонову, ibid.) *Protocardioceras praecordatum* (Douville), *Sagitticeras smorodinae* (Sas.). Мощность до 1,5 м.

Нижняя часть описанного разреза, отвечающая пограничному интервалу нижнего-среднего келловея, хорошо охарактеризована палеонтологически, благодаря чему выделяются инфразональные подразделения в подзоне Enodatum и нижней части зоны Jason. В подзоне Enodatum установлены два верхних биогоризонта enodatum enodatum и enodatum aeeta, которые перекрываются биогоризонтом medea medea. Эта последовательность полностью повторяет аналогичный интервал в разрезе у г. Елатьма. В слое 5 не найдено катасигалосерасов или космоцерасов, поэтому принадлежность ее к нижнему или среднему келловею может быть определена по сопутствующим аммонитам. Нахождение в этом слое вида Choffatia cardoti (Petit.), характерного для зоны Calloviense, позволяет относить этот слой к кровле нижнего келловея.

Слои 8 и 9 уверенно отнесены к подзоне Jason по нахождению вида-индекса в слое 8 и *Cadoceras milaschevici milaschevici* (Nik.) в слое 9. Инфразональные подразделения здесь не выделяются. Это связано с тем, что в средней части разреза (слои 7-9) аммониты встречаются редко и имеют плохую сохранность, вследствие чего их можно определить в лучшем случае до вида, а биогоризонты в зоне Jason выделены по подвидам вида *K. jason*.

Зона Coronatum целиком соответствует слою 8, в котором уверенно можно установить подзоны, а из инфразональных подразделений – только биогоризонт Obductum. Более высокие биогоризонты в этой зоне установить не удается, поэтому о биостратиграфических пропусках можно судить только гипотетически.

В слое 11 аммонитовый комплекс имеет смешанный состав, состоящий из аммонитов двух нижних подзон верхнего келловея – Phaeinum и Proniae. Аммониты, характерные для первой подзоны, включая вид-индекс *Коsmoceras phaeinum* (Висктап), найдены только в переотложенных конкрециях, в то время как виды, присущие второй подзоне – в сингенетичных. Поэтому данный слой отнесен к подзоне Proniae.

Слои 13-16 отнесены к зоне Lamberti. *Lamberticeras* нами найден только в слое 13, что позволило установить биогоризонт *henrici*. В остальных слоях встречены только космоцератиды, по которым невозможно определить биогоризонты основной последовательности, выделенные по кардио-

Таблица 2.2.4. Определение аммонитов из келловея разреза Алпатьево в работе Сазонова (1957).

Определение Н.Т. Сазонова	Изображение в (Сазонов, 1957)	Определено здесь	Биогоризонт
Quenstedticeras lamberti (Sow.)	табл. 10, ф. 4	Lamberticeras praelamberti (Sow.)	praelamberti
Q. intermissum Buckm.	табл. 12, ф. 4	Quenstedtoceras paucicostatum (Lange)	paucicostatum
Q. irinae Sas.	табл. 10, ф. 3	Lamberticeras pseudolamberti Sintzow	paucicostatum
Q. aff. irinae Sas.	табл. 10, ф. 2	Quenstedtoceras paucicostatum (Lange)	paucicostatum

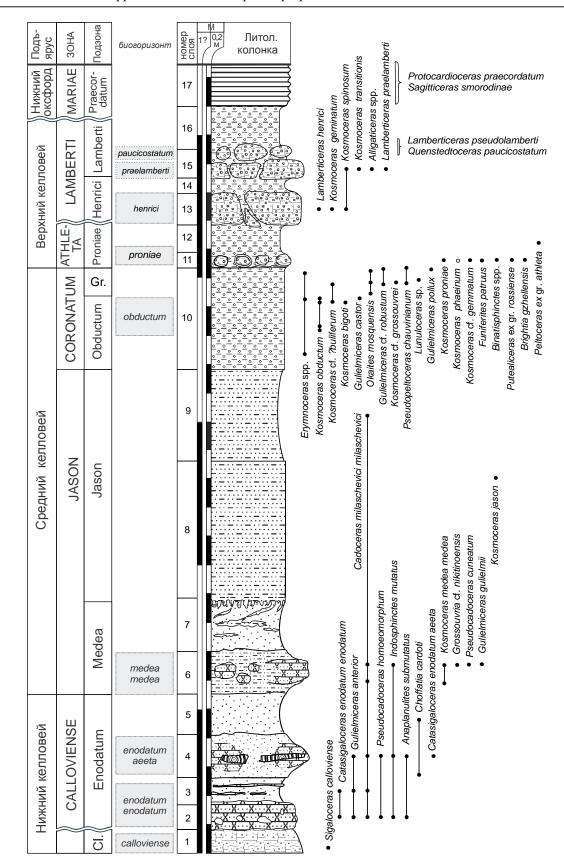


Рис. 2.2.15. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение келловея и оксфорда разреза Алпатьево.

цератидам. Однако в работе Н.Т. Сазонова (1957, с. 61) указывается два 4 вида кардиоцератид из слоя 2 (слой 15 нашего описания), переопределение которых дано ниже:

Эти виды являются индексами двух биогоризонтов зоны Lamberti Западной Европы и Европейской России, поэтому несомненно, что они не могут быть найдены в одном горизонте. Изучение слоя 15 показало, что образующие его конкреции располагаются в два горизонта, которые не всегда различимы. Поэтому можно предполагать, что образцы аммонитов, изображенные Сазоновым, найдены в разных горизонтах. При этом нижний горизонт конкреций соответствует биогоризонту *praelamberti*, а верхний — *paucicostatum*. При такой модели расчленения в зоне Lamberti алпатьевского разреза, как и в разрезах Михайлова, фиксируется пропуск, отвечающий биогоризонту *lamberti*.

Пески

Карьер «Пески» расположен в юго-восточной части д. Пески (Московская область, Воскресенский район) (рис. 2.2.8а). Юрские отложения в разрезе представлены верхнекелловейским, нижне- и среднеоксфордским подъярусами. Первые описания или схемы разреза приведены в работах, посвященных распределению палинокомплексов (Смирнова и др., 1999) и остракод (Тезакоva, 2003), а первое описание разреза с распределением аммонитов дано М.А. Роговым в неопубликованной работе (Рогов, 2001).

В северо-западной стенке карьера на размытой поверхности средне-верхнекаменноугольных известняков с размывом залегают (непосредственный контакт не виден) снизу вверх:

Слой 1. Глина серо-коричневая, оолитовая, с ожелезненной (иногда кварцевой) галькой (до 0,5-2 см в диаметре). Распространение гальки наблюдается до уровня 1 м выше подошвы. Оолиты распределены в породе неравномерно. Наблюдаются три прослоя конкреций (0,25, 0,7 и 1,1 м от подошвы), различающиеся литологически и палеонтологически. Нижние два горизонта содержат редкие (расстояние между конкрециями в среднем около 20-30 см), небольшие (обычно около 5 см), уплощенные конкреции, состоящие из известковистого оолитового фосфорита. Поверхность конкреций бугристая, неровная. По-видимому, из такой конкреции происходят Rossiensiceras svevum и Brightia (Glyptia) cf. canaliculata, Funiferites patruus (Eichw.), найденные в отвалах. Конкреции третьего прослоя значительно крупнее, чем в предыдущих прослоях (до 20 см в диаметре при толщине до 10 см). Они состоят из плотного оолитового мергеля, серого в центральных частях и обычно бежевого по краям; поверхность конкреций неровная, бугристая. Сами конкреции распределены в глине весьма неравномерно: местами они образуют линзу из нескольких конкреций, соприкасающихся краями, но иногда располагаются на расстоянии до 1 м друг от друга. В конкрециях in situ встречены обломки аммонитов: Kosmoceras rowlstonense (Young et Bird) и Alligaticeras sp. плохой сохранности; в отвалах найдены Pseudopeltoceras cf. leckenbyi (Bean), Brightia (Glyptia) tenuicostata Rogov, B. (Brightia) gzhellensis Rogov, Funuferites funiferus (Phillips), вероятно, происходящие из этого прослоя. Мощность 1,2 м.

Слой 2. Мергель оолитовый, белый, иногда (при контакте с грунтовыми водами) с рыжей коркой по краю и трещинам, образующий два нечетко отделенных друг от друга горизонта конкреций различной формы и размеров. Иногда конкреции в соседних горизонтах соединяются друг с другом посредством субвертикальных анастомозов. Кровля конкреций часто неровная, образующая хардграунд, инкрустированный раковинами серпулид. Последние часто располагаются на поверхности ядер аммонитов. Слой в разрезе образует маркирующий горизонт. В этом слое впервые в разрезе появляется окаменелая древесина. Среди аммонитов в нижнем горизонте конкреций встречены: Коsmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckman), Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum (Quenst.), Longaeviceras placenta (Leck.). В верхнем горизонте найдены Lamberticeras henrici Douville, Eboraciceras dissimile (Brown), Alligaticeras sp. (с соотношением 7:1:1). У Quenstedtoceratinae преобладают макроконхи (был найден только один сомнительный микроконх). По-видимому, из этого горизонта происходят также найденные не in situ Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Alligaticeras rotifer Вискт., Orionoides purpurus Spath, Lamberticeras spp., Eboraciceras spp., Quenstedtoceras angulatum Troitz., Brightia (Glyptia) canaliculata stankevitchae Rogov, B. (Brightia) aff. submathei (Lee), Lamellaptychus sp. ind. Мощность 0,15-0,25 м.

- Слой 3. Глина серая, неяснослоистая, неравномерно оолитовая с разнообразными включениями, на основании чего в слое выделяются несколько горизонтов:
- **3a** (0,1-0,2 м выше подошвы) горизонт редких конкреций белого оолитового мергеля, практически не отличимых от конкреций слоя 2, но менее крепкие и по краям переходящие сначала в белую известковистую, оолитовую глину, а затем в серую, оолитовую глину. В конкрециях встречены аммониты *Lamberticeras praelamberti* Douville, *Quenstedtoceras flexicostatum* (Phill.).
- 3b (0,2-0,7 м выше подошвы) прослой, в котором часто встречаются крупные обугленные стволы древесины.
 - 3с (0,7-0,8 м выше подошвы) горизонт конденсации ростров белемнитид.
- **3d** (0,8-1 м выше подошвы) прослой фосфоритовых конкреций, аналогичных нижним слоям конкреций из слоя 1, но преимущественно округлой формы и с меньшим количеством оолитов. Из этих конкреций происходят *Taramelliceras richei* (Loriol) и *Coryceras jeanneti* Gygi.
 - 3e (1 1,5-1,7 м выше подошвы) прослой без включений.
- **3f** (1,5-1,7 м выше подошвы) горизонт конкреций как в горизонте 3d. Отдельные конкреции достигают размера 10-15 см. В прослое найдены *Cardioceras* sp. и *Euaspidoceras* sp. ind.
- 3g (1,7-2,7 м выше подошвы) прослой с тремя горизонтами крупных (до 0,3 м в диаметре) раковин аммонитов, расположенных горизонтально. Раковины снаружи деформированы, а внутри замещены фосфоритом и сохраняют форму. В нижнем горизонте определены *Cardioceras* (*Scarburgiceras*) *gloriosum* Arkell, *Goliathiceras* (*Pachycardioceras*) sp., в среднем *Cardioceras* (*Cardioceras*) costicardia Buckman и в верхнем C. (C.) cordatum (Sow.).
 - **3h** (2,8-3 м выше подошвы) прослой конкреций как и в горизонте 3d.

Мощность слоя около 3 м.

Выше залегают суглинки и пески четвертичного возраста.

Разрез представляет собой литологически монотонную последовательность отложений, в которой прослеживается почти полный объем инфразональных подразделений в верхней части зоны Athleta, зоны Lamberti и нижнего оксфорда (рис. 2.2.16). На основании этой последовательности установлены все зоны и подзоны в данном интервале, характерные для Западной Европы и Европейской России. Она полностью повторяет структуру биостратиграфической шкалы в разрезе у г. Михайлов, в том числе и биостратиграфические пропуски. Большинство находок аммонитов приурочены к конкреционным горизонтам, в то время как промежуточные интервалы почти не содержат аммонитов. Это не позволяет в данный момент установить всю последовательность биогоризонтов стандартной шкалы в данном разрезе. Тем не менее биогоризонты proniae, lamberti, praemartini, praecordatum и bukowskii могут быть установлены в интервалах между горизонтами конкреций после дополнительных исследований. Зоны и подзоны, а также их границы установлены по присутствию характерных для них биогоризонтов, чьи виды-индексы надежно определены. Исключение составляет подзона Bukowskii, установленная в разрезе по сопутствующим видам, в первую очередь Cardioceras (Scarburgiceras) gloriosum, который присущ данной подзоне в Англии (Arkell, 1946). В настоящее время нет оснований считать, что разрез содержит биостратиграфически различимые перерывы выше келловей-оксфордской границы, которая проходит в нижней части прослоя 3b между конкреционными горизонтами 3a и 3d, лучше всего охарактеризована аммонитами и не содержит существенных признаков конденсации.

Возможно, лишь биогоризонт *lamberti* выпал из общей последовательности вследствие перерыва, который не сопровождается литологическими изменениями. Это доказывается непосредственным налеганием биогоризонта *paucicostatum* на биогоризонт *praelamberti*. Аналогичное строение границы келловея и оксфорда наблюдается и в других разрезах данного региона. Так, в разрезе у г. Михайлов мы также видим непосредственное налегание биогоризонта *paucicostatum* на биогоризонт *praelamberti*, что, к тому же, сопровождается сменой литологического состава.

Келловей-нижний оксфорд бассейна р. Оки характеризуется наиболее полным объемом по сравнению с другими территориями. Он включает почти все зоны и подзоны, кроме зоны Subpatruus, присутствие которой не доказано ни в одном разрезе. Инфразональный объем представлен 35 биогоризонтами, что составляет 81% полного объема относительно регионального стандарта (рис. 2.2.17). В нижнем келловее не установлены биогоризонты breve, falsum, tschernyschewi, suren-

sis, subpatruus, saratovensis, metorchus, micans; в среднем келловее – jason jason; в верхнем келловее – mojarovskii; в нижнем оксфорде – praemartini и baccatum. Предположительно некоторые из них могут быть в дальнейшем обнаружены в отдельных разрезах. Например, присутствие биогоризонтов surensis и subpatruus возможно в разрезе Елатьма, поскольку их виды-индексы не раз указывались при описании разреза (Nikitin, 1885; Сазонов, 1957). Также некоторые разрезы, обладающие относительно большой мощностью между двумя близкими по положению биогоризонтами и без видимых литологических признаков перерыва в данном интервале, могут содержать слои, эквивалентные биогоризонтам, расположенным между ними в региональном стандарте. Такие слои присутствуют в среднем келловее разрезов Алпатьево и Михайлов, нижнем оксфорде разрезов Михайлов, Елатьма, Пески и др.

В структурном отношении бассейн р. Оки относится к территории северо-западной части Рязанско-Саратовского прогиба. Инфразональный объем закономерно меняется от его краевой части на западе (Москва-Сити, Пески) к внутренним частям на юго-востоке (Михайлов, Елатьма, Никитино) в сторону его увеличения. В западных разрезах полностью отсутствует нижний келловей и сокращен инфразональный объем среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда. Это свидетельствует, с одной стороны, о существовании в конце средней юры тектонического контроля морского осадко-

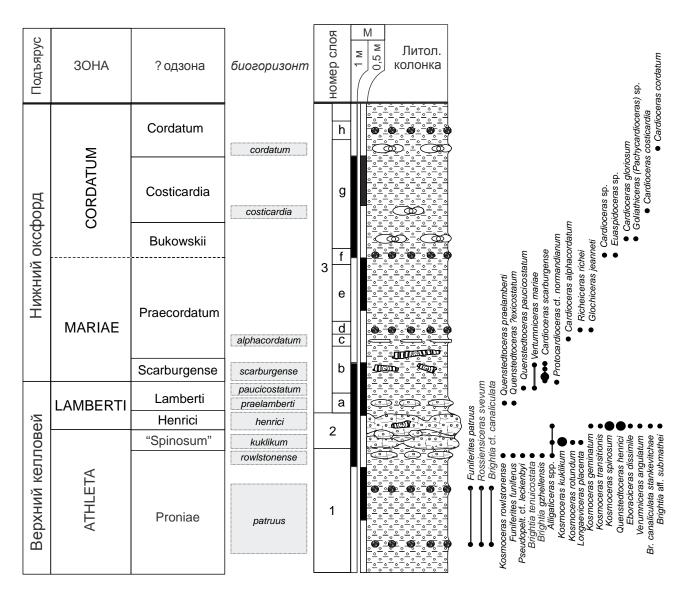


Рис. 2.2.16. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Пески.

Стратиграфические подразделения Пески Никитино Москва-Сити Михайлов Елатьма Аппатьево MY Cordatum cordatum 08 Costicardia costicardia 07 оксфорд baccatum 06 bukowskii 05 praecordatum 04 Нижний MARIAE alphacordatum 03 02 praemartini 01 Scarburgense scarburgense paucicostatum c34 mojarowski Lamberti lamberti Верхний келловей praelambert c32 Henrici c31 Kuklikum kuklikum c30 ATHLETA c29 rowlstonense patruus Proniae proniae allae compressum c27 Phaeinum phaeinum allae allae grossouvrei Grossouvre posterior Средний келловей c25 crassum c24 Obductum c23 iason iason c22 Jason c21 jason sedgwickii medea magnum c20 Medea medea medea c19 c18 CALLOVIENSE enodatum enodatum c17 Enodatum enodatum crispatum c16 fracidus c15 c14 micans Calloviense c13 calloviense келловей galilaei Galilaei c12 Curtilobus c11 curtilobus c10 Gowerianus Тижний metorchus c9 2 с8 saratovensis c7 Subpatruus c6 surensis tschernyschewi c5 elatmae c4 с3 Elatmae

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея

Рис. 2.2.17. Инфразональный объем и схема сопоставления возрастных интервалов и перерывов в разрезах келловея и нижнего оксфорда бассейна р. Оки. Белым цветом показан достоверный возрастной интервал; серым – вероятный, но недостаточно доказанный биостратиграфически; чешуйчатой заливкой – в конденсированном горизонте. Волнистой штриховкой обозначены достоверно выявленные перерывы, волнистой пунктирной штриховкой – вероятные. Кружками показаны стратотипические уровни для отдельных биогоризонтов (аа – allae allae, ас – allae compressus, с – crassum, еа – enodatum aeeta, ее – enodatum enodatum, f – funiferus, k – kuklikum, o – obductum, p – patruus, r – rowlstonense).

c2

накопления в области Рязанско-Саратовского прогиба и с другой – о различной устойчивости осадконакопления в различных его частях.

Саратовское Поволжье

Дубки

Один из лучших разрезов пограничных отложений верхнего келловея и нижнего оксфорда в Европейской России. Он был открыт и впервые охарактеризован В.Б. Сельцером (1999) как перспективный опорный разрез границы келловея-оксфорда Нижнего Поволжья. Первая схема строения разреза и распределения в нем аммонитов дана только для части нижнего оксфорда (Рогов, Егоров, 2003), а полное описание всего интервала келловея и оксфорда впервые приводится В.В. Митта (Кеирр, Mitta, 2004). Также в работе Койпа и Митта впервые проведено инфразональное расчленение разреза и установлены фаунистические горизонты верхнего келловея и нижнего оксфорда. Детальное описание разреза М.А. Роговым и Д.Н. Киселевым в 2003 г. позволило уточнить инфразональное деление и положение келловей-оксфордской границы, а в дальнейшем предложить разрез в качестве кандидата на роль GSSP оксфордского яруса (Kiselev, Rogov, 2004; Kiselev et al., 2013).

Разрез «Дубки» расположен в карьере в 5,5 км северо-восточнее Саратова, между пос. Дубки и шоссе P-228, у заброшенной птицефермы (51°40' 22.14" N, 46°01' 18.12" E). В 1998-2001 гг. в нижней части разреза наблюдались выходы зоны Athleta, в настоящее время полностью затопленные. В настоящее время доступна для изучения десятиметровая пачка глинистых пород, где снизу вверх обнажаются следующие слои (рис. 2.2.18):

Слой 1. Глина темно-серая, в сухом виде светло-серая, с редкими буроватыми пятнами, неслоиизвестковистая, слабобиотурбированная, с многочисленными прослоями фосфатнокарбонатных конкреций (на уровнях 210, 220, 235, 385, 460, 470, 635, 690 см от уреза воды) и встречающимися обычно поодиночке крупными стяжениями мергеля (на уровнях 125, 345, 490, 5100, 660 см от уреза воды). В большом количестве встречается пирит. Имеют место также участки, обогащенные детритом и фрагментами древесины. На разных уровнях, особенно в биогоризонте scarburgense, наблюдаются линзовидные тонкие (обычно менее 1 см) горизонты с большим количеством деформированных раковин аммонитов и двустворок. В слое аммониты чаще всего располагаются горизонтально, но нередки и находки вертикально стоящих аммонитов как мелких, так и крупных, относящихся к разным группам. Большинство ископаемых обычно встречаются группами по нескольку экземпляров, особенно это характерно для двустворок и гастропод. Среди двустворок преобладают формы, близкие к Nuculoma и Palaeonucula, а также Meleagrinella (последние иногда образуют скопления по нескольку десятков экземпляров). Реже встречаются Chlamys, Astarte, Isognomon, Myophorella, Grammatodon и Gryphaea. Белемниты почти по всей толще представлены исключительно Hibolites, и лишь на двух небольших по мощности интервалах в оксфорде появляются также Cylindroteuthis. Мощность 5,4-5,5 м.

Аммониты образуют несколько характерных комплексов:

1а (0-140 см выше подошвы)

Lamberticeras henrici Douv. (табл. 89, фиг. 3, 6), L. subflexicostatum Sintzow, Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichw.) (табл. 86, фиг. 6), Eboraciceras dissimile (Brown) (табл. 89, фиг. 9), Quenstedtoceras macer (Buckm.), Q. leachi (Sow.), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.) (табл. 87, фиг. 10), К. (К.) transitionis (Nikitin) (табл. 87, фиг. 6), К. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman) (табл. 87, фиг. 2), Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.), Peltoceras subtense (Bean-Leckenby) (табл. 90, фиг. 12), Parapeltoceras pratti (Spath), Rursiceras cf. caprinum (Quenst.), Choffatia poculum (Leck.).

1b (140-220 см выше подошвы)

Lamberticeras praelamberti Douv. (табл. 89, фиг. 7, 8), L. subflexicostatum Sintzow, Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichw.), Eboraciceras dissimile (Brown)/ordinarium (Brown), Quenstedtoceras intermissum (Buckm.) (табл. 88, фиг. 13), Q. leachi (Sow.) (табл. 88, фиг. 8), Q. macer (Buckm.) (табл. 88, фиг. 3,4), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), K. (K.) transitionis (Nikitin) (табл. 87, фиг. 1), K. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.), Peltoceras subtense (Bean-Leckenby) (табл. 90, фиг. 12), Rursiceras annulosum (Quenst.) (табл. 90, фиг. 10), Choffatia poculum (Leck.), Putealiceras ex gr. puteale (Stahl).

1с (220-420 см выше подошвы)

Lamberticeras lamberti (Sow.) (табл. 89, фиг. 2)), L. subflexicostatum Sintzow, Q. zieteni Maire, Eboraciceras dissimile (Brown)/ordinarium (Brown), Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichw.) (табл. 86, фиг. 7), Quenstedtoceras flexicostatum (Phill.), Q. leachi (Sow.) (табл. 88, фиг. 5), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.) (табл. 87, фиг. 7, 11), К. (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman),

Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.), Peltoceras subtense (Bean-Leckenby), P. athletoides Lahusen, Rursiceras annulosum (Quenst.), Choffatia poculum (Leck.), Sublunuloceras cf. nodosulcatum (Lahusen), Peltoceratoides eugenii (Raspail).

1d (360-475 см)

Lamberticeras lamberti (Sow.) / pseudolamberti (Sintzow), Quenstedtoceras aff. paucicostatum (Lange) (табл. 88, фиг. 1); Cadoceras (Eichwaldiceras) williamsoni (Buckman), Eboraciceras cf. dissimile (Brown), Quenstedtoceras angulatum (Troizk.), Kosmoceras (Kosmoceras) transitionis (Nik.) (табл. 87, фиг. 3-5), Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii (Nikolaeva et Rozhd.) (табл. 87, фиг. 8, 9), Grossouvria sulcifera (Opp.), Euaspidoceras cf. douvillei (Collot), Putealiceras douvillei (Jeannet), Put. jeanneti Rogov, Sublunuloceras cf. nodosulcatum (Lahusen), S. cf. discoides Spath, Brightia (Brightia) ex gr. socium (Haas), Br. (Br.) aff. socini (Noetling), Br. (Br.) cf./aff. thouxensis (Fortwengler, Marchand, Bonnot), Br. (Br.) aff. sveva (Bonar.).

1е (475-520 см)

Lamberticeras pseudolamberti (Sintzow) (табл. 88, фиг. 11, 12; табл. 89, фиг. 1), L. zieteni Maire, Quenstedtoceras paucicostatum (Lange) (табл. 88, фиг. 9, 10), Q. orbis (Maire) (табл. 88, фиг. 6), Q. mariae (Orb.), Choffatia poculum (Bean. in Leck.), Euaspidoceras cf. douvillei (Collot), Sublunuloceras cf. deperditum (Rollier), Sublunuloceras aff. bonarellii (Loriol), Brightia aff. sveva (Bonar.).

1f (520-620 см)

Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird.) (табл. 80, фиг. 3), С. (S.) cf. scarburgense (Young et Bird.) (табл. 80, фиг. 9-11), Quenstedtoceras luppovi (Amannijazov), Q. mariae (Orb.), Subvertebriceras sp. aff. stantoni (Reeside) (табл. 82, фиг. 14), Protocardioceras sp., Alligaticeras spp., Poculisphinctes sp., Rursiceras cf. torosus (Oppel), Euaspidoceras cf. douvillei (Collot), Sublunuloceras cf. deperditum (Rollier), Brightia (Brightia) aff. sveva (Bonar.).

1д (620-670 см)

Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum Spath (табл. 90, фиг. 1), Protocardioceras russiense (Sasonov) (табл. 90, фиг. 2), Quenstedtoceras mariae (Orb.) (табл. 90, фиг. 5), Alligaticeras cf. alligatum Buckman.

- Слой 2. Глина темно-серая, пестроокрашенная, с прослоями и пятнами охристой глины, неслоистая. В основании проходит горизонт лепешковидных и караваеобразных конкреций мергеля желтовато-серого. В глине и в конкрециях встречены аммониты *Protocardioceras praecordatum* Douv. (табл. 90, фиг. 3,4), *Goliathiceras* cf. subsidericum (Maire), *Pavloviceras* sp. juv., *Peltoceras intertextus* (Buckman), *Rursiceras* cf. torosus (Oppel), *Alligaticeras* cf. bernensis (Loriol). Мощность слоя 0,6 м
- Слой 3. Глина алевритистая, светлая, желтовато-серая, пестро окрашенная, с лимонитовыми примазками, неслоистая, загипсованная. Аммониты встречаются редко, из них определены *Cardioceras (Scarburgiceras) bukowskii* Maire, *Goliathiceras* cf. *fluctuans* (Pavlow), *Brightia (Brightia)* cf./aff. *thouxensis* (Fortwengler, Marchand, Bonnot), *Taramelliceras* sp. Мощность 1,25 м.
- **Слой 4**. Мергель серовато-желтый, крепкий, с редкими аммонитами плохой сохранности *Goliathiceras nalivkini* (Borissjak), *G.* cf. *subgoliath* (Maire), *Creniceras renggeri* (Opp.), *Coryceras petitclerci* Gygi, *Taramelliceras baccatum* (Buk.), *T. sublaevipictum* (Sinzov). Мощность 1,25 м.

В разрезе «Дубки» обнажается пачка литологически однородных глин, внутри которой не отмечается следов перерывов. Выявленная последовательность из 10 аммонитовых комплексов представлена 29 видами (подвидами) кардиоцератид, 5 – космоцератид, 10 – перисфинктоидей, 14 – оппелиид. Относительная непрерывность разреза дает возможность наблюдать сегменты филогенетических линий в нескольких семействах аммонитов, в первую очередь у кардиоцератид. Последние представлены филемами Lamberticeras и Quenstedtoceras. Макроконховая филема Lamberticeras обнаруживает наибольшее количество звеньев: L. henrici – L. praelamberti – L. lamberti – L. pseudolamberti – C. scarburgense – C. alphacordatum – Pr. praecordatum – C. bukowskii. В микроконховой линии Quenstedtoceras прослеживается несколько меньшее число звеньев: Q. intermissum – Q. flexicostatum – Q. paucicostatum – Q. luppovi. Аналогичная последовательность эволюционных звеньев наблюдается и в Западной Европе, на основании которой была разработана детальная биостратиграфи-

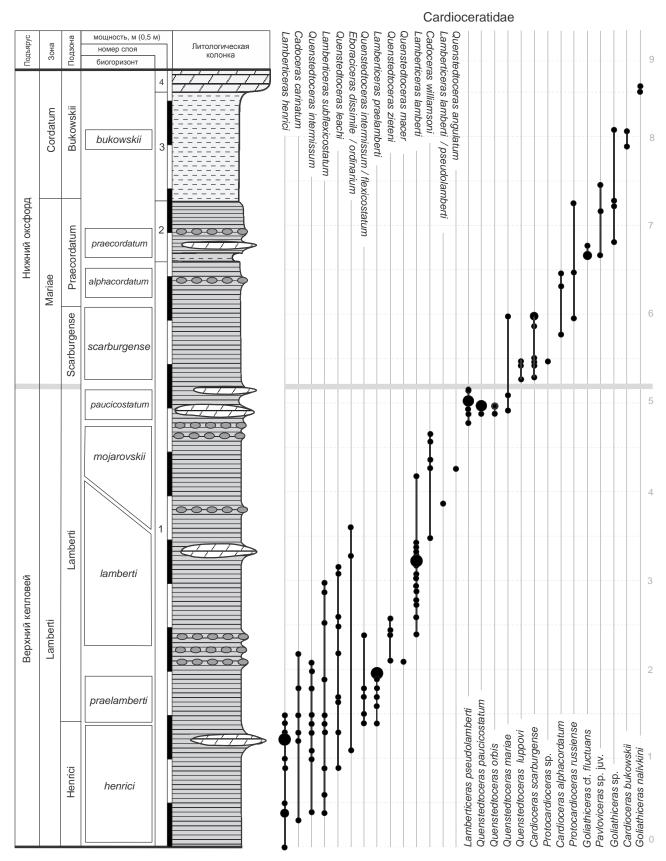


Рис. 2.2.18. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Дубки (из [Kiselev et al., 2013]).

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея

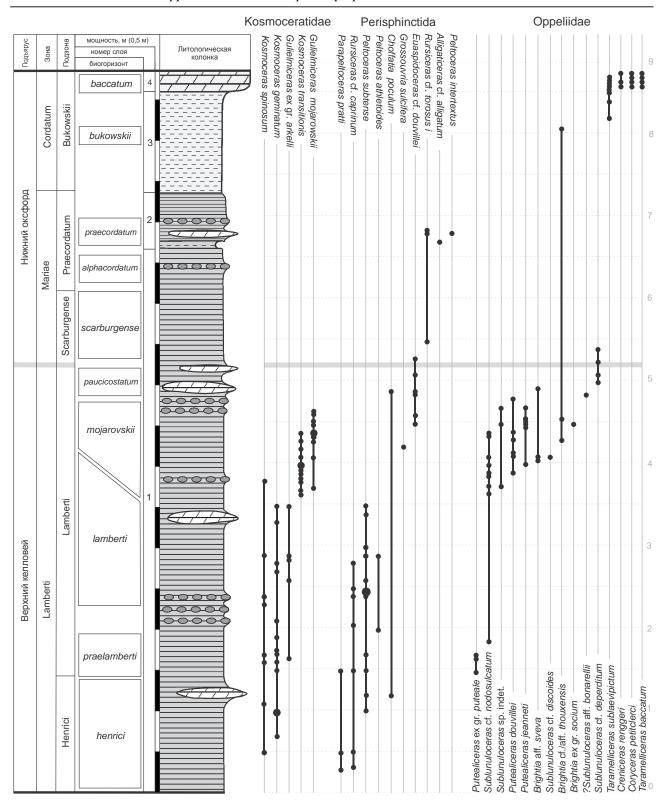


Рис. 2.2.18. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение келловея и оксфорда в разрезе Дубки (продолжение).

ческая шкала верхнего келловея Суббореальной провинции (Callomon, 1964; Marchand, 1978, 1979, 1986; Callomon, Sykes, 1980; Thierry et al., 1997 и др.).

По распространению видов-индексов в разрезе «Дубки» удается установить 6 западно-европейских биогоризонтов (рис. 2.2.18), выделенных по кардиоцератидам (henrici, praelamberti, lamberti, paucicostatum, scarburgense, alphacordatum, praecordatum, bukowskii). Их нахождение позволяет различать в разрезе и более крупные подразделения – подзоны Henrici, Praelamberti, Lamberti, Scarburgense, Praecordatum, Bukowskii и, соответственно, зоны Lamberti, Mariae и Cordatum. На основании такого детального деления, наблюдаемого в разрезе, удается очень точно определить границу келловея и оксфорда между зонами Lamberti и Mariae, биогоризонтами paucicostatum и scarburgense. Таким образом, разрез верхнего келловея и нижнего оксфорда разреза «Дубки» представляет собой почти полную последовательность подразделений зоны Lamberti и подзоны Scarburgense, принадлежащих исключительно западноевропейской шкале.

В аммонитовых комплексах зоны Lamberti не найдено начального вида филемы *Lamberticeras* (*L. messiaeni* (Marchand et Raynaud)) – вида-индекса биогоризонта – *messiaeni* – базального подразделения зоны, выделенного Маршаном в келловее Франции (Marchand, Raynaud, 1993).

Среди аммонитов нижнего оксфорда не встречены *C. redcliffense* Page et al., *C. woodhamense* Arkell и *C. praemartini* Spath – виды-индексы биогоризонтов woodhamense и praemartini, выделенных во Франции Маршаном (Fortwengler, Marchand, 1994) и биогоризонтов redcliffense и woodhamense в Англии (Page et al., 2009a,b). Интервал возможного нахождения этих видов представлен отложениями, где аммониты имеют плохую сохранность, что не позволяет в настоящее время достоверно доказать или опровергнуть присутствие соответствующих подразделений в рассматриваемом разрезе.

Помимо кардиоцератид, в разрезе детально прослежено развитие последних стадий эволюции космоцератид. Установлена стратиграфическая приуроченность одного из поздних представителей семейства — *Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii* (Nikolaeva et Rozhd.). Распространение вида очень четко фиксируется в разрезе и охватывает интервал, слабо охарактеризованный кардиоцератидами, между биогоризонтами *lamberti* и *paucicostatum*. Выделение космоцерасового биогоризонта *mojarowskii* позволяет заполнить лакуну в шкале кардиоцератидных биогоризонтов, а также обозначить предел стратиграфического распространения космоцератид на Русской платформе.

Бассейн р. Урал

Бердянка (Ханская Гора)

Разрез на р. Бердянке в районе Ханской горы (51°25' 04.28"N, 55°24' 12.41"E), между с. Беляевка и Михайловское (Соль-Илецкий район Оренбургской области) (рис. 2.7.4 [20]) хорошо известен как наиболее показательный разрез келловейского, оксфордского, кимериджского и волжского ярусов оренбургской юры (Соколов, 1908; Иловайский, Флоренский, 1941; Меледина, 1987; Месежников и др., 1989; Kiselev et al., 2013; Рогов, 2021). Келловейская и нижнеоксфордская части разреза описывалась неоднократно (Меледина, 1987; Kiselev et al., 2013), тем не менее инфразональное расчленение большей части келловея до сих пор не проводилось. Ниже дается новое, уточненное, описание этого интервала по материалам, собранным автором в 2003-2004 гг.

Разрез начинается снизу вверх следующей последовательностью слоев (рис. 2.2.19):

Слой 1. Песок мелкозернистый, алевритистый, зеленовато-бурый, в кровле тонко-косослоистый, с глинистыми буроватыми прослойками, в подошве — тонкогоризонтальнослоистый. Верхние 0,1 м слоя содержат множество окаменелостей в виде ожелезненных ядер и отпечатков раковин *Pinna* (преобладает), *Meleagrinella*, ринхонеллид (редко), ростров *Lagonibelus* cf. *okensis* (Nik.), чешуй ганоидных рыб. Видимая мощность 0,2-0,5 м.

Слой 2. Песок мелкозернистый, алевритистый, желтовато-бурый с многочисленными скоплениями ринхонеллид и двустворок, местами образующими ракушняк. Среди двустворок преобладают *Pseudomonotis, Oxytoma, Gryphaea*. Реже встречаются *Trigonia, Pholadomya, Myophorella*. По всему слою ракушняковые скопления местами плавно переходят в небольшие конкреции карбонатного песчаника. Последние вблизи кровли образуют слитный горизонт. Аммониты встречаются редко и

только вблизи подошвы (нижние 0,2 м) – Erymnoceras ex gr. coronatum (Brug.), Longaeviceras cf. praestenolobum Kiselev et Meledina, и кровли (начиная с горизонта слитных конкреций) – Erymnoceras doliforme (Roman), Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior (Brinkmann). Мощность 2 м.

- Слой 3. Песчаник мелкозернистый, местами алевролитовый, темно-бурый, карбонатный, очень крепкий. Слой изобилует гнездами ринхонеллид и двустворок. Аммониты встречаются редко и в виде ядер. Определены Kosmoceras (Zugokosmoceras) cf. grossouvrei Douville, Platylongoceras tribulatum (Kiselev), Binatisphinctes fluctuosus Buckman, Okaites comptoni rossicus (Siem.). Мощность 0,7 м.
- Слой 4. Песчаник алевритистый, светлый, желтовато-серый или белый, плотный, с многочисленными ихнофоссилиями, преобладающими в кровле. В нижних 0,3 м слоя встречаются скопления двустворок Gryphaea, Pseudomonotis, образующих банки, и одиночные Trigonia, Myophorella, Pleuromya, Pholadomya. Аммониты встречены на двух уровнях. Вблизи подошвы найден Kosmoceras (Lobokosmoceras) cf. kuklikum (Buckman). В средней части слоя аммониты встречаются наиболее часто: Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman), Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.), Lamberticeras cf. lamberti (Sowerby), Quenstedtoceras sp., Peltoceras subtense (Leck.). Мощность 0,3-0,5 м.
- Слой **5.** Алеврит песчанистый, рухляковый, буровато-светло-серый, грубо и неравномерно переслаивающийся с более светлыми серыми прослоями. Слой переполнен грифеями и разноориентированными рострами белемнитов *Cylindroteuthis* cf. *spicularis* (Phillips). Мощность 0,1-0,3 м.
- **Слой 6.** Алевролит опоковидный, светлый, серовато-желтый, непрочный, оскольчатый. Мощность 0,4 м. В слое найдено два горизонта с аммонитами: нижний (0,05-0,1 м выше подошвы) с *Cardioceras* cf. *scarburgense* var. crassa Spath; и верхний (0,25 м выше подошвы) с *Protocardioceras praemartini* (Spath).
- **Слой 7.** Алевролит опоковидный, известковистый, светлый, серовато-желтый, плотный, с горизонтом кремневых конкреций в середине слоя. Мощность 0,4-0,5 м. В слое найдено два горизонта с аммонитами: нижний (0,12 м выше подошвы) с *Cardioceras* cf. *transitorium* Spath, *Protocardioceras* cf. *normandianum* (Spath) и верхний (0,3 м выше подошвы) с *C.*cf. *alphacordatum* Spath, *C.* cf. *transitorium* Spath, *Pr.* cf. *normandianum* (Spath).
- **Слой 8.** Алевролит опоковидный, серовато-зеленоватый, рыхлый, с конкреционными скоплениями окремнелых раковин аммонитов и двустворок. Мощность 0,2 м. Аммониты: Pr. cf. praecordatum Douville, Pr. cf. normandianum (Spath).
 - Слой 9. Слой, аналогичный слою 7. Мощность 0, 4 м.
 - Слой 10. Слой, аналогичный слою 8. Мощность 0, 1 м.
- **Слой 11.** Слой, аналогичный слою 7. Аммониты: *Pr.* cf. *praecordatum douvillei* Maire. Мощность 0. 35 м.
- **Слой 12.** Алевролит буровато-серый, кремнистый, массивный, образующий в разрезе четко выраженный уступ. Мощность 0,6-0,7 м.

Выше идет ритмичная пачка окремнелых алеврито-песчанистых пород мощностью 2,5 м без аммонитов, выше которых залегают слои среднего оксфорда с последовательностью аммонитов, описанной в работе Месежникова и др. (1989).

Разрез представлен преимущественно мелководными осадками, в которых наблюдаются следы неоднократных перерывов. Базальный слой лишен аммонитов, однако присутствие ростров *Lagonibelus* cf. *okensis* позволяет предполагать его принадлежность к зоне Jason.

Вышележащая пачка песков с ракушняковыми гнездами содержит последовательность аммонитовых комплексов, среди которых встречены индексы западно-европейских биогоризонтов posterior и grossouvrei подзоны Grossouvrei зоны Coronatum. Основание песчанисто-ракушняковой толщи, вероятно, принадлежит к подзоне Obductum, которая устанавливается не по виду-индексу, который не найден в разрезе, а по сопутствующим видам аммонитового комплекса: Erymnoceras ex gr. coronatum и Longaeviceras cf. praestenolobum, характеризующим основание зоны Coronatum (Киселев, Меледина, 2004; Киселев, 2006). Таким образом, зона Coronatum в разрезе представлена в полном объеме подзон стандартной шкалы.

Верхний келловей с перерывом залегает на песчанистой плите зоны Coronatum. В его основании найдена форма, близкая к *Kosmoceras kuklikum* – виду, характерному для подзоны Spinosum зо-

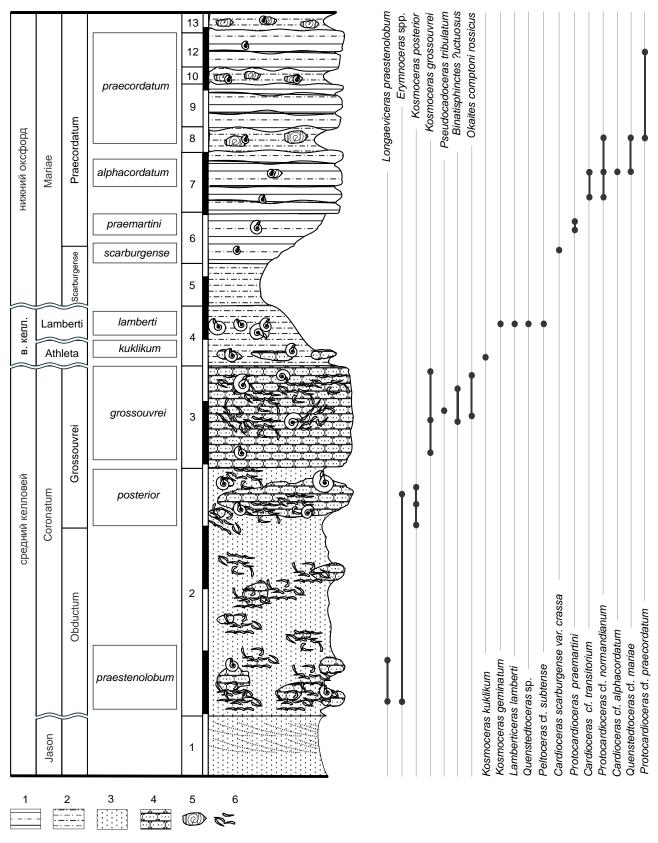


Рис. 2.2.19. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Ханская Гора (Беляевка). Литологические обозначения: 1 – алевролит опоковидный; 2 – алеврит; 3 – песок; 4 – песчаник; 5 – конкреции кремня; 6 – ракушняк. Цена деления линейки мощности 0,5 м.

ны Athleta. Таким образом, объем перерыва включает большую часть зоны Athleta, в интервале подзон Phaeinum и Proniae.

Верхняя часть слоя 4 принадлежит зоне Lamberti, которая литологически не отличается от зоны Athleta. Вышележащие слои оксфордского яруса сильно окремнены, что характеризует самостоятельный этап осадконакопления, отличный от келловейского. Слой 5 отвечает начальному этапу образования этой толщи и в подошве содержит признаки конденсации (обилие прикрепленного бентоса, скопление белемнитов). Отсутствие аммонитов не позволяет достоверно определить возраст этого слоя, однако ряд признаков (положение в разрезе, обилие среди белемнитов длинноростровых *Cylindroteuthis*)) позволяет предполагать принадлежность слоя к низам подзоны Scarburgense.

Слои 6-11 содержат аммониты зоны Mariae. Аммонитовые комплексы состоят исключительно из кардиоцератид (*C.* (*Scarburgiceras*) и *Protocardioceras*), т.е. являются сугубо бореальными. Они образуют детальную последовательность, сравнимую с таковой в стратотипическом разрезе Warboys (Англия), описанную в работе Спэта (Spath, 1939) и частично подтвержденную в разрезах Франции (Fortwengler, Marchand, 1994). Эта последовательность представлена *Cardioceras* cf. *scarburgense* var. *crassa* – *Protocardioceras praemartini* – *C.* cf. *transitorium* (как акме-уровень в низах слоя 7) – *C.* cf. *alphacordatum* – *Pr.* cf. *praecordatum* – *Pr.* cf. *praecordatum douvillei*. Смена этих видов позволяет установить в разрезе западно-европейские биогоризонты *scarburgense*, *praemartini*, *alphacordatum*, *praecordatum*, выделенные во Франции, часть из которых установлена и в других разрезах Европейской России. Обособленными интервалами распространения характеризуются *C.* cf. *transitorium* и *Pr.* cf. *praecordatum douvillei*, что делает возможным потенциальное выделение новых биогоризонтов основной последовательности (по кардиоцератидам).

Сухая Песчанка

Более низкие горизонты келловея обнажаются в разрезе суходола Сухая Песчанка, расположенном в 2 км выше устья от пос. Братский (Илекский район Оренбургской области) (рис. 2.7.4 [19]). Палеонтологическая характеристика разреза в различных описаниях (Соколов, 1906; Иловайский, Флоренский, 1941; Меледина, 1987) неравномерная, поскольку весь набор отмеченных в работах келловейских аммонитов происходит из одного единственного уровня – конкреционного горизонта (слой С – у Иловайского и Флоренского; слой 2 – у Мелединой; рис. 3 в [Киселев, Меледина, 2004]). Из слоя С приведены Kosmoceras jason (Rein.), K. jason var. subobductum Ilov. et Flor. (найден в осыпи), K. jason var. aenigmatica Ilov. et Flor., K. gulielmii (Sow.), K. gulielmii f. A, K. gulielmii f. B, K. cf. castor Rein., Erymnoceras coronatum (Brug.) (найден в осыпи), Cadoceras tscheffkini (Orb.) (условное определение [с. 172], найден в осыпи), С. stenolobum (Keys.) (найден в осыпи). С.В. Мелединой определены 3 вида аммонитов, взятые in situ из слоя 2: Kosmoceras jason (Rein.), K. gulielmii (Sow.), Rondiceras tcheffkini (Orb.).

Д.И. Иловайский и К.П. Флоренский отнесли слой С к среднему келловею. С.В. Меледина писала о вероятном присутствии на Сухой Песчанке обеих зон среднего келловея – и Jason, и Coronatum, возможно в конденсированном виде, поскольку был определен зональный вид-индекс первой из них, а также был найден, хотя и не in situ, вид *Erymnoceras coronatum* (Brug.) – индекс верхней зоны среднего келловея.

Подчеркнем, что Д.И. Иловайский и К.П. Флоренский отмечали большое морфологическое своеобразие *Kosmoceras* и вида *Cadoceras tscheffkini*. Изучение коллекций, собранных в разрезе С.В. Мелединой, позволило переопределить некоторые экземпляры и уточнить систематическое положение оригиналов из работы Иловайского и Флоренского (Киселев, Меледина, 2004).

Присутствие в комплексе видов Kosmoceras obductum (Buckm.), Gulielmiceras cf. complanatum (Tint.) и специфических кардиоцератид, прежде определявшихся как Cadoceras tscheffkini, а теперь отнесенных к роду Longaeviceras, позволяет сделать вывод о том, что в разрезе Сухая Песчанка может быть установлена зона Coronatum, а именно ее нижняя подзона Obductum. Также допускалось, что выше, с размывом, залегает верхний келловейский подъярус – зона Athletha, подзона Proniae с подзональным видом-индексом (Киселев, Меледина, 2004, табл. I, фиг. 12, 13).

Новые результаты были получены в результате изучения автором в 2008 г. разреза в нижней части оврага Сухая Песчанка ($51^{\circ}15'$ 02.34"N, $54^{\circ}13'$ 33.44"E).

После расчистки выявлена следующая последовательность слоев (снизу вверх) (рис. 2.2.20):

- Слой 1. Песок мелкозернистый, глинистый, охристо-серый, с прослойками серой глины (мощностью 0,5-0,1 см) и примазками и корочками пиролюзита. В слое изредка встречаются конкреции мергелистого, лимонитизированного песчаника, желтовато-серого, неплотного. Конкреции переполнены раковинами ринхоннелид и ядрами моллюсков. Аммониты представлены видовым комплексом биогоризонта medea medea: Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call., K.(Kosmoceras) nodosum Call., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev). Мощность 0,3 м.
- **Слой 2.** Песок мелкозернистый, местами глинистый, охристо-бурый, рыхлый, неслоистый. Из фоссилий найдены лишь грифеи (встречаются часто). Мощность 0,5 м.
- Слой 3. Песок мелкозернистый, глинистый, охристо-серый, с прослойками серой глины (мощностью 0,5-0,1 см) и примазками и корочками пиролюзита. В слое изредка встречаются конкреции песчаника мергелистого, лимонитизированного, желтовато-серого, слабо сцементированного. Конкреции переполнены раковинами ринхоннелид и ядрами моллюсков. Аммониты представлены видовым комплексом биогоризонта medea magnum: Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum Kiselev, Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmii (Sow.), G. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev). Мощность 0,3 м.
- Слой 4. Песок мелкозернистый, рыжевато-бурый, рыхлый, неслоистый. В кровле располагается горизонт рыхлого, детритовидного ракушняка, плавно переходящего в нижележащую породу. Горизонт представлен мелкими двустворками, грифеями и ринхоннелидами. Местами ракушняк фосфатизирован и образует уплотненные, но еще рыхлые участки буровато-серого песчаника. Здесь же найдены небольшие (0,3 м) конкреции песчанистого мергеля, желтовато-серого или охристого, с аммонитами и другой фауной. Они образуют два соприкасающихся горизонта с аммонитами подзоны Obductum: Kosmoceras (Gulielmites) obductum obductum (Buckm.), K. (Kosmoceras) aff. tschernischevi Nikitin, G. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev)/castor (Rein.), Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina (табл. 63, фиг. 1, 2). Мощность 0,5 м.
- Слой 5. Песок мелкозернистый, охристо-серый, рыхлый, неслоистый. В слое часто встречаются раковины грифей. Аммониты представлены рыхлыми, песчанистыми ядрами *Erymnoceras* cf. *coronatum* (Brug.), *Rollierites* sp. В середине слоя отмечен горизонт скопления белемнитов *Lagonibelus beaumonti* (Orb.), *L. okensis* (Nikitin), *Pachyteuthis* sp. Мощность 0,5-0,7 м.
- Слой 6. Песок мелкозернистый, охристо-серый, рыхлый, неслоистый, с переотложенными конкрециями фосфатизированного песчаника. Конкреции представлены двумя типами: а) конкреции со слоистой, «строматолитовой» структурой и б) неслоистые конкреции. Все они несут следы окатанности, но часто имеют и остроугольную форму. В конкрециях найдены аммониты *Quenstedtoceras* cf. *leachi* (Sow.). Мощность 0,3 м.
- Слой 7. Песок мелкозернистый, рыжевато-охристый, местами рыжий, с серыми примазками глины, рыхлый, неслоистый. В подошве наблюдается выраженный горизонт ожелезнения с частыми грифеями и рострами белемнитов. В слое часто встречаются округлые, картофелевидные или горохофидные конкреции фосфатизированного песчаника, темно-бурого, с серыми ядрами ихнофоссилий. Ближе к кровле число конкреций увеличивается и они переполняют породу. В них найдены аммониты *Perisphinctes* spp. Мощность 0,5-1 м.
- Слой 8. Песчаник фосфатизированный, слоистый, биогермовый, со строматолитовой структурой, черный или темно-буровато-серый. Нижняя часть слоя (0,3 м) горизонтально-слоистая; верхняя состоит из строматолитовых колонн высотой до 0,5 м. Нередко две-три колонны сливаются, но чаще разделены промежутками около 10-20 см. В кровле колонны покрыты коркой фосфорита темносерого. В середине слоя расположен интервал с горизонтально ориентированными ядрами аммонитов Cardioceras cf. excavatum (Sow.), Subvertebriceras densiplicatum (Boden), Perisphinctes spp., Kranaosphinctes sp. и белемнитов. Мощность 0,7-1 м.

Выше располагаются глауконитовые пески кимериджа.

В результате переизучения разреза было выяснено, что келловей здесь представлен только среднекелловейским подъярусом, в объеме двух зон – Jason и Coronatum (как предполагала Меледина). Тем не менее строение разреза существенно отличается от ранее описанных в литературе. В основании среднего келловея впервые установлена подзона Medea, которая присутствует в полном

Таблица 2.2.5. Определение аммонитов из келловея разреза Сухая Песчанка в работах различных авторов.

Иловайский, Флоренский, 1941	Меледина, 1987	Киселев, Меледина, 2004					
Kosmoceras jason (Rein.) (табл.	Kosmoceras (Gulielmites) jason	Kosmoceras obductum obductum					
XXVIII, фиг. 54)	(Rein.)	(Buckm.)					
K. jason var. subobductum Ilov. et		Kosmoceras obductum obductum					
Flor. (табл. XXVIII, фиг. 55, 55a)		(Buckm.)					
K. jason var. aenigmatica Ilov. et		Kosmoceras obductum obductum					
Flor. (табл. XXVIII, фиг. 56, 56a)		(Buckm.)					
V aulialmii (Sayı)	K. (Gulielmiceras) gulielmii	Gulielmiceras cf. complanatum					
K. gulielmii (Sow.)	(Sow.)	(Tint.)					
V aulialmii f A		Gulielmiceras cf. complanatum					
K. gulielmii f. A		(Tint.)					
V aulialmii f D		Gulielmiceras cf. complanatum					
K. gulielmii f. B		(Tint.)					
Cadacaras tsahaffkini (Orb.)	Pandiagras tech officini (Orb.)	Longaeviceras praestenolobum					
Cadoceras tscheffkini (Orb.)	Rondiceras tscheffkini (Orb.).	Kiselev et Meledina					

инфразональном объеме (биогоризонты medea medea и medea magnum). Подзона Jason не установлена.

Зона Coronatum, как ранее предполагалось (Киселев, Меледина, 2004), представлена только подзоной Obductum. В базальной части этой подзоны (верхи слоя 4) найдены конкреции с аммонитами, полностью соответствующими по сохранности и таксономической принадлежности аммонитам из слоя С в работе Иловайского и Флоренского (1941) и слоя 2 — Мелединой (1987). Макроконховые космоцератиды относятся в основном к раннему подвиду Kosmoceras obductum obductum (Вискт.), во многом напоминающему поздних К. jason jason, вследствие чего при небольшой выборке этого вида вероятность неправильной диагностики вида и биостратона возрастает (что объясняет определение этим видом космоцератид Иловайским и Флоренским). В этом же горизонте най-

Таблица 2.2.6. Схема биостратиграфического расчленения келловея и нижнего оксфорда в разрезах бассейна р. Урал (Оренбургская обл.) в единицах биостратиграфической шкалы Европейской России.

				Биогоризонт шкалы Ев	вропейской России	Ханская Гора				
Подъярус	Зона,	подзона	ИУ	основная шкала	шкала					
йд	4)		о4	Car. praecordatum						
Нижний оксфорд	Mariae	Praecordatum	о3	Car. alphacordatum						
	Ma		o2	Pr. praemartini			\square			
T O		Scarburgense	ol	Car. scarburgense						
Bepx.	Lamberti	Lamberti	c33	Lam. lamberti		\sim				
келл.	Athleta	Kuklikum	c30	Kos. kuklikum		$\sim\sim$				
		Grossouvrei	c26	Kos. grossouvrei						
/F /Z	Corona-	Grossouvier	c25	Kos. posterior						
Средний	tum	Obductum	c23	Kos. obductum	L. praestenolobum					
/ред елл	п	Jason				?	?			
C R	Jason	Medea	c20	Kos. medea magnum						
	, ,	1,10deu	c19	Kos. medea medea						

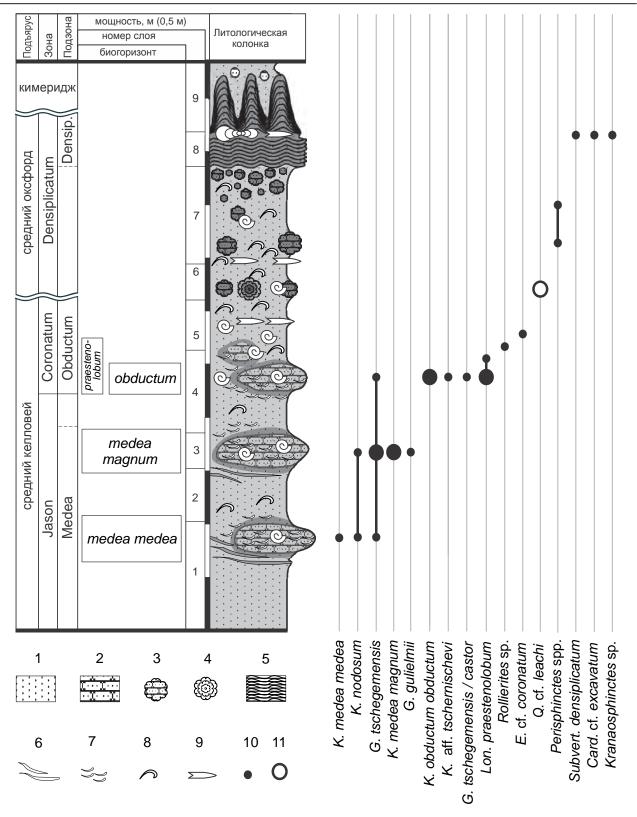


Рис. 2.2.20. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Сухая Песчанка. Литологические обозначения: 1 – песок; 2 – песчаник; 3 – окатанные конкреции песчаника фосфатизированного; 4 – конкреции песчаника фосфатизированного со строматолитовой структурой; 5 – песчаник фосфатизированный со строматолитовой структурой; 6 – глинистые прослойки; 7 – ракушняк; 8 – рассеянные грифеи; 9 – сконденсированные белемниты; 10 – находки не переотложенных аммонитов; 11 – находки аммонитов из горизонтов конденсации.

ден Longaeviceras praestenolobum, также характеризующий базальную часть подзоны Obductum. Эти данные позволяют установить в разрезе биогоризонт obductum obductum основной шкалы и эквивалентный ему альтернативный биогоризонт praestenolobum.

В перекрывающих слоях аммониты верхнего келловея найдены только в конденсированных конкрециях вместе со среднеоксфордскими аммонитами. Литологически слой 6 отделяется с трудом от слоя 5 среднего келловея, однако присутствие горизонта конденсации и смена типов конкреций (в том числе появление конкреций строматолитового типа, по [Маленкина, 2014]) свидетельствуют о признаках существенном перерыва в данном интервале. Возможно, в других разрезах Сухой Песчанки сохранились линзы верхнего келловея, но в описанном разрезе они, несомненно, размыты.

В бассейне р. Урал келловей достоверно представлен в разрезах только средним подъярусом в почти в полном объеме (75% от инфразонального объема шкалы Русской платформы) и сильно сокращенным верхним подъярусом (22%). Базальный нижний оксфорд (зона Mariae) в разрезе Бердянка характеризуется наиболее полным строением в пределах Русской платформы (таб. 2.2.6), что по-

Северный Кавказ

Долина р. Белой (Даховская)

зволяет его рассматривать как опорный разрез нижнего оксфорда.

В бассейне р. Белой (западная часть Северного Кавказа) келловейские отложения расположены преимущественно в средней части долины, между пос. Каменномостский и д. Гузерипль. Их распространение описано в работах В.В. Белоусова (Белоусов, Трошихин, 1937), В.Н. Робинсон (1937), а также И. Никшича (1915) и Т.А. Ломинадзе (1982), где приведена палеонтологическая характеристика отложений.

И. Никшич устанавливает в келловее три зоны — Peltoceras athleta (аммониты не указаны), Stephanoceras coronatum (дано 11 определений видов аммонитов) и Macrocephalites macrocephalus (9 видов аммонитов), относящиеся соответственно к верхнему, среднему и нижнему подъярусам. На основании изучения аммонитовых комплексов автором был сделан вывод о большом сходстве аммонитовой фауны келловея рассматриваемого района с таковой центральной части Европейской России.

Т.А. Ломинадзе приводит более подробное описание разреза южнее пос. Каменномостский. Им выделяется 6 слоев и для трех из них приводится перечень видов аммонитов. Отложения содержат как раннекелловейские (слой 2-4 вида) и среднекелловейские (слой 6- более 8 видов), так и позднекелловейские (слой 4-4 вида), однако доказывается, что нижний келловей в разрезе отсутствует, поскольку раннекелловейские окаменелости являются сконденсированными в основании среднего келловея. Вышележащие отложения губково-водорослевых известняков (слои 5, 6) отнесены к нижнему оксфорду, однако аммониты из них не указаны.

Изучение этого разреза автором данной работы (в 2004 г.) позволило обнаружить смену аммонитовых ассоциаций вблизи келловей-оксфордской границы. Среди аммонитов, типичных для Субсредиземноморской провинции, преобладающих в таксоценозе, были найдены бореальные таксоны, в том числе и индексы биогоризонтов европейской стандартной шкалы (lamberti, paucicostatum, scarburgense), что позволило точно установить подошву оксфорда в разрезе (Kiselev et al., 2013).

Ниже приведено описание верхнекелловейской и нижнеоксфордской части разрезов келловея, изученных в нескольких обнажениях вдоль дороги, проходящей западнее р. Белой от пос. Каменно-мостский и д. Даховская до плато Лагонаки. На большем протяжении вдоль дороги от пос. Каменно-мостский большая часть келловея покрыта осыпью. Обнажен только верхний келловей и нижний оксфорд (рис. 2.2.21) (снизу вверх):

Слой 1. Алеврит глинистый, темный, серовато-бурый, плотный, ближе к кровле почти алевролит. Порода насыщена крупными железистыми оолитами, которые местами образуют большую часть объема породы. Вблизи кровли проходят два горизонта (0,01-0,02 и 0,15 м ниже кровли) мелких фосфоритовых конкреций, часто образующихся по ядрам двустворок и аммонитов. В фосфоритах найдены следующие аммониты: в нижнем горизонте *Choffatia* cf. *poculum* (Bean); в верхнем —

Kosmoceras (Kosmoceras) cf. mrazeci Simionescu, Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii (Nik. et Rozhd.), Lamberticeras cf. lamberti (Sow.), Quenstedtoceras flexicostatum (Phill.), Sowerbiceras sp. Видимая мошность 0.5 м.

Слой 2. Известняк светлый, желтовато-серый, с многочисленными неправильной формы зернами лимонита, часто переполняющими породу. Порода неравномерно сцементированная, местами листоватая. В слое часто встречаются обломки стеблей пентакриноидных морских лилий, а также крупные раковины плеуротомариид. Аммониты: Kosmoceras (Kosmoceras) cf. mrazeci Simionescu (табл. 92, фиг. 4; табл. 93, фиг. 1-3, 6), Lamberticeras pseudolamberti (Sintzow) (табл. 93, фиг. 9, 10), Quenstedtoceras paucicostatum (Lange) (табл. 93, фиг. 12,13,15), Choffatia cf. poculum (Bean), Orionoides sp., Alligaticeras cf. pseudograciosus Arkell (табл. 91, фиг. 7), Peltoceras constanti (Orb.) (табл. 92, фиг. 9), Peltoceras hoplophorus (Buckm.) (табл. 91, фиг. 4; табл. 92, фиг. 8; табл. 93, фиг. 16-18), Parapeltoceras borissjaki (Amanniasov) (табл. 91, фиг. 3), Euaspidoceras cf. subbabeanum (Sintzow), Paraspidoceras interninodatum Zeiss (табл. 92, фиг. 10), Putealiceras cf. schumacheri (Noetling) (табл.

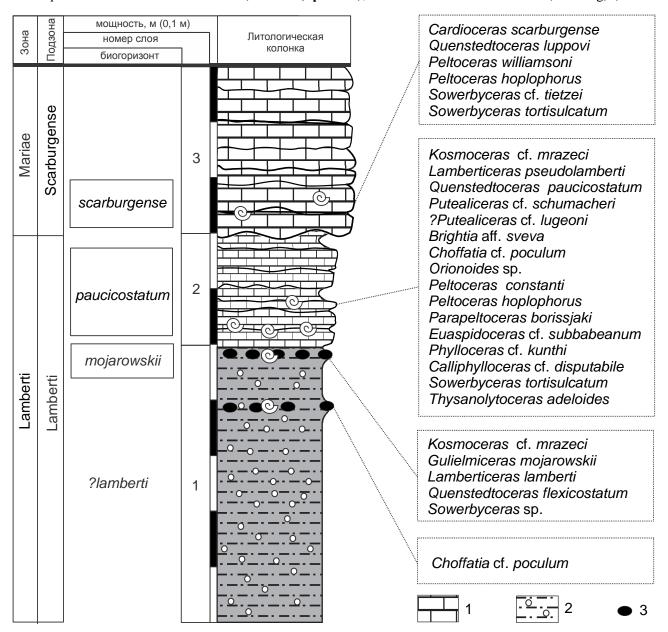


Рис. 2.2.21. Распределение аммонитов и биостратиграфическое расчленение в келловее и оксфорде разреза Даховская. Литологические обозначения: 1 – известняк; 2 – алеврит оолитовый; 3 – конкреции алевролита фосфатизированного (из [Kiselev et al., 2013]).

92, фиг. 1-3), ?Putealiceras cf. lugeoni (Tsytovitch), Brightia (Brightia) aff. sveva (Bonar.), Phylloceras cf. kunthi Neum. (табл. 92, фиг. 7), Lissoceras erato (Orb.), Calliphylloceras cf. disputabile Zitt. (табл. 92, фиг. 6), Sowerbyceras tortisulcatum Orb. (табл. 92, фиг. 5), Thysanolytoceras adeloides Kudern. Мощность 0,2 м.

Слой 3. Известняк светлый, желтовато-серый или бледно-желтый, крепкий, часто переполненный остатками губок, одиночных кораллов, серпулид, теребратулид и морских ежей. Аммониты встречаются редко и представлены ядрами, среди них определены *Cardioceras scarburgense* (Young et Bird) (табл. 93, фиг. 11), *Quenstedtoceras luppovi* (Aman.) (табл. 93, фиг. 14), *Peltoceras williamsoni* (Phillips) (табл. 91, фиг. 5,6), *P. hoplophorus* (Buckm.), *Sowerbyceras* cf. *tietzei* (Till), *Sowerbyceras tortisulcatum* (Orb.). Мощность 0,3-0,4 м.

Выше расположена многометровая пачка ритмически чередующихся губково-водорослевых известняков и алевритов, в которых аммонитов не найдено.

Келловейские отложения долины р. Белой охарактеризованы аммонитами, среди которых есть представители как тетических (оппелииды, перисфинктоидеи, филло- и литоцератиды), так бореальных и суббореальных семейств аммонитов – космоцератид и кардиоцератид. Среди последних найдены виды-индексы западно-европейских зон, подзон и биогоризонтов пограничных подразделений келловея и оксфорда. По присутствию в слое 1 *Gulielmiceras mojarowskii* и в слое 2 *Quenstedtoceras paucicostatum* установлены два самых верхних биогоризонта зоны Lamberti – *mojarowskii* и *paucicostatum*. В слое 3 по *Cardioceras scarburgense* устанавливается самый нижний биостратон оксфордского яруса – биогоризонт *scarburgense*. Таким образом, несмотря на существенные литологические изменения вблизи кровли келловея, в разрезе не наблюдается биостратиграфически выраженного перерыва на границе келловея-оксфорда.

Своеобразную сторону пограничных келловей-оксфордских аммонитовых комплексов составляет присутствие самых поздних космоцератид в биогоризонте *paucicostatum*. Это достаточно необычно, поскольку в этом биостратоне, за пределами рассматриваемой территории (во Франции, Англии и Европейской России), космоцератиды до сих пор не найдены. Их идентификация условна и не исключено, что они могут принадлежать новому виду.

2.2.3. Диагностика аммонитов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда

В разрезах келловея и нижнего оксфорда Европейской России наблюдается большое разнообразие аммонитов, относящихся к семи семействам: Kosmoceratidae Haug, Cardioceratidae Siemiradzki, Pseudoperisphinctidae Schindewolf, Perisphinctidae Steinmann, Aspidoceratidae Zittel, Oppeliidae Bonarelli и Pachyceratidae Buckman. Основное значение для корреляции в пределах Арктической и Бореально-Атлантической областей имеют бореальные семейства – космоцератиды и кардиоцератиды, отличающиеся наибольшим суммарным разнообразием. Остальные семейства, в основном тетического происхождения, используются для корреляции с разрезами Субсредиземноморской провинции и других биохорем Тетической надобласти.

Ниже рассмотрена диагностика аммонитов, в основном среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда (по Kiselev, Rogov, 2018). Наиболее полная последовательность аммонитов для этого интервала зафиксирована в разрезах у г. Михайлов (Михайловцемент І-ІІ, Михайлов-Змеинка, Михайлов-Горенка), Елатьма, Алпатьево, Макарьев, Дубки, поэтому они приняты как основа для стратиграфического расчленения. Остальные разрезы имеют вспомогательное значение для уточнения таксономического состава отдельных аммонитовых комплексов и границ биостратонов.

Kosmoceratidae

Космоцератиды — основная группадля подразделения келловея на уровне зон, подзон и биогоризонтов в пределах Бореально-Атлантической области. Для расчленения среднего-верхнего келловея используется преимущественно макроконховая филолиния Kosmoceras с изящным морфотипом, представленная последовательностью подродов K. (Gulielmites) — Gulielmites0 — Gulielmites1 — Gulielmites3 — Gulielmites4 — Gulielmites6 — Gulielmites7 — Gulielmites8 — Gulielmites9 — Gulie

лена в разрезах Англии и Франции (Buckman, 1918-1930; Brinkmann, 1929a, b; Callomon, 1955; Tintant, 1963; Tintant, Thierry, 1967; Elmi, 1967; Cariou, 1967, 1969). На ее основе для среднего и верхнего келловея разработаны зональная и инфразональная шкалы (Callomon, 1955; 1964; 1968). Позднее пригодность этой шкалы в общих чертах была подтверждена для Европейской России (Меледина, 1987) и Мангышлака (Репин, Рашван, 1996) и дополнена на инфразональном уровне (Киселев, 2001; Киселев, Меледина, 2004; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018).

Нижняя часть этой последовательности лучше развита в разрезах Макарьев, Черменино, Елатьма, Алпатьево. Верхняя ее часть в полном виде содержится только в разрезах у г. Михайлов (таб. 2.2.7). Наиболее полная последовательность космоцерасовых биогоризонтов наблюдается в разрезе Михайловцемент І. В остальных разрезах нижняя часть содержит пропуски. Мощности биогоризонтов различаются как по причине фациальных изменений, так и из-за неодинаковой изученности разрезов. Инфразональная шкала келловея михайловских разрезов позволяет надежно и в полном объеме установить стандартные зоны и подзоны среднего и верхнего келловея бореальной шкалы.

Относительная мощность космоцерасовых подзон в разрезе Михайловцемент I во многом близка к мощности тех же самых зон в формации Oxford Clay стратотипического разреза Питерборо (Callomon, 1968, tab. 15): максимальная мощность характерна для подзоны Proniae, минимальная – для подзоны Obductum. В разрезе Михайловцемент I эта тенденция проявляется более отчетливо, но в целом корреляция мощностей одних и тех же подзон в обоих разрезах весьма высокая и составляет 0,93. Столь близкое соотношение мощностей в столь удаленных разрезах неслучайно и, вероятно, отражает реальные закономерности, либо связанные с продолжительностью существования видов или отражающие единство процессов седиментации глинистых толщ в среднем-позднем келловее, которые привели к формированию формаций Oxford Clay (Англия), Ornatenton (Германия) и великодворской свиты (Рязанская обл.). Абсолютная мощность подзон в формации Oxford Clay в целом выше, чем в разрезе Михайловцемент I, что, вероятно, указывает на более высокие темпы накопления осадков во время ее формирования.

Несмотря на то что последовательность космоцерасов хорошо изучена в различных регионах Бореально-Атлантической области (Англия, Германия, Франция, Польша, Европейская Россия, Мангышлак), верхняя ее часть, соответствующая видам K. (L.) rowlstonense - K. (L.) substitute kullikum - K.

Вид K. (L.) rowlstonense (Young et Bird) в разрезах Михайлова располагается в верхней части подзоны Proniae и ассоциирован с последними видами рода Funiferites. В Англии биозона K. rowlstonense включает «upper part of the Proniae Subzone or the lower part of the Spinosum Subzone» (Callomon, Wright, 1989, р. 832). В работе Калломона и Райта нет точного указания на диапазон распространения вида по отношению к подзонам Proniae и "Spinosum", что может быть связано с особенностью строения разрезов и частым присутствием конденсированных слоев в важнейших разрезах зоны Athleta Англии (в составе формаций Hackness Rock и Oxford Clay). В частности, стратотипы подзон Proniae и "Spinosum" в Calvert и Woodham, а также разрезы Hackness Rock, содержат перерывы в нижней (Calvert, разрезы Hackness Rock), средней (разрезы Hackness Rock) и верхней части зоны Athleta (Woodham) (Arkell, 1939; Callomon, 1968; Callomon, Wright, 1989; Cox, 1988). Судя по всему, существование многочисленных перерывов затрудняет установление последовательности смены видов космоцератид в подзонах Proniae и "Spinosum". Тем не менее отмечается (Callomon, Wright, 1989, p. 832), что в стратотипе подзоны Spinosum (Woodham, Lower Spinosum Clay, bed Е [по Arkell, 1939]) К. rowlstonense неизвестен. В этих слоях указывается более молодой вид К. (L.) kuklikum (Buckman). Это свидетельствует о том, что биогоризонт rowlstonense должен располагаться в подзоне Proniae.

По данным из разрезов у г. Михайлов и д. Пески нами установлено, что характерная аммонитовая фауна подзоны "Spinosum" появляется непосредственно выше *К. rowlstonense*. Основанием для включения биогоризонта *rowlstonense* в подзону Proniae служит совместная встречаемость *К. rowlstonense* с рядом важнейших реперных видов подзоны Proniae, в частности *Funiferites patruus*, а также ряда оппелиид.

К. (*L.*) kuklikum (Buckman) в разрезах Михайлова (табл. 74, фиг. 4), как и в других разрезах Рязанской области и за ее пределами (табл. 94, фиг. 5; табл. 95, фиг. 1), встречается в слоях, распола-

гающихся между подзоной Proniae и зоной Lamberti. Этот интервал эквивалентен Lower Spinosum Clay Англии и содержит аналогичный комплекс аммонитов, поэтому отнесен нами к подзоне Kuklikum (предложена вместо "Spinosum" в Kiselev, Rogov, 2018). Диагностика этого вида и его систематическое положение понимаются неоднозначно разными специалистами, поэтому нуждаются в уточнении. Согласно одной точке зрения (Callomon, Wright, 1989, p. 832), этот вид наиболее близок К. rowlstonense и соответственно должен принадлежать той же группе (Lobokosmoceras в данной работе). Согласно другому подходу (Page, 1991, р. 127), этот вид принадлежит к Kosmoceras с груборебристым морфотипом, т.е. к Kosmoceras s. str. В этой работе отмечается, что «The internal whorls of K. kuklikum are strongly reminiscent to K. spinosum in the narrow sense» (ibid.). Данная точка зрения представляется ошибочной. На голотипе вида (Buckman, 1926, f. DCXXVIa) хорошо видно, что на всех стадиях морфогенеза раковина покрыта плотной и изящной ребристостью, что очень близко К. rowlstonense (табл. 74, фиг. 3, 7; табл. 94, фиг. 1-3) и совсем не свойственно К. spinosum (табл. 75, фиг. 1, 2). Таким образом, этот вид следует рассматривать как близкий и преемственный K. (L.) rowlstonense. Их последовательная смена в разрезах позволяет выделять биогоризонты rowlstonense и kuklikum, которые должны относиться к основной инфразональной последовательности верхнего келловея (см. разд. 2.7).

Терминальное звено филолинии *Lobokosmoceras* относится к виду *К. geminatum* (Buckman). Он отличается от предкового *К. kuklikum* в основном на последних оборотах сглаженным морфотипом, что, вероятно, обусловлено тахигенезом. Этот вид характерен для нижней части зоны Lamberti, биогоризонтов *henrici*, *praelamberti* и *lamberti*, Северо-Западной Европы (Англия) и центра Европейской части России (табл. 94, фиг. 4; табл. 95, фиг. 2, 3).

Другая группа макроконховых космоцерасов, характеризующаяся груборебристым морфотипом – Kosmoceras s. str., включает виды филемы K. (K.) nodosum – K. (K.) baylei – K. (K.) tschernichevi – K. (K.) pollucinum – K. (K.) bigoti – K. (K.) fibuliferum – K. (K.) gemmatum – K. (K.) rotundum – K. (K.) tschernichevi – K. (K.) tschernichev – K. (

Верхняя часть этой последовательности имеет особое значение. Распространение *К.* (*К.*) *pollucinum* в разрезе Михайловцемент I почти не отличается от других разрезов, где смена космоцератид изучена наиболее детально. В английском стратотипическом разрезе Питерборо биозона данного вида включает интервал +200-800 см от подошвы формации Oxford Clay (Brinkmann, 1929b, tab. 8, 126), что отвечает подзонам Obductum (136-560 см) и Grossouvrei (+561-1093 см) (по Callomon,

Таблица 2.2.7. Положение космоцерасовых биогоризонтов в разрезах у г. Михайлов. М – мощность биогоризонта, м (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

	Разрезы											
Биогоризонты	Михайловцемен	Михайловцемен	тΙΙ	Михайлов-Горенка								
	Слой (интервал)	M	Слой (интервал)	M	Слой (интервал)	М						
K. obductum [b]	слой 5	0,2	слой 3	0,5	-							
K. crassum [b]	слой 6	0,3	-		-							
K. posterior [b]	слой 7а (+0-0,75 м)	0,75	слой 4 (+0-0,3 м)	0,3	слой 9	0,23						
K. grossouvrei [b]	слой 7b (+0,75-1,8 м)	1,05	слой 4 (+0-0,8 м)	0,8	слой 10 (+0,6-0,8 м)	0,2						
K. phaeinum [b]	слой 7с (+1,8-4 м)	2,2	слой 4 (+?- 4 м)	?	слой 10 (+0,8-1,8 м)	1						
K. proniae [b]	слой 7 (+4-8,3 м) - слой 8 (+0-2 м)	4,5	слой 4 (вероятно +4-7,5 м)	3,5	слой 10 (+3-4,7 м)	1,7						
K. rowlstonense [b]	слой 8 (+2-3 м)	1	слой 5а	0,2	слой 10 (+4,7-5 м)	0,3						
K. kuklikum [b]	слой 9	1,3	вероятно слой 5b/c	0,8	слой 11 (+0,4-1,3м)	0,9						
K. geminatum [a]	слой 10,11	1	слой 5c,d	0,3	слой 11 (+1,3-2,4м)	1,1						

1964, 1968). Единственное изображение экземпляра этого вида из разреза Питерборо (Tintant, 1963, pl. XLIII, f. 1) происходит из уровня 540 см, что соответствует верхам подзоны Obductum и, вероятно, биогоризонту *crassum*. Аналогичное распространение отмечается Бринкманном и для Попелян (Brinkmann, 1929b, tab. 126). Для Германии фиксируется распространение этого вида совместно с *K. obductum* (ibid., tab. 127).

Совсем иначе выглядит распространение вида *К.* (*К.*) *gemmatum*. В разрезе Питерборо биозона вида находится в интервале +2500-2800 см (ibid., tab. 8), что отвечает верхней части подзоны Proniae (Callomon, 1968). То же самое характерно для разреза Scarborough Castle (Yorkshire), Hackness Rock Member, откуда происходит неотип вида (Arkell, 1939, р. 189, f. 4). Hackness Rock Member в этом разрезе находится в интервале зон Phaeinum (кровля) – Proniae – "Spinosum" (нижняя часть) (Callomon, Sykes, 1980; Callomon, Right, 1989), т.е. исключительно в верхнем келловее. В разрезах у г. Михайлов интервал расположен несколько ниже и включает всю нижнюю часть подзоны Proniae, подзону Phaeinum (табл. 76, ф. 1) и верхи подзоны Grossouvrei (табл. 73, ф. 7,8), т.е. верхний и средний келловей.

Более поздние Kosmoceras s. str., завершающие филогенетическую последовательность этой группы, относятся к близким видам К. (К.) rotundum (Quenstedt) (табл. 75, фиг. 3-5) и К. (К.) spinosum (Sow.) (табл. 75, фиг. 1-2). Первый вид распространен в подзоне Kuklikum, а второй сменяет его в зоне Lamberti, что прослежено не только в разрезах Михайлова, но и в других разрезах Европейской России. В английских разрезах, как в подзоне "Spinosum" (=Kuklikum), так и в зоне Lamberti, отмечается в основном лишь K. spinosum (Arkell, 1939; Callomon, 1968; Callomon, Sykes, 1980). В этой связи отнесение космоцерасов из Lower Spinosum Clay английских разрезов к виду К. spinosum вызывает сомнения. При изучении Kosmoceras (Kosmoceras), детально отобранных в разрезах верхнего келловея Европейской России, нами обнаружено отчетливое морфологическое отличие на средних и взрослых оборотах экземпляров из зоны Athleta от образцов из зоны Lamberti. Ранние формы космоцерасов этой группы характеризуются в целом более низким коэффициентом ветвления и меньшим количеством петлевидных ребер. Представители из зоны Lamberti отличаются по признакам эволюционного тренда в данной группе, в первую очередь низкой плотностью первичных ребер, относительно высоким числом привентральных бугорков и более высоким коэффициентом петлевидности ребер (рис. 2.2.226). Как ранее было показано Р. Бринкманном (Brinkmann, 1929b), усиление выраженности петлевидности ребер является характерным трендом развития космоцератид в позднем келловее. Бринкман исследовал лишь начальный филогенетический этап формирования петлевидного морфотипа, на границе среднего и верхнего келловея, включая интервал зоны Paeinum в разрезе Питерборо.

Пояснение: петлевидные ребра являются разновидностью вторичной скульптуры и образуются путем конвергенции, или схождения, двух ребер на вентральном бугорке. Обычные вторичные ребра при прохождении через вентральную сторону образуют два ряда вентральных бугорков, число пар которых соответствует количеству вторичных ребер. Появление петлевидных ребер уменьшает количество вентральных бугорков минимум вдвое. Поэтому относительное количество вентральных бугорков, выражаемое отношением R_s/T_v , может служить эффективным показателем конвергенции вторичной скульптуры B_c (параметр Bündelungsziffer по P. Бринкманну [Brinkmann, 1929b] или Bundling coefficient по M. Раупу и Е. Крику [Raup, Crick, 1981, 1982]). Индекс показывает, сколько вторичных ребер в среднем конвергирует в вентральный бугорок. При B_c = 2 петлевидные ребра являются двойными, при B_c = 3 – тройными. Значение B_c < 2 означает, что на полуобороте конвергируют не все вторичные ребра.

Следствием конвергенции вторичных ребер является снижение эффекта дивергенции первичных ребер, т.е. ветвления. Это явление может быть выражено через коэффициент финального ветвления R_f , вычисляемый отношением T_v/R_p . Он аналогичен обычному коэффициенту ветвления $(R=C_v/C_i)$, но учитывает редукцию последнего за счет конвергенции ребер. Значение R_f , с одной стороны, отражает коэффициент ветвления R и с другой – какое участие в конвергенции принимает первичная скульптура. В частности, при $R_f < 1$ петлевидные ребра образованы не только вторичными, но и первичными ребрами.

Изменение коэффициента петлевидности «Bündelungsziffer» в этом интервале в основном колебалось от 1 до 2. По нашим данным, у *Kosmoceras* s. str. в подзоне Proniae это число достигает значений 3-4,5. В подзоне Kuklikum у космоцерасов той же группы происходит резкое снижение коэффициента петлевидности в интервале от 1 до 1,7 (*K. rotundum*), но уже в зоне Lamberti это значение опять повышается до 4,5 (*K. spinosum* и *K. balticum*) (рис. 2.2.22в). Таким образом, *Kosmoceras* s. str.

из подзоны Kuklikum и зоны Lamberti, несомненно, дискретны и должны относиться к различным видам.

В данной работе к виду K. spinosum отнесены только поздние формы Kosmoceras (Kosmoceras), найденные в зоне Lamberti. Ранний вид из верхней части зоны Athleta мы определяем как K. rotundum (Quenst.) (лектотип: Buckman, 1924, pl. DIV). Номенклатурный тип K. spinosum (Sowerby 1826, p. 78, pl. DXL, fig. 2) – «Casts in Pyrites are met with near Weymouth» (ibid.) происходит из зоны Lamberti (топотип: Arkell, 1939, pl. XI, f. 1). От этого вида практически не отличается K. (K.) tidmoorense Arkell (голотип: Arkell, 1939, p. 189, f. 3), происходящий из той же зоны, поэтому, вероятно, его следует рассматривать как младший синоним K. spinosum.

Похожий вывод о различии *Kosmoceras* s. str. в зонах Athleta и Lamberti сделал К. Пэйдж (Page, 1991, р. 127). В своей работе он предположил, что *Kosmoceras* s. str. из подзоны Spinosum должны относиться к другому виду, нежели *K. spinosum*, и отнес их к *Kosmoceras kuklikum* (Buckman). Нами такое определение считается ошибочным (см. выше), тем не менее дискретность космоцерасовых фаун в подзоне "Spinosum" и зоне Lamberti уже не вызывает сомнений.

Формы, определяемые нами как K. rotundum, весьма близки (и, возможно, идентичны) виду K. zeissi Dietl (голотип: Dietl, 1993, pl. 1, fig. 1), описанному из терминальной части подзоны "Spinosum" формации Ornatenton Германии (биогоризонт punctulatum).

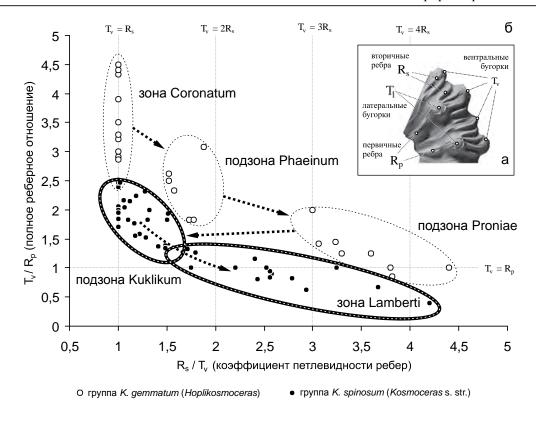
Таким образом, отсутствие достоверных находок *К. spinosum* в верхней части зоны Athleta («подзона Spinosum») дает основание предложить для данного стратиграфического интервала другой вид-индекс (см. разд. «Стратиграфические подразделения и корреляция»).

Cardioceratidae

Кардиоцератиды имеют большое значение для корреляции келловея и оксфорда в Панбореальной надобласти. В разрезах Европейской России они отличаются наибольшим разнообразием по сравнению с другими семействами и представлены тремя подсемействами с примерно одинаковым объемом на видовом и родовом уровне (табл. 2.2.9). Наибольшим разнообразием отличаются таксо-

Таблица 2.2.8. Распространение *Коѕтосетаѕ* s. str. в среднем-верхнем келловее Европейской России.

30	оны, подзоны	, биогоризонты	K. (K.) nodosum	K. (K.) baylei	K. (K.) tschernichevi	K. (K.) pollucinum	K. (K.) bigoti	K. (K.) fibuliferum	K. (K.) gemmatum	K. (K.) rotundum	K. (K.) spinosum
	Medea	K. medea medea	+								
Jason	Wiedea	K. medea magnum		+							
Jason	Jacon	K. jason sedgwicki			+						
	Jason	K. jason jason			+					+ K. (K.) rotu	
	Ob desertes	K. obductum			+		+				
Coro-	Obductum	K. crassum				+					
natum	Grossouvrei	K. posterior				+	+	+			
	Glossouvici	K. grossouvrei				+		+	+		
	Phaeinum	K. phaeinum						+	+		
Athleta	Proniae	K. proniae							+		
	Kuklikum	K. kuklikum								+	
Lam-	Henrici	L. henrici									+
berti	Lamberti	L. praelamberti									+
Derti	Lambern	L. lamberti									+



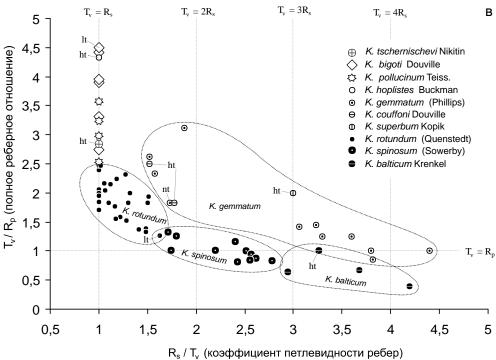


Рис. 2.2.22. Распределение *Коsmoceras* s. str. по параметрам скульптуры. Вычисления проводились по измерениям, сделанным на средних и взрослых оборотах, предшествующих конечной жилой камере. а – признаки, на основе которых изучены параметры скульптуры; δ – корреляция между полным коэффициентом ветвления (T_v/R_p) , индексом петлевидности ребер (R_v/T_v) и стратиграфическим возрастом у *Kosmoceras* s. str.; в – распределение видов *Kosmoceras* s. str. на той же корреляционной диаграмме, что и на фиг. b (ht – голотип, nt – неотип, lt – лектотип) (из [Kiselev, Rogov, 2018]).

ценозы из центральной части Русской плиты, для территории, соответствующей Рязанско-Саратовскому прогибу.

В первую очередь это относится к разрезам у г. Михайлов. **Кадоцератины** в этих разрезах распространены в нижней части среднего келловея — подзоне Medea (*Cadoceras* (*Rondiceras*), *Pseudocadoceras*) и в среднем-верхнем келловее — зонах Coronatum и Athleta (*C.* (*Eichwaldiceras*), *Funiferites*, *Longaeviceras*). Среди них наибольшее значение для детальной стратиграфии среднеговерхнего келловея имеют роды *Funiferites* и *Longaeviceras* (Киселев, 1999; Киселев и др., 2003; Kiselev, Rogov, 2018). В Михайловских разрезах, в особенности в разрезе Михайловцемент I, наиболее детально, по сравнению с другими разрезами России и Западной Европы, прослежено распространение видов рода *Funiferites*, образующих одну филогенетическую линию: *F. allae allae* (слой 7а-с, **табл. 77, фиг. 1-3, табл. 78, фиг. 1, 2**) — *F. allae compressus* (слой 7d; **табл. 77, фиг. 4-6**) — *F. patruus* (слои 7d-8; **табл. 77, фиг. 7-10**) — *F. funiferus* (слои 8-9; **табл. 78, фиг. 3, 4**). Их распространение в основном ограничено зоной Athleta. Это дает основание для выделения биогоризонтов *allae allae*, *allae compressus*, *patruus*, *funiferus*. Детальность «фуниферитовой» шкалы биогоризонтов не уступает «космоцерасовой» шкале для зоны Athleta, что делает ее применимой для корреляции как минимум в пределах Европейской России (более подробно см. в разд. 2.7).

Первые два вида филемы F. allae и F. patruus являются эудемичными видами для центральных областей Европейской России, в то время как наиболее поздний вид F. funiferus (Phillips) известен в Западной Европе, включая Англию (лектотип: Callomon, Wright, 1989, pl. 92, fig. 4), Северную Францию (=Ammonites galdrinus Orb., неотип: Fischer, 1994, pl. 65, fig. 2). Голотип вида происходит из формации Hackness Rock, подзоны Proniae (Callomon, Wright, 1989, p. 815). Экземпляр F. funiferus из Scarborough встречен совместно с Kosmoceras cf. rowlstonense (ibid., pl. 93, fig. 2). В михайловских разрезах большинство находок F. funiferus приурочено к биогоризонту rowlstonense, и только некоторые экземпляры происходят из подошвы подзоны Kuklikum (биогоризонт kuklikum). Биогоризонт funiferus (Kiselev, Rogov, 2018; его описание см. ниже) эквивалентен обоим космоцерасовым биогоризонтам, в полном объеме биогоризонту rowlstonense и нижней части биогоризонта kuklikum.

Род Longaeviceras Висктап широко встречается в среднем и верхнем келловее Европейской России. В разрезе Михайловцемент I он представлен только базальным и терминальным видами филолинии Longaeviceras. Первый, Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, табл. 2, фиг. 1-4), находящийся в основании филолинии (по Киселев, 2005b), известен из слоя 5 в основании подзоны Obductum – биогоризонте obductum. Кроме данного разреза этот вид встречен лишь в Оренбургской области и бассейне р. Сысолы, т.е. ограничен Европейской Россией. Более высокие звенья филолинии (L. stenolobum (Keys.) emend. (Nik.) – L. alpha Kiselev – L. lahuseni Bodyl.), характерные для среднего-верхнего келловея Европейской России в интервале биогоризонтов crassum – proniae, в данном разрезе редки (табл. 79, фиг. 4) или отсутствуют. Некоторые виды из этой группы встречаются сравнительно близко от Михайловского района: L. stenolobum в Рязанской обл. (Елатьма) в подзоне Obductum и L. alpha в Костромской обл. (Бурдово) в подзоне Grossouvrei (Киселев, 2001а).

Терминальный комплекс лонгаевицерасов включает виды *L. placenta* (Leck.) и *L. longaevum* (Leck.), выделенные в Англии, и *L. nikitini* (Sok.) (=*L. keyserlingi* (Sok.)), известные на Севере Европейской России и в Арктике. В разрезе Михайловцемент I из этого списка встречается только один вид *L. placenta* (табл. 79, фиг. 1, 2) в слое 9 (подзона Kuklikum). Голотип вида (Leckenby, 1859, pl.

Таблица 2.2.9. Разнообразие аммонитов семейства Cardioceratidae в среднем-верхнем келловее и нижнем оксфорде в разрезах Европейской России.

Семейства	Количество	видов, подвидо ном	ов и вариаци енклатуре	й, в т.ч. и в о	ткрытой	Количество
Семеиства	Михайлов	Елатьма, Никитино	Саратов	ратов басс. р. Унжи	Вотча	родов
Cadoceratinae Hyatt	15	5	1	9	13	4
Quenstedtoceratinae Meledina	11	2	18	1		4
Cardioceratinae Siemiradzki	15	7	6	2	1	4
Всего	41	14	25	12	14	12

II, fig. 1; переизображен в Висктап, 1920, pl. CXLVIII) происходит из Castle Rock, Scarborough, Yorkshire. Привязка образцов к слою неизвестна, но предположительно голотип происходит из верхней половины нижней части Hackness Rock. Автор вида указал на происхождение образца из формации Kelloway Rock, которая в настоящее время относится к нижнему келловею (Callomon, Wright, 1989). С. Бакмен (Висктап, 1923), изучив матрикс типового материала Лекенби, пришел к выводу, что голотип *L. placenta* cooтветствует породе «Grey or yellowish grey, with many coarse grains which fall out readily» («Ornatum Zone»), а *L. longaevum* из «Brown, calcareous, oolitic; mixed with irony sand. Matrix and fossils much iron-stained» («Athleta Zone»). Таким образом, оба вида, по Бакмену, происходят из разных слоев и разных зон. Калломон и Сайкс отмечают (Callomon, Sykes, 1980) присутствие в английских разрезах на территории East Midlands *L. placenta* в подзоне Proniae совместно с *Kosmoceras rowlstonense*. Позднее Дж. Калломон указывал на присутствие *L. nikitini* в Middle Athleta Zone (=Proniae Subzone) разреза Peterboroug (Callomon, 1985, Text-fig. 8, fig. P). Таким образом, положение лонгаевицерасов в английских разрезах в отношении к подзонам зоны Athleta весьма неопределенно.

Наши наблюдения в разрезе Михайловцемент I совершенно ясно показывают присутствие *L. placenta* в подзоне Kuklikum, а не Proniae. В бассейне р. Печоры (р. Адьзьва) *L. placenta* встречается в одном слое с *L. nikitini* и *Kosmoceras kuklikum* (неопубликованные данные), что подтверждает возраст этого вида в михайловском разрезе, а также позволяет коррелировать подзону Kuklikum с арктической зоной Nikitini (=Keyserlingi).

Подсемейство Quenstedtoceratinae Meledina в разрезах Европейской России представлено в основном родами Quenstedtoceras Hyatt, Lamberticeras Buckman и Eboraciceras Buckman. Они характеризуют зону Lamberti на всем пространстве Бореально-Атлантической области. Современное зональное и инфразональное деление зоны Lamberti (рис. 2.7.2) по видам из этого подсемейства разработано в Западной Европе (Callomon, 1964; Page, 2004; Fortwengler & Marchand 1994, 1997; Fortwengler et al., 2012; Thierry et al. 1997) и Европейской России (Gulyaev et al., 2002; Митта, 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018).

Наиболее полная последовательность ламбертицерасовых биогоризонтов наблюдается в разрезах окрестности Саратова (Дубки). В зоне Lamberti по видам Lamberticeras устанавливаются биогоризонты henrici и praelamberti и соответственно подзоны Henrici и Lamberti, а по Quenstedtoceras биогоризонт paucicostatum. Аммониты из биогоризонта paucicostatum во всех разрезах представлены микроконхами, к которым относится вид-индекс Quenstedtoceras paucicostatum (Lange) (табл. 80, фиг. 5), и макроконхом Lamberticeras pseudolamberti (Sintzow) (=Q. irinae Sasonov, 1957). В настоящее время этот вид достоверно известен только на Русской плите: Алпатьево, Тархановская Пристань (Митта, 2003), Дубки (табл. 88, фиг. 11; табл. 89, фиг. 1), Михайлов (табл. 80, фиг. 2) и Северном Кавказе (табл. 93, фиг. 9, 10) (Kiselev et al., 2013).

Биогоризонт *lamberti* лучше всего представлен в разрезе Дубки, при этом в нем прослеживается развитие вида-индекса от ранних форм, еще близких к *Q. praelamberti*, до поздней хроновариации, переходной к *Q. pseudolamberti*. Также в кровле этого биогоризонта наблюдается перекрытие с космоцерасовым биогоризонтом *mojarowskii*. В разрезах у г. Михайлов биогоризонт *lamberti* не выявлен, что свидетельствует о перерыве в зоне Lamberti.

Последовательность биогоризонтов *paucicostatum – scarburgense*, определяющая биостратиграфически непрерывнуюграницу келловея и оксфорда, прослежена в нескольких разрезах Центральной России (Дубки, Михайлов, Пески, Даховская).

Подсемейство Cardioceratinae в Панбореальной надобласти появляется в раннем оксфорде. В центральной части Русской плиты нижний оксфорд наиболее полно развит в разрезах Михайлов, Пески и Дубки. В разрезах Михайлова нижнему оксфорду соответствуют слои 12, 13 (Михайловцемент I); слои 6-11 (Михайловцемент II) и слой 13 (Михайлов-Горенка). Оксфордская часть всех разрезов наиболее бедно охарактеризована аммонитами, поэтому границы между зонами и подзонами часто носят условный характер. Среди аммонитов доминируют роды *Cardioceras* Neumayr et Uhlig (с подродами *Scarburgiceras* Buckman и *Scoticardioceras* Buckman), *Goliathiceras* Buckman, *Protocardioceras* Schirardin и *Vertebriceras* Buckman. Нижняя половина оксфордской части разреза Михайловцемент I (слой 12) содержит комплекс *C.* (*Scarburgiceras*) и *Protocardioceras*, что по-

зволяет здесь установить зону Quenstedtoceras mariae с подзонами Scarburgense и Praecordatum. В них установлены биогоризонты scarburgense, alphacordatum и praecordatum.

Наиболее проблематичная часть этой последовательности — биогоризонт *praecordatum*. В михайловских разрезах он устанавливается только в разрезе Михайловцемент I в средней части слоя 12, где аммониты сохраняются исключительно в виде раздавленных ядер. Среди них преобладают *Protocardioceras praecordatum* (Douville) (табл. 83, фиг. 2,3). Диагностика этого вида весьма спорная по ряду номеклатурных причин, поэтому требует специального обсуждения. Неотип вида (Douville, 1913, pl. 7, fig. 7; Arkell, 1946, text-fig. 104, fig. 7) является несомненным микроконхом и не содержит признаков, которые часто ему приписывают как диагностические: макроконховый тип раковины с инволютными оборотами, достигающей стадии гладкой жилой камеры (Maire, 1937; Arkell, 1946; Князев, 1975) и повторное ветвление ребер в прикилевой области (Князев, 1975). Другие специалисты придерживаются практики относить к этому виду как микроконхи, так и макроконхи (Marchand, 1986; Page, 1994). При таком подходе диагноз вида совершенно размывается, а из всех признаков типового экземпляра используется только один — стратиграфическое положение. Нами вид *Pr. praecordatum* понимается в узком смысле, т.е. в соответствии с признаками неотипа. Образцы из слоя 12 (Михайловцемент I) практически не отличаются от неотипа этого вида, за исключением лучшей сохранности апертуры, которая имеет явный микроконховый характер.

К микроконхам относится также и *Pr. praemartini* (Spath) — вид-индекс биогоризонта *praemartini*, выделенного в основании подзоны Praecordatum во Франции (Fortwengler, Marchand 1991, 1994) и позднее установленного в Европейской России (Kiselev et al., 2013). Аммониты, близкие *Pr. praemartini*, найдены в разрезах Михайловцемент I (слой 126) и Михайлов-Горенка (слой 13) (табл. 81, фиг. 14, 15). Аммониты в этом интервале встречаются крайне редко, что пока не позволяет надежно установить биогоризонт *praemartini* в данном разрезе. Однако его присутствие здесь весьма вероятно. Более надежно этот биогоризонт устанавливается в разрезе Ханская Гора (рис. 2.2.18).

Комплекс аммонитов самых верхних слоев в разрезах у г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 13, Михайловцемент II, слои 8-11; Михайлов-Горенка, слой 13, кровля) содержит комплекс кардиоцератин, который никогда не описывался в других разрезах нижнего оксфорда Европейской России. Большинство из них представлены видами и вариациями (внутривидовые морфы, выделенные Аркеллом) Cardioceras и Vertebriceras, хорошо известными в английских разрезах: Cardioceras (Cardioceras) costicardia var. vulgare Arkell (табл. 82, фиг. 11, 12); Vertebriceras quadrarium var. quadrarium (Buckman) (табл. 82, фиг. 8, 10); V. quadrarium var. biplicatum Arkell (табл. 69, фиг. 4); V. gracile Arkell (табл. 82, фиг. 5, 7, 9); V. quadrarium var. anglogallicum Arkell (табл. 82, фиг. 13). В Англии они встречаются в основном в формациях Red Nodule Beds, Ball Beds и Lower Calcareous Grit (Arkell, 1946), которые относятся частично или полностью к подзоне Costicardia (Arkell, 1941, 1944; Wright, 1980). Из той же подзоны описана аналогичная фауна из Staffin Bay, Isle of Skye (Wright, 2013). Аналогичный комплекс Vertebriceras описан из Франции, в подзоне Bukowskii разреза Villers-sur-mer, Calvados (Marchand, 1986, pl. 13, f. 1-7). По присутствию *C. costicardia* и близкого вида С. percaelatum Pawlov (табл. 81, фиг. 17) (согласно мнению В.Г. Князева (1975) – синонимичного) рассматриваемые слои отнесены нами к подзоне Costicardia. Существование в этих же разрезах подзоны Bukowskii Arkell 1941, предшествующей подзоне Costicardia в стандартной шкале, остается под вопросом.

Peltoceratinae

Наибольшее разнообразие пельтоцератин наблюдается в разрезах надобласти Тетис-Панталасса, вследствие чего это подсемейство имеет особое значение для разработки и корреляции стратиграфических шкал верхнего келловея и оксфорда различных тетических провинций, в частности Субсредиземноморской и Средиземноморской провинций (Bonnot et al., 2002). В верхнем келловее Центральной России (Рязанская, Московская, Саратовская, Костромская области) встречаются лишь отдельные фрагменты филогенетической последовательности пельтоцератин, известные в Юго-Западной Европе и хорошо изученные во Франции (Bonnot, 1995; Bonnot et al., 2002). Они позволяют уточнить корреляцию между бореальными и тетическими шкалами и картину инвазий аммонитовых фаун различного происхождения.

Pseudopeltoceras chauvinianum (Orbigny). В Европейской России все известные находки *Pseudopeltoceras* приурочены к подзоне Phaeinum, например в разрезе Михайловцемент I, слой 7с (**табл. 84, фиг. 4**), Алпатьево (Московская обл.) и Бурдово (Костромская обл.) (Киселев, 2001а). Во Франции, откуда происходит типовой экземпляр вида (лектотип: Fischer, 1994, pl. 65, f. 1), его массовая встречаемость характерна для верхней части зоны Rota Субсредиземноморской шкалы – биогоризонта «Pseudopeltoceras» Bourquin et Contini, 1968 (Thierry et al., 1997). В этой связи в среднерусских разрезах можно установить псевдопельтоцерасовый биогоризонт *chauvinianum* (Kiselev, Rogov, 2018).

Peltoceras athleta (Phillips). Вид распространен в зоне Athleta Центральной России, преимущественно в Рязанской и Московской области. В разрезе Михайловцемент I, слой 7d, 8, 9 (подошва) он найден в подзонах Proniae (верхняя часть) и Kuklikum (нижняя часть). В слоях 7-8 того же разреза образцы этого вида представлены деформированными глинистыми ядрами, в слое 9 — мергелистыми ядрами внутренних оборотов. В Московской области (Пески, Гжель, Алпатьево) данный вид известен из конкреций биогоризонтов *rowlstonense* и *kuklikum* (табл. 85, фиг. 3). За пределами Центральной России вид встречается редко, в чаще в конденсированном залегании (табл. 85, фиг. 4).

В субсредиземноморской Европе вид распространен в средней части зоны Athleta — подзоне Trezeense, в биогоризонтах leckenbyi и athleta (=trezeense). Причем в верхнем биогоризонте athleta вид достигает своего расцвета и встречается наиболее часто (Bonnot, 1993; Bonnot et al., 2002). Подзона Trezeense в полном объеме соответствует суббореальной подзоне Proniae (Thierry et al., 1997). В разрезе Михайловцемент I распространение P. athleta охватывает только верхнюю половину подзоны, примерно соответствующую биогоризонтам patruus и funiferus. Вероятно, этот интервал отвечает только биогоризонту athleta субсредиземноморской стандартной шкалы и не является эквивалентным биогоризонту leckenbyi, который должен соответствовать только нижней части подзоны Proniae (биогоризонту allae compressus).

Французские и индийские специалисты (Bonnot, 1993; Roy et al., 2019) различают две морфы *P. athleta* – морфу *athleta* и морфу *baylei*. В разрезах Франции они занимают разное стратиграфическое положение: морфа *athleta* встречается в нижней части биогоризонта *athleta*, а морфа *baylei* – в средней части и в кровле, непосредственно ниже подзоны Collotiformis и появления *Kosmoceras* ex gr. *geminatum* (=?*K. kuklikum*) (Bonnot et al., 1992). Вероятно, в Центральной России первая морфа может встречаться в биогоризонте *proniae*, а вторая в биогоризонте *rowlstonense*, однако на имеющемся материале это подтвердить пока невозможно. В Англии, согласно К. Пэйджу, *P. athleta* (неотип: Spath, 1931, pl. CVI, fig. 3, pl. CVI, fig. 5, Hackness Rock Member, Scarborough) занимает более широкий интервал, включающий верхнюю часть подзоны Phaeinum и подзону Proniae (акме-уровень) (Раде, 1991). При этом *P. athleta* s. str. (морфа *athleta*), как и во Франции, занимает нижний стратиграфический уровень – подзону Phaeinum, в то время как в подзоне Proniae указывается более молодая морфа *P. trifidum* (Quenst.) (=морфа *baylei*). Распространение этого вида в разрезах Михайлова больше соответствует французскому варианту.

В разрезах Индостана (Кач) *P. athleta* занимает более широкий интервал в объеме всего верхнего келловея (морфа *athleta*) и даже нижнего оксфорда (морфа *baylei*) (Roy et al., 2019). Столь широкое распространение вида в тетических разрезах затрудняет его использование как инфразонального и даже зонального маркера за пределами Западной, Южной и Восточной Европы.

Peltoceras retrospinatum Gerard et Contaut sensu Bonnot найден только в разрезе Михайловцемент I (слой 9, верхняя часть); Михайловцемент II (слой 5, b/с-интервал), в подзоне Kuklikum (биогоризонт kuklikum) (табл. 85, фиг. 1) и зоне Lamberti (подошва биогоризонта henrici) (табл. 84, фиг. 1; табл. 85, фиг. 2). В Европейской России определен впервые (Kiselev, Rogov, 2018) и известен только в разрезах Михайлова. Во Франции этот вид распространен в кровле зоны Athleta – подзоне Collotiformis и биогоризонте collotiformis (Bonnot, 1995; Bonnot et al., 2002). Голотип вида (Gerard, Contaut, 1932, pl. XIX; Montreuil-Bellay [la Folie, Palluau], зона Athleta, подзона В) представлен взрослой раковиной, у которой почти не сохранились внутренние обороты. У экземпляров в разрезах Михайлова, наоборот, сохраняются внутренние обороты, поэтому наши определения производятся в основном в трактовке Бонно, в чьих работах данный вид изображен на всех стадиях морфогенеза. В разрезах Михайлова *Р. retrospinatum* распространен преимущественно в верхней части

биогоризонта kuklikum и очень редко встречается в основании биогоризонта henrici. В разрезах Франции он занимает интервал, эквивалентный биогоризонту kuklikum, поскольку ассоциируется с Longaeviceras и Kosmoceras (Kosmoceras) gr. spinosum (разрез Louesme, bed 90, 92 – Courville, Bonnot, 1998). Этот вид предложен как индекс биогоризонта пельтоцерасовой шкалы (Bonnot et al., 2002), нами он устанавливается в разрезах Михайловцемент I, II.

P. retrospinatum весьма близки или синонимичны виды "*Metapeltoceras*", описанные А. Жанне в разрезе Herznah (Швейцария): *Peltoceras brunnschweileri* (Jeannet) (голотип: Jeannet, 1951, pl. 91, fig. 1) и *P. helveticum* (Jeannet) (голотип: Jeannet, 1951, pl. 90, fig. 2). Оба вида происходят из верхней части зоны Athleta – слоя С3, который перекрывает слой С2 с *P. athleta* и непосредственно подстилает "Lamberti-Schichten". Они ассоциируются с *K. rotundum* (Quenst.) (=*K. duncani* (Sow.) и *K. spinosum* (Sow.) по Jeannet, 1951, pl. 26, fig. 1, 3, 6), поэтому слой С3, по всей вероятности, следует сопоставлять с подзоной Kuklikum.

Peltoceras subtense (Leckenby). В разрезе Дубки (Саратовская обл.) данный вид распространен в биогоризонтах henrici, praelamberti и lamberti (Kiselev et al., 2013). Во Франции он характерен только для нижней части зоны Lamberti – подзоны Poculum, внутри которой выделяется биогоризонт subtense (Bonnot et al., 2002). У г. Михайлов этот вид (в открытой номенклатуре) определен в разрезах Михайловцемент I (слой 10), Михайловцемент II (слой 5с), зона Lamberti, подзона Henrici. Образцы этого вида встречаются весьма редко и фрагментарно в этих разрезах, что мешает достоверно определить их видовую принадлежность. Однако присутствие этого вида в упомянутых слоях весьма вероятно.

Пельтоцератины нижнего оксфорда в разрезах Русской плиты встречаются реже, чем представители других семейств, поэтому в данной работе они специально не рассматриваются. Некоторое исключение составляют формы, близкие к *Peltoceras (Peltoceratoides) athletoides* (Lahusen), известные из горизонта с крупными аммонитами с фосфатизированными оборотами в разрез Михайловцемент I, слой 12 (средняя часть) и Михайловцемент II, слой 6 (нижний оксфорд, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*). Этот вид был описан И. Лагузеном (1883, табл. X, фиг. 5-8, типовая серия утрачена из-за разрушения пиритизированных оригиналов) в разрезах на р. Проне, недалеко от г. Михайлов. Изучение этого вида в разрезах Юго-Восточной Франции (Bonnot, Cariou, 1999) показало, что он весьма характерен для зоны Магіае и подзоны Scarburgense. Названия этой зоны и подзоны в шкале Субсредиземноморской провинции было предложено заменить на Athletoides, а в средней части подзоны был выделен одноименный биогоризонт. В разрезах Михайлова экземпляры, которые могут быть отнесены к данному виду, известны в стратиграфически более высоком интервале.

Глава 2.3. Принципы построения инфразональной шкалы

2.3.1. Биогоризонты и принципы их выделения

В настоящее время биостратиграфические шкалы юры Европы и европейской части России существенно детализированы за счет введения, помимо конвенционных зональных шкал, последовательности фаунистических горизонтов (биогоризонтов). Под биогоризонтом в данной работе понимается (по [Рогов и др., 2012а]) "наиболее детальный коррелируемый биостратон, который заключает уникальную совокупность таксонов и не может быть далее подразделен на основе таксономической дифференциации руководящих ископаемых (по филогенетическим и/или иммиграционным событиям, положенным в основу выделения биогоризонта). Для установления биогоризонта в разрезе необходимым и достаточным условием является идентификация вида/подвида-индекса, наблюдаемому диапазону распространения которого и соответствует биогоризонт. Остальная часть комплекса руководящей группы имеет значение для корреляции за пределами области распространения биогоризонта".

Концепция биогоризонтов формировалась более ста лет, параллельно с методом зональной стратиграфии. Отметим лишь ключевые события, связанные с ее развитием:

1852 – выделение зон юрской системы А. д'Орбиньи (d'Orbigny, 1852).

1856 – выделение зон юрской системы А. Оппелем (Oppel, 1856).

1857 – выделение по аммонитам горизонтов внутри зон юрской системы А. Оппелем (Oppel, 1857, р. 209). Такое действие произведено только для зоны Ammonites macrocephalus келловейского яруса, в которой выделено два горизонта – а) Horizont des Amm bullatus и b) Horizont des Amm. Calloviensis. По Оппелю (ibid., р. 211) горизонты, в отличие от зон, характеризуются слабыми различиями, заметными только в локальном районе. Упомянутые горизонты автор распознавал только в пределах Германии, в то время как зоны – в Европе в целом. Внутреннее деление по аммонитам предполагалось и в предыдущей работе (Oppel, 1856, р. 425) для других зон, например в основании зоны Amm. Нитрhriesianus, где Оппель выделял слои с Amm. Sausei.

1869 – концепция эволюционных мутаций Baarena (Waagen, 1869), разработанная на примере филогенетического ряда батских и келловейских аммонитов. Зону предложено рассматривать как интервал, соответствующий длительности существования одной мутации.

1893 – концепция гемеры С.С. Бакмена (Висктап, 1893, 1898, 1902, 1909-1930). Согласно автору, гемера (hemera) является "хронологическии индикатором" минимального стратиграфического интервала, устанавливаемого по "расцвету" (асте) одного или нескольких видов. Первая последовательность гемер была выделена на основе изучения аммонитов в среднеюрских известняках Нижнего Оолита (Inferior Oolite Group) в районе Дорсета и Южного Сомерсета (Англия). Здесь Бакмэну (Висктап, 1893) удалось реконструировать полную детальную последовательность фаунистических комплексов по множеству разрезов, каждый из которых содержит лишь небольшой фрагмент этой последовательности. Разработанная таким образом "полигемерная система" являлась, по сути, первой аммонитовой инфразональной шкалой аалена и байоса, обладавшей качеством стандартной шкалы. Ее структура в дальнейшем полностью подтвердилась после переизучения тех же самых разрезов (Callomon, Chandler, 1990). По мнению Бакмена, гемера является геохронологическим эквивалентом зоны (биозоны), тем не менее детальность последовательности гемер, выделенных им в разные годы, превысила детальность существующих на тот момент (и на настоящий момент) зональных шкал юры Европы в несколько раз. Таким образом, подход Бакмена следует рассматривать как первую концепцию инфразональной стратиграфии.

- обозначение А. Трумэном (Trueman, 1923) термином "эпиболь" стратиграфического эквивалента гемеры Бакмена.
- 1928 сводная инфразональная шкала юрской системы Англии, разработанная С.С. Бакменом (Висктап, 1909-1930) на основе концепции гемер. Детальность разработанной шкалы биозон (гемер) не уступала современным шкалам. Например, современному бату соответствовала последовательность в 23 гемеры, а келловею 38 гемер, что близко к детальности разбивки современных инфразональных шкал Европы (16-19 для бата и 35-40 для келлловея). Тем не менее большая часть последовательности гемер Бакмена в них не используется, поскольку считается ошибочной.
 - первое использование термина "зонула" Ц.Л. и М.А. Фентонами (Fenton, Fenton, 1928).
- определение *горизонта* (horizon) как минимального "инфраподзонального" биостратиграфического подразделения (Callomon, 1964, р. 271) и первое их выделение в келловее (только в подзоне Grossouvrei и зоне Lamberti).
- **1984** определение фаунистического горизонта (faunal horizon) (Callomon, 1984a, р. 624) на основе критерия детальности: «фаунистический горизонт слой или серия слоев, характеризующихся ассоциацией ископаемых, внутри которой никакой дальнейшей стратиграфической дифференциации фауны или флоры не наблюдается».
- определение фаунистического горизонта на основе филогенетического критерия (Callomon, 1985, р. 52): «горизонт определяется как подразделение, в котором эволюционные изменения неразличимы, и, таким образом, в практических целях его длительностью можно пренебречь».
- концепция *зонул* (включая критерии их выделения) как минимальных биостратиграфических подразделений, прослеживаемых в пределах палеобиогеографической провинции (Phelps, 1985).
- первое руководство по стратиграфии, в котором биогоризонты рассматривались как инфразональные подразделения (Whittaker et al., 1991).
- 1995 критический обзор существующих концепций инфразональной стратиграфии и первое использование термина "биогоризонт" (biohorizon) вместо "фаунистический горизонт" Калломона (Page, 1995, р. 805). Согласно Пэйджу, биогоризонт это «слой или серия слоев, охарактеризованных комплексом ископаемых, внутри которого дальнейшая стратиграфическая дифференциация фауны (или флоры) не может быть произведена. Из этого следует, что биогоризонт эффективно определяется как в кровле, так и в подошве в конкретном разрезе». Автор предложил их обозначать не только латинским названием вида-индекса, но и номером. Последовательность биогоризонтов устанавливается, в первую очередь, по последовательности таксономических комплексов и может быть интегрирована в стандартную зональную шкалу. Биогоризонты и зонулы К. Пэйдж рассматривал как принципиально разные инфразональные подразделения, при этом зонулу он определял как «наименьший компонент хроностратиграфической иерархии, определяемый, как и стратоны более высокого ранга, стратотипом нижней границы», т.е. хроностратиграфический эквивалент биогоризонта плюс потенциальный перерыв между горизонтами.
- включение инфразональных подразделений наряду с зональными в стандартные шкалы всех ярусов юрской системы (Cariou, Hantzpergue et al., 1997).
- разработка номенклатурных правил, регламентирующих выделение, описание и использование биогоризонтов (Гуляев, 2002; Gulyaev et al., 2010, Рогов и др., 2012а).

Все инфразональные подразделения, обозначенные западно-европейскими авторами (Callomon, 1984a, б, 1985, 1995; Page, 1995 и др.) различными названиями (эпиболь, горизонт, фаунистический горизонт, фауна, зонула, биогоризонт), имеют близкую сущность. В данной работе из вышеперечисленных названий, обозначающих геостратиграфический эквивалент гемеры, используется только одно — биогоризонт. Это название предпочтительнее, чем "фаунистический горизонт" Калломона, поскольку обладает более широким смысловым значением. Несмотря на то что этот термин в литературе имеет различные трактовки, например как поверхность раздела, не имеющая объема (Мигрhy, Salvador, 1999), он настолько широко используется как инфразональный биостратон (в понимании Пэйджа) в биостратиграфии мезозоя, что почти вытеснил из практики другие его значения. Геохронологическим эквивалентом биогоризонта является гемера.

Биогоризонты определяются по нижеследующим критериям:

- 1. Критерий детальности (неделимости): биогоризонтом является биостратиграфическое подразделение, в котором дальнейшее стратиграфическое разделение невозможно по выбранной группе таксонов. Обеспечить такую детальность можно при условии, если биогоризонт выделяется только по виду- или подвиду-индексу, а не по всему комплексу. Поэтому биогоризонт не должен устанавливаться в разрезе, если вид (подвид)-индекс в нем не найден.
- 2. Критерий границ. Биогоризонт характеризуется нижней и верхней границей, в отличие от конвенционных биостратонов зон, подзон, а также зонул и, соответственно, не отвечает принципу смыкаемости. Этим биогоризонт принципиально отличается от договорных подразделений (зон и подзон). Его использование существенно облегчает стратиграфические процедуры при изучении конкретных отложений, поскольку в разрезах всегда существуют «немые» интервалы, отнесение которых к той или иной зоне является субъективным. Применение шкал биогоризонтов позволяет более обоснованно определять границы зональных подразделений и проводить межрегиональную корреляцию.
- **3. Филогенетический критерий**. Биогоризонт в большей степени отвечает критерию детальности в том случае, если он выделен по наименьшему звену филолинии руководящего таксона виду или хроноподвиду. Соблюдение филогенетического принципа возможно при условии выделения не одного, а последовательности биогоризонтов по видам (подвидам) всей филолинии или ее части. Это повышает гарантию того, что инфразональная шкала не будет иметь пропусков. Критерий детальности в сочетании с филогенетическим при выделении биогоризонтов может привести к частичному перекрытию соседних биогоризонтов.
- **4.** Корреляционный критерий. Корреляционный потенциал биогоризонта не имеет ограничений и как минимум должен быть достаточно высоким, чтобы обеспечивать его корреляцию за пределами одного единственного разреза, где он может быть первоначально выделен. Как показывает практика, биогоризонты могут прослеживаться широко, нередко за пределы региона или биохоремы высокого ранга, иногда даже области или надобласти (Callomon, 2001; Рогов и др., 2009а). По этому признаку они не уступают зонам.
- **5. Количественный критерий**. Выделение инфразональных подразделений возможно по изменению обилия вида(подвида)-индекса в разрезе, поэтому биогоризонт нередко характеризует только акме-уровень вертикального распространения таксона в том или ином регионе.

На практике реальные биогоризонты отвечают не всем критериям сразу, а только нескольким. Чаще всего в обратной зависимости находятся критерий детальности и корреляционный критерий, вследствие чего одни биогоризонты обеспечивают детальную или сверхдетальную разбивку инфразональных шкал на биогоризонты с низким корреляционным потенциалом, а другие — широкую пространственную увязку различных региональных шкал при любом уровне детальности. Такие различия позволили выделить два типа биогоризонтов — филогенетический и иммиграционный (Захаров и др., 2007; Rogov et al., 2009; Рогов и др., 2012а). Это деление весьма условно, поскольку один и тот же биогоризонт может быть филогенетическим в одной биохореме и иммиграционным в другой. Например, келловейские биогоризонты Cadoceras elatmae, C. milaschevici milaschevici, Longaeviceras stenolobum являются филогенетическими для Восточно-Европейской провинции и иммиграционными для Сибирской и, наоборот, батский биогоризонт Cadoceras calyx calyx для первой провинции является иммиграционным, а для второй — филогенетическим.

Тем не менее биогоризонты нередко бывают универсальными, поскольку могут соответствовать принципу детальности и одновременно обладать высоким корреляционным потенциалом. Такие биогоризонты обычно выделяются и устанавливаются в разных провинциях одной палеобиогеографической области, например космоцерасовые и кепплеритовые биогоризонты келловея (Kosmoceras obductum, K. medea medea и др.), одинаково характерные для Восточно-Европейской и Западно-Европейской провинций.

Строго филогенетические биогоризонты обычно выделяются по таксонам эудемичных филолиний, с низким корреляционным потенциалом, например видам *Cadochamoussetia*.

Таким образом, по соотношению 1 и 4 критериев биогоризонты можно разделить на четыре типа (таб. 2.3.1).

Таблица 2.3.1. Типы биогоризонтов, выделяемые на основе различных критериев

Тип биогоризонта	Соответствие филогенетическому критерию	Высокий корреляционный потенциал				
Универсальный	да	да				
Факультативный	да, для одной из двух и более биох орем	да				
Строго филогенетический	да	нет				
Строго иммиграционный	нет, если не выделены биогоризонты по другим видам той же филолинии	да				

Биогоризонты по многим признакам близки другим биостратонам, что нередко порождает путаницу в их понимании. К ним относится биостратиграфическая зона, включая и различные ее разновидности, и слои с фауной (флорой).

Биостратиграфическая зона (Стратиграфический кодекс, 2019, Статья VII.3) или биозона (ISG, Murphy, Salvador, 1999, non Buckman, 1893), в особенности три ее разновидности – зона распространения таксона (биозона sensu Buckman, 1893), филозона и акме-зона (эпибола), соответствуют некоторым критериям выделения биогоризонтов: филогенетическому (филозона) и количественному (акме-зона, =тейль-зона, =пик-зона). Содержание термина "зона" широко варьирует в различных работах (например, О. Шиндевольф [1975] насчитывал 90 значений), поэтому в данной работе оно принимается в соответствии со стратиграфическим кодексом.

В отличие от биогоризонта, зона не соответствует первому критерию – неделимости, поскольку потенциально может быть разделена на любое количество подзон. Отличие зоны от биогоризонта обусловлено не только формальными соображениями, но и практикой установления исторически сложившихся зон различных региональных шкал, в первую очередь Европы. В частности, большинство аммонитовых зон юрской системы, выделенных в 19 веке, начиная с работ А. Оппеля, сохранены в современных зональных стандартах Европы не только в силу их пригодности, но и для стабилизации стратиграфической номенклатуры. Тем не менее уже в начале 20 века стало очевидно, что эти зоны могут быть разделены на подзоны и подразделения еще меньшего объема. Очевидно, что такие подразделения есть не то же самое, что и зона, они должны иметь особую сущность, концептуальное обоснование и номенклатурное оформление. Например, в келловейском ярусе Англии подзональное деление было впервые разработано Калломоном более 60 лет назад (Callomon, 1955), через сто лет после выделения зон. Через десять лет тем же автором в некоторых подзонах среднего и верхнего келловея уже были выделены биогоризонты (Callomon, 1964), и только через 25 лет после этого была разработана инфразональная шкала нижнего келловея (Callomon et al., 1988), в настоящее время являющаяся инфразональным стандартом в Западной Европе.

Также зона отличается от биогоризонта по критерию границ, поскольку должна отвечать принципу смыкаемости, вследствие чего в зональной последовательности исключается разрыв, «т.е. отсутствие стратиграфического интервала, который не охарактеризован данной группой организмов, и отсутствие перерыва в осадконакоплении» (Стратиграфический кодекс, 2019, с. 34). Поэтому фактически зона в любой зональной последовательности может определяться по нижней границе. Соблюдение этого условия на практике приводит к тому, что зоны в разрезе являются в той или иной мере условными и экстраполированными, поскольку включают интервалы, не содержащие представителей руководящей группы фоссилий. Биогоризонты в этом смысле более объективны, поскольку включают только слои, охарактеризованные палеонтологически.

По признаку несмыкаемости биогоризонты напоминают слои с фауной (флорой) — самостоятельные биостратоны (по мнению Месежникова [Степанов, Месежников, 1979] — разновидность биостратиграфической зоны), которые могут быть выделены среди не расчлененных на зоны отложений. Тем не менее слои с фауной (флорой) являются лишь вспомогательными биостратиграфическими подразделениями и не отвечают большинству критериев выделения биогоризонтов, в первую очередь детальности, филогенетическому и корреляционному. Слои с фауной (флорой) необходимы

для первичной разбивки отложений, «в которых остатки организмов либо вовсе не встречаются в подстилающих или перекрывающих образованиях, либо встречаются редко» (Стратиграфический кодекс, 2019, статья VII.10). Поэтому они впоследствии должны быть заменены основными биостратонами. Биогоризонты, могут выделяться (и изначально были выделены) в разрезах с прекрасной палеонтологической охарактеризованностью. Как и зоны, они также относятся к категории основных биостратонов, а их стабильная последовательность может составлять инфразональный стандарт любого региона или биохоремы.

Биогоризонты начиная с пионерных работ Дж. Калломона (Callomon, 1964, 1984b; Callomon et al., 1988, Callomon, Chandler, 1990 и др.), широко применяются в зарубежной Европе с середины 1990-х годов (Cariou, Hantzpergue et al., 1997 и др.), однако регулирующие правила выделения инфразональных подразделений были разработаны позднее уже российскими авторами (Гуляев, 2002; Gulyaev et al., 2010; Рогов и др., 2012а). Проблематика номенклатуры биогоризонтов впервые рассмотрена в работе Д.Б. Гуляева (2002), который предложил критерии их пригодности и валидности. По Гуляеву (с. 273), **пригодным** является биогоризонт, определяемый тремя составляющими: «(1) наличием названия, состоящего из слова "биогоризонт" или его синонима, пригодного названия вида-индекса, имени автора и года опубликования названия биогоризонта; (2) наличием стратотипа...; (3) соответствием опубликования, которые приняты в действующих Международных кодексах зоологической и ботанической номенклатуры».

Валидность биогоризонта (там же) «определяется тройственным принципом приоритета, включающим соподчиненные принципы (1) *детальности*: биогоризонт имеющий меньший геохронологический объем приоритетен перед биогоризонтом имеющим больший геохронологический объем, (2) *преемственности*: биогоризонт, выделенный по виду той же филетической линии, что и соседние, приоритетен перед биогоризонтом, выделенным по другой филетической линии, если это не противоречит принципу детальности, (3) *старшинства*: старейшее из пригодных названий приоритетно перед более поздними, если это не противоречит принципам детальности и преемственности».

Выделение вышеперечисленных критериев валидности и пригодности представляется весьма обоснованным. Характерно, что в последовательности критериев валидности на первом месте находится критерий детальности, а не старшинства, как у конвенционных подразделений. Эта «инверсия» критериев отвечает сути биогоризонтов как элементарных биостратонов по определению. Установление критериев пригодности также необходимо, поскольку в литературе нередко можно найти примеры выделения биогоризонтов без указания стратотипа.

2.3.2. Биогоризонты альтернативной последовательности и принципы их выделения

Основные операции инфразональной стратиграфии, как и в зональной стратиграфии (Степанов, Месежников, 1979; Месежников, 1992), сводятся к трем действиям: 1) расчленению разрезов и выделению инфразональных подразделений; 2) их корреляции и 3) датировке — сопоставлению с инфразональным стандартом. Результатом этих операций на первом этапе является создание местных или региональных инфразональных шкал, которые характеризуются полной последовательностью биогоризонтов и, по умолчанию, не должны содержать пропусков. Такая последовательность является основой для увязки разрезов на большей части региона или биохоремы.

Между тем биостратиграфические подразделения стандартной региональной шкалы не всегда могут эффективно прослеживаться внутри региона, палеобиохоремы и в особенности в экотонных районах. За пределами региона кореляционные возможности большинства биостратонов региональных стандартов сводятся к минимуму. Это связано с тем, что вид-индекс и другие виды того же семейства, к которому принадлежит вид-индекс, не распространены повсеместно и равномерно на всем пространстве данного региона. По этой причине стандартный биогоризонт, а иногда даже зона, не могут достоверно устанавливаться в разрезе, если вид-индекс или близкие к нему виды не найдены, но присутствуют представители других семейств, в особенности более характерных для соседних регионов. В таких случаях стандартные биостратоны устанавливаются под знаком вопроса или вовсе условно. Например, для большей части келловея Европейской России (зоны Koenigi, Calloviense, Jason, Coronatum и Athleta) видами-индексами подзон и биогоризонтов являются аммониты

семейства Kosmoceratidae. Но во многих разрезах этого региона, в особенности в северной его части (бассейны рек Унжи, Сысолы, Яренги, Камы, Печоры), космоцератиды редки или отсутствуют, а в слоях, наоборот, преобладают виды аммонитов других семейств, в первую очередь Cardioceratidae. Распространение видов кардиоцератид в разрезах часто не совпадает с распространением видов космоцератид, поэтому биостратиграфическое деление по стандартной шкале в таких разрезах становится условным и субъективным.

Для решения таких спорных вопросов биостратиграфии напрашивается идея создания альтернативной биостратиграфической шкалы (АБШ) — последовательности биостратонов (зон и биогоризонтов) по альтернативной группе таксонов, которая бы рассматривалась наряду с основной последовательностью как составная часть региональной стандартной шкалы. Для Европейской России альтернативная инфразональная шкала разработана для келловея по кардиоцератидам (Киселев, 2005, 2006). Целесообразность и практичность такой шкалы обусловлены следующими причинами:

- 1. Альтернативная шкала необходима как основа для биостратиграфического расчленения тех разрезов региона, где биостратоны основной шкалы не могут быть установлены. Например, разработанная АБШ по кардиоцератидам была применена как единственно возможная биостратиграфическая основа при расчленении разрезов келловея бассейна р. Унжи (Киселев, 2013), Сысолы (Киселев, 2006) и отдельных интервалов в разрезах Рязанской области (Kiselev, Rogov, 2018).
- 2. При сопоставлении основных биостратиграфических шкал различных регионов (региональных стандартов) альтернативные шкалы выполняют функцию корреляционного посредника. Корреляционный потенциал таких шкал увеличивается при условии широкого географического распространения видов-индексов образующих его биостратонов.
- 3. Альтернативная шкала в целом или отдельные ее фрагменты (зоны и (или) биогоризонты) являются основой для разработки вторичных географических стандартов. Такая необходимость возникает в случае, если основная биостратиграфическая шкала какого-либо региона, входящая в состав некой палеобиогеографической области, не отвечает требованиям, предъявляемым к надрегиональным стандартам. В этом случае может быть использована альтернативная шкала региона из другой палеобиогеографической области, разработанная по той же группе таксонов (аммонитов), что и основная шкала региона из соседней палеобиогеографической области (при условии ее более высокого качества). Например, при разработке Бореального (Арктического) стандарта байоса, бата и келловея чаще принято использовать как основу биостратиграфические стандарты регионов Арктической области (в первую очередь, Восточной Гренландии и Северной Сибири). Эти шкалы, основанные на последовательности кардиоцератид, хорошо подходят для разработки Бореального стандарта байоса и бата, но малопригодны для келловейской его части. Келловейские биостратоны Арктики (выделяемые по кардиоцератидам) существенно уступают по детальности и по корреляционному потенциалу зонам и биогоризонтам альтернативной шкалы Европейской России, поэтому, по крайней мере на настоящий момент, не могут конкурировать с ними в роли возможной основы Бореального стандарта (см. ниже, разд. 2.7). Поскольку вторичный географический стандарт не должен создаваться из виртуальных биостратонов, которые не присутствуют ни в одном региональном стандарте, одной из функций альтернативной шкалы может быть создание основы для вторичного стандарта. Эта функция сохраняется при условии, что ни одна основная шкала какого-либо региона не пригодна для этой цели.

Принципы создания альтернативных биостратиграфических шкал

<u>1</u> принцип. Альтернативные биостратоны должны выделяться по подвидам или видам тех семейств, по которым разработаны *основные биостратиграфические шкалы* (ОБШ) в регионах, относящихся к соседней палеобиохореме высокого ранга (область или надобласть). Если другая биостратиграфическая шкала, отличная от основной, не соответствует этому принципу, то она должна относиться к категории *параллельных биостратиграфических шкал* (ПБШ). АБШ и ПБШ можно рассматривать как разновидности *дополнительных биостратиграфических шкал*.

<u>2</u> принцип. АБШ первично разрабатывается как дополнение к биостратиграфической региональной стандартной шкале, т.е. является частью регионального стандарта, построенной по той же ортостратиграфической группе, что и основная шкала. Если АБШ состоит из биостратонов, обла-

дающих высоким корреляционным потенциалом, то впоследствии такая шкала может послужить основой для создания вторичного географического стандарта.

<u>3 принцип</u>. Для решения частных стратиграфических задач (биостратиграфическое расчленение и внутрирегиональная корреляция) альтернативная шкала может быть представлена только инфразональной шкалой — последовательностью альтернативных биогоризонтов, привязанных к зонам основной шкалы. Если же АБШ планируется как основа для вторичного географического стандарта, то она должна *обязательно* включать и зональную шкалу.

4 принцип. Альтернативные инфразональные подразделения могут не соответствовать всем требованиям, которые предъявляются к биогоризонтам. По Дж. Калломону (Callomon, 1985), биогоризонты выделяются по таксонам, которые представляют наименьшие звенья эволюции в филогенетической цепочке (1 признак). Обычно это хроноподвиды, которые, по сути, соответствуют мутациям Ваагена. Однако Калломон также предложил понимать под биогоризонтами и предельно детальные биостратоны, в которых дальнейшее биостратиграфическое деление невозможно (2 признак) (Callomon, 1995; Callomon, Dietl, 2000). Очевидно, что при создании альтернативных шкал биогоризонтов, признаки 1 и 2 обязательно вступят в противоречия, поскольку темпы эволюции у разных таксонов разные. Поэтому признакам 1 и 2 должны удовлетворять только биогоризонты основной шкалы. Альтернативные биогоризонты отвечают только признаку 1 и могут занимать любой стратиграфический объем.

<u>5 принцип</u>. Чтобы соответствовать критериям детальности, инфразональная альтернативная шкала должна представлять последовательность биогоризонтов, выделенных по видам или подвидам одной или нескольких филолиний альтернативного таксона. Зона альтернативной шкалы, по возможности, должна объединять биогоризонты, выделенные по видам одной филолинии или ее участка с определенной спецификой. Поэтому границы альтернативных зон могут не совпадать с границами примерно эквивалентных им зон основной шкалы. Например, альтернативная зона Milaschevici объединяет биогоризонты, выделенные по хроноподвидам *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.), и соответствует всей зоне Jason, а также части нижележащей зоне Calloviense. Поэтому подъярусная граница (нижнего-среднего келловея) в альтернативной шкале проходит внутри зоны и даже внутри одного из биогоризонтов. Для того чтобы зафиксировать подъярусную границу, которая не устанавливается по видам рондицерасовой группы, в зону Milaschevici включен дополнительный биогоризонт *arcticoides*, вид-индекс которого относится к другой филолинии кардиоцератид.

Альтернативная биостратиграфическая шкала келловея Европейской России

Представленная в данной работе АБШ келловея Европейской России разработана по вышеперечисленным принципам. За основу взята последовательность биогоризонтов, выделенная ранее по видам семейства Cardioceratidae (Киселев, 2005, 2006). Инфразональная шкала дополнена зонами, большинство из которых являются частью основной шкалы келловея нескольких регионов Арктики (в первую очередь, Северной Сибири) и новой версии Бореального (Арктического) стандарта (см. разд. 2.7). АБШ разработана только для части келловейского яруса, соответствующей последовательности биостратонов основной шкалы, выделенных по видам семейств преимущественно суббореального или тетического происхождения (Kosmoceratidae, Pseudoperisphinctidae, Aspidoceratidae, Pachyceratidae). К ним относятся зоны Koenigi, Calloviense, Jason, Coronatum и Athleta, т.е. верхняя часть нижнего келловея, средний келловей и низы верхнего келловея. Альтернативная шкала, соответствующая этому стратиграфическому интервалу, представлена пятью зонами (Tolype, Sublaeve, Milaschevici, Stenolobum, Nikitini) и 14 биогоризонтами (рис. 2.3.1), показаны справа желтой заливкой). Из выделенных зон лишь две верхние зоны полностью эквивалентны двум зонам основной шкалы (Coronatum и Athleta), а из биогоризонтов – только три. Остальные биогоризонты превышают по объему биогоризонты основной шкалы в 1,5-2 раза, а в одном случае – в 4 раза. В дополнение к ним в зону Sublaeve включено два альтернативных биогоризонта, установленных в Англии (рис. 2.3.1, показаны темно-желтой заливкой), которые удобны для межрегиональной корреляции и составляют часть Бореального стандарта. Нижние две зоны, Tolype и Sublaeve, включая инфразональную шкалу, выделены в основном по разрезам Европейской России, но установлены также и в Северо-Западной Европе (в основном в Англии). Поэтому они могут рассматриваться как альтернативная шкала Бореально-Атлантической области. Остальные зоны (Milaschevici, Stenolobum, Nikitini) в пределах этой биохоремы являются сугубо среднерусскими.

Альтернативные биостратоны келловея редко совпадают на границах с подразделениями основной шкалы, поэтому распознавание последних по кардиоцератидам, которые часто доминируют в аммонитовых таксоценозах келловея или являются единственной группой аммонитов, делает биостратиграфическое расчленение достаточно условным. Наоборот, установление альтернативного биостратона в разрезе лишено условности, в связи с чем после проведения биостратиграфического расчленения из стратиграфических задач остается только вопрос корреляции альтернативного биостратона с подразделениями других шкал.

Биогоризонты альтернативной шкалы хорошо прослеживаются в различных субрегионах Европейской России (рис. 2.3.2). На юго-востоке Русской плиты (Оренбургская обл.) и северо-западной части Туранской плиты они могут быть установлены только в отдельных интервалах, соответствующих 13-22% совокупного инфразонального объема келловея. В центральных частях Европейской России (Среднерусское поле) доля биогоризонтов АБШ уже составляет 25-100% инфразонального объема (в среднем 68%), а в северной части (бассейны рек Печоры и Сысолы) – 98%. При этом в северном субрегионе инфразональный объем чаще всего представлен только альтернативными биостратонами. Таким образом, практическое использование АБШ в целом сдвигается к северным субрегионам. Тем не менее и в Центральной России доля альтернативных биогоризонтов, которые могут быть установлены в разрезах, существенно увеличивается в отдельных субрегионах (Среднее Поволжье, бассейн р. Унжи). При этом более высокое разнообразие семейств в аммонитовых таксоценозах келловея южных субрегионов (например, в Саратовском Поволжье) позволяет устанавливать в разрезах биостратоны как основной, так и альтернативной шкалы по всему стратиграфическому интервалу. Наоборот, в северных субрегионах Центральной России (бассейн р. Унжи) зачастую можно установить лишь альтернативные биостратоны. Так, в разрезах верховьев Унжи (Черменино) только в небольшой части келловейской части разреза (25% инфразонального объема) были установлены биогоризонты основной шкалы, а в остальной части – альтернативные биогоризонты (рис. **2.2.6**).

Альтернативная биостратиграфическая последовательность биостратонов, вместе зонами и биогоризонтами основной шкалы, выделенными по кардиоцератидам (Elatmae, Subpatruus, Lamberti), образует единую шкалу келловея, разработанную по видам одного семейства аммонитов. Такая шкала более удобна для осуществления межрегиональной корреляции келловея Европейской России и Арктики, чем только одна основная шкала.

Описание подразделений АБШ келловея дано в отдельном разделе (см. разд. 2.7). Биогоризонты параллельной шкалы, выделенные по космоцератидам и макроцефалитидам, не описываются (они лишь указаны на **рис. 2.3.1**).

основная шкала

ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ШКАЛЫ (альтернативная и параллельная)

	ЗОНА	Подзона	биогоризонт			биогоризонт	ЗОНА
	į.		paucicostatum			cf. <i>mrazeci</i>	
ěř	LAMBERT	Lamberti	mojarowskii				
 0E	/BE	Lamberti	lamberti la				
E	A	11111	praelamberti			geminatum	
λŽ		Henrici	henrici				
Верхний келловей	A	Kuklikum	kuklikum			nikitini	
3ep	ATHLETA		rowlstonense			TIIKIUTII	Z
	분	Proniae	proniae			la la constant	NIKITIN
	FA	Phaeinum	phaeinum			lahuseni	
	Σ		grossouvrei			alpha	4
зей	IATL	Grossouvrei	posterior			аірпа	OLO
6	CORONATUM	Obductum	crassum			stenolobum	STENOLO- BUM
Средний келловей	CO	Obductum	obductum			praestenolobum	တ
Α̈́		lanan	jason jason		S	milaschevici pura	
H	JASON	Jason	jason sedgwickii		arcticoides		1 _
be	JAS	Madaa	medea magnum		rctic	milaschevici	
		Medea	medea medea		а	milaschevici	
			enodatum aeeta				MILASCHEVIC
	ISE I	En e deture	enodatum enodatum			wiej khudyaevi	
	1E)	Enodatum enodatum enodatum enodatum milaschevici khudyi enodatum crispatum fracidus tscheffki Calloviense		schevici Kita			
	Ó		fracidus			tscheffkini	
	, ALI	0-11	micans	sublae	ve rug		4
		Calloviense	calloviense	sublae	/e sui	blaeve geerzense	SUBLA- EVE
		Galilaei	galilaei				S
келловей	KOENIGI	Curtilobus	curtilobus			sokolovi tolype	TOLYPE
 	δ		gowerianus				10
1		Gowerianus	metorchus			chamousseti	
НИЙ			saratovensis			toricellii	
Нижн			subpatruus				
+	S	Subpatruus	surensis			russiensis	
			tschernyschewi				
						pavlowi	
			elatmae			multicostatus	Ì
					pros	sekensis verus	j
		Elatmae	falsum				j
			frearsi			jacquoti	1
			breve			keppleri	
							1

биостратоны, выделяемые в Европейской России по кардиоцератидам

Рис. 2.3.1. Зональное и инфразональное деление келловея Европейской России по аммонитам в основной и дополнительных (альтернативной и параллельной) биостратиграфических шкалах, используемое в данной работе. Альтернативная шкала разработана по кардиоцератидам (обозначено желтой заливкой), параллельная космоцератидам (обозначено белой заливкой). Для параллельной шкалы зоны не выделены.

биостратоны, выделяемые в Северо-Западной Европе по кардиоцератидам

биостратоны, выделяемые по космоцератидам

биостратоны, выделяемые по другим таксонам

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея

								Ср. По- волжье				бассейн р. Оки				Верхнее Поволжье						есп.		
	C	основная	шкала	ал	ьтернативная шкала		Мангышлак	бассейн р. Урал	OB	Просек-Исады Починки-Ужовка	Краснослободск	ИНО	Ма	ілов	рево	вец	1CK	рев	ВО	ЭНИНО	ла			
	ЗОНА	Подзона	биогоризонт	биогоризонт				бассе	Саратов	Просе	Красн	Никитино	Елатьма	Михайлов	Алпатьево	Юрьевец	Рыбин	Макарьев	Бурдово	Черменино	Сысола	Ижма Уса		
'= 'Z	A	Kuklikum	kuklikum																	T	T			
(HIN)	[rowlstonense		nikitini			П												T	T			
Верхний келловей	ATHLETA	Proniae	proniae	lahuseni																				
ш ₹	Α.	Phaeinum	phaeinum																					
	M	Grossouvrei	grossouvrei	alpha																				
Средний келловей	CORONATUM	Giossouviei	posterior	ирпа																				
9	RO	Obductum	crassum		stenolobum																	\perp		
Ke	8	Obadolaiii	obductum	praestenolobum																		\perp		
Σ̈́	_	Jason	jason jason	Se	milaschevici pura																			
표	JASON	000011	jason sedgwickii	arcticoides															4					
Spe	A A	Medea	medea magnum	rrctic		milaschevici																		
			medea medea	10	milaschevici			Щ										+	\dashv					
			enodatum aeeta																					
	NSE	Enodatum	enodatum enodatum		schevici khudyaevi					_												4		
Beľ	NE		enodatum crispatum	mila	tscheffkini																			
келловей	CALLOVIENSE		fracidus		tschenkini													-	4			_		
- Ā	CAL	Calloviense	micans																					
1			calloviense	geerzense																				
Нижний		Galilaei	galilaei		sokolovi													ł	\dashv			\mp		
王	KOENIGI	Curtilobus	curtilobus		tolype									_							+	+		
			gowerianus		Юурс			=								-				7	-	+		
	_	Gowerianus	metorchus		chamousseti															-	+			
			111010101100				Ш					Ш	oxdot						\perp	丄	\bot			

Рис. 2.3.2. Инфразональный объем келловея и положение биогоризонтов альтернативной шкалы в разрезах Европейской России и прилегающих районах Перитетиса. Показана только та часть келловея, для которой разработана альтернативная шкала. Интервалы разрезов, где установлены или могут быть установлены альтернативные биогоризонты, обозначены желтой заливкой; остальные интервалы, где могут быть установлены только биогоризонты основной шкалы, – серой заливкой.

Глава 2.4. Зональная и инфразональная корреляция бата и келловея высокобореальных регионов Панбореальной надобласти

2.4.1. Введение

Несмотря на высокое разнообразие кардиоцератид в бате и келловее высокобореальных регионов, корреляция бореальных и суббореальных стратиграфических шкал сильно затруднена, в основном из-за существенных различий в видовом составе их аммонитовых комплексов. Отсутствие видов кардиоцератид бореально-атлантического типа в бореальных комплексах аммонитов всех подъярусов бата и келловея считалось установленным для Южной Аляски (Imlay, 1953b, 1975; Callomon, 1984b), Арктической Канады и Британской Колумбии (Frebold, 1961, 1964; Frebold, Tipper, 1967; Callomon, 1984; Arthur et al, 1993; Hall, Poulton, 2012, 2019), что впрямую отразилось на предложенных схемах корреляции. В связи с этим прямая увязка на видовом уровне между европейскими и высокобореальными шкалами считалась практически невозможной что было отмечено еще В.И. Бодылевским (1960).

Корреляция подъярусов различными авторами проводилась по распространению общих родов, а биостратонов меньшего объема (зон, подзон и биогоризонтов) — по косвенным признакам (положению стратонов в вертикальной последовательности и распространению филогенетических аналогов суббореальных видов). Подобная методика допускает большую свободу для субъективизма в корреляции.

Корреляция шкал различных регионов Арктики, расположенных вблизи с Бореально-Атлантической областью (Восточной Гренландия, ЗФИ, Шпицберген, Новая Земля, Северная Сибирь), и шкал суббореальных регионов возможна по общим видам. Для ее осуществления наибольшее значение имеют последовательности кардиоцератид бата-келловея Восточной Гренландии и экотонных районов Европейской России (Восточно-Европейская палеобиогеографическая провинция). В первом случае корреляционным потенциалом обладают кардиоцератиды восточногренландского происхождения (ВГ-таксоны), проникавшие в суббореальные регионы или в другие регионы Арктики, преимущественно в бате-раннем келловее. Во втором случае корреляционное значение имеют кардиоцератиды среднерусского происхождения (СР-таксоны), распространявшиеся за пределы Восточно-Европейской провинции, в основном, в келловее. Подчиненное значение имеют кардиоцератиды, проникавшие в Восточно-Европейскую провинцию из различных регионов Арктики (исключая В. Гренландию) – А-таксоны. И в том и в другом случае ВГ-таксоны, А-таксоны и СР -таксоны за пределами своих центров происхождения и провинций занимают подчиненное положение среди местных кардиоцератид. В Арктике прямая корреляция по ВГ- и СР-таксонам лучше всего обоснована для шкал регионов, расположенных по соседству с Бореально-Атлантической областью: Восточной Гренландии, шельфа Северного, Норвежского и Баренцева морей, бассейна р. Печоры, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. В последнее время схемы корреляции по ВГ- и СР-таксонам предлагаются и для верхнего бата и келловея Северной Сибири (Князев и др., 2007, 2009а, в, 2010, 2011, 2017; Меледина, 2013; Меледина и др., 2015 и др.).

Изучение келловейских кардиоцератид в разрезах Европейской России обнаружило достаточно частую встречаемость в аммонитовых комплексах стандартных западно-европейских зон и подзон келловея видов, ранее известных только в Арктическом бассейне (Киселев, 1999, 2001а,б, 2002, 2005; Князев и др., 2011). Наибольшее количество общих видов принадлежит среднему келловею. В интервале бат-келловей Русской платформы насчитывается до 100 видов кардиоцератид, из которых не менее 25 встречаются и в разрезах келловея Арктической области и около 30 являются викарирующими (и примерно одновозрастными) формами. В рассматриваемом интервале эти виды образу-

Таблица 2.4.1. Доля (в процентах) совместно встречающихся видов кардиоцератид в Европейской России и различных регионах Панбореальной надобласти. В – викарирующие виды, О – общие виды. D – среднее расстояние от центральной части Русского моря (Рыбинск) до соответствующего региона в конце средней юры (округленно, на основе модельной реконструкции по Müller et al., 2019).

Регион	D, км	Бат	Ниж келл		Сред келл		-	кний овей	Сред	цнее
	·	О	О	В	О	В	()	О	В
Восточная Гренландия	3300	67	25		16		12		30	
ЗФИ	2500	33	0		19		7,3		14,8	
Шпицберген	2498	33	3		5		12		13,2	
Северная Сибирь (Анабарский зал.)	4700	44	11	22	27	9	10		23	15
Арктическая Канада (Юкон)	4800	33	6		5	11	0		11	11
Южная Аляска	6400	0	2,7	30,5	5,5	57	0		2,7	44
Британская Колумбия	7800	0	0	8,1	5,5	11	9,6	3,2	5,1	7,5
В. Европа (через Припятский прогиб)	1000	0	24			11	64	64		
С. Кавказ, Туранская пл.	1600	27	14		6		29		19	

ют до 40 комплексов, распространение которых в объеме стандартных западно-европейских подразделений является установленным.

Новые данные по составу и распространению кардиоцератид в бате и келловее Европейской России позволяют существенно уточнить зональные и инфразональные шкалы высокобореальных районов и провести их корреляцию с европейской стандартной шкалой. В первую очередь, это относится к Северной Сибири и Восточной Гренландии, в комплексах кардиоцератид которых наблюдается наибольшее количество общих видов (таб. 2.4.1).

Остальные регионы Арктического бассейна характеризуются небольшой долей общих элементов (Арктическая Канада, Южная Аляска, Британская Колумбия, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген и Новая Земля). Наименьшим числом общих видов отличается Южная Аляска, тем не менее этот регион имеет большое значение для решения корреляционных задач, поскольку содержит наибольшее количество викарирующих видов, параллельно сформировавших морфотип, сходный с морфотипом одновозрастных среднерусских форм.

Доля общих таксонов у Европейской России и различных регионов Арктики обратно пропорциональна их географической удаленности в средней юре (r=0,67), поэтому корреляция близкорасположенных регионов должна быть наилучшей. Наиболее важными для корреляции бореального бата и келловея с европейской и среднерусской шкалами являются регионы Восточной Гренландии, Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа и в меньшей степени — регионов Северной Америки. Несмотря на то что комплексы кардиоцератид этих регионов содержат наибольшее количество общих таксонов или их аналогов, стратиграфические модели зонального расчленения средней юры этих территорий крайне неустойчивы для отдельных интервалов. Поэтому ниже рассматриваются вопросы корреляции в основном этих регионов.

2.4.2. Северная Сибирь

Наиболее показательные разрезы бата и келловея в Северной Сибири располагаются в Лено-Анабарском районе побережья моря Лаптевых, охватывающем восточный берег Таймыра (р. Чернохребетная), о. Большой Бегичев (р. Иннокентьевка), берега Анабарского и Оленекского заливов, низовья р. Лены (включая Оленекскую протоку). Оба яруса здесь представлены терригенными отложениями, мощностью до 215-325 м (Меледина, 1977, 1994).

Распределение аммонитов в верхних двух ярусах средней юры Северной Сибири обстоятельно изучено во второй половине 20 века, благодаря работам В.И. Бодылевского (1960), Н.С. Воронец (1962), С.В. Мелединой (1973, 1977, 1994; Меледина и др, 1991), а в настоящее время В.Г. Князева,

С.В. Мелединой, А.С. Алифирова (Князев и др., 2006, 2007, 2009а,б, 2010, 2011, 2015, 2017, 2018, 2019; Князев, Меледина, 2011; Меледина и др., 2015; Алифиров и др., 2017, 2018; Алифиров, 2009 и др.). В этих работах неоднократно проводилась ревизия и уточнение систематического состава батских и келловейских аммонитов, разрабатывались схемы зонального расчленения разрезов и корреляции зональных шкал.

До середины 1960-х годов проводилась в основном подъярусная разбивка бата и келловея (Бодылевский, 1960; Воронец, 1962; Воронец, Ершова, 1963), но одновременно создавались и первые схемы зонального расчленения по аммонитам (Sachs, 1962). Вся последующая история формирования современной аммонитовой зональной шкалы Северной Сибири сводилась к прогрессирующей детализации, разработке схем корреляции северо-сибирской шкалы с европейским стандартом и уточнению номенклатуры выделенных подразделений.

Детализация. Первые зональные шкалы Северной Сибири состояли из зон, объем которых по сути соответствовал подъярусу. В первой из них (Sachs, 1962) было выделено 7 зон, из которых две нижние зоны, располагавшиеся в бате (Ar. ellipticus и Cr. vulgaris), уже относятся к байосу в современном понимании (рис. 2.4.1). Более детальная разбивка была впервые проведена С.В. Мелединой (1973, 1977), при этом число зон в бате, нижнем и верхнем келловее увеличилось почти вдвое. Однако и в этих работах все зоны, выделенные в бате, в современных шкалах располагаются в байосе, поэтому фактическая детальность расчленения составила одну зону на подъярус. В последующих работах того же автора (Меледина, 1991, 1994) добавляется 7 новых зон в батскую последовательность в современном понимании, благодаря чему средняя детальность расчленения составила около 2 зон на подъярус. На новейшем этапе в зональную шкалу бата новых зон не добавлено, а их изменения имеют номенклатурный характер. Детализация затронула нижний и средний келловей: в нижнем подъярусе выделены 4 новые зоны и две подзоны (Князев и др., 2009б, в, 2010), а в среднем – две новые зоны, номенклатура которых до сих нестабильна (Князев и др., 2011, 2020; Никитенко и др., 2013). Средняя детализация современного бата и келловея уже составляет 3,3 зоны (подзоны) на подъярус.

Номенклатура. В процессе детализации зональной шкалы изменение названий затронуло большинство зон. В основном это связано с заменой вида-индекса зоны на другой вид по тем или иным причинам, к которым относятся следующие:

- 1. В случае, если вид-индекс с валидным названием оказывается нехарактерен, мало характерен или ошибочно определен для данной зоны. Примерами служат переименования зоны Elatmae в зону Anabarense (Меледина, 1994), зоны Falsum в зону Calyx (Князев и др, 2006) и всех зон среднего келловея (Князев и др, 2011; 2020).
- 2. При обнаружении в выделенной местной зоне вида-индекса другой, ранее выделенной (и более приоритетной) зоны из другого региона. При этом предпочтение отдается названиям зон, обладающим высоким корреляционным потенциалом. Например, после получения доказательств присутствия в разрезах базального нижнего келловея Анабарского залива вида *С. elatmae* зона Anabarense была вторично переименована в зону Elatmae (Князев и др., 2009б).
- 3. При изменении номенклатуры вида-индекса, в результате которого невалидное видовое название заменяется валидным. Примерами является смена названия зоны Kochi на Ishmae (Меледина, 1991), названия зоны Keyserlingi на Nikitini (Алифиров, Князев, 2020).
- 4. При сужении стратиграфического объема зоны выделяется несколько новых зон с новыми названиями, при этом название ранее выделенной зоны, где распространен ее вид-индекс, заменяется на новое. Так, зона Emelianzevi, выделенная Мелединой (1977), в новых работах сибирских авторов (Князев и др., 2009б, в, 2010; Алифиров, Князев, 2020; Никитенко и др., 2013) не используется, а в том же самом стратиграфическом интервале выделено 4 новых подразделения три зоны (Tschernyschewi, Tolype, Sublaeve) и одна подзона (Elatmae) (рис. 2.4.2). При этом вид-индекс бывшей зоны Emelianzevi распространен уже в новой зоне Tolype совместно с ее видом-индексом. Другим примером служит разделение в сибирских разрезах зоны Milashevici (выделенной Саксом (Sachs, 1962) и впоследствии переведенные Мелединой в ранг слоев с фауной как "слои с *R. milashe*-

vici и *Erymnoceras* sp.") на три зоны, которые в последней статье (Князев и др., 2020) обозначены как "C. durum", "R. milaschevici и Pr. arcticoides", "R. nikolaevi и S. stenoloboide".

Корреляция. Прямая корреляция аммонитовых зон северо-сибирских стратиграфических шкал с западно-европейскими и среднерусскими крайне затруднена из-за редкой встречаемости общих видов в зональных комплексах аммонитов, поэтому схемы межрегиональной корреляции постоянно менялись. Основные преобразования в схемах корреляции затронули положение зон бата и нижнего келловея (рис. 2.4.1). Наиболее значительные из них связаны с изменением положения зоны Ishmae, которая первоначально (Sachs, 1962; Меледина, 1972, 1973) располагалась в основании нижнего келловея, но впоследствии переместилась в верхний бат (Меледина, 1991), затем в средний бат (Меледина, 1994) и, наконец, в нижний бат (Меледина, 2013, 2014). Несмотря на это, батский возраст зоны Ishmae неоднократно предполагался, а ее положение в нижнем келловее доказывалось находками в ней Cadoceras раннекелловейского типа (Сакс и др., 1970). Впоследствии, когда присутствие каких бы то ни было кадоцератин в зоне Ishmae не подтвердилось, а происхождение находок настоящих раннекелловейских Cadoceras из вышерасположенных интервалов было доказано как в Восточной Гренландии и Европейской России, так и в разрезах Северной Сибири, зона Ishmae переместилась в бат. Ее положение в нижнем бате стало очевидным после совместного нахождения Arcticoceras с Pseudocosmoceratinae в Центральной России (Митта, Сельцер, 2002), что привело к очередному изменению в схеме корреляции (Меледина, 2014).

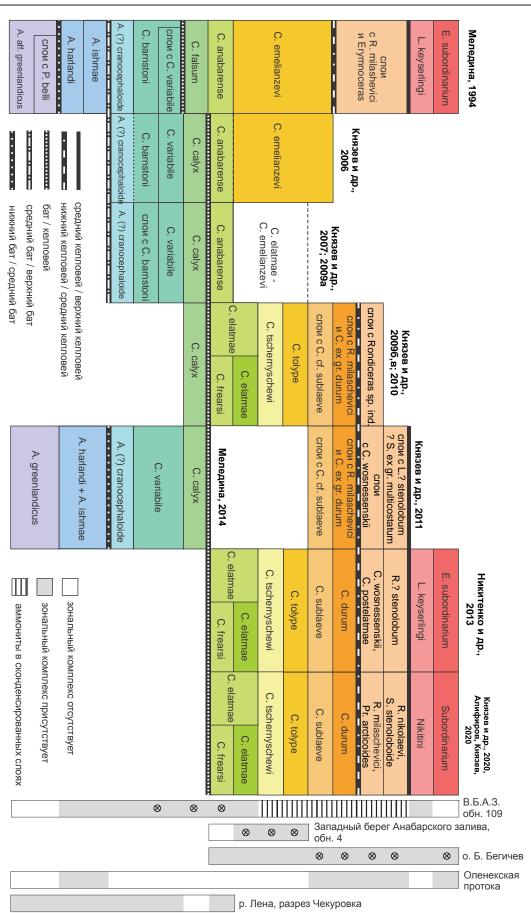
Вслед за изменением позиции зоны Ishmae вниз опустились и другие зоны: нижерасположенные оказались в основном в байосе, а вышерасположенные – в верхнем бате (зоны Calyx, Variabile, Cranocephaloide) и более низких уровнях нижнего келловея. Зона Anabarense (Elatmae) целиком переместилась в базальный нижний келловей (Князев и др., 2006), а у зоны Emelianzevi (Tolype) подошва опустилась на три подзоны, кровля – на две подзоны (Князев и др., 2009б, в, 2010). Корреляция этих зон в целом стабилизирована, поскольку находится в соответствии с зональной последовательностью Европейской России, которая рассматривается сибирскими специалистами как экотонная территория, "имеющая первостепенное значение для корреляции бореального стандарта со стандартом международным" (Меледина и др., 2011).

В настоящее время наиболее дискуссионными являются следующие нерешенные проблемы аммонитовой биостратиграфии Северной Сибири:

- 1. Возможность дальнейшей детализации стратиграфических шкал бата и келловея по аммонитам и создание инфразональной шкалы.
- 2. Проблема номенклатуры и подразделений базального нижнего келловея и возможности установления зоны Elatmae в Сибири. Сибирскими специалистами зона Cadoceras elatmae в очередной раз (после выделения эквивалентной ей зоны Anabarense) помещена в основание нижнего келловея северо-сибирской шкалы, несмотря на то что комплекс кадоцератин этой зоны существенно отличается от зоны Elatmae типовой местности (Европейская Россия). Поэтому, несмотря на очевидный прогресс, который достигнут в изучении этого стратиграфического интервала, вопрос номенклатуры и палеонтологического обоснования этой зоны нельзя считать окончательно решенным.
- 3. Номенклатура и расчленение зон среднего келловея. В новейших работах стратиграфический интервал, эквивалентный ранее выделявшейся зоне С. milashevici и слоям с *R. milashevici* и *Erymnoceras* sp., подразделяется на три зоны, из которых нижняя зона Durum отнесена к нижнему келловею (рис. 2.4.1). Номенклатура этих зон неустойчива, что, вероятно, объясняется комплексом причин, но, в первую очередь, трудностью интерпретации разрозненного и весьма редкого палеонтологического материала. Вследствие этого некоторые экземпляры аммонитов в различных статьях переопределяются на уровне видов и даже родов. В связи с этим предложенные на настоящий момент стратиграфические модели могут существенно измениться в результате получения новых данных в опорных разрезах (Большой Бегичев, Оленекская протока, Чернохребетная).
- 4. Номенклатура и корреляция зоны Subordinarium. После выделения этой зоны (Сакс и др., 1972; Меледина, 1977) в северосибирских разрезах ее положение и номенклатура оставались наиболее устойчивыми по сравнению с остальными зонами келловея в данном регионе. Однако после выделения Ю.С. Репиным (2002) рода *Dolganites* возникла переоценка родовой и видовой принадлежности вида-индекса зоны Subordinarium: по мнению Репина, его следует рассматривать как эндемич-

												_
		Ar. greenlandicus				Ar. aff. greenlandicus	O. jugatus				zigzag	жин
		A. harlandi + A. ishmae				слои с P. belli	Ar. arcticus				Zigzagiceras	. бат
						A. harlandi	Ar. att. greenlandicus	O. jugatus	B. pseudoborealis	Cr. vulgaris	Gracilisphinctes progracilis	сре
		слои без аммонитов						Ar. arcticus	C		Tulites subcontractus	дний
						A. ishmae	слои с P. belli	Ar. aff. greenlandicus	Cr. vulgaris		Morrisiceras morrisi	і бат
		A. (?) cranocephaloide		слои с C. barnstoni e A. (?) cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide A. (?) cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide	A. harlandi		_	Ī	Procerites hodsoni	веј
		C. variabile		C. variabile	C. variabile	C. barnstoni	A. ishmae	слои c ?Iniskinites sp.	elega O iugatus	Ar. ellipticus	Oxycerites orbis	рхний
		C. calyx	C. calyx	C. calyx	C. calyx	слои с C. variabile	A. (?) cranocephaloide		Ar. elegans		Clydoniceras discus	і бат
C. frearsi	C. elatitide C. frearsi	Меледина, 2013; 2014	C. elatride C. frearsi	C. anabarense	C. anabarense	C. falsum	C. barnstoni	2000			Kepplerites keppler	
	C. elatmae			C. elatmae-C. emelianzevi			слои с C. variabile	> \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \ \	A. kochi	A. ishmae	M. terebratus	
C. tschernyschewi	C. tschernyschewi		C. tschernyschewi	князев и др., 2007; 2009а		C. anabarense	C. elatmae C. falsum	С. elatmae слои с С. variabile			M. kamptus	нижн
											K. gowerianus	ий ке.
C. tolype	C. tolype		C. tolype		C. emelianzevi	C. emelianzevi	C. emelianzevi	C. emelianzevi	C. elatmae		K. kurtilobus	плове
										C. elatmae	K. galilaei	!Й
C. sublaeve	C. sublaeve	слои с С. cf. sublaeve	слои с C. cf. sublaeve					и др., 1987	C. C. I.C. I.C.		S. calloviense	
C. durum	C. durum	слои с R. milaschevici и C. ex gr. durum	слои с R. milaschevici и C. ex gr. durum	jÓ	Князев и др., 2006		Меледина, 1991	Менения	C emelianzevi		S. enodatum	
Pr. arcticoides	C. postelatmae	c C. wosnessenskii	c Rondiceras sp. ind.								K. medea	
R. milaschevici,	C. wosnessenskii,	слои	слои								K. jason	среді
		,	2009б,в; 2010			и Erymnoceras sp.			и Erymnoceras sp.		K. obductum	ний к
S. stenoloboide	T. Company	L.? stenolobum ? S. ex gr. multicostatum	K19300 N 70			слои с R. milashevici			слои с R. milashevici	C. milashevici	K. grossouvrei	еллов
R nikolassi.	D > storolohim	9000									K. obductum	ей
											K. grossouvrei	
		Князев и др., 2011									K. phaeinum	В
L. nikitini	L. keyserlingi					L. keyserlingi			L. keyserlingi	r. keyseilingi	K. proniae	ерхний
											K. spinosum	келл
E. Suboldinanum	E. Subolainanum					r. suboldinandin			E. subordinarium	7	Q. henrici	повей
									1	•	Q. lamberti	1
Князев и др., 2020, Алифиров, Князев, 2020	Никитенко и др., 2013				œ	Меледина, 1994; Меледина и др., 1998			Меледина, 0 1973, 1976, 1977	Сакс, 1962; Сакс и др., 1970		

северосибирских разрезов. ро-западной Европы. В разных шкалах одним и тем же цветом обозначены стратиграфически эквивалентные зоны, выделенные в одних и тех же слоях Рис. 2.4.1. История зонального расчленения бата и келловея Северной Сибири по аммонитам и корреляции зональных шкал со стандартной шкалой Севе-



тические колонки опорных разрезов, где отмечены стратиграфические интервалы. зоны, выделенные в одних и тех же слоях северосибирских разрезов, расположены на одном уровне без учета их корреляции с европейской стандартной шкалой и обозначены одним и тем же цветом. Траницы между подъярусами показаны специальными символами (см. легенду). Справа приведены схема: **Рис. 2.4.2.** История зонального расчленения бата и келловея Северной Сибири по аммонитам на современном этапе. Стратиграфически эквивалентные

ный сибирский вид *Dolganites sibiricus* Repin. Соответственно при таком определении корреляция этой зоны со стандартной верхнекелловейской зоной Lamberti становится не бесспорной и требует дополнительного обоснования. В дальнейшем было показано (Репин и др., 2006), что слои, содержащие *Dolganites* в типовой местности (бассейн р. Усы и Адзьвы), располагаются заведомо ниже, чем слои, эквивалентные зоне Lamberti (зона Adzvensis), и больше соответствуют верхам зоны Athleta. Это наблюдение подтвердилось при изучении разрезов на Усе и Адзьве автором данной работы. Также есть основания полагать, что комплекс аммонитов из слоя 2 обн. 3 на о. Большой Бегичев (опорный разрез зоны) является разновозрастным (Алифиров, Князев, 2020). Учитывая новые обстоятельства, следует признать, что номенклатура и положение зоны Subordinarium требуют уточнения.

Без решения вышеперечисленных проблем невозможно проводить полноценную корреляцию северосибирской шкалы с последовательностью зон Европейской России и решать вопросы ее корреляции с европейской стандартной шкалой. Поэтому, прежде чем обсуждать схемы корреляции, следует рассмотреть последовательность аммонитов бата и келловея в опорных разрезах Северной Сибири (рис. 2.4.2) с учетом новой информации и переоценки ранее полученной. Материалом послужили литературные данные, результаты послойного изучения аммонитов из разрезов Анабарского залива и низовьев р. Лена (сборы М.А. Рогова, 2008, 2009 гг.) и коллекций сибирских аммонитов в ЦНИГР Музее (колл. 9209), Геологическом музее ИГАБМ СО РАН, Якутск (колл. № 177), ЦСГМ при ИНГГ СО РАН (колл. № 311, 489).

Анабарский залив

Разрезы Анабарского залива характеризуются наиболее полной последовательностью аммонитов верхнего бата, базальных горизонтов нижнего келловея и верхнего келловея (зона Nikitini). Для этих стратиграфических интервалов они являются опорными разрезами и стратотипами местных зон и подчиненных подразделений. Из многочисленных обнажений наибольшее значение имеют обн. 109 восточного берега и обн. 4, 4а западного берега Анабарского залива. Опуская обсуждение подстилающих горизонтов средней юры, рассмотрим последовательность аммонитов в этих разрезах.

Восточный берег, обн. 109 (по Меледина, 1977, 1994; Князев и др., 2010; Алифиров, Князев, 2020).

Разрез состоит из чередующихся пачек глин и алевритов с конкреционными горизонтами, часто содержащими аммониты. Большая часть разреза средней юры (более 300 м) относится к байосу и нижнему бату, а остальные (слои 42-48, около 60 м) – к верхнему бату и келловею. Наиболее интересна верхняя часть разреза, содержащая пограничные бат-келловейские слои.

<u>В слое 42</u> мощностью около 10 м аммониты приурочены к двум конкреционным горизонтам, находящимся в подошве и вблизи кровли. В нижних конкрециях найдены три экземпляра макроконховых кадоцератин *Cadoceras variabile* Spath (Князев и др., 2009а, табл. І, фиг. 1-3) и один экземпляр того же вида найден в верхнем конкреционном горизонте (Меледина, 1994, табл. VI, фиг. 2). На основании этих находок слой 42 отнесен сибирскими специалистами к верхнему бату, зоне Variabile (Князев и др., 2007, 2009а), которая установлена взамен ранее зафиксированной в том же слое зоне Ваrnstoni (Меледина, 1994).

Из верхних конкреций слоя 42 также происходит несколько не изображенных экземпляров кадоцератин (ГМ ИГАБМ СО РАН, колл. № 177), обозначенных в каталоге как *C. variabile*. К этому же горизонту относится небольшая выборка аналогичных кадоцератин, найденных М.А. Роговым (табл. 34, фиг. 1). Эти экземпляры значительно отличаются от типичных представителей *C. vari*abile наличием в морфогенезе фазы гладкой раковины на терминальном обороте и хорошо развитой кадиконической стадии. Эти признаки присущи кадоцератинам группы *Cadoceras calyx* Spath, которые найдены в вышележащем слое 43. Комплекс неповторимых особенностей позволяет эти формы отнести к виду *C. lenaense* Meledina, который, по всей видимости, является наиболее древним в филолинии *C. calyx*.

Таким образом, в слое 42 наблюдается последовательность из двух диахронных аммонитовых комплексов, на основании чего в слое могут быть выделены биогоризонты *C. variabile* и *C. lenaense*.

<u>В слое 43</u> (мощность 6,5 м) в кровле и подошве расположено два горизонта конкреций, содержащих аммониты одного вида, которые в литературе определяются как *С. саlух*. Из нижнего горизонта изображен единственный экземпляр (экз. № 177/247, Князев и др., 2007, табл. III, фиг. 1, 2) и один из верхнего (экз. № 177/245, Князев и др., 2009б, табл. III, фиг. 1, 2). Последний, вероятно ошибочно, подписан в последней и более ранней статье (Князев и др., 2006, табл., фиг. 2) номером 177/243, относящимся к другому экземпляру (из подошвы слоя 43). Изучение коллекции и каталога позволило выяснить истинный номер и происхождение данного экземпляра из верхнего горизонта конкреций, что в данном случае влияет на картину последовательности кадоцератин.

Экземпляры $C.\ calyx$ из обоих горизонтов конкреций относятся к одной и той же морфе $C.\ calyx$ тогрна calyx, но даже на небольшой по объему выборке видно, что разные по стратиграфическому положению образцы заметно различаются по степени выраженности ребер: оригиналы из кровли характеризуются более грубой и дольше сохраняющейся скульптурой. Они больше соответствует голотипу вида (восточно-гренландской разновидности), в то время как экземпляры из подошвы весьма специфичны и значительно отличаются по морфогенезу от гренландской выборки в целом (см. раздел с описанием вида). Это позволяет выделять формы $C.\ calyx$ из подошвы слоя как более древний хроноподвид $C.\ calyx$ involutum subsp. nov. Соответствие $C.\ calyx$ из кровли слоя морфотипу из топотипической местности (Восточная Гренландия) еще нуждается в проверке, но в настоящий момент можно различать последовательность из двух подвидов в слое $43-C.\ calyx$ involutum и $C.\ calyx\ calyx$, на основе которой выделяются два биогоризонта в зоне Calyx. Вместе с биогоризонтом $C.\ lenaense$ из предыдущего слоя и зоны Variabile они образуют единую последовательность в одной филолинии кадоцератин.

Слой 44 мощностью 5,2 м содержит два конкреционных горизонта — в подошве и в середине слоя (3,7 м выше подошвы). Из аммонитов в обоих горизонтах присутствуют только кадоцератины. Из нижнего горизонта макроконховые кадоцератины первоначально определялись как *C. anabarense* Bodyl. (Князев и др., 2006, табл., фиг. 1), при этом констатировалось, что этот вид является старшим синонимом вида *C. apertum* Call. et Birk. (сравнение этих видов см. в разделе таксономических описаний 1.7). Впоследствии (Князев и др., 2007) кадоцератины их этого горизонта были переопределены как *C. frearsi* (Orb.) emend. Sazonov (неотип: Сазонов, 1957, табл. IV, фиг. 1), а также был изображен другой экземпляр из этого слоя (Князев и др., 2007, табл. I, фиг. 1) под тем же названием. В соответствии с этими определениями в слое 44 и зоне Elatmae данного разреза была выделена подзона Frearsi, которая включала слой 44. В более поздней работе (Князев и др., 2010) сибирские коллеги дополняют видовой список кадоцератин того же горизонта новыми названиями: *Cadoceras* aff. *frearsi* и *Cadoceras* elatmae, но экземпляры, относящиеся к этим таксонам, не изображают. Нельзя не отметить, что частая смена определений одних и тех же кадоцератин неслучайна и свидетельствует о том, что они весьма своеобразны, а их морфология не вполне соответствует топотипам вышеперечисленных видов.

Экземпляры из середины слоя были изображены один раз (Князев и др., 2010, табл. I, фиг. 1-3) и определены как *C. frearsi*.

Изучение выборки макроконховых кадоцератин из слоя 44 статистическими методами позволило выявить их существенные отличия как от более молодых *C. anabarense* из разрезов Анабарского залива, так и в еще большей степени от выборки *C. frearsi* типовой местности (Центральная Россия). На этом основании большинство экземпляров из слоя 44 отнесены к новому виду *C. (Paracadoceras) pseudofrearsi* sp. nov. (см. описание в гл. 1.7). Этот вид представлен двумя хроноподвидами: ранним *C. pseudofrearsi pseudofrearsi* в подошве слоя и поздним *C. pseudofrearsi latum* в середине. Соответственно, в слое 44 можно различать последовательность из двух, несколько различающихся комплексов кадоцератин. Только в нижнем комплексе отмечается единственный экземпляр, близкий к виду *Cadoceras apertum* Call. et Birk. Таким образом, в слое можно наметить два биогоризонта с макроконховыми кадоцератинами (микроконховые таксоны опускаются): нижний *C. pseudofrearsi pseudofrearsi*, в котором присутствует номинальный подвид и *C.* cf. *apertum*, и верхний *C. pseudofrearsi latum*, где встречен только подвид-индекс.

Слой 45. Алевролиты мощностью 2,2 м. В подошве залегает горизонт с линзами аммонитовых ракушняков и карбонатных конкреций, который первоначально указывался как единственный (Меледина, 1977, 1994). В поздних работах отмечается еще один горизонт конкреций в середине

слоя (Князев и др., 2010). В разных публикациях приводятся различные определения макроконховых кадоцератин, найденных в подошве: *Cadoceras emelianzevi* Voronetz, *C.* aff. *bathomphalum* Imlay (Меледина, 1977, 1994); *С. elatmae* (Nik.) (Князев и др., 2010). Соответственно, данный слой относится разными авторами к разным зонам нижнего келловея: к зоне Emelianzevi в работах Мелединой и к зоне Elatmae в статье Князева с соавт.

Из конкреций в средней части слоя сибирскими специалистами (ibid.) отмечается находка *Cadoceras tschernyshewi* Sok., что позволило верхнюю половину слоя отнести к самостоятельной зоне Tschernyshewi.

В новейшей статье тех же авторов (Алифиров, Князев, 2020) этот слой получает новую палеонтологическую и стратиграфическую характеристику. В нижней части слоя, помимо ранее указанных видов кадоцератин, отмечена находка Rondiceras milaschevici (Nik.) – более молодого вида (из верхов нижнего – низов среднего келловея Европейской России), чем ранее найденные, несомненно, раннекелловейского возраста. Это дает основание полагать, что слой является конденсированным, поэтому распространение аммонитов в нем следует считать нарушенным и проводить зональное деление внутри него не имеет смысла. Авторы статьи сопоставляют его возраст с шестью нижнесреднекелловейскими зонами (Tschernyshewi, Tolype, Sublaeve, Durum, Milaschevici-Arcticoides, Stenoloboide), хотя истинный возраст слоя должен определяться по самой молодой находке, в данном случае R. milaschevici (о чем также упоминается в тексте статьи).

Таким образом, все аммониты в данном слое скорее всего являются сконденсированными. Тем не менее анализ аммонитовых ассоциаций из различных частей слоя имеет интерес для реконструкции выпавших стратиграфических интервалов. Изучение кадоцератин из аммонитового ракушняка подошвы слоя показало следующее: наибольшую долю выборки составляют незрелые, на раннекадиконической подстадии морфогенеза, Cadoceras (Paracadoceras), которые были определены В.Г. Князевым как *C. elatmae*. Это определение присутствует как в каталоге коллекций, так и в статье (Князев и др., 2010), но в новейших публикациях отсутствует. Ознакомление с экземплярами этих кадоцератин привело к заключению, что они на средних оборотах, действительно, не отличаются от C. elatmae типовой местности и одновременно имеют специфические черты, отличающие их от типично северсибирских кадоцератин подрода Cadoceras (Paracadoceras) из той же зоны (Anabarense, в данной работе). Поэтому, несмотря на мое скептическое отношение к нахождению настоящих С. elatmae в Сибири (см. выше в гл. 1.6.1), следует признать, что именно в данном слое этот вид может быть определен. Поскольку окончательно это может быть подтверждено находками конечных жилых камер (которые на настоящий момент не найдены), в данной работе они определяются как C. cf. elatmae. На основании этого можно предварительно выделять биогоризонт cf. elatmae или elatmae в сибирских разрезах, следы которого пока найдены в конденсированном слое.

Слои 46-47. Аргиллиты с горизонтами и конкрециями известняков мощностью от 23,3 м (Алифиров, Князев, 2020) до 30 м (Меледина, 1977) или 31,5 м (Меледина, 1994). Границы между слоями в некоторой степени условные, проведены по прослоям известняков. Аммониты отмечаются в подошве слоя 46 и в слое 47 и представлены видами зоны Nikitini (=Keyselingi) сибирской шкалы (по Алифиров, Князев, 2020): Longaeviceras nikitini (Sok.), Dolganites sp., Pseudolongaeviceras raricostatum (Repin), Ps. bodylevskyi (Meledina), Platylongoceras holtedahli (Salfeld et Frebold), Percacosticeras novosemelicum (Bodyl.). Данный комплекс очень близок к биогоризонту nikitini бассейна р. Адзьва, поэтому они, без сомнения, являются эквивалентными. Выраженная смена аммонитов в данной толще не наблюдается, поэтому на имеющемся материале трудно выделять более чем один аммонитовый комплекс. Присутствие в кровле слоя 47 (в горизонте 476, по [Меледина, 1994]) комплекса аммонитов зоны Subordinarium не подтверждается другими специалистами (Алифиров, Князев, 2020). Несмотря на это, в схеме строения разреза последней публикации (ibid., рис. 2) эта зона еще присутствует.

Западный берег, обн. 4, 4а

Этот крайне важный в палеонтологическом и стратиграфическом значении разрез был обстоятельно изучен В.Г. Князевым (Князев и др., 2009б, 2010), который выявил последовательность из трех аммонитовых комплексов нижнего келловея (слои 3 и 4) и предложил новый вариант его зонального расчленения (рис. 2.4.2).

Слой 3. Алевролиты мощностью около 2 м, в основании расположен конкреционный горизонт, содержащий разнообразно и обильно представленные кадоцератины. Вероятно, из этого горизонта происходят типовые серии видов, выделенных В.И. Бодылевским (1960) – *Cadoceras anabarense* и Н.С. Воронец (1962) – *C. falsum* Voronetz и *C. subtenuicostatum* Voronetz. Сибирские специалисты определяют здесь *C. elatmae* (Nik.), *C. falsum* Voronetz, *C. subtenuicostatum* Voronetz, *Costacadoceras mundum* (Sasonov), *Cos. insolitum* (Meledina). Данный слой ими отнесен к зоне и подзоне Elatmae.

Изучение кадоцератин из этого слоя в различных коллекциях, в первую очередь 162 экз. из колл. № 177 (ИГАБМ СО РАН, Якутск), позволило их сравнить со среднерусскими видами из зоны Elatmae. По нашим данным, из макроконховых кадоцератин 44% выборки принадлежат виду *С. anabarense*, представленному тремя морфами – *С. anabarense* morpha *anabarense* (17%) (табл. 36, фиг. 1), *С. anabarense* morpha *subtenuicostatum* (20%) (табл. 35, фиг. 2) и *С. anabarense* morpha cf. *elatmae* (7%) (см. описание вида). Остальные 56% выборки составляет вид *С. falsum*, который также представлен морфами – *С. falsum* morpha *falsum* (табл. 36, фиг. 4-6; табл. 37, фиг. 1) и *С. falsum* morpha cf. *elatmae* (см. описание вида). Настоящих *С. elatmae* среди данных кадоцератин не обнаружено, встречены только морфы, обладающие поверхностным сходством с данным видом. В данном комплексе наибольшую долю составляет вид *С. falsum*, присутствующий также и в Европейской России, что позволяет установить в слое 3 биогоризонт *falsum*, первоначально выделенный в среднерусской инфразональной последовательности зоны Elatmae (Митта, 2000).

<u>Слой 4</u> мощностью 1 м содержит два конкреционных горизонта – в подошве и кровле. Из нижнего горизонта указываются аммониты *Cadoceras tschernyschewi* Sok. (Князев и др., 2009а, табл. III, фиг. 2; Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1, 2) и *С. stupachenkoi* Mitta. (не изображен), на основании чего слой был отнесен к зоне Tschernyschewi, сопоставляемой с зоной Subpatruus Европейской России.

Ознакомление с экземплярами кадоцератин из нижнего конкреционного горизонта показало, что все они несут выраженные отличия от среднерусских (топотипических) *Cadochamoussetia. tschernyschewi*. В данной работе они относятся к новому виду *Cadoceras kniazevi* sp. nov. Этот вид в полной мере характеризует самостоятельный стратиграфический уровень в ранге биогоризонта.

В верхнем горизонте конкреций (в кровле слоя) найдены кадоцератины, определяемые в литературе как С. tolype Buckman (Князев и др., 2009б, табл. III, фиг. 1, табл. IV, фиг. 1; Князев и др., 2010, табл. IV, фиг. 1, 2) и С. emelianzevi Voronez (Князев и др., 2010, табл. V, фиг. 1-3), на основании чего в кровле слоя выделяется новая зона Tolype. Определения кадоцератин, отнесенных ко второму виду, не вызывают серьезных возражений, поэтому их обсуждение здесь сводится к минимуму. Относительно первого вида отметим, что в качестве *C. tolype* сибирские специалисты выбрали экстремально вздутую форму с толстой ректирадиатной скульптурой на средних оборотах, которая никогда не описывалась в литературе как C. tolype. Типичные экземпляры из типовой местности (Англия) при том же диаметре, что и незрелый анабарский экземпляр (Князев и др., 2010, табл. IV, фиг. 2), характеризуются изящным морфотипом с килеватым вентером и серповидно-изогнутыми ребрами (Page, 1988, pl. 18, fig. 5). Таким же морфотипом отбладают и среднерусские экземпляры того же вида (табл. 51, фиг. 1-6). С другой стороны, Анабарский экземпляр мало отличим от *Cado*ceras (Eichwaldiceras) carinatiforme Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 1-5; здесь табл. 96, фиг. 5) из среднего келловея Европейской России. Анабарские экземпляры характеризуются нисходящим типом морфогенеза умбилика (рис. 1.6-19), как и все эйхвальдицерасы, что кардинально отличает его от бореально-атлантических C. tolype, характеризующихся восходящим морфогенезом. Обсуждаемый экземпляр логичнее относить к другой группе кадоцератин, а не рассматривать его как вздутую разновидность C. tolype.

Другие кадоцератины из верхних конкреций слоя 4 в гораздо большей степени близки к *С. emelianzevi*, хотя на кадиконической стадии почти не отличимы от *С. tolype*. Оба вида различаются статистически на большей части морфогенеза (см. описание *С. tolype*), что не позволяет их отождествлять на настоящем уровне знаний.

.

На основании распределения кадоцератин в разрезах Анабарского залива может быть выделена следующая последовательность зон и биогоризонтов верхнего бата и келловея (таб. 2.4.2).

Таблица 2.4.2. Провизорная последовательность биогоризонтов в верхнем бате и келловее Анабарского залива.

			Биогоризонт	Берег	Обн.	Слой	Положение
В. келл.	Nikitini	c13	Longaeviceras nikitini	Вост.	109	46-47	большая часть
	Emelianzevi	c6	Cadoceras emelianzevi	Зап.	4, 4a	4	кровля
ž ž		c5	Cadoceras kniazevi	Зап.	4, 4a	4	подошва
Нижний келловей		c4	Cadoceras cf. elatmae	Вост.	109	45	подошва
KN III	Anabarense	c3	Cadoceras falsum	Зап.	4, 4a	3	подошва
H 38		c2	Cadoceras pseudofrearsi latum	Вост.	109	44	середина
		_c1	Cad. pseudofrearsi pseudofrearsi	Вост.	109	44	подошва
	Calyx) b7	Cadoceras calyx calyx	Вост.	109	43	кровля
Верхний	Curyx	b6	Cadoceras calyx involutum	Вост.	109	43	подошва
бат	Variabile	b5	Cadoceras lenaense	Вост.	109	42	кровля
	variabile	b4	Cadoceras variabile	Вост.	109	42	подошва

о. Большой Бегичев

Разрез, построенный по серии обнажений на берегу острова и р. Иннокентьевка, имеет важное значение как опорный разрез келловея Северной Сибири, стратотип впервые выделенных здесь зон региональной шкалы и одной из версий бореального стандарта (Никитенко и др., 2013). Полная последовательность аммонитов келловея хорошо изучена в двух наиболее показательных обнажениях (503 и 3) (Меледина, 1977, 1994; Князев и др., 2010, 2020; Никитенко и др., 2013; Алифиров и др., 2017). Разрез в обн. 503 представлен чередованием пятнадцати глинисто-алевритовых слоев с горизонтами конкреций, к которым, как правило, приурочены находки аммонитов (кардиоцератиды). В первых работах (Меледина, 1977) разрез разделялся на 6 зон и слоев с фауной, а в последних (Никитенко и др., 2013; Алифиров и др., 2017) – на 9-10 зон и подзон (таб. 2.4.3):

В новых схемах зонального расчленения происходят следующие изменения:

- 1) нижний келловей детализируется в 3 раза за счет появления четырех новых зон и двух подзон, при этом его кровля поднимается на один слой выше;
- 2) кардинально изменяется положение среднего келловея, который передвигается в более верхние слои, расширяется его объем и меняется номенклатура зон. Положение двух новых зон стабилизируется к последней работе, однако их номенклатура до сих пор неустойчива. Для нижней зоны во всех статьях предлагаются новые виды-индексы, из которых чаще всего используется *R. milashevici*. Характерно, что зона Milaschevici, выделенная в сибирской зональной шкале В.Н. Саксом (Sachs, 1962), долгое время не применялась в зональном расчленении и схемах корреляции сибирских разрезов, и только в последних работах ее название вновь используется для обозначения нижней зоны среднего келловея. Также эта зона расположена выше в слое 7, чем в изначальном варианте С.В. Мелединой в слое 6, где *R. milashevici* отмечался в ранних публикациях (Меледина, 1977). В настоящее время считается (Князев и др., 2020), что экземпляры этого вида, упомянутые в описании слоя 6, на самом деле происходят из слоя 7.

Верхняя зона среднего келловея в новых работах выделяется в слое 8, который раньше относился к нижней части или к подошве верхнего келловея. Ее положение и объем в разрезе уже не вызывают сомнений, однако номенклатура так же неустойчива, как и в нижерасположенной зоне. Изменения названия зоны во всех статьях вызваны переосмыслением и переопределением авторами ранее собранных ключевых аммонитов или появлением новых находок как в самом обн. 503, так и в других разрезах (например, Оленекской протоке [Князев и др., 2011в]). Это свидетельствует о том, что аммониты (без сомнения, среднекелловейские) из слоев 7 и 8 достаточно специфичны и трудны для определения и сравнения их со среднерусскими аналогами. Поэтому в последних статьях сибирских специалистов прослеживается тенденция сравнивать кардиоцератид верхней зоны не со среднерусскими таксонами, например "Rondiceras" stenolobum (Keys.), а сугубо арктическими – северосибирскими "Rondiceras" nikolaevi (Bodylevsky) и с Stenocadoceras stenoloboide (Imlay) Южной Аляски;

Таблица 2.4.3. История зонального расчленения опорного разреза келловейского яруса о. Большой Бегичев (р. Иннокентьевка, обн. 503). Нижний келловей выделен зеленой заливкой, средний – желтой, верхний – розовой.

No	Меледина,	Князев и др.,	Никитенко и	Князев и др.,	Алифиров и	Князев и
слоя	1977	2010, 2011a	др., 2013	2015	др., 2017	др., 2020
15			E. subordinarium			не
14					?	рассматривались
13						
12			L. keyserlingi			
11		L. keyserlingi	,g.	не	L. keyserlingi	L. keyserlingi
10	L. keyserlingi			рассматривались		, ,
9	L. Keyseilligi					
8			R. (?) stenolobum	R. stenolobum	S. stenoloboide	R. nikolaevi, S. stenoloboide
7		Слои c <i>Rondiceras</i> sp. ind. ¹	слои с Cadoceras wosnessenskii и C. postelatmae	R. milashevici	R. milashevici	R. milaschevici, Pr. arcticoides
6	слои с R. milashevici и Erymnoceras sp.	слои с R. milashevici и C. ex gr. durum	C. durum	слои с С. durum	C. durum	C. durum
5	C. emelianzevi	Слои с <i>C</i> . cf. sublaeve	C. sublaeve	сл. с C. cf. sublaeve	C. sublaeve	
3	C. emenanzevi	C. tolype	C. tolype		C. tolype	
4		C. tschernyschewi	C. tschernyschewi		Cad. tschernyschewi	не рассматривались
3		C. elatmae	C. C. elatmae	не рассматривались	P. elatmae	T
<i>J</i>	C. elatmae	C. elatmae C. frearsi	elat C. frearsi		elat P. frearsi	
2		C. Hould	mae C. Hearsi		mae	
1		C. calyx	?в.бат - н. келловей		?бат - келловей	

¹ Князев и др., 2011a: слои с Longaeviceras? stenolobum, Stenocadoceras ex gr. multicostatum и слои с Cadoceras wosnessenskii

3) верхний келловей в новых работах сокращается в объеме как в подошве, так и в кровле. В результате в разрезе надежно определяется только одна зона верхнего келловея — Longaeviceras keyserlingi (Longaeviceras nikitini в другой статье тех же авторов — Алифиров, Князев, 2020). Изменения в нижней части связаны с выделением зон среднего келловея (см. выше), в верхней части — с трудностью выделения зоны Subordinarium, которая до недавнего времени занимала устойчивое положение в кровле келловея зональной шкалы Северной Сибири (рис. 2.4.1). Сомнения в выделении этой зоны возникли не только в обн. 503, но и даже в обн. 3 (слои 1 и 2) — стратотипе этой зоны, поскольку комплекс кардиоцератид из этого обнажения признается уже больше среднекелловейским, чем верхнекелловейским (Князев и др., 2020).

История построения зональной шкалы данного района демонстрирует высокую неустойчивость номенклатуры некоторых зон, в первую очередь в среднем келловее. В особенности это характерно для нижней зоны среднего подъяруса, которая несколько раз, с повторами, меняла свои названия: слои с *Rondiceras* sp. ind. (Князев и др., 2010) — слои с *Cadoceras wosnessenskii* и *C. postelatmae* (Никитенко и др., 2013) — зона R. milashevici (Князев и др., 2015; Алифиров и др., 2017) — зона Саdoceras wosnessenskii (Алифиров, Бейзель, 2017) — зона R. milaschevici, Pr. arcticoides (Князев и др., 2020). Нестабильность зонального деления в разрезах о. Большой Бегичев неслучайна и вызвана трудностью в диагностике большинства кардиоцератид (даже на родовом уровне), что обусловлено различными причинами как морфологической спецификой аммонитов, так и редкой их встречаемостью. Поэтому ниже рассмотрим проблемы идентификации кардиоцератид из каждого слоя разреза.

Обн. 503, слои 2 и 3. Глины мощностью 5,4 м (слой 2) и 2,1 м (слой 3), с выраженными горизонтом конкреций в основании слоя 2. Также конкреции встречены в подошве и кровле слоя 3. В слое 2 аммониты отмечаются только в конкреционном горизонте. Они определены как *Cadoceras*

(или *Paracadoceras*) frearsi (Orb.) (Князев и др., 2010; Алифиров и др., 2017) и никогда не изображались в публикациях, поэтому ознакомиться с ними можно только в коллекции (ГМ ИГАБМ СО РАН, колл. № 177). Изучение 7 экз. этих кадоцератин показало, что они значительно отличаются от *C. frearsi* типовой местности и относятся к новому виду *C. pseudofrearsi* sp. nov. (см. описание и **рис. 1.7.7-1.7.9**). Из двух хроноподвидов они наиболее близки раннему *C. pseudofrearsi pseudofrearsi*, который также встречается в подошве слоя 44 разреза западного берега Анабарского залива. Следовательно, в основании слоя 2 можно устанавливать впервые выделяемый здесь биогоризонт *pseudofrearsi pseudofrearsi*. Этот биогоризонт соответствует подзоне Frearsi, которая выделяется в слое 2 сибирскими специалистами.

В подошве слоя 3 также указывается на присутствие *C. frearsi* (Алифиров и др., 2017, на рисунке). К сожалению, в коллекции № 177 (в 2010 г.) я не нашел экземпляров каких-либо аммонитов из слоя 3, поэтому судить о таксономической принадлежности упомянутых кадоцератин не могу. Вероятно, они были найдены сибирскими специалистами позднее 2010 г. В публикациях ими также указаны аммониты из кровли слоя 3 – *C. elatmae* и *C. falsum*, на основании чего здесь установлена подзона Elatmae. Как показано при обсуждении кадоцератин разрезов Анабарского залива (см. выше), эти виды являются диахронными и не встречаются в одном и том же биогоризонте (что подтверждается и данными из Европейской России). Поэтому без ознакомления с выборкой экземпляров из этого слоя об их видовой таксономической принадлежности судить сложно. Однако, учитывая широкое понимание вида *С. elatmae* сибирскими коллегами, можно предположить, что эта форма должна относиться к *С. anabarense* (см. раздел "сравнение" в его описании). Поэтому, вероятнее всего, в кровле слоя 3 может быть установлен биогоризонт *falsum*. Соответственно слои 2 и 3 должны быть отнесены к зоне Апаbarense в нашем понимании.

Обн. 503, слой 5. Глины мощностью 3,7 м с тремя горизонтами карбонатных конкреций – в подошве (наиболее выраженный), в средней части и в кровле. В нижнем горизонте отмечены находки *Cadoceras tolype* Buckm. и *C. emelianzevi* Voronetz (Алифиров и др., 2017, рис.), не изображенные. В коллекции № 177 был найден только один экземпляр (177/641), в равной мере соответствующий обоим видам, которые, как указывалось выше, очень близки или идентичны. Поэтому установление сибирскими специалистами зоны Tolype или Emelianzevi в данном интервале справедливо.

Из средней части слоя (1,5 м выше подошвы) описан комплекс кадоцератин с преобладанием вида *С. sublaeve* (Sow.) (Князев и др., 2009а, табл. IV, фиг. 2; Князев и др., 2015, табл. I, фиг. 1-3). Несмотря на то что данный вид из типовой местности до сих пор не описан должным образом, сравнение морфогенетически рановозрастных экземпляров из английских разрезов, включая номенклатурные типы (табл. 41, фиг. 1-2), с экземплярами из средней части слоя 5 показывает их тождество или даже идентичность. Поэтому выделение в этом слое зоны Sublaeve не вызывает возражений.

<u>Обн. 503, слой 6</u>. Глины мощностью 1-1,5 м с конкрециями, образующими горизонт в подошве (Меледина, 1977) или кровле (Князев и др., 2010). В публикациях указаны находки следующих аммонитов, которые затем неоднократно переопределялись (**таб. 2.4.4**):

В разных работах, упомянутых в таб. 2.4.4, состав аммонитового комплекса слоя 6 постоянно менялся. Ключевые изменения связаны с переопределением экземпляров *Erymnoceras* (?*Rollierites*)

Таблица 2.4.4. Определения аммонитов из слоя 6 из опорного разреза келловейского яруса о. Большой Беги-
чев (р. Иннокентьевка, обн. 503) в различных публикациях.

Меледина, 1977		Князев и др., 2010; 20	011б	Князев и др., 2015; 2	020
вид	слой	вид	слой	вид	слой
Rondiceras milaschevici (Nik.)	6	R. milaschevici (Nik.)	6	R. milaschevici (Nik.)	7
Rondiceras cf. milaschevici (Nik.)	6	R. milaschevici (Nik.)	6	R. milaschevici (Nik.)	7
Erymnoceras (?Rollierites) sp.	6	C. ex gr. durum (Buckm.)	6	C. durum (Buckm.)	6
		Stenocadoceras ex gr. multicostatum (Imlay)	6	не упоминается	

sp. как *C. durum* Buckm., вследствие чего были устранены противоречия как стратиграфического, так и таксономического плана. Также был уточнен возраст слоя 6 и проведена корреляция зоны Durum с зоной Calloviense Англии.

Наряду с прогрессом в диагностике одного вида существует несколько неясных моментов, касающихся общего разнообразия аммонитов из слоя 6. В последних статьях сибирских специалистов констатируется, что указание в работе С.В. Мелединой (1977) на присутствие в слое *R. milaschevici* является ошибочным, поскольку на самом деле все найденные экземпляры (Меледина, 1977, табл. 28, фиг. 3; Князев и др., 2015, табл. 3, фиг. 3, 4; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 3) происходят из слоя 7. Это утверждение находится в противоречии с утверждением в более ранней статье (Князев и др., 2010, с. 53), что нахождение данного вида в слое 6 было подтверждено новыми исследованиями: «В.Г. Князев подтвердил присутствие в отмеченном интервале *Rondiceras milaschevici* (Nik.) и впервые установил *Cadoceras* ex gr. *durum* Виск., которые ранее по внутренним груборебристым оборотам были отнесены к *Erymnoceras* (?*Rollierites*) sp.». На рис. 2 той же статьи показано нахождение *R. milaschevici* в горизонте конкреций, расположенном в кровле слоя 6. По всей видимости, более раннее утверждение следует считать ошибочным в соответствии с выводами новейших статей, тем не менее вопрос присутствия *R. milaschevici* в слое 6 требует дополнительной проверки полевыми наблюдениями.

Также непонятно указание на присутствие в данном слое Stenocadoceras ex gr. multicostatum (Imlay). Единственный изображенный экземпляр этого вида (Князев и др., 2011, табл., фиг. 2) авторы статьи привязывают к слою 6 и "слоям с L.? stenolobum, St. ex gr. multicostatum". Между тем в той же статье этот слой соответствует биостратону "слои с C. ex gr. durum и Rondiceras milaschevici". Вероятно, привязка к слою 6 является ошибочной и обсуждаемый экземпляр должен происходить из более высоких слоев (слой 8?).

Главный стратиграфический результат в изучении аммонитов слоя 6 – выделение зоны Durum. Тем не менее ее обоснование пока недостаточно, а номенклатура неустоявшаяся. С одной стороны, имеются неясности о составе видового комплекса аммонитов в данном слое, а с другой – существует проблема с ее видом-индексом. Отметим следующее:

- 1) типовая серия вида *Cadoceras durum* (Buckman) (*Catacephalites durus* Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII) представлена только голотипом экземпляром неудовлетворительной сохранности (**табл. 43, фиг. 6**), по которому невозможно определить видовые (и даже родовые) признаки (т.е. относится к категории nomen dubium);
- 2) новое "прочтение" вид из типовой местности (Англия) получил в работах К.Н. Пэйджа, в которых изображены кадоцератины из середины подзоны Enodatum (биогоризонт *enodatum* β). Им приводятся изображения трех макроконхов и двух микроконхов под названием *C. durum* (Page, 1988, pl. 19, fig. 7-11), при этом к данному виду ошибочно отнесен совершенно гладкий экземпляр (ibid., pl. 19, fig. 8), который, без сомнения, относится к виду *Cadoceras* (*Rondiceras*) *milaschevici* (Nik.) (вероятно, раннему хроноподвиду *C.* (*R.*) *milaschevici* khudyaevi Kiselev). На кадиконической стадии, где видна скульптура, показан только один экземпляр (ibid., pl. 19, fig. 9). Этот экземпляр и является единственным топотипом (табл. 43, фиг. 5), с которым можно проводить какие-либо сравнения подобных кадоцератин, включая голотип вида. При диагностике кадоцератин из слоя 6 обн. 503, определяемых как *С. durum* (табл. 43, фиг. 4), сибирские специалисты могли опираться только на изображение этого экземпляра. Насколько он соответствует голотипу, непонятно.

В другой работе Пэйджа под названием *Cadoceras durum* изображены микроконхи (Page, 1991, taf. 17, fig. 1, 2) и гладкая терминальная раковина (ibid., taf. 17, fig. 3, 4), поэтому для определения макроконховых экземпляров на ребристой стадии опубликованные фигуры не годятся. Таким образом, вид-индекс сибирской зоны более корректно рассматривать под обозначением *Cadoceras durum* (Buckman, 1922) sensu Page, 1988. Следует отметить, что первая работа Пэйджа не опубликована;

3) экземпляры "С. durum" из слоя 6 (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 1, 2) имеют не меньшее (и даже большее) сходство с другим видом из той же группы кадоцератин — Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum Kiselev (Киселев, 1999, табл. 1, фиг. 6-8) из среднего келловея Европейской России (зона Jason) (табл. 43, фиг. 1-3). Следует отметить, что все представители С. (Cadoceras) ех gr. sublaeve в интервале зона Calloviense — зона Jason (обе в полном объеме) плохо изучены и слабо от-

личаются друг от друга, а их морфотипы могут быть идентичны в области широких перекрытий ареалов изменчивости. Поэтому до проведения сравнительно морфологических исследований этих видов определения экземпляров из слоя 6 никогда не будут уверенными. В этой связи вероятность того, что слой 6 относится к низам среднего келловея, достаточно велика.

С учетом вышеизложенного следует признать, что *Cadoceras durum* – очень неудобный вид для обозначения зоны. Такая зона всегда будет номенклатурно неустойчива и выделять ее с таким названием преждевременно. В данной работе это название сохраняется для обозначения биогоризонта как провизорное и обозначается в открытой номенклатуре.

Биогоризонт ex gr. *durum*, выделяемый в слое 6, занимает базальное положение в зоне Milaschevici, которая устанавливается в слоях 6 и 7. Если подтвердится тезис о том, что все ранее привязанные к этому слою находки *C. milaschevici* на самом деле происходят из слоя 7, подошва зоны может быть поднята выше, а биогоризонт ex gr. *durum* следует отнести к другой зоне.

Обн. 503, слой 7. Алевролиты мощностью 5,4 м с горизонтом карбонатных конкреций в подошве. В конкрециях упомянуты находки аммонитов *Rondiceras milaschevici* (Nik.) (Князев и др., 2015, табл. III, фиг. 3, 4; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 3) и *Protolongaeviceras arcticoides* (Kiselev et Meledina) (Князев и др., 2019, табл., фиг. 1, 2; Князев и др., 2020, табл. I, фиг. 1). Все изображенные экземпляры первого вида собраны С.В. Мелединой и первоначально относились к слою 6 (Меледина, 1977), но впоследствии их положение в разрезе пересмотрено (см. выше). Другие находки *R. milaschevici* в слое 7 не изображены в публикациях, но их присутствие в слое подтверждалось неоднократно (Князев и др., 2015, 2020).

По комплексу аммонитов в слое выделена зона, название которой постоянно менялось, но в последних работах (Князев и др., 2019, 2020) предложено обозначать ее двойным названием "зона R. milaschevici, Pr. arcticoides" (табл. 2.4.3). Поскольку в настоящей работе используется зона Milaschevici, которая включает два слоя (6 и 7), в слое 7 выделяется только биогоризонт arcticoides. Так как в Европейской России Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides известен только в зоне Jason (по всему интервалу) и отсутствует в подзоне Enodatum, то в подошве биогоризонта arcticoides можно наиболее обоснованно фиксировать подошву среднего келловея. Ее положение в основании слоя 7 наиболее вероятно по имеющимся данным, но с учетом таксономических проблем идентификации кадоцератин слоя 6 (см. выше) оно может измениться после дальнейших исследований.

Обн. 503, слой 8. Алевролиты мощностью 3,9 м (Князев и др., 2010) или 5,6 м (Никитенко и др., 2013) с карбонатным прослоем в подошве и рассеяными конкрециями выше. В подошве и в середине слоя (2,5 м ниже кровли) встречены аммониты, относящиеся в литературе к двум или трем видам. В средней части слоя найден экземпляр, который в разных статьях относился к различным видам и даже родам: Longaeviceras stenolobum (Keyserling emend. Kiselev, 2006) (Князев и др., 2015, табл. III, фиг. 1, 2) и Stenocadoceras stenoloboide (Imlay) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 1). В настоящей работе используется его определение, близкое к первому варианту сибирских авторов: Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Рассматриваемый экземпляр почти не отличается от разновидностей этого вида с разреженной скульптурой, которые нередко встречаются в типовой местности (с. Вотча, р. Сысола) (табл. 60, фиг. 1), и в то же время имеет кардинальное отличие от Stenocadoceras на последнем обороте: низкое поперечное сечение оборота с острым приумбиликальным перегибом и воронковидной умбиликальной воронкой. Такие признаки совершенно не характерны для рода Stenocadoceras, но родоспецифины для Longaeviceras на взрослых оборотах.

К новейшим находкам относится выборка экземпляров, определенных сибирскими специалистами как *Rondiceras nikolaevi* (Bodylevsky, 1960) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 2-4). Из изображенных аммонитов самый крупный (фиг. 4) вполне соответствует номенклатурным типам вида (Бодылевский, 1960, табл. IX, фиг. 1, 2) и выборке того же вида (в определении Мелединой, 1977) из обн. 3, слоя 2 р. Иннокентьевка (Меледина, 1977, табл. 23, фиг. 2; табл. 38, фиг. 2; табл. 40, фиг. 2; табл. 41, фиг. 3).

С учетом новых данных В.Г. Князев и соавторы (2020) в слое 8 подтверждают выделение верхней зоны среднего келловея, но дают ей новое двойной название – R. nikolaevi, S. stenoloboide (**таб. 2.4.3**), которую справедливо коррелируют с зоной Coronatum Европейской России. Выделение этой зоны вполне обосновано, однако ее название представляется неудачным. С одной стороны, двойное название неудобно и избыточно в использовании, а с другой – один из видов-индексов *S. stenolo-*

boide, по нашему мнению, должен определяться иначе (*L. stenolobum*). В этой связи логично заменить название зоны на Stenolobum, как это было предложено теми же авторами в предыдущих работах (Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2015). В том же интервале устанавливается биогоризонт *stenolobum*, ранее выделенный в разрезах Е. России.

Обн. 3, слои 1-3. Разрез обн. 3 на р. Иннокентьевка хорошо известен как опорный разрез зоны Subordinarium — верхней зоны келловея в Северной Сибири. Аммониты этой зоны собраны в основном в горизонте карбонатных конкреций, располагающихся в толще алевролитов в 6 м выше подошны. Нумерация слоя, в котором встречаются эти аммониты, в разных работах приводится разная: 2 или 3а (Меледина, 1977) или 3 (Князев и др., 2020). Среди аммонитов С.В. Мелединой (1977) определены и изображены экземпляры более десяти видов. Их переопределение (таб. 2.4.5) незначительно уточняет изначальные определения, и в обоих случаях видно, что в комплексе преобладают среднекелловейские виды *Cadoceras nikolaevi* Bodylevsky и *Longaeviceras stenolobum* (Keys.), которые в разрезе 503 характеризуют зону Stenolobum.

Не исключено, что и все экземпляры *C. taimyrense* (Meled.) являются всего лишь формой изменчивости *C. nikolaevi*, отличие от которого состоит, по сути, в ширине раковины. Среди них встречаются очень широкие экземпляры, напоминающие *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*), которые обозначены здесь как *C.* cf./aff. *taimyrense* и *C.* cf./aff. *taimyrense* morpha cf. *proniense*. В последней статье сибир-

Таблица 2.4.5. Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 3 на р. Иннокентьевка (слой 2), изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

Определение С.В. Меледин	юй (1977)	Определение, принятое в данной работе
Eboraciceras nikolaevi (Bodylevsky)	табл. 23, фиг. 2	Cadoceras nikolaevi Bodylevsky
Eboraciceras nikolaevi (Bodylevsky)	табл. 38, фиг. 2	Cadoceras nikolaevi Bodylevsky
Eboraciceras nikolaevi (Bodylevsky)	табл. 40, фиг. 2	Cadoceras nikolaevi Bodylevsky
Eboraciceras nikolaevi (Bodylevsky)	табл. 41, фиг. 3	Cadoceras nikolaevi Bodylevsky
Eboraciceras taimyrense Meledina	табл. 33, фиг. 2	Cadoceras taimyrense (Meledina)
Eboraciceras taimyrense Meledina	табл. 34, фиг. 1	Cadoceras taimyrense (Meledina)
Eboraciceras taimyrense Meledina	табл. 35, фиг. 1	Cadoceras taimyrense (Meledina)
Eboraciceras taimyrense Meledina	табл. 42, фиг. 1	Cadoceras taimyrense (Meledina)
Eboraciceras taimyrense Meledina	табл. 45, фиг. 2	Cadoceras taimyrense (Meledina)
Eboraciceras aff. taimyrense Meled.	табл. 42, фиг. 2; табл. 45, фиг. 3	Cadoceras cf./aff. taimyrense (Meledina)
Eboraciceras aff. grande (Douv.).	табл. 34, фиг. 2; табл. 35, фиг. 3	Cadoceras cf./aff. taimyrense (Meledina)
Eboraciceras aff. carinatum (Eichw.)	табл. 14, фиг. 2	Cadoceras cf./aff. taimyrense (Meledina) juv.
Eboraciceras mologae (Nik.)	табл. 23, фиг. 3;	Cadoceras cf./aff. taimyrense morpha cf. proniense Sasonov
Eboraciceras mologae (Nik.)	табл. 44, фиг. 2; табл. 45, фиг. 4; табл. 47, фиг. 2	Cadoceras taimyrense morpha cf. proniense Sasonov
Eboraciceras subordinarium Buckm.	табл. 43, фиг. 1	?Dolganites sibiricus Repin
Eboraciceras subordinarium Buckm.	табл. 5, фиг. 2	?Dolganites sibiricus Repin
Eboraciceras stenolobum (Keys.)	табл. 39, фиг. 3	Longaeviceras stenolobum (Keys.)
Eboraciceras stenolobum (Keys.)	табл. 19, фиг. 2,3	Longaeviceras stenolobum (Keys.)
Longaeviceras aff. nikitini (Sok.)	табл. 1, фиг. 3	Longaeviceras stenolobum (Keys.) juv.
Longaeviceras aff. nikitini (Sok.)	табл. 30, фиг. 3	Longaeviceras stenolobum (Keys.) juv.
Longaeviceras filarum Meledina	табл. 21, фиг. 3	Cadoceras nikolaevi morpha filarum (Meledina)
Longaeviceras filarum Meledina	табл. 22, фиг. 2	Cadoceras nikolaevi morpha filarum (Meledina)
Longaeviceras filarum Meledina	табл. 24, фиг. 3	Cadoceras nikolaevi morpha filarum (Meledina)
Output of the course (Course ones) an outstatum	табл. 46, фиг. 1	Soaniceras angustatum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum Meledina	табл. 46, фиг. 4	Soaniceras angustatum (Meledina)
Meledina	табл. 46, фиг. 5	Soaniceras angustatum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) cupressum	табл. 3, фиг. 2	?Soaniceras sp.
Sasonov	табл. 3, фиг. 3	?Soaniceras sp.
Vertumniceras woodhamense (Ark.)	табл. 17, фиг. 3	?Soaniceras sp. juv.
Vertumniceras woodhamense (Ark.)	табл. 17, фиг. 4	?Soaniceras sp. juv.
Vertumniceras nikitinianum (Lah.)	табл. 9, фиг. 3	Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)
Vertumniceras nikitinianum (Lah.)	табл. 10, фиг. 2	Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)
Vertumniceras nikitinianum (Lah.)	табл. 16, фиг. 3	Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)

Подъярус	Зона		Биогоризонт	Обн.	Слой	Положе- ние
Верхний келловей	Nikitini	c12	Longaeviceras lahuseni	503	9-13	
Станий напрай	Stenolobum	c10	Longaeviceras stenolobum	503; 3	8	середина
Средний келловей	Milaschevici	c9	Protolongaeviceras arcticoides	503	8	подошва
	willaschevici	c8	Cadoceras ex gr. durum	503	6	подошва
11	Sublaeve	c7	Cadoceras sublaeve	503	5	середина
Нижний келловей	Emelianzevi	с6	Cadoceras cf. tolype	503	5	подошва
келловеи	Ancheronee	c3	Cadoceras falsum	503	3	кровля
	Anabarense	c1	Cad, pseudofrearsi pseudofrearsi	503	2	полошва

Таблица 2.4.6. Провизорная последовательность биогоризонтов в келловее о. Большой Бегичев.

ских коллег подобный экземпляр определен как *Bryocadoceras comma* (Imlay) (Князев и др., 2020, табл. II, фиг. 2). Все эти определения характеризуют средний келловей, поэтому Князевым и др. предлагается упомянутые слои относить к зоне R. nikolaevi, St. stenoloboide. В этой связи с этим возникает вопрос о валидности зоны Subordinarium (или Sibiricus), размещавшейся в кровле верхнего келловея сибирской шкалы.

Из среднекелловейских слоев, выходящих в обнажении на о. Бегичев, вероятно происходит образец *Cadoceras*, описанный Бодылевским (1960, табл. V, фиг. 1; табл. VI, фиг. 1; табл. VII, фиг. 1) под названием *C. bjegitschevi* Bodylevsky. Этот экземпляр на средних оборотах совершенно идентичен среднерусским *C. schumarovi* Nik., что дает право предполагать их тождественность. *C. schumarovi* встречается в подзоне Obductum среднерусских разрезов. Поэтому наиболее вероятно, что экземпляр из работы В.А. Бодылевского происходит из интервала, соответствующего слоям 7-8 обн. 503.

Обн. 503, слои 9-13. Алевролиты мощностью 16-17 м, с несколькими уровнями карбонатных стяжений и другими конкреционными горизонтами. Аммониты редки и не изображены в публикациях, существуют только упоминания находок при описании слоев (Меледина, 1977): Longaeviceras stenolobum (Sokolov) — слои 9, 10, 12 и L. filarum Meledina — слой 12. Первый вид рассматривается здесь, согласно переопределению Бодылевского (1960, с. 78), под названием L. lahuseni (Bodyl.) — вид, широко встречающийся в Европейской России в нижней части зоны Athleta, в биогоризонте lahuseni (Киселев, 2005). Соответственно этот биогоризонт может быть установлен в слоях 9-13 данного разреза. Сибирскими специалистами здесь выделяется зона Keyserlingi (=зона Nikitini в нашем понимании). Таким образом, зона Nikitini в разрезе 503 представлена только нижним биогоризонтом lahuseni, а верхний биогоризонт nikitini (установленный в Анабарском заливе) здесь отсутствует или еще не найден.

На основании распределения кардиоцератид в разрезах келловея о. Большой Бегичев намечена следующая последовательность биогоризонтов (таб. 2.4.6).

Река Чернохребетная (Восточный Таймыр)

Последовательность аммонитов в келловее описана в нескольких обнажениях на р. Чернохребетной (Каплан и др., 1974; Меледина, 1977, 1994), при этом в литературе изображено 15 экз. аммонитов из четырех обнажений – 1, 4, 5, 21 (Меледина, 1977; Князев и др., 2011б; Князев и др., 2015). В основном они происходят из среднего келловея и образуют несколько комплексов. Их количество во многом зависит от таксономических определений кадоцератин.

Обн. 1, слой 1. Алевролиты мощностью до 35 м с несколькими конкреционными горизонтами (а -д). В верхней части (гор. 1г) указаны (в скобках даны переопределения) Rondiceras taimyrense (Meledina) (=Cadoceras taimyrense (Meledina)), Eboraciceras cf. subordinarium Buckm. (=?Dolganites cf. sibiricus Repin), Quenstedtoceras (Soaniceras) sp., а также, предположительно, экземпляр Eboraciceras stenolobum (Keys.) (=Longaeviceras stenolobum (Keys.), изображен в Меледина, 1977, табл.

Таблица 2.4.7. Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 1, слоя 2 на р. Чернохребетная, указанные и
изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

Определение С.В. Меледино	й (1977)	Определение, принятое в данной работе
Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum Meledina	не изображены	вероятно, Soaniceras angustatum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) parvulum Meledina	табл. 44, фиг. 3-5	Pseudocadoceras parvulum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) principale (Sasonov)	не изображены	?
Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) leachi (Sow.)	табл. 9, фиг. 4	Pseudocadoceras sp., aff. chinitnense Imlay
Vertumniceras nikitinianum (Lah.)	табл. 11, фиг. 3	Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)
Eboraciceras cf. carinatum (Eichw.)	табл. 14, фиг. 2	Cadoceras cf./aff. taimyrense (Meledina) juv.
Eboraciceras subordinarium Buckm.	не изображен	вероятно, ?Dolganites cf. sibiricus Repin

43, фиг. 3, табл. 46, фиг. 2). Данный комплекс вполне соответствует верхней среднекелловейской зоне Stenolobum, выделенной в обн. 3, слоям 1-3 на р. Иннокентьевка (см. выше).

<u>Обн. 1, слой 2</u>. Алевролиты мощностью около 4 м с горизонтом конкреций в нижней части. Среди аммонитов Мелединой (1977) указаны следующие (таб. 2.4.7).

Этот комплекс мало отличается от слоя 1 того же разреза. Достоверных видов, характерных для верхнего келловея, здесь, по всей видимости, нет. Поэтому устанавливать в этом слое зону Subordinarium, расположенную в кровле верхнего келловея, нет достаточных оснований. Вероятно, слой 2 относится к верхней части зоны Stenolobum.

Обн. 4, слой 1. Алевролиты с конкрециями, не образующими выраженного горизонта. Из аммонитов неоднократно изображался единственный экземпляр под разными названиями: Rondiceras tschefkini (Orb.) (Меледина, 1977, табл. 26, фиг. 2; табл. 30, фиг. 1; табл. 33, фиг. 1); Rondiceras stenolobum (Nik.) (Князев и др., 2015, табл. 2, фиг. 1-3). Слой относился Мелединой к среднему келловею со знаком вопроса, а Князевым и др. – к зоне Rondiceras stenolobum. Морфологически рассматриваемый экземпляр (табл. 44, фиг. 8) практически не отличается от инволютных разновидностей Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina из зоны Jason типовой местности – окрестностей Рыбинска (табл. 44, фиг. 1-7) и Восточной Гренландии (табл. 45, фиг. 1-4). Сходство с упомянутыми выше келловейскими видами кадоцератин обусловлено параллелизмами (см. описание вида). Поэтому слой 1 данного разреза более вероятно отнести к зоне Milaschevici и биогоризонту arcticoides.

Обн. 4, слой 2. Алевролиты с конкрециями, в которых найден экземпляр Stenocadoceras striatum (Imlay) (Меледина, 1977, табл. 25, фиг. 2; табл. 27, фиг. 1). Его отнесение к роду Stenocadoceras не вызывает сомнения, поэтому в слое 2 может быть установлена зона Stenoloboide, выделенная в среднем келловее Южной Аляски по нескольким видам этого рода (Imlay, 1975).

<u>Обн. 5, слой 2</u>. Два конкреционных горизонта с 7 видами аммонитов, из которых изображены только три (таб. 2.4.8).

Данный комплекс по присутствию *Stenocadoceras* может быть отнесен к зоне Stenoloboide, а по остальным видам (как и в обн. 1, слой 2 и обн. 1, слой 1) – к зоне Stenolobum.

Таким образом, средний келловей на р. Чернохребетная может быть установлен по двум аммонитовым комплексам:

Нижний комплекс (**30на Milaschevici, биогоризонт** *arcticoides*) представлен одним видом *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) *arcticoides* Kiselev et Meledina. Этот комплекс в полной мере соответствует слою 7 обн. 503 на о. Большой Бегичев.

Верхний комплекс (зона Stenolobum или зона Stenoloboide) — Longaeviceras stenolobum (Keys.), Stenocadoceras multicostatum (Imlay), ?Dolganites cf. sibiricus Repin, Cadoceras nikolaevi

Таблица 2.4.8. Определения экземпляров кардиоцератид из обн. 5, слоя 2 на р. Чернохребетная, указанные и изображенные в монографии С.В. Мелединой (1977).

Определение С.В. Меледин	ой (1977)	Определение, принятое в данной работе
Quenstedtoceras (Soaniceras) angustatum Meledina	не изображены	вероятно, Soaniceras angustatum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) parvu- lum Meledina	не изображены	вероятно, Pseudocadoceras parvulum (Meledina)
Quenstedtoceras (Soaniceras) principale (Sasonov)	не изображены	?
Vertumniceras nikitinianum (Lah.)	не изображены	вероятно, Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)
Eboraciceras nikolaevi (Bodylevsky)	не изображены	Cadoceras nikolaevi Bodylevsky
Eboraciceras cf. carinatum (Eichw.)	табл. 14, фиг. 4	Cadoceras cf./aff. taimyrense (Meledina) juv.
Eboraciceras subordinarium Buckm.	табл. 41, фиг. 2; табл. 43, фиг. 2	?Dolganites cf. sibiricus Repin
Stenocadoceras multicostatum (Imlay)	табл. 31, фиг. 1	Stenocadoceras multicostatum (Imlay)

Bodylevsky, *C.* cf./aff. *taimyrense* (Meledina), *Soaniceras angustatum* (Meledina), *Pseudocadoceras parvulum* (Meledina), *Ps.* sp., aff. *chinitnense* Imlay, *Percacosticeras* ex gr. *novosemelicum* (Bodyl.). Он эквивалентен комплексам слоя 8 обн. 503 и слоя 2 обн. 3 на о. Большой Бегичев.

Оленекская протока

В литературе до сих пор отсутствует описание разреза Оленекской протоки (левый рукав в дельте Лены), несмотря на то что из этого района известен целый комплекс видов аммонитов, характеризующих средний и верхний келловей, в том числе типовые экземпляры нескольких видов. Эти аммониты изображены в двух работах (Бодылевский, 1960; Воронец, 1962). Здесь приводится их полный список (в исходном и современном наименовании) (таб. 2.4.9).

Стратиграфическое положение вышеуказанных экземпляров является неопределенным, так как они были найдены в разных экспедициях, результаты которых не опубликованы. Тем не менее возраст большинства из них можно приблизительно установить по их распространению в других разрезах Северной Сибири. О присутствии среднего келловея в разрезах Оленекской протоки свидетельствуют экземпляры 2-7, которые принадлежат видам, являющимся характерными видами зоны Stenolobum (параллельной стандартной зоне Coronatum) Восточного Таймыра и о. Большой Бегичев – экземпляры 3, 4, 5, 7, и Milaschevici (параллельной зоне Jason) – экз. 2 и, возможно, 6. Возраст экз. 8 определен Н.С. Воронец как среднекелловейский (1962, с. 57), без определенной аргументации, однако в сводной таблице той же работы отмечается совместное нахождение *С. declinatum* с *С. milaschevici* и *С. tscheffkini*. Его полевой номер (327) совпадает с экз. 9, 10, что говорит о совместном их нахождении в одном и том же разрезе. Однако его индекс "е" свидетельствует, что он был найден выше экземпляров 9, 10 с индексом "д". *С. sublaeve rugosum* Spath является индикатором верхней половины подзоны Calloviense (подзоны Micans) в разрезах Европы (Раде, 1988; Thierry и др., 1997). Более высокое положение *С. sublaeve declinatum* позволяет предполагать его или среднекелловейский возраст, или принадлежность к слоям, эквивалентным подзоне Enodatum.

Описание разреза Оленекской протоки было обнаружено в неопубликованной работе Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963). В ней приводится сводный послойный разрез, составленный из ряда выходов, расположенных вдоль средней части Оленекской протоки, между реками Таас-Юрэге и Дьаахса-Юрэге. Материал был получен экспедицией Д.С. Яшина, Б.А. Клубова, В.В. Сахатова и Ю.К. Видмин-Лобзина в 1961 г. и отображен в отчете в 1962 г.

Разрез включает отложения батского, келловейского, оксфордского и волжского ярусов. Здесь приводится только нижняя часть разреза (с изменениями, определения аммонитов Воронец даются в скобках):

Таблица 2.4.9. Определения экземпляров кардиоцератид из Оленекской протоки, указанные и изображенные в литературе или хранящиеся в монографических коллекциях.

Бодылевский, 1960		Определение, принятое в данной работе
1. Cadoceras innocentii Bodylevsky	табл.V, фиг. 2	Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii (Bodyl.)
2. Cadoceras aff. tschefkini (Orb.)	табл. V, фиг. 3	Cadoceras (Protolongaeviceras) cf. arcticoides Kiselev et Meledina
3. Cadoceras stenolobum (Keys.)	табл. VI, фиг. 3	Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.)
4. Cadoceras nikolaevi Bodyl.	табл. IX, фиг. 1,2	Cadoceras nikolaevi Bodyl.
5. Cadoceras stenolobum (Keys.) varietas	табл. Х, фиг. 1	Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.)
6. Cadoceras wosnessenskii (Grew.) varietas	табл. Х, фиг. 2	Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii (Grew.) sensu Imlay, 1953
7. <i>Longaeviceras novosemelicum</i> Bodylevsky	табл. Х, фиг. 5	Percacosticeras novosemelicum (Bodylevsky)
Воронец, 1962		
8. Cadoceras declinatum Voronetz	табл. XXIV, фиг. 2, табл. XXVII, фиг. 1	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz
9. Cadoceras simulans Spath	ЦНИГР Музей 222/327д. I	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum Spath
10. Cadoceras neglectum Vor. [MS]	ЦНИГР Музей 222/327д. II	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum Spath

- 1. Песчаники мелкозернистые темно-серого цвета с *Pseudocadoceras (Costacadoceras* cf. *bluethgeni* (Rawson) (=*Cadoceras (Niigoceras)* subgen. et sp. nov. indet. [MS]). 5 м.
- 2. Алевролиты глинистые темно-серого цвета с поверхности бурые, комковатые, с прослоями карбонатных пород. Фауна: *Pholadomya* aff. *foliacea* Agassiz, *Eoinoceramus bulunensis* (Koschelkina). 6 6,5 м.
 - 3. Песчаники мелкозернистые, темно-серого цвета, с поверхности бурые, неравноплитчатые. 7-7,5 м.
- 4. Аргиллиты алевритистые зеленовато-серого цвета, участками ожелезненные, оскольчатые. В нижней половине слоя наблюдаются округлые и овальные известковистые конкреции. 6 м.
- 5. Алевролиты темно-серые, с поверхности сильно ожелезненные, плотные (обн. 2376). Аммониты: *Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay, 1953 (=C. cf. wosnessenskii (Grewingk)), *Cadoceras* sp. nov. indet. Voronetz. 5 м.

В этом же слое авторы указывают экземпляр *Cadoceras wosnessenskii* (Grew.) varietas из работы В.И. Бодылевского (здесь экз. 6): «В.И. Бодылевский при описании вариетета этого вида, собранного с р. Дьяахса-Юрэге, не дает точного возраста ввиду того, что автору не было известно точное положение слоя, из которого взят аммонит. При просмотре полевого дневника П.И. Глушинского (1941) удалось выяснить, что описанный в работе В.И. Бодылевского *C. wosnessenskii* (Grew.) varietas из темно-серых песчаников стратиграфически лежит ниже контакта этого слоя с железистыми песчаниками, в которых были встречены аммониты: *Cadoceras tschefkini* (Orb.), *C.* aff. *tschefkini* (Orb.), *C. innocentii* Bodyl., *C. stenolobum* (Keys.), *Longaeviceras nikitini* (Sok.), *L. novosemelicum* Bodyl.».

Из этого же уровня, вероятно, происходят и экземпляры *Cadoceras sublaeve declinatum* Voronetz (=*Cadoceras declinatum*, Воронец, 1962, табл. 24, фиг. 2; табл. 27, фиг. 1) и *C. sublaeve rugosum* Spath (=*Cadoceras neglectum* Voronetz [MS]) (табл. 46, фиг. 2-3) из монографической коллекции Н.С. Воронец (это дополнительно подтверждается одинаковой необычной сохранностью аммонитов: ядра состоят из темного (фосфатизированного) кальцита; они разбиты мелкой сетью трещин, но при этом сохраняют исходную форму раковины).

5/6. Верхняя часть слоя 5 и основание слоя 6 (обнажение 1767 на р. Дьаахса-Юрэге). Аммониты: *Cadoceras* cf. *taimyrense* (Meled.) (=C. aff. *declinatum* Vor.=C. *diversus* Voronetz sp. nov. [MS]), *Longaeviceras*

stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Вероятно, из этого интервала происходят типовые экземпляры Cadoceras nikolaevi Bodyl.

- 6. Песчаники с поверхности бурые, в свежем сколе темно-серые, средне- и крупнозернистые (обн. 1770). Аммониты: *C. innocentii* Bodyl., *Cadoceras* cf. *innocentii* Bodyl. (= *C. innocentii* Bodyl.), *Longaeviceras* spp. juv. (=*Quenstedtoceras lahuseni* Maire, *Q. originalis* sp. nov. [MS]), *?Percacosticeras* aff. *parvulum* Meled. (=*Q. olene-kense* Voronetz sp.nov. [MS]). 2-2,5 м.
- 7. Бобово-оолитовая железистая порода черного цвета, очень плотная, тяжелая, внешне похожа на крупнозернистый песчаник. Фауна собрана на обнажении 2376-2 (р. Хотугу-Дьаахса): *Cardioceras* sp., *Meleagrinella* cf. *ovalis* (*Phill.*), *Pleuromya* sp. indet., *Astarte* sp. indet. 1,2 м.

Возраст слоя 1 определяется достаточно уверенно как нижний бат. Найденный в нем вид является характерным представителем зоны Ishmae всей Панбореальной надобласти. Сходная ассоциация рассмотрена в той же работе Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой при описании других разрезов низовьев р. Лены (р. Атыркан).

Слой 5 уже содержит типично келловейскую фауну, следовательно, немая предыдущая, 19-метровая толща должна принадлежать верхам бата и, возможно, нижнему келловею. Данный слой разбивается на три горизонта с различными комплексами аммонитов:

- 5а. Основание слоя с *C.* (*C.*) sublaeve rugosum Spath. Вероятно, из этого же уровня происходит и образец *C.* (*P.*) wosnessenskii (Grew.) sensu Imlay и *C.* (*C.*) sublaeve declinatum Vor. Сопоставляется с подзоной Calloviense стандарта.
- 5б. Середина слоя. Аммониты *C. milaschevici* (Nik.), *C.* (*P.*) wosnessenskii (Grew.) sensu Imlay, вероятно, *C.* (*Pr.*) cf. arcticoides Kis. et Meled. и, возможно, *C.* (*C.*) sublaeve declinatum Vor. Соответствует верхам нижнего келловея низам среднего (эквивалент интервала подзона Enodatum подзона Jason стандарта).
- 5 в. Верхняя четверть слоя с *Cadoceras* cf. *taimyrense* (Meled.) и *L. stenolobum* (Keys.). Верхняя часть среднего келловея, эквивалентная зоне Coronatum (биогоризонт *stenolobum*).

В слое 6 присутствуют виды, которые в равной степени можно отнести к верхам среднего келловея, так и к низам верхнего. В первую очередь, к ним относятся *С. innocentii* Bodyl. и близкие к ним формы. В то же самое время присутствие ювенильных *Longaeviceras* и не совсем обычных для среднего келловея микроконховых видов может свидетельствовать и о позднекелловейском возрасте этого слоя.

В основании слоя 6 встречается фауна слоя 5 (точнее 5в), что можно объяснить существованием перерыва между ними. Это подтверждается также резкими литологическими изменениями (алевролит/песчаник).

Таким образом, в келловее основного разреза Оленекской протоки могут быть установлены следующие подразделения:

- 1. **Зона Sublaeve**, **биогоризонт** *sublaeve rugosum*, с *C. sublaeve rugosum*, *C. sublaeve declinatum*, *C. wosnessenskii* sensu Imlay. Устанавливается в основании слоя 5 основного разреза.
- 2. **Зона Milaschevici**, с *C. milaschevici*, *C. wosnessenskii* sensu Imlay, *C.* cf. *arcticoides*, *C. sublaeve declinatum* (?). Кроме слоя 5б основного разреза к этой же зоне относятся слои с *Cadoceras wosnessenskii* sensu Imlay из разреза 23, расположенного в нижней части Оленекской протоки восточнее пос. Станнах-Хочо (Князев и др., 2011, табл. 1, фиг. 1-5, табл. 2, фиг. 1-5).
- 3. **Зона Stenolobum, биогоризонт** *stenolobum*, с *L. stenolobum*, *Cadoceras nikolaevi*, *Cadoceras* cf. *taimyrense*. Соответствует кровле слоя 5.
- 4. **Зона Stenolobum, биогоризонт** *innocentii*, с *Cadoceras innocentii*, *C.* cf. *innocentii*, *Longaeviceras* spp., *?Percacosticeras* aff. *parvulum* Meled. Соответствует слою 6, который отнесен к среднему келловею и зоне Stenolobum условно. Отсутствие в комплексе аммонитов типичных *Longaeviceras* зоны Nikitini нижней зоны верхнего келловея, свидетельствует о промежуточном положении биогоризонта *innocentii* в пограничном интервале среднего-верхнего келловея.

Низовья р. Лены

Основные разрезы бата и келловея расположены в бортах Булкурской и Чекуровской антиклиналей и мысе Чуча на левом берегу р. Лены, а также на ее притоках Хатыстах, Тигие, Булкур, Атыр-

кан, Эйэкит и др. Они многократно описаны в литературе (Кошелкина, 1958, 1963; Джиноридзе, Меледина, 1965; Тучков, 1972; Меледина, 1973, 1977, 1994; Каплан и др., 1979; Петров, 1980; Меледина и др., 1991), а выявленные в них аммонитовые последовательности послужили основой для разработки зональных аммонитовых шкал (Джиноридзе, Меледина, 1965; Тучков, 1967; Меледина, 1973, 1977, 1994; Меледина и др., 1991).

Несмотря на достижения в биостратиграфическом изучении средней юры данной территории, разработанные зональные шкалы нуждаются в уточнении. Это связано с несколькими причинами. Во-первых, в стратиграфических описаниях одних и тех же разрезов бата и келловея разными специалистами наблюдается несовпадение литологических последовательностей – количества и мощностей выделенных слоев и как следствие различное положение границ свит (в первую очередь, чекуровской и точинской). Соответственно при сравнении разных описаний приводимые в них аммонитовые комплексы могут перекрываться, что фальсифицирует их последовательность.

Во-вторых, опубликованные описания разрезов и их палеонтологическая характеристика не исчерпывают всю биостратифескую последовательность бата и келловея в данном регионе. Изучение неопубликованного материала и новых полевых данных показывает, что в отдельных частях обнажений существуют линзы с другой последовательностью аммонитов, чем в соседних обнажениях, где эквивалентные слои отсутствуют.

В-третьих, изменились диагностика и номенклатура некоторых важнейших зональных видовиндексов кардиоцератид, вследствие чего меняется не только номенклатура некоторых зон, но и их кореляционные возможности и в итоге объем и границы подъярусов.

В настоящее время в публикациях изображено 47 экз. кардиоцератид из бата и келловея нижнеленских разрезов (**таб. 2.4.10**). Из них 10 экз. происходят из Булкурской антиклинали, 15 экз. из северного крыла Чекуровской антиклинали, 12 – из южного крыла и 5 экз. – мыса Чуча.

Больше половины изображенных экземпляров (28 экз.) относятся к арктоцефалитинам нижнего и среднего бата (в современном понимании), 14 экз. – кадоцератинам верхнего бата и 5 экз. – к кадоцератинам келловея. Из всех экземпляров, относящихся к 19 видам кардиоцератид, в данной работе переопределено под другими названиями более половины. При этом общее число видов, представленных изображениями в публикациях, сократилось до 8 (42%). Такое сокращение разнообразия, несомненно, отразится в стратиграфических построених. Ниже будет описана последовательность кардиоцератид в разрезах нижнего течения Лены с учетом сложившихся изменений. В качестве стратиграфической основы использованы описания обнажений и модели свитного деления, принятые в работах С.В. Мелединой (1991, 1994).

Бат и келловей в нижнем течении Лены состоят из двух свит – чекуровской и точинской. Первая из них включает в полном объеме нижний бат, вторая – средний-верхний бат и келловей.

<u>Чекуровская свита</u>. Мощность чекуровской свиты в Булкурской антиклинали (Кумах-Суурт) составляет 195,5 м, в северном крыле Чекуровской антиклинали 285 м, в южном – 297 м.

Зональное строение чекуровской свиты одинаково во всех разрезах. В нижней части выделена зона Arctocephalites aff. greenlandicus (Меледина, 1994) или Ar. greenlandicus (Меледина, 2013; 2014) мощностью 76,5 м, 98 м и 100 м. Аммониты найдены только в северном разрезе чекуровской антиклинали в кровле свиты. Это комплекс своеобразных арктоцефалитин, обозначенных здесь как Arctocephalites greenlandicus frami Poulton morpha cf. crassum (см. описание вида в разд. 1.7), которые С.В. Мелединой рассматривались под разными родовыми (Cadoceras, Paracephalites), подродовыми и видовыми названиями (таб. 2.4.10). Эти формы весьма близки Arctocephalites belli Poulton из зоны Arctocephalites frami Арктической Канады, которая, в свою очередь, соспоставляется с зоной Arctocephalites greenlandicus Восточной Гренландии. Зона Arctocephalites aff. greenlandicus в северосибирских разрезах первоначально выделена на п-ове Урюнг-Тумус, а в чекуровской свите нижнеленских разрезов устанавливается в наименьшей степени условно в северном разрезе чекуровской антиклинали, и исключительно по положению в остальных разрезах. После обнаружения в том же районе характерных видов (в том числе вида-индекса) зоны Greenlandicus на р. Келимяр (Меледина, 2014, табл. 1, фиг. 7, 8) возникла перспектива более качественного палеонтологического обоснования этой зоны в низовьях Лены и обозначения ее без использования открытой номенклатуры.

Таблица 2.4.10. Определения экземпляров кардиоцератид из разрезов нижнего течения р. Лены, указанные и изображенные в литературе. Б – обнажения Булкурской антиклинали, c – обнажения северной части Чекуровской антиклинали, K – обнажение на р. Хатыстах, K – обнажения в районе мыса Чуча и р. Чубукулах.

Авторское определение	Публикация	Разрезы	Определение, принятое в данной работе
Arcticoceras kochi Spath	Меледина, 1973, табл. 20, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)
Arcticoceras cf. pseudolamberti Spath	Меледина, 1973, табл. 22, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)
Pseudocadoceras nanseni Pompeckji	Меледина, 1973, табл. 22, фиг. 2 Меледина, 1977, табл. 1, фиг. 1; табл.	Б	Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni Raws.
Cadoceras emelianzevi Voron etz	2, фиг. 1; табл. 3, фиг. 1	Б	Cadoceras (Cadoceras) emelianzevi Voron etz
Arcticoceras cf. excentricum Voron etz	Меледина и др., 1991, табл. 2, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov
Costacadoceras aff. blutheni Rawson Costacadoceras aff. blutheni Rawson	Меледина и др., 1991, табл. 2, фиг. 2 Меледина и др., 1991, табл. 1, фиг. 3	Б	Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni Raws. Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni Raws.
Arcticoceras cf. harlandi Rawson	Меледина и др., 1991, табл. 4, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.)
Arcticoceras cf. harlandi Rawson	Меледина и др., 1991, табл. 5, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.)
Arcticoceras cf. excentricum Voro netz	Меледина и др., 1991, табл. 7, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov
Arcticoceras cf. excentricum Voron etz Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)	Меледина и др., 1991, табл. 8, фиг. 4 Киселев, 2020а, табл. 3, фиг. 1	Б	Arcticoceras ishmae (Keys.) Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)
Arcticoceras ishmae (Keys.)	Воронец, 1962, табл. 10, фиг. 2	X	
Arcticoceras excentricum (Keys.) - лектотип	Воронец, 1962, табл. 14, фиг. 1; Киселев, 2020а, табл. 2, фиг. 5; табл. 3, фиг. 4	X	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov
Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov	Киселев, 2020а, табл. 3, фиг. 5	X	` , , , , , , , , , , , , , , , , , , ,
Cadoceras (Oligocadoceras) cf. tetonense Imlay	Меледина, 1977, табл. 1, фиг. 2; табл. 2, фиг. 2	с	Arctocephalites cf. greenlandicus frami Poulton morpha cf. crassum
Cadoceras (Oligocadoceras) aff. muelleri Imlay	Меледина, 1977, табл. 18, фиг. 1	с	Arctocephalites cf. greenlandicus frami Poulton morpha cf. crassum
Cadoceras (Bryocadoceras) falsum Voronetz	Меледина, 1977, табл. 10, фиг. 1; табл. 11, ф. 1; табл. 12, фиг. 1 Меледина, 1994, табл. 6, фиг. 1	С	Cadoceras (Cadoceras) calyx calyx Spath
Cadoceras (Streptocadoceras) subtenuicostatum Voron etz	Меледина, 1977, табл. 39, фиг. 1	с	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense Bodyl. morpha subtenuicostatum Voron.
Paracephalites (?) belli Poult.	Меледина и др., 1991, табл. 3, фиг. 1,2	с	Arctocephalites cf. greenlandicus frami Poulton morpha cf. crassum
Arcticoceras cf. ishmae (Keys.)	Меледина и др., 1991, табл. 4, фиг. 2- 5	с	Arcticoceras ishmae (Keys.)
Arcticoceras (?) cf. cranocephaloide Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, табл. 8, фиг. 1,2	с	Arcticoceras cf. cranocephaloide Call. et Birk.
Cadoceras (Catacadoceras) perrarum Voron.	Меледина и др., 1991, табл. 9, фиг. 1	c	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha perrarum Voron.
Costacadoceras cf. blutheni Rawson	Меледина и др., 1991, табл. 10, фиг. 2	c	Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni Raws.
Arcticoceras ishmae (Keys.)	Меледина и др., 1991, табл. 10, фиг. 3	c	Arcticoceras ishmae (Keys.)
Arcticoceras (?) cranocephaloide Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, табл. 5, фиг. 3	c	Arcticoceras cf. cranocephaloide Call. et Birk.
Cadoceras barnstoni (Meek)	Князев и др., 2007, табл. 1, фиг. 2, Князев и др., 2009б, табл. 2, ф. 2	c	Cadoceras barnstoni (Meek)
Arcticoceras (?) cranocephaloide Call. et Birk.	Князев и др., 2009б, табл. 1, фиг. 1,2	с	Arcticoceras cf. cranocephaloide Call. et Birk.
Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)	Киселев, 2020а, табл. 3, фиг. 2	c	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)
Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.) Arcticoceras kochi Spath	Киселев, 2020а, табл. 3, фиг. 3 Меледина, 1973, табл. 20, фиг. 2	С	Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.) Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.)
Cadoceras (Cadoceras) lenaense Meledina -	Меледина, 1977, табл. 4, фиг. 1	ю	Cadoceras (Cadoceras) calyx lenaense Meledina,
голотип Cadoceras (Streptocadoceras) subtenuicostatum	Меледина, 1977, табл. 12, фиг. 3;		Cadoceras (Paracadoceras) anabarense Bodyl. morpha
Voron etz	табл. 15, фиг. 1; табл. 16, фиг. 2	Ю	subtenuicostatum Voron.
Arcticoceras (?) cf. cranocephaloide Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, табл. 6, фиг. 1	Ю	Arcticoceras cf. cranocephaloide Call. et Birk.
Cadoceras (Catacadoceras) cf. barnstoni (Meek)	Меледина и др., 1991, табл. 6, фиг. 2,3	ю	Cadoceras (Catacadoceras) cf. barnstoni (Meek).
Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)	Меледина и др., 1991, табл. 8, фиг. 3	Ю	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)
Cadoceras (Catacadoceras) cf. perrarum Voronetz Arcticoceras (?) cf. cranocephaloide Call. et Birk.	Меледина и др., 1991, табл. 9, фиг. 2 Меледина и др., 1991, табл. 9, фиг. 3	Ю	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) Arcticoceras cf. cranocephaloide Call. et Birk.
Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nik.)	Меледина и др., 1991, табл. 10, фиг.	ю	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense Bodyl.
Cadoceras (?) perrarum Voronetz - голотип	Воронец, 1962, табл. 15, фиг. 1	ю	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha perrarum (Voronetz)
Cadoceras ventroplanum Voronetz - голотип	Воронец, 1962, табл. 23, фиг. 1	ю	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha subcatostoma (Voronetz)
Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)	Kiselev, 2018, pl. 1, ?g. 2	Ю	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)
Cadoceras subcalyx Voronetz - голотип	Воронец, 1962, табл. 20, фиг. 1,2,4	Ч	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha subcalyx (Voronetz)
Cadoceras variabilis Spath	Воронец, 1962, табл. 20, фиг. 3	Ч	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)
Cadoceras densicostatum Voronetz - голотип	Воронец, 1962, табл табл. 20, фиг. 5	Ч	Pseudocadoceras(Costacadoceras) sp.

Большую часть второй половины чекуровской свиты занимают одна или две зоны, выделенные по распространению рода *Arcticoceras* (Меледина, 1994). В южной Чекуровке выделена единственная зона A. harlandi-ishmae мощностью около 160 м. Аммониты, включая вид-индекс *Arcticoceras harlandi*, встречены только в подошве. В Северной Чекуровке выделено две зоны A. harlandi (мощность около 150 м) и A. ishmae (34,5 м), обе охарактеризованные аммонитами. В разрезе Кумах -Суурт так же установлена зона A. harlandi (мощность 92 м) и зона с двойным названием A. ishmae-C. falsum (34,5 м).

Как показано выше, палеонтологическая характеристика обеих зон представлена арктикоцерасами плохой сохранности, в основном раздавленными ядрами, поэтому об их видовой принадлежности можно судить в основном лишь по особенностям ребристости. Большинство определений аммонитов из обеих зон чекуровской свиты даны в открытой номенклатуре (Меледина и др., 1991; Меледина, 1991, 1994), причем в зоне Harlandi к такому типу относятся все определения – *Arcticoceras* cf. *harlandi* (Меледина и др., 1991, табл. 4, фиг. 1; табл. 4, фиг. 1) и *A*. cf. *excentricum* (ibid., табл. 2, фиг. 1; табл. 7, фиг. 1; табл. 8, фиг. 4).

Анализ признаков изображенных аммонитов позволяет считать, что разделение арктикоцерасов чекуровской свиты на виды весьма проблематично. Указанные аммониты характеризуются близкими модальностями видоспецифических признаков, в первую очередь плотности ребер, поэтому среди них можно выделять лишь варианты изменчивости. Более того, нередко арктикоцерасы из зоны Ishmae, определенные как *А. ishmae* (ibid., табл. 10, фиг. 3) или *А.* cf. *ishmae* (ibid., табл. 4, фиг. 2-5), лучше соответствуют привычному диагнозу *А. harlandi* Raws. sensu Poulton, 1987 как редкоребристой форме. С другой стороны, экземпляры из верхов чекуровской свиты, определенные как *А.* cf. *harlandi*, больше соответствуют диагнозу *А. ishmae* как часторебристой форме. По сути, обе формы не имеют принципиальных видовых отличий друг от друга, поэтому их следует рассматривать как один вид. Соответственно в чекуровской свите лучше выделять только одну зону А. ishmae.

Этот вывод подтверждается данными Н.С. Воронец и Е.С. Ершовой (1963), которые в разрезе Атыркан (северное крыло Чекуровской антиклинали) в подошве чекуровской свиты нашли комплекс арктикоцерасов, обнаруживающих полный ряд изменчивости по признакам плотности ребер и коэффициенту ветвления. Среди них хорошо различимы *A. ishmae* morpha *ishmae* и *A. ishmae* morpha *stepankovi*. Обе морфы известны также в Анабарском и Нордвикском районах, причем чаще определяются как *А. excentricum*.

Точинская свита. Алевролиты мощностью 19,5 м в Булкурской антиклинали (Кумах-Суурт), 17,3 м в северном крыле Чекуровской антиклинали и 23-25 м в южном крыле. В свите выявлена последовательность кадоцератин, на основании которой С.В. Меледина (1994) установила четыре зоны: зона С. barnstoni, зона С. falsum, зона С. anabarense и зона С. emelianzevi.

В основании точинской свиты в разрезах Чекуровской антиклинали в слое песчаников или алевролитов мощностью 4-7 м С.В. Мелединой (Меледина и др., 1991) выделяется зона Arcticoceras (?) стапосерhaloide. Основанием служат находки вида-индекса зоны, из которых изображено 5 экз. (таб. 2.4.10). К сожалению, большинство из них или деформированы или не содержат конечной жилой камеры, по признакам которой можно достоверно определить видовую принадлежность. Самые полные недеформированные экземпляры (Князев и др., 20096, т. 1, фиг. 1, 2) представлены фрагмоконом, между тем при описании Arcticoceras cranocephaloide Дж. Калломон не только не дал изображений экземпляров на стадии зрелого фрагмокона, но даже не дал изображений со стороны устья (Callomon, 1985, pl. 1, fig. 1, text-fig. 9A,B). Это крайне затрудняет определение незрелых экземпляров, предположительно относящихся к данному виду.

В 2011 г. М.А. Рогову удалось найти в разрезе Южная Чекуровка в том же интервале точинской свиты (26 м ниже подошвы оксфорда) несколько экземпляров с КЖК (табл. 18, фиг. 1), которые, несмотря на деформированность, в полной мере соответствуют морфологии гренландских Arcticoceras cranocephaloide (табл. 13, фиг. 1,2). Это подтверждает правильность выделения зоны Cranocephaloide в основании точинской свиты.

Зона Barnstoni хорошо развита в разрезах Чекуровской антиклинали и на мысе Чуча и имеет мощность в разных разрезах от 3,5 м (мыс Чуча) до 9 м (Южная Чекуровка). Она содержит несколько конкреционных прослоев или горизонтов, к которым чаще всего привязаны находки аммонитов.

В основном это различные морфы вида-индекса зоны *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *barnstoni* (Meek), которые ранее рассматривались как самостоятельными виды (*C. perrarum* Voronetz, *C. ventroplanum* Voronetz, *C. subcalyx* Voronetz, *C. subcatostoma* Voronetz, см. **таб. 2.4.10**). Их голотипы происходят из разреза Южная Чекуровка (два вида) и мыса Чуча (2 вида). Несмотря на то что некоторые из этих форм характеризуются контрастными морфотипами, они рассматриваются здесь, как и в других работах (Poulton, 1987; Меледина, 1999) как морфы внутривидовой изменчивости (см. описание вида). Чаще всего в разрезах встречается номинальная морфа *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *barnstoni* (**табл. 26**, **фиг. 1**) и *C.* (*Cat.*) *barnstoni* morpha *subcalyx* (**табл. 22, фиг. 1, 2**).

В настоящее время зона Barnstoni в Северной Сибири, в соответствии с Гренландской шкалой, переименована в зону Variabile (Князев и др., 2009б; Меледина, 2014). Среди кадоцератин встречены почти все виды нижней части зоны восточно-гренландского комплекса, относящейся к фауне 21 – *Kepplerites rosenkrantzi* (Callomon, 1993). Вид-индекс зоны найден только на мысе Чуча (**табл. 26**, **фиг. 2**) в нижней части зоны (слой 1, ниже подошвы оксфорда примерно на 1,5-3 м, по описанию М.А. Рогова) совместно с *С.* (*Cat.*) *barnstoni*. Это позволяет установить в данном интервале биогоризонт *variabile*, первоначально выделенный в той же зоне Анабарского залива.

Зона Falsum раньше выделялась в средней части точинской свиты (Меледина и др., 1991; Меледина, 1991, 1994), в интервале 0-2,5 м выше подошвы слоя 3 пачки 8 (Южная Чекуровка). Вблизи подошвы отмечены находки *C. lenaense* Meledina (включая голотип) и *C. falsum* Voronetz, а в кровле только *C. falsum* (Меледина и др., 1991, рис. 4). В разрезе Северная Чекуровка найден только *C. falsum* (таб. 2.4.10). В последних работах сибирских специалистов (Князев и др., 2006, 2009б) экземпляры этого вида в нижнеленских разрезах переопределены как *C. calyx* Spath. Соответственно среднюю часть точинской свиты следует относить не к нижнему келловею, а к верхнему бату – к зоне Calyx.

Новые данные по разрезу восточного берега Анабарского залива (см. выше) показали, что *С. lenaense* характеризует самостоятельный биогоризонт в кровле зоны Variable. Это позволяет уточнить зональное и инфразональное деление в средней части точинской свиты: установить биогоризонты *lenaense* и *calyx calyx* и провести между ними границу между зонами Variable и Calyx. Вся последовательность биогоризонтов верхнего бата выявлена только в разрезе Южная Чекуровка: в первой зоне может быть установлено два биогоризонта *variabile* (~0-14 м выше подошвы точинской свиты) и *lenaense* (~14-15 м), а во второй только один *calyx calyx* (~17-17,5 м). Не исключено, что в этом же интервале может залегать и биогоризонт *infimum*, поскольку экземпляр вида-индекса *С.* (*Cat.*) *infimum* Gulyaev et Kiselev найден в этом регионе Е.С. Ершовой (табл. 22, фиг. 3). К сожалению, его точное положение в разрезе не известно, поэтому выделение биогоризонта *infimum* пока преждевременно.

В верхней трети точинской свиты кадоцератины представлены в основном Cadoceras (Paracadoceras), из которых С.В. Мелединой указаны С. elatmae (Nik.) и С. subtenuicostatum Voronetz (таб. 2.4.10). Нахождение первого вида послужило основой для установления в ленских разрезах зоны Elatmae. Впоследствии (Меледина, 1994) этот вид был переопределен до С. (Par.) anabarense Bodyl., в результате чего название зоны изменилось. В настоящий момент зона Anabarense не используется сибирскими авторами в зональных схемах, поскольку она в очередной раз замещена зоной Elatmae. На наш взгляд, установление зоны Anabarense в ленских разрезах является правильным решением, поскольку ни один из изображенных в литературе экземпляров паракадоцерасов из кровли точинской свиты не может с полной уверенностью относиться к C. (Par.) elatmae. Изучение представительной выборки из разрезов Чекуровской антиклинали (в основном южного крыла, по сборам М.А. Рогова, 2011 г.) подтвердило, что все экземпляры кадоцератин из рассматриваемого интервала принадлежат к различным морфам *C.* (*Par.*) anabarense (**табл. 35, фиг. 1**). В южном крыле они встречены в верхних 5 м точинской свиты вплоть до самой кровли, поэтому данный интервал относится к зоне Anabarense. Вероятно, он эквивалентен слою 2 западного берега Анабарского залива, где установлен биогризонт falsum.

Зона Emelianzevi установлена С.В. Мелединой в кровле точинской свиты только в районе Булкурской антиклинали (разрез Кумах-Суурт) по виду-индексу. Единственный изображенный экземпляр *Cadoceras* (*Cadoceras*) *emelianzevi* Voronetz (**таб. 2.4.10**) в целом отвечает его описанию и лектотипу (Воронец, 1962, с. 50-51, табл. 18, фиг. 2, табл. 21, фиг. 1, табл. 21, фиг. 1). Однако его диаметр

(134 и 94 мм на разных оборотах) соответствует взрослой и терминальной раковине – стадии, на которых большинство видов *Cadoceras* s. str. почти не отличимы. Поэтому видовая принадлежность данного экземпляра не вполне очевидна. С учетом того, что виды этой группы распространены в нескольких зонах нижнего и среднего келловея, установление в кровле точинской свиты зоны Emelianzevi находится под вопросом.

Более высокие горизонты нижнего келловея описаны в разрезе на левом берегу р. Лены вблизи устья р. Атыркан (северное крыло Чекуровской антиклинали). Этот разрез описан в неопубликованной работе Воронец и Ершовой (1963). Ниже приводится описание разреза с сокращениями (определения Воронец и Ершовой даны в скобках):

- 1. Алевролиты серые, очень крепкие, с поверхности слабоожелезненные. В подошве слоя встречены Arcticoceras ishmae (Keys.) (=A. lenaense Voronetz [MS], = A. (Incostarcticoceras) tenuicostatum Voronetz [MS]), Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. bluethgeni Raws (=Cadoceras (Niigoceras) atyrkanensis Voronetz [MS]). Видимая мощность 1 м.
- 2. Алевролит сильно глинистый, темно-серый. В 4-4,5 м выше подошвы встречен *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *barnstoni* (Meek) (=*C. subcalyx* Voronetz, *C. laptievi* Bodyl.). Мощность 5,5 м.
- 3. Алевролит сильноглинистый, темно-серый, с многочисленными известковыми конкрециями. Мощность 3 м.
- 4. Алевролит серый, очень крепкий, кусковатый, с шаровыми известковыми конкрециями. В верхней части слоя найден *Cadoceras* cf./aff. *infimum* Gulyaev et Kiselev. (=*Cadoceras catostoma* Pomp.). Мощность 5 м.
- 5. Алевролит светло-серый, кусковатый, очень крепкий с редкими шаровыми известковыми конкрециями. Мощность 5,5 м.
- 6. Алевролит темно-серый, кусковатый, с большим количеством шаровых и эллипсоидальных известковистых конкреций. Аммониты: *C.* (*Paracadoceras*) *glabrum* Imlay part. (*=Cadoceras glabroides* Voronetz [MS], *=Cadoceras* cf. *glabrum* Imlay) (**табл. 47, фиг. 1**), *C.* (*Cadoceras*) *sublaeve declinatum* Voronetz (*=Cadoceras* sp. nov. indet.) (**табл. 46, фиг. 4**), *Phylloceras* sp. (*=Phylloceras* cf. *album* (Quenstedt)). Мощность 4 м.
- 7. Алевролит темно-серый, кусковатый. В кровле проходит прослой овальных, лепешковидных известковистых конкреций. Среди аммонитов найден *C.* (*C.*) cf./aff. *durum* (Buckman) sensu Page (=Longaeviceras cf. *nikitini* (Sokolov)) (табл. 47, фиг. 3). Мощность 3 м.
- 8. Песчаник мелкозернистый, темно-серый, очень крепкий с зеленоватым оттенком. Аммониты: *Cardioceras jacuticum* Pavlow, *Cardioceras* ex gr. *excavatum* (Sow.), *Goliathiceras* ex gr. *rotundatum* (Nik.) (=*G. arcticum* Voronetz sp. nov.), *Partschiceras* sp.(=*P. fidele* Voronetz sp. nov.). Мощность 0,8 м.

Этот разрез сильно отличается от описанных в литературе разрезов северного крыла Чекуровской антиклинали как в отношении мощности келловея, так и по аммонитам. Вероятно, он располагается севернее обн. 2 (по Меледина и др., 1991), поэтому кровля точинской свиты может иметь более высокое стратиграфическое положение, чем базальный нижний келловей. В частности, Воронец и Ершова полагали, что слой 6 относится к среднему келловею, а слой 7 – к верхнему, не отмечавшимся ранее в точинской свите чекуровских разрезов. Суммарная мощность келловея в разрезе Атыркан составляет не менее 17 м, в то время как в обн. 2 Северной Чекуровки, по Мелединой, по максимальным оценкам, составляет 4-4,5 м (по минимальным – 1,5 м).

В слое 1 по виду-индексу устанавливается зона Ishmae, в слое 2 по присутствию C. barnstoni зона Variabile. В слое 4 может быть установлена зона Calyx по C. cf./aff. infimum, который в отчете обозначен Воронец и Ершовой как C. catostoma Pomp. sensu Imlay (= C. imlayi sp. nov. в данной работе). Под тем же названием ими изображен экземпляр из обн. мыса Чуча, который здесь относится к C. infimum (табл. 22, фиг. 4).

Слой 6 характеризуется необычным комплексом аммонитов, в котором присутствуют поздние *С. (Paracadoceras)*, близкие к *С. glabrum* Imlay, которые также известны в Британской Колумбии (Arthur et al., 1993; pl. 5, fig. 7), Южной Аляски (Imlay, 1953b; pl. 37, fig. 4) и в Европейской России в верхах зоны Calloviense (**табл. 47, фиг. 2**). По этому комплексу в слое может быть установлена верхняя часть нижнего келловея. Этот вывод подтверждает находка *Cadoceras sublaeve declinatum* (**табл. 46, фиг. 4**), характеризующего зону Sublaeve на Оленекской протоке (см. выше).

Экземпляры *C. sublaeve* неоднократно находили в различных частях северного крыла Чекуровской антиклинали. В коллекции Е.С. Ершовой обнаружено несколько экземпляров этого вида (**табл. 40, фиг. 1, 2**), собранных в 1962 г. на р. Буотар из слоев, в которых также найдены филлоцератиды

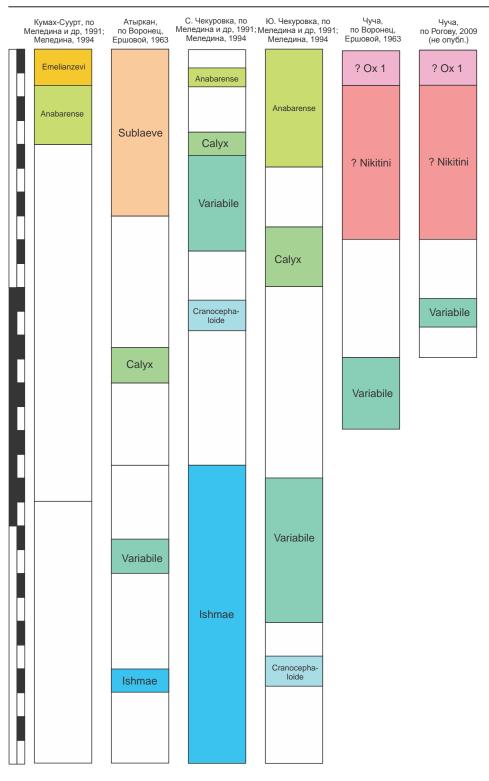


Рис. 2.4.3. Зональное деление бата и келловея в низовьях р. Лены в верхней части разрезов (30 м). Зоны выделены только для интервалов, охарактеризованных аммонитами. Все разрезы выровнены по кровле средней юры. Цена деления линейки мощности 1 и 10 м.

Partschiceras. Эти слои Н.С. Воронец относила к среднему келловею. Недавно М.А. Роговым вблизи разреза Атыркан в северном крыле Чекуровской антиклинали найден экземпляр sublaeve declinatum на отметке 4,5 м ниже подошвы оксфорда (табл. 46, фиг. 1; табл. 48, фиг. 3), что соответствует нижней части слоя

В слое 7 обн. Атыркан найден единственный экземпляр кадоцератин, близкий или идентич-*C*. (C.) durum ный (Buckman) sensu Page. Это позволяет сопоставлять слой 7 данного разреза со слоем 6 обн. 503 на о. Большой Бегичев, где сибирскими специалистами выделена зона Cadoceras durum (Никитенко и др., 2013). Эта зона соответствует терминальному нижнему келловею, эквива-

лентному подзоне Enodatum шкалы Англии.

Верхний келловей в низовьях р. Лены достоверно известен только в разрезе мыса Чуча. Он установлен в слое алевролита мощностью около 8, залегющего на песчаниках верхнего бата. Почти по всему слою встречаются кардиоцератиды, которые определяются Воронец и Ершовой (1963) как Quenstedtoceras originale Voronetz [MS], С.В. Мелединой (в Каплан и др., 1979) как (с родовыми названиями, принятыми здесь) Percacosticeras novosemelicum (Bodyl.), Platylongoceras cf. holdetahli (Salf. et Freb.), Longaeviceras stenolobum (Keys.), а М.А. Роговым (по полевым записям 2009 г.) как

Longaeviceras sp., Dolganites sp., Soaniceras sp., Platylongoceras sp. Большинство из них в общих чертах характеризуют зону Nikitini, но достоверно это можно утверждать только после специального изучения этих аммонитов. В кровле слоя Роговым отмечаются находки Cardioceras (Scarburgiceras), которые уже характеризуют базальную часть нижнего оксфорда.

По распределению аммонитов в разрезах низовьев р. Лены в бате и келловее может быть установлена последовательность из 11 биостратонов, включающая 9 зон и 9 биогоризонтов, часть которых устанавливается под знаком вопроса (таб. 2.4.11).

Все рассмотренные разрезы нижнего течения р. Лены характеризуются неодинаковым распределением палеонтологически (по аммонитам) охарактеризованных аммонитами интервалов, биостратиграфической последовательностью и числом устанавливаемых биостратонов, а также их мощностью (рис. 2.4.3). В настоящее время сложно устанавливать какие-то закономерности в изменении пространственой структуры профиля, поскольку аммонитами охарактеризовано менее половины мощности разрезов. Тем не менее можно констатировать, что стратиграфический объем келловея наиболее изменчив. В основном келловей представлен нижним подъярусом в объеме 1-2 зоны, средний келловей не найден, но его присутствие возможно (в разрезе мыса Чуча). Верхний келловей присутствует в виде единственной зоны, номенклатура которой не вполне определенна.

Биостратиграфические подразделения бата и келловея Северной Сибири

Анализ последовательностей кардиоцератид в основных разрезах Северной Сибири (Анабарского залива, острова Большой Бегичев, Восточного Таймыра, Оленекской протоки и низовьев р. Лены) позволяет уточнить зональное расчленение по аммонитам и существенно детализировать биостратиграфическое деление бата и келловея на основе инфразональной шкалы, которая предлагается впервые. Она включает 5 зон и 7 инфразональных уровней (8 биогоризонтов) в бате и 6 зон и 14 биогоризонтов в келловее (таб. 2.4.12).

Зональная шкала в целом соответствует последовательности зон, разработанной сибирскими специалистами за последние годы, т.е. сохраняет преемственность. Инфразональная шкала, предлагаемая ниже, является проспективной. Она может измениться (и скорее всего изменится) за счет появления новых и уточнения номенклатуры выделенных здесь биогоризонтов. При ее разработке мало использовались данные по некоторым разрезам, поэтому детализация может измениться в отношении тех зон, где они лучше всего развиты. Такие изменения могут возникнуть в зонах нижнего бата, которые хорошо представлены в разрезе Урюнг-Тумус (не рассматривался выше).

Таблица 2.4.11. Зональное деление и провизорная последовательность биогоризонтов бата и келловея низовьев Лены. Б – Булкурская антиклиналь, А – Атыркан, С – северная часть Чекуровской антиклинали, Ю – южная часть Чекуровской антиклинали, Ч – мыс Чуча.

П	2		Г		Pa	зрез		
Подъярус	Зона		Биогоризонт	Б	A	C	Ю	Ч
Верхний келловей	?Nikitini	c13	?					+
	Milaschevici	с8	Cadoceras ex gr. durum		?			
Нижний келловей	Sublaeve							
	?Emelianzevi	с6	?	+				
	Anabarense	c3	?Cadoceras falsum	+			+	
	Calyx	b8	Cadoceras calyx calyx		+	+	+	
Верхний бат	Caryx	b7	Cadoceras infimum		?		?	?
	Variabile	b6	Cadoceras lenaense				+	
	variaurie	b5	Cadoceras variabile		+	+	+	+
Средний бат	Cranocephaloide b4 Arcticoceras cranocephaloide				+	+		
Нижний бат	Ishmae	b3	Arcticoceras ishmae	+	+	+	+	+
пижнии оат	Greenlandicus	b2	Arctocephalites greenlandicus frami			?		

Детальность предлагаемой инфразональной шкалы бата превышает таковую для Европейской России (**рис. 2.4.4**), но значительно уступает шкале Восточной Гренландии (**рис. 2.4.5**). В келловее ситуация обратная: детальность инфразонального деления келловея Северной Сибири уступает более чем в два раза таковой среднерусской шкалы, но превышает восточно-гренландскую.

В инфразональной шкале Северной Сибири выделяется 16 межрегионально коррелируемых уровней (МКУ, таб. 2.4.12) — биогоризонтов, прослеживаемых за пределами Северной Сибири по распространению вида-индекса или по остальным видам инфразонального комплекса. Из них 5 уровней (greenlandicus frami, cranocephaloide, elatmae, sublaeve rugosum, ex gr. durum, lahuseni) выделяются только в двух регионах, 4 уровня (variabile, infimum, calyx calyx, arcticoides) — в трех регионах и 5 уровней (greenlandicus greenlandicus, ishmae ishmae, cf. tolype, stenolobum, nikitini) — в четырех регионах, 2 уровня (falsum, sublaeve sublaeve) — в пяти регионах. Остальные биогоризонты (lenaense, calyx involutum, pseudofrearsi pseudofrearsi, pseudofrearsi latum, kniazevi, innocentii) выделены по эудемичным видам или подвидам и имеют локальное распространение. Их корреляция проводится по положению или по гомеоморфным аналогам.

Таким образом, предлагаемое деление бата и келловея в Северной Сибири имеет весьма высокие корреляционные возможности. Из перечисленных регионов оно ближе всего к инфразональной

Таблица 2.4.12. Зональное и инфразональное деление бата и келловея Северной Сибири, принятое в данной работе. МКУ – межрегионально коррелируемые уровни. Стратотипические интервалы отмечены голубой заливкой.

					N	ЛК.	y						
Подъярус	Зона		Биогоризонт	3. Европа	Е. Россия	В. Гренландия	Ю. Аляска	Арк. Канада	Анабарский залив	Б.ольшой Бегичев	р. Чернохребетная	Оленекская протока	низовья р. Лены
Верхний	Nikitini	c14	Longaeviceras nikitini						+				?
келловей	NIKIUIII	c13	Longaeviceras lahuseni							+			
	Stenolobum	c12	Cadoceras innocentii									+	
Средний келловей	Stellolobulli	c11	Longaeviceras stenolobum							+	+	+	
келловеи	Milaschevici	c10 Cadocaras arcticoidas								+	+	?	
	Milaschevici	с9	Cadoceras ex gr. durum							+			?
	Sublaeve	c8	Cadoceras sublaeve rugosum									+	
	Sublaeve	c7	Cadoceras sublaeve sublaeve							+		+	+
Нижний	Emelianzevi	с6	Cadoceras emelianzevi						+	+			?
келловей		c5	Cadoceras kniazevi						+				
		c4	Cadoceras cf. elatmae						+				
	Anabarense	c3	Cadoceras falsum						+	+			?
		c2	Cadoceras pseudofrearsi latum						+				
		c1	Cad. pseudofrearsi pseudofrearsi						+	+			
		b9	Cadoceras calyx calyx						+				+
Верхний	Calyx	b8	Cadoceras calyx involutum						+				
бат		b7	Cadoceras infmum										?
041	Variabile D Cadoceras infimim								+				+
	b5 Cadoceras variabile								+				+
Средний бат	Cranocephaloide	b4	Arcticoceras cranocephaloide						?				+
	Ishmae	b3	Arcticoceras ishmae ishmae						+			+	+
Нижний бат	Greenlandicus	b2 b1	Arctocephalites greenlandicus frami										+
	Greemanareas	Arct. greenlandicus greenlandicus										+	

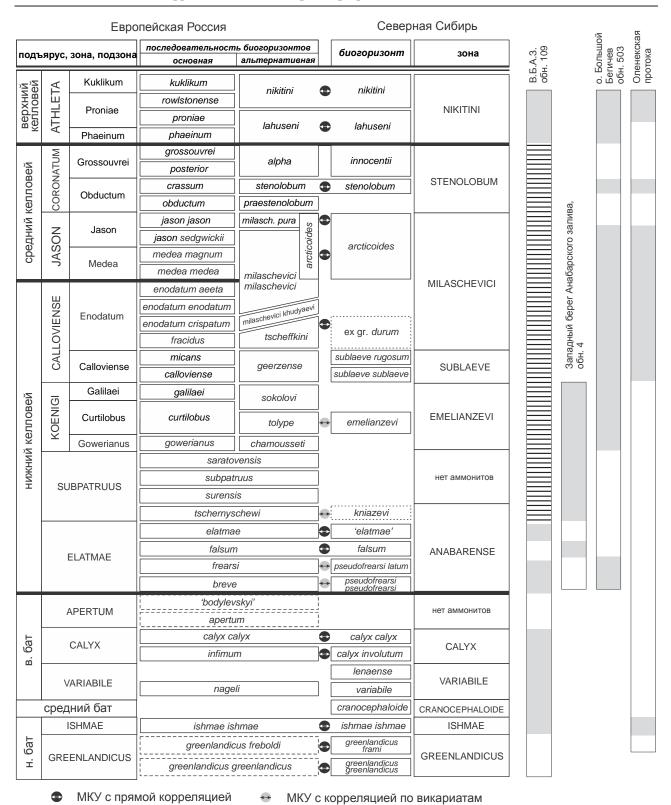
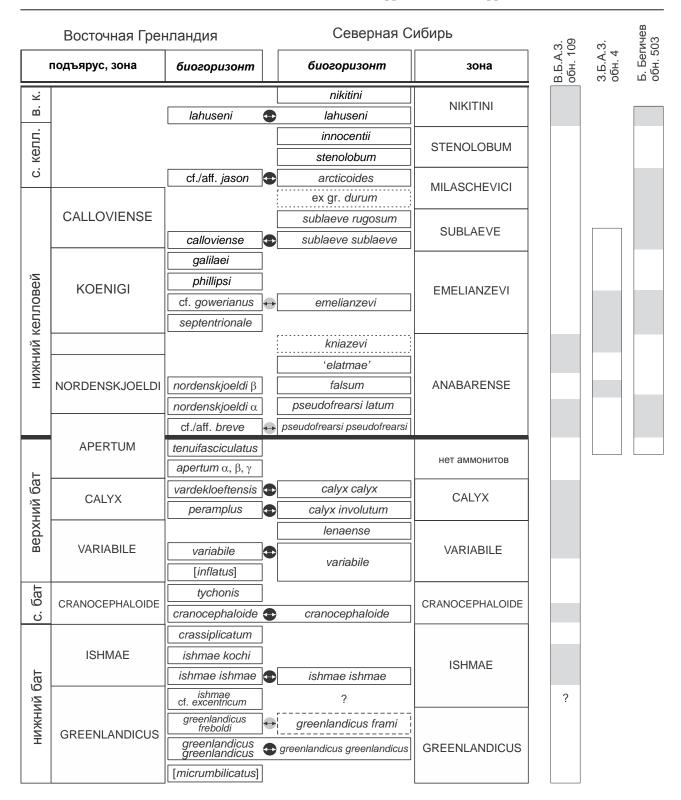


Рис. 2.4.4. Схема корреляции зональной и инфразональной шкал бата и келловея Северной Сибири и Европейской России по аммонитам. Справа показаны интервалы, охарактеризованные аммонитами зон и биогоризонтов северо-сибирской шкалы, в опорных разрезах бата и келловея Лено-Анабарского района. В.Б.А.З. – восточный берег Анабарского залива. МКУ — межрегиональные коррелируемые уровни.



МКУ с прямой корреляцией МКУ с корреляцией по викариатам

Рис. 2.4.5. Схема корреляции зональной и инфразональной шкал бата и келловея Северной Сибири и Восточной Гренландии по аммонитам. Справа показаны интервалы, охарактеризованные аммонитами зон и биогоризонтов северосибирской шкалы, в опорных разрезах бата и келловея Лено-Анабарского района. В.Б.А.З. – восточный берег Анабарского залива; З.Б.А.З. – западный берег Анабарского залива. МКУ – межрегиональные коррелируемые уровни.

шкале Европейской России (11 МКУ) и Восточной Гренландии (10 МКУ), которые содержат 55-50% от общего числа биогоризонтов северо-сибирской шкалы. Эти регионы имеют ключевое значение для корреляции в Панбореальной надобласти. В меньшей степени это характерно для остальных регионов — Арктической Канады (7 МКУ или 44%), Западной Европы (4 МКУ или 20%), и в конце — Южной Аляски и Британской Колумбии (3 МКУ или 15%).

Номенклатурное описание биостратонов Северной Сибири приводится в специальном разделе (разд. 2.7).

2.4.3. Южная Аляска

Келловей Южной Аляски занимает большую часть объема формации Чинитна, из которой описано большинство известных аммонитовых ассоциаций этого региона. Большая мощность слагающих формацию песчано-глинистых отложений (до полутора километров) и хорошая палеонтологическая охарактеризованность создают определенные предпосылки для ее подробного стратиграфического разделения. Тем не менее на пути к этому существуют определенные трудности, не разрешенные и по сей день. Несмотря на большую видимую мощность келловея формации Чинитна, до сих пор неизвестно ни одного полного ее разреза. Ни одно из описанных местонахождений (localites) судя по данным Р. Имлея (Imlay, 1975, фиг. 1) не превышает 5% мощности данной формации и в отдельности не способно дать достаточной информации для выделения или установления биостратонов даже в ранге подъяруса. Характерной особенностью стратиграфических исследований келловея Южной Аляски является существенное расхождение выводов по ярусному и зональному расчленению во всех имеющихся публикациях (Imlay, 1953b, 1975; Dettermann, Hartsock, 1966; Callomon 1984b и др.). Эти расхождения сильно затрудняют не только детальную (на уровне зон и подзон), но даже и подъярусную корреляцию межрегионального масштаба, в том числе и с европейским аммонитовым стандартом.

Аммонитовая биозонация бата и келловея Южной Аляски

Первая попытка выделения биостратиграфического деления келловея Южной Аляски по аммонитам принадлежит Р. Имлею (Imlay, 1953b, табл. 5). В формации Чинитна и Шелихова, выделенных в разрезах по берегам залива Кука (включая бухты Чинитна и Тукседни), пролива Шелихова и гор Талкитна, он выделяет несколько взаимоперекрывающихся уровней с аммонитами, характеризующихся комплексом различных родов. Всю формацию Чинитна он относит к келловею, в интервале европейских зон Koenigi – Coronatum.

В более поздних работах Р. Имлея (Imlay, 1975 и др.) эта схема почти не изменилась (**таб. 2.4.13**), а принцип использования распространения родов (а не видов) для биостратиграфического расчленения остался неизменным.

В своей итоговой работе по бату и келловею Южной Аляски Р. Имлей (Imlay, 1975) впервые использует видовые названия для выделения двух зон — Cadoceras catostoma (с нижней подзоной Iniskinites intermedius) и Cadoceras stenoloboide. По мнению Имлея, каждая зона почти соответствует целому подьярусу европейского стандарта — нижнему (первая зона) и среднему (вторая).

Более детальная стратиграфическая шкала верхней части средней юры была предложена в обобщающей работе Дж. Калломона по стратиграфии юры Северной Америки (Callomon, 1984b). В формации Чинитна Южной Аляски он выделяет 8 аммонитовых фаун, соотносимых со всеми тремя подъярусами келловея Европы (ibid., фиг. 4, таб. 2.4.13, здесь). Предложенная шкала является не просто более детальной, чем шкала Имлея, а принципиально иной: объем, границы и индексация большинства фаунистических горизонтов Калломона находятся в противоречии с полевыми данными Имлея и других авторов. Поскольку Калломон самостоятельно изучал разрезы формации Чинитна (персональное сообщение), это несоответствие можно объяснить расхождением результатов полевых наблюдений. К сожалению, эти результаты (в первую очередь, описания разрезов) нигде не опубликованы, поэтому предложенная Калломоном шкала до сих пор не подтверждена первичными полевыми данными. Последние содержатся только в работах Р. Имлея (Imlay, 1953b, 1975), Р. Деттерманна, Дж. Хартсока и А. Грантца, но поскольку собраны в основном геологами-съемщиками, не

Imlay, 1953b (в об автора)	бработке		Imlay, 1953b, 1962	1 1	mlay, 1980, 1961, 1975				
C. pomeroyense Ps. cf. crassicostatum	mm Coronatum Regiment					B10 Longaeviceras pomeroyens	se	Верхний Келловей	Peltoceras athleta - Longaeviceras keyserlingi
Ps. crassicostatum Ps. petelini Ps. schmidti	S. sten Ps. ch	skii	Coronatum	Средни	sə	B9 Stenocadoceras stenoloboio	de	Средний Келловей	Kosmoceras jason
C. kialagvikense S. striatum	. glabrum	C. wosnessenskii	Jason	ювей	, Xenocephalites	B8g Lilloettia stantoni B8f Kepplerites abruptus B8e	ma		Macrocephalites
C. multiforme	ن ن		Calloviense	й келл	Kepplerites,	Cadoceras wosnessenskii	is comma	Нижний	macrocephalus
C. mof?ti	C. catostoma Kepplerites	Lilloettia	Koenigi	Нижний келловей	Kepi	B8c Lilloettia lilloettensis B8b Paracadoceras tonniense	Cadoceras	келловей	+ Cadoceras elatmae
C. chisikense				B8a Kepplerites loganianus	B8				

Таблица 2.4.13. Распределение кардиоцератид и биостратиграфическое расчленение келловея Южной Аляски в работах Р.Имлея и Дж.Кэлломона.

решавшими задачи детальной биостратиграфии (Callomon, 1984, р. 144), они не дают качественной информации о распределении аммонитов. Тем не менее эти данные являются на сегодняшний день единственными полевыми описаниями бата и келловея формации Чинитна и Шелихова. Поскольку большинство находящихся в коллекциях и опубликованных аммонитов средней юры Южной Аляски привязаны к разрезам, описанным вышеупомянутыми авторами, их первичные полевые наблюдения требуют внимательного переизучения.

Стратиграфические результаты представлены Имлеем в виде таблиц распространения всех видов аммонитов в пределах формаций Чинитна и Шелихова (Imlay,1953b, tab. 6, fig. 2; 1975, tab. 5, fig. 2, 4-7). Эти данные не были им использованы в полной мере для стратиграфического расчленения средней юры, между тем именно они являются единственным пригодным для этого источником информации.

При сравнении результатов анализа табличных данных в разных работах Имлея (Imlay, 1953b, tab. 6, 1975, fig. 1) наблюдаются значительные расхождения в распределении аммонитов в целом (таб. 2.4.14) и в отдельности кардиоцератид (таб. 2.4.15).

В зональной шкале Имлея выделяемые им зоны Cadoceras catostoma и Stenocadoceras stenoloboide сомкнуты, в то время как биозоны видов-индексов разделены промежутком, соответствующим трем группам местонахождений (localities). В нашем варианте распространение обоих видов сокращается и включает меньшее число местонахождений. Особенно сильно сокращается биозона *Cadoceras catostoma* и, наоборот, увеличивается биозона *C. tonniense*, объем которой соответствует всей нижней части формации Чинитна и занимает тот же интервал, как и биозона *C. catostoma* в схеме Имлея.

Другим серьезным отличием обеих схем является положение биозоны вида *Pseudocadoceras* crassicostatum Iml. В варианте Имлея она расположена в середине зоны Stenoloboide под биозоной вида *C. pomeroyense* Iml., между тем в нашем варианте он располагается выше всех остальных видов формации Чинитна, выше биозоны Stenoloboide.

Причину наблюдаемых расхождений объяснить довольно трудно, тем более что Имлей основывал свои наблюдения на тех же самых полевых данных, которые представлены в его же работах.

Таблица 2.4.14. Распределение аммонитов в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет: в верхней таблице — по данным Detterman и Hartsock и (Arthur, Grantz, 1972) в обработке Имлея (Imlay, 1975, фиг. 2); в нижней таблице — по данным Detterman и Hartsock в обработке автора. Группы аммонитовых местонахождений (localites) показаны цифрами: **1**) 21272, 3014, 22686, 3015, 21273, 21287, 22438, 21341, 22437, 21327, 21330, 21326, 22559, 20753, 22446, 22448, 20755, 2920, 3027; **2**) 22600, 22683, 22684, 21277, 21328, 20760, 21329, 21332; **3**) 22543, 21349, 21321, 21325, 22428; **4**) 20761, 21324, 22412, 22431, 22413, 22432; **5**) 22421, 21331, 22422, 22419; **6**) 21348, 22348, 21322, 22411, 22433,; **8**) 22681, 21344, 22680, 22679, 21337, 21323, 22425; **9**) 21291, 27097, 21338, 21781, 21774, 20762; **10**) 22677, 21340, 22556, 22541, 22429, 22452, 20757, 22430, 22451, 20759; **13**) 21777, 21339, **15**) 22703; **16**) 21290, 21778, 20763, 22434; **17**) 2991, 22702, 21776, 21347; **18**) 22670, 22554, 22415, 22417; **19**) 22704, 21346, 22435; **20**) 2990, 21342, 26590, 3030, 11060. Каждый вид обозначен заливкой разного цвета.

Виды кардиоцератид	TONNIE SILSTONE MEMBER	PAVELOFF SILSTONE MEMBER
1. C. catostoma		
2. C. comma		
3. C. tonniense		
4. C. chisikense		
5. S. bowserense		
6. C. multiforme		
7. C. glabrum		
8. C. wosnessenskii		
9. Ps. ex gr. grewingki		
10. C. moffiti		
11. C. doroschini		
12. C. tenuicostatum		
13. C. kialagvikense		
14. S. striatum		
15. S. stenoloboide		
16. S. multicostatum		
17. S. iniskinense		
18. Ps. chinitnense		
19. Ps. crassicostatum		
20. C. pomeroyense		
Аммониты других семейств		
21. Kepplerites		
22. K. abruptus		
23. Lilloettia		
24. L. lilloettensis		
25. L. stantoni		

D		Т	ONN	IIE S	ILST	ONE	MEN	MBEI	R			P	AVE	LOFF	SIL	STO	NE M	IEMI	MBER 3 19 20								
Виды кардиоцератид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20							
1. C. tonniense			•	•	•																						
2. C. comma										•	•	•		•	•	•	<u> </u>	•	•								
3. C. chisikense																											
4. C. catostoma																											
5. C. glabrum																											
6. S. bowserense																											
7. C. wosnessenskii sen. Imlay																											
8. Ps. ex gr. grewingki																											
9. C. multiforme																											
10. C. doroschini																											
11. S. striatum																											
12. Ps. chinitnense																											
13. S. stenoloboide																											
14. S. multicostatum																											
15. C. kialagvikense																											
16. C. pomeroyense																											
17. C. tenuicostatum																											
18. S. iniskinense																											
19. Ps. crassicostatum																											
Аммониты других семейств																											
20. Kepplerites																											
21. K. abruptus																											
22. Lilloettia																											
23. L. lilloettensis																											
24. L. stantoni																											

Таблица 2.4.15. Соотношение аммонитовых комплексов в формации Чинитна восточнее района Кук Инлет по данным Detterman и Hartsock по схеме Имлея (Imlay, 1975, fig. 2) и в настоящей работе. Гм – группы местонахождений.

Гм		на	стоящая ј	работа		вариант Имле	Я
20			Ps. crassicos	tatum			
19	S. stenoloboide	C. tenu	icostatum		.e.		
17	oloł		•	C. pomeroyense	oid		C. pomeroyense
16 15	sten			C. kialagvikense	S. stenoloboide		C. kialagvikense s. crassicostatum
14	S	Ps. chi	initnense	C. kiaiagvikense	sten		nitnense
13					S.		
12 11							
10							
9				S. striatum		S. str	iatum
7						C. glabrum	
6			C. glabrum]
	es		glab	C. multiforme	1		
5	C. tonniense	ıa	C. 8		tomc		C. multiforme
4	toni	ston		S. bowserense	utosi		G 1
3	C.	C. catostoma			C. catostoma		S. bowserense
		C. 0	,	C. chisikense			C. chisikense
2							
1						C. ton	niense

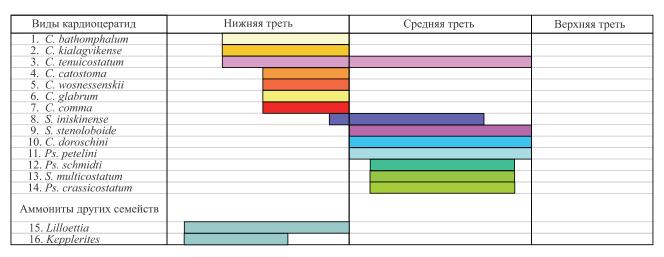
Аналогичные расхождения выявляются при анализе распределения аммонитов формации Шелихова в обеих работах Имлея, причем в более поздней работе (Imlay, 1975) эти данные сильно различаются с ранними (Imlay, 1953b) (таб. 2.4.16, здесь).

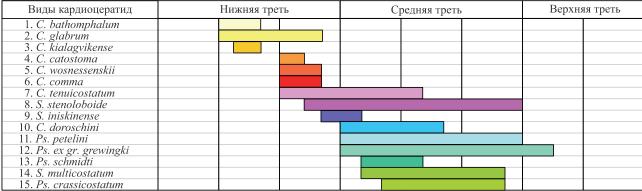
Комплексы кардиоцератид формации Шелихова заметно беднее таковых формации Чинитна, однако корреляция ее с последней может несколько дополнить и уточнить распределение аммонитов (таб. 2.4.17). В основном эти изменения затрагивают внутреннее деление зоны Stenoloboide. Здесь вместе с видом-индексом и другими Stenocadoceras отмечены виды, не известные в формации Чинитна. Это три вида Pseudocadoceras, распространенные примерно в середине зоны. Одновременно отсутствуют три вида (С. pomeroyense Iml., Ps. chinitnense Iml. и Ps. crassicostatum Iml.), встреченные в верхней части зоны Stenoloboide формации Чинитна. Это дает некоторые основания соотносить слои зоны Stenoloboide формации Шелихова с нижней половиной этой же зоны формации Чинитна.

На основании данных Имлея в келловее Южной Аляски можно выделить 8-9 аммонитовых комплексов (фаун) и разделяющих их 2-3 интервала, не содержащих характерных аммонитов.

Стратиграфическая модель, предложенная Калломоном, заметно отличается от схемы Имлея (таб. 2.4.18). Нижние 7 фаун, объединенных под названием "фауна В8 Cadoceras comma", отделены большим интервалом от фауны В9 Stenocadoceras stenoloboide, что является характерным отличием от схемы Имлея. Выше располагается фауна В10 Longaeviceras pomeroyense, также отделенная интервалом от предыдущей фауны. Эти отличия в целом согласуются с пересмотренными здесь полевыми данными, но в остальном схема Калломона существенно отличается. Сравнивая модель Калломона с принятой в данной работе интерпретацией полевых наблюдений северамериканских исследователей (таб. 2.4.18), видно, что несовпадение в распространении аммонитов затрагивает почти

Таблица 2.4.16. Распределение кардиоцератид и сопутствующих аммонитов формации Шелихова: в верхней таблице — по данным таблицы 2 из работы Р. Имлея [Imlay, 1953b]; в нижней таблице — по данным фигуры 6 из работы Р. Имлея [Imlay, 1975]. Каждый вид обозначен заливкой разного цвета.





все виды. Так, биозона вида *C. comma* Iml., охватывающая почти всю формацию Чинитна, в схеме Калломона занимает только ее нижнюю часть. Более значительные расхождения видны в распространении видов *Kepplerites abruptus* McLearn, *Lilloettia lilloettensis* Crick. и *L. stantoni* Iml.

В схеме Калломона, по-сравнению с полевыми данными американских авторов, также наблюдается перемещение видов из верхних горизонтов келловея в нижние и наоборот. В первом случае это касается различных видов *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*), таких как *C. kialagvikense* Iml., *C. tenuicostatum* Iml., *C. doroschini* Eichw., а во втором – видов рода *Stenocadoceras* – *S. striatum* Iml. и *S. bowserense* Iml.

По первичным полевым данным в келловее Южной Аляски можно выделить как минимум две зоны (таб. 2.4.15, 2.4.17): нижнюю С. tonniense (соответствует С. catostoma Имлея и С. comma Калломона) и верхнюю S. stenoloboide. Вид-индекс *С. tonniense* Iml. более удобен для обозначения нижней зоны келловея не только из биостратиграфических, но и номенклатурных соображений. Кадоцератины, отнесенные Имлеем к виду *С. catostoma* Pomp. (Imlay, 1953b, pl. 34, fig. 1-14), являются макроконхами и кардинально отличаются от лектотипа Помпецкого (табл. 37, фиг. 3), поэтому рассматриваются здесь как самостоятельный вид *С. imlayi* sp. nov. Калломон рассматривал данный вид как потеп dubium (Callomon, 1984b, p. 159), а его название как малопригодное для индексации зоны. В такой же степени непригоден для обозначении зоны вид *С. comma* Iml.

Незначительно уточняют и одновременно запутывают сводные данные американских специалистов (Poulton et al., 1993, p. 52) о распределении аммонитовых фаун в формации Чинитна. Согласно им, в обеих разновозрастных пачках (Tonnie Siltstone Member и Paveloff Siltstone Member) присутствуют одни и те же аммониты, такие как Longaeviceras pomeroyense и Cadoceras stenoloboide (средний келловей). При этом оба фаунистических горизонта (интервал 20-260 м ниже кровли

Таблица 2.4.17. Соотношение аммонитовых комплексов формации Чинитна и Шелихова, принятое в настоящей работе. Серой заливкой показаны комплексы формации Шелихова, расположение которых отличается от таковых в формации Чинитна.

	(Формация Чи	нитна		Формация Шелихова
Ps	cras	sicostatum	S. iniskinense		S. multicostatum
oide atum	C.	tenuicostatum		S. stenoloboide	Ps. crassicostatum Ps. petelini
S. stenoloboide S. multicostatum		C. pomeroyens		S. ster	C. doroschini
S. s.			C. kialagvikense		Ps. schmidti
	F	s. chinitnense			S. iniskinense
		L. lilloetensi	is	C. glabrum	S. iniskinense C. comma C. wosnessenskii sensu Iml. C. catostoma sensu Iml.
		~	S. striatum	C. 8.	
nse	. Iml.	C. glabrum	C. multiforme		C. kialagvikense C. bathomphalum
C. tonniense	toma s		S. bowserense		
C.	C. catostoma s. Iml.	С. с.	hisikense		

Рaveloff Siltstone Member) перекрываются с базальным нижнекелловейским горизонтом *Керplerites loganianus* (150 м ниже кровли). Это заключение не соответствует картине распределения аммонитов в этих пачках по данным Имлея (Imlay, 1975) (**таб. 2.4.14**) и, вероятно, является следствием какой-то технической ошибки.

Зональная и инфразональная корреляция

Одной из задач интепретации данных по келловею Южной Аляски является точное определение ярусных и подъярусных границ. Имлей выделял здесь только два подъяруса келловея нижний и средний, граница между которыми помещалась на разные уровни в разных работах. В ранних публикациях 1953b, 1962) она расположена несколько ниже слоев со S. stenoloboide, между уровнями со S. striatum и C. glabrum (таб. **2.4.13**.). При этом он находил в нижнем келловее аналоги зон Koenigi и Calloviense, а в среднем

– Jason и Coronatum. Свои выводы Имлей аргументировал распространением аммонитовых родов, встречающихся как на Южной Аляске, так и в Европе (*Cadoceras, Paracadoceras, Gowericeras, Kepplerites* и др.), так как общих видов между этими регионами он не отметил. В поздних работах (Imlay, 1975, 1980, 1981) Имлей повышает границу между нижним и средним келловеем в середину зоны Stenoloboide, над слоями со *S. striatum*, причем с той же аргументацией.

Дж. Калломон (Callomon, 1984) выделил все подъярусы келловея, причем все слои до зоны Stenoloboide он поместил в нижнюю половину нижнего келловея (таб. 2.4.13). Свои выводы он также аргументировал косвенным путем, так как не находит здесь общих видов с европейскими. Калломон подбирал местные видовые филогенетические аналоги европейских и восточно-гренландских видов (например, *P. breve* Blake – *P. harveyi* Crickmay) и на этом основании проводил корреляцию. Поскольку параллельные виды могут иметь разное стратиграфическое распространение, использование их для целей корреляции как одновозрастных может привести к ошибочным выводам. Возможно, это объясняет своеобразие выводов Калломона.

Зону Stenoloboide Калломон целиком сопоставлял с зоной Jason среднего келловея по косвенным признакам «[вывод] основан на морфологически промежуточном положении Stenocadoceras между несомненно нижнекелловейской фауной B8(a)-(f), лежащей ниже, и верхнекелловейской фауной B10, расположенной выше» (ibid., р. 162). Фауна B10 с Longaeviceras pomeroyense + Ps. crassicostatum partim сопоставлялась с зоной Athleta, причем Калломон считал такую корреляцию безошибочной (unmistakably). Калломон это решение не аргументировал, видимо, полагая присутствие Longaeviceras достаточным для этого основанием.

Таким образом, стратиграфические выводы Имлея и Калломона основаны во многом на косвенных доводах, т.е. на распространении общих родов или филогенетических аналогов. К сожалению,

Таблица 2.4.18. Распределение аммонитов в келловее Южной Аляски по данным работ Калломона (Callomon, 1984), вверху, и Имлея (Imlay, 1975), с изменениями, внизу. Черной заливкой показаны стратиграфические интервалы, из которых изображены аммониты в (Imlay, 1953ь).

Виды кардиоцератид		F	38 Cad	oceras	comma			В9	B10
Виды кардиоцератид	8a	8b	8c	8d	8e	8f	8g	5)	Dio
C. tonniense									
С. сотта									
C. harveyi									
C. brooxi									
C. glabrum part.									
C. wosnessenskii sensu Imlay									
C. catostoma									
C. glabrum									
C. comma part.									
C. wosnessenskii									
C. doroschini									
C. kialagvikense									
S. stenoloboide									
S. multicostatum									
S. bowserense									
S. striatum									
Ps. petelini									
C. pomeroyense									
Ps. crassicostatum part.									
Ps. chinitnense									
Аммониты других семейств									
Kepplerites									
K. abruptus									
Lilloettia									
L. lilloettensis									
L. tipperi									
L. stantoni									

Decree was accompany		Т	ONN	IIE S	ILST	ONE	MEI	MBE	R			P	AVE	LOFF	SIL	STO	NE M	1EMI	BER	
Виды кардиоцератид	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
1(3) C. tonniense																				
2(2) C. comma																				
3(4) C. chisikense																				
4(1) C. catostoma																				
5(7) C. glabrum																				
6(5) S. bowserense																				
7(8) C. wosnessenskii sen. Imlay																				
8(9) Ps. ex gr. grewingki																				
9(6) C. multiforme																				
10(11) C. doroschini																				
11(14) S. striatum																				
12(18) Ps. chinitnense																				
13(15) S. stenoloboide																				
14(16) S. multicostatum																				
15(13) C. kialagvikense																				
16(20) C. pomeroyense																				
17(12) C. tenuicostatum																				
18(17) S. iniskinense																				
19(19) Ps. crassicostatum																				
Аммониты других семейств																				
21. Kepplerites																				
22. K. abruptus																				
23. Lilloettia																				
24. L. lilloettensis																				
25. L. stantoni																				

этот метод до сих пор является наиболее подходящим для решения корреляционных задач, поскольку главным препятствием к точной корреляции является отсутствие качественных стратиграфических описаний и как следствие условность моделей распространения аммонитов.

Незначительно уточнить картину распределения аммонитов могут результаты сравнительноморфологических исследований аммонитов Южной Аляски и их аналогов в Европейской России, а также новые стратиграфические данные из других регионов Бореально-Тихоокеанской области и Северной Сибири. В первом случае выделение и сравнение морфогенетических аналогов видов различных параллельных град — А (Cadoceras (Paracadoceras)), В (Cadoceras (Protolongaeviceras) — С. (Protostenocadoceras) и С (Longaeviceras — Stenocadoceras) (см. разд. 1.6) позволяет уточнить распространение некоторых видов (таб. 1.6.18). К таким видам относятся, в первую очередь, различные Stenocadoceras, такие как S. bowserense, S. iniskinense, S. striatum. Последний имеет самый молодой облик (рис. 1.6.31) и должен располагаться в кровле келловея формации Чинитна, выше биозон всех остальных стенокадоцерасов, в то время как в работах Имлея он расположен гораздо ниже. Аналогами Stenocadoceras являются ранние Longaeviceras (рис. 1.6.31, 1.6.32), что позволяет сопоставлять верхнюю часть зоны Stenoloboide с зоной Coronatum Европейской России. В пользу такого сопоставления свидетельствуют находки Stenocadoceras в Северной Сибири в зоне Stenolobum, которая надежно сопоставляется с зоной Coronatum (см. выше).

Дополнительные данные, полученные по разрезам Британской Колумбии, позволяют существенно уточнить корреляцию отдельных горизонтов келловея Южной Аляски (см. ниже).

2.4.4. Британская Колумбия

Северо-Западная Британская Колумбия (бассейн Баузе – район оз. Баузе и хр. Скина).

Юрские отложения бассейна Баузе представлены в нижней части алевролитами и сланцами с линзами конгломератов (комплекс Тодагин, бат-келловей), а в верхней — песчаниками с линзами конгломератов (комплекс Мускабу, келловей-оксфорд). Аммониты встречаются главным образом в песчанистой толще. Их изучение, основанное на точных привязках к слоям разрезов (Frebold, Tipper, 1975; Tipper, 1993; Poulton, Hall, 1994, 2019; Evenchick et al., 2010; Hall, Poulton, 2012), позволяет существенно уточнить состав и смену аммонитовых комплексов келловея Бореально-Тихоокеанской области. В первую очередь, это относится к кровле нижнего и основанию среднего келловея, где выявлена следующая последовательность фаун.

<u>Фауна 1</u> — *Xenocephalites bearpawensis*. Нижняя часть разреза горы Тодагин, верхняя часть комплекса Тодагин (Todagin, locality C-190404; C-190403, по Poulton, Hall, 2019). Преобладают эурицефалитины, но также найден экземпляр Pseudoperisphinctidae, очень близкий или идентичный *Choffatia recuperoi* Европы и Северного Кавказа (**таб. 2.4.19**).

<u>Фауна 2</u> – *Iniskinites cepoides*. Верхняя часть разреза горы Тодагин (Todagin, locality C-190402) и нижняя часть разреза горы Затия (Tsatia, locality C-177884), по Poulton, Hall, 2019) – верхняя часть комплекса Тодагин. Аммониты представлены эндемичными эурицефалитинами (*Lilloettia*, *Iniskinites*) и транзитными псеудоперисфинктидами субсредиземноморского или тетического типа (*Choffatia* и *Grossouvria*) (таб. 2.4.20).

Псевдоперисфинктиды фауны 2 не отличаются от таковых фауны 1 и наиболее близки к видам, которые характеризуют в Западной и Центральной Европе, Северном Кавказе и Индии терминальные горизонты нижнего келловея: подзону Enodatum в Англии (Сох, 1988) и Европейской России (Киселев, 2001а), подзону Semilaevis в Индии, Кач (Bardhan et al., 2002, 2012). Это подтверждает точку зрения Пултона и Холла на то, что эти слои следует относить к верхней части нижнего келловея.

Присутствие в обоих горизонтах *Lilloettia lilloetensis* позволяет их коррелировать со средней частью формации Чинитна на Ю. Аляске, располагающейя в кровле пачки Tonnie Silstone и подошве пачки Paveloff Silstone (таб. 2.4.18). Здесь может быть выделена самостоятельная зона L. lilloeten-

Таблица 2.4.19. Определения аммонитов нижней части разреза горы Тодагин, изображенных в (Poulton, Hall, 2019) и их бореально-атлантические и тетических аналоги.

Определение в (Poulton, I	Hall, 2019)	Определение, принятое в данной работе	Викариат или аналог
Lilloettia lilloetensis Crickmay	pl. 1, fig. 1- 3,7,9	Lilloettia lilloetensis Crickmay	-
Xenocephalites bearpawensis Imlay	pl. 2, fig. 1-13	Xenocephalites bearpawensis Imlay	-
Choffatia sp. pl. 3, fig. 6,7		Choffatia ex gr. recuperoi (Gemmellaro) juv.	Choffatia recuperoi (Gemmellaro) sensu Paichadze, 1973 (табл. 25, фиг. 2, 3) С. Кавказ, нижний келловей

Таблица 2.4.20. Определения аммонитов верхней части разреза горы Тодагин, изображенных в (Poulton, Hall, 2019) и их бореально-атлантические и тетические аналоги.

Определение в (Poulton, I	Hall, 2019)	Определение, при- нятое в данной работе	нятое в данной Викариат или анало		
Lilloettia lilloetensis Crickmay	pl. 1, fig. 4-6	Lilloettia lilloetensis Crickmay	-		
Iniskinites cepoides (Whiteaves)	pl. 3, fig. 1-5	Iniskinites cepoides (Whiteaves)	-		
Choffatia sp.	pl. 3, fig. 8-11		Choffatia radshense (Djan.) (Топчишвили и др., 2006, табл. 67, фиг.1)	Грузия, н. келловей	
		Choffatia todaginensis Hall et Poulton	Choffatia cardoti (Petitclerc) sensu Cox, 1988 (pl. 9, fig. 2,3; pl. 10, fig. 1)	Англия пз. Enodatum	
Homoeoplanulites todaginensis Hall et Poulton	pl. 4, fig. 1, 2	Trair et i outton	Choffatia recuperoi (Gemmellaro) sensu Cox, 1988 (pl. 11, fig. 1)	Англия пз. Enodatum	
			Choffatia cobra (Waagen) sensu Bardhan et al., 2012, part. (fig. 8-A)	Индия пз. Semi- laevis	
Homoeoplanulites todaginensis Hall et Poulton pl. 4, fig. 3-8		Grossouvria aff. sciutoi (Gemmellaro)	Grossouvria sciutoi (Gemmellaro) (Choffatia recuperoi sensu Cox, 1988, part. (pl. 11, fig. 2-4)	Англия пз. Enodatum	

sis, хорошо прослеживаемая в Бореально-Тихоокеанской области. В зоне могут быть выделены два биогоризонта X. bearpawensis и I. cepoides, которые соответствуют подзоне Enodatum Западной Европы.

<u>Фауна 3</u> – *Stenocadoceras stenoloboide*. Нижняя часть комплекса Мускабу разреза горы Затия (Tsatia, C-187052, по Poulton et al., 1994; Hall, Poulton, 2012). Среди аммонитов эврицефалитины отсутствуют, а комплекс составляют уже эндемичные кадоцератины, транзитные псевдоперисфинктиды субсредиземноморского типа (*Choffatia* и *Grossouvria*), а также филлоцератиды (**таб. 2.4.21**).

Большинство из аммонитов этого комплекса представлено формами, таксономически близкими (а иногда почти тожественными) видам среднего келловея Бореально-Атлантической области. При этом кадоцератины имеют аналоги (викариаты или возможные синонимы) в Европейской России, псевдоперисфинктиды — в различных регионах Европы. Среди кадоцератин наиболее специфичны Stenocadoceras stenoloboide, поэтому их аналоги имеют лишь частичное сходство (на отдельных стадиях развития) и для корреляции имеют меньшее значение. В большей мере близка среднерусским видам выборка Cadoceras aff. comma Imlay, некоторые экземпляры которой почти не отличимы от Cadoceras bryocostilatum Kiselev (рис. 2.4.6). Последний известен только из среднего келловея (зона Јаѕоп, подзоны Меdea) окрестностей Рыбинска. Не исключено, что это один и тот же вид, для которого среднерусский регион является аллохтонной частью ареала.

Псевдоперисфинктиды того же комплекса, относимые здесь к *Choffatia* и *Grossouvria*, включают виды, аналоги которых описаны преимущественно из нижней части среднего келловея – зоны

Таблица 2.4.21. Определения аммонитов нижней части комплекса Мускабу из разреза горы Затия (Tsatia, C-187052), изображенных в (Hall, Poulton, 2012) и их бореально-атлантические и тетические аналоги.

определение в (Hall, Po	oulton, 2012)	определение, принятое в данной работе	викариат или аналог	
Cadoceras comma Imlay pl. 1, fig. 1-13		Cadoceras aff. comma Imlay	Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum Kise- lev	E. Россия зона Jason
Cadoceras comma Imlay	pl. 1, fig. 14-17	Pseudocadoceras aff. crassicostatum Imlay		
Cadoceras (Stenocadoceras) stenolo- boide (Pompeckj)	pl. 2, fig. 1-11	Stenocadoceras stenolo- boide (Pompeckj)	Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina Longaeviceras stenolobum (Eichwald) emend (Nikitin)	Е. Россия зона Jason
Cadoceras (Stenocadoceras) stenolo- boide (Pompeckj)	pl. 3, fig. 12-18	Pseudocadoceras cf. schmidti sensu Imlay	-	
Indosphinctes tsatiaensis var. latus Hall, Poulton	pl. 3, fig. 1-3	Choffatia tsatiaensis (Hall et Poulton)	Choffatia neumayri (Siemiradzki) (Mangold, 1970, fig. 114) Choffatia cobra (Waagen) sensu Bardhan et al., 2012, part. (fig. 8-H)	Польша келловей Индия зона Anceps
			Grossouvria (Okaites) mosquensis (Fischer) sensu Siemiradzki, 1899 (taf. 21, fig. 13) Grossouvria (Okaites) mosquensis (Fischer) var. polonica (Siemiradzki) (Siemiradzki, 1899, taf. 21, fig. 14)	Е. Россия зона Jason Польша келловей
Indosphinctes tsatiaensis var. latus Hall, Poulton	pl. 3, fig. 4-6	Grossouvria (Okaites) ex gr. mosquensis (Fischer)	Grossouvria (Okaites) pseudomosquensis (Siemiradzki) sensu Kiselev, 2001 (Киселев, 2001, таб. 8, фиг. 1,2)	E. Россия зона Jason
			Grossouvria (Okaites) pseudomosquensis (Siemiradzki) (Siemiradzki,1894, taf. 11, fig. 4) Grossouvria kontkiewiczi composita (Pfaehler -Erath) (Mangold, 1970, p. 15, fig. 6)	Польша келловей Франция зона Jason
		Choffatia aff. tsatiaensis (Hall et Poulton)	Choffatia waageni (Teisseyre) (Fischer, 1994, pl. 64, fig. 1) Choffatia psudofunata (Teisseyre) (Лагузен, 1883, таб. 8, фиг. 11)	Франция зона Jason Е. Россия ср. келловей
Indosphinctes tsatiaensis var. angustus Hall, Poulton	pl. 3, fig. 9-13	Grossouvria aff. merid- ionalis (Siemiradzki)	Grossouvria meridionalis (Siemiradzki) (Siemiradzki, 1894, taf. 39, fig. 3)	Польша келловей

Jason Европейской России и Западной Европы и зоны Anceps Южной Европы. В этой связи не вызывает сомнения среднекелловейский возраст данного комплекса. Слои нижней части комплекса Мускабу должны быть отнесены к низам зоны Stenoloboide, эквивалентной зоне Jason стандарта Европы. Более высокие горизонты зоны, известные на Южной Аляске, в Британской Колумбии не описаны.

Таким образом, в нижнем-среднем келловее северо-западной части Британской Колумбии достоверно может быть выделена последовательность из двух зон и трех биогоризонтов: зона Lilloettensis с биогоризонтами bearpawensis и cepoides и зона Stenoloboide, включающая базальный биогоризонт stenoloboide.

Верхний келловей в бассейне Баузе известен из разрезов бассейна р. Хэйзелтон, где Γ . Фребольдом и X. Типпером (Frebold, Tipper, 1975) описан комплекс кардиоцератид из двух видов, определенных авторами как *Quenstedtoceras* (*Lamberticeras*) henrici Douville, *Q.* (*Lamberticeras*) henrici Douville var. brasili Douville и *Q.* (*Lamberticeras*) intermissum Buckman. По изображениям экземпляров видно, что они действительно принадлежат к *Lamberticeras*, однако их определение нуждается в уточнении.

Данный комплекс состоит из настоящих квенштедтоцератин зоны Lamberti, что представляет редкий пример присутствия хорошо определяемых бореально-атлантических видов в восточной части Арктической области (таб. 2.4.22). В комплексе преобладают виды, описанные в бассейне р. Печоры (Репин, 2002; Репин и др., 2006) и в Центральной России, характеризующие основание зоны Lamberti — подзону Henrici, которые могут быть установлены в местной региональной шкале.



Британская Колумбия

Европейская Россия

Рис. 2.4.6. Экземпляры *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex. gr. *bryocostilatum* Kiselev из нижней части среднего келловея Европейской России (Рыбинск, зона Jason) и Британской Колумбии (=*Cadoceras comma* Imlay: Hall, Poulton, 2012, pl. 1, fig. 9, 10; зона Stenoloboide), вероятно, принадлежащие одному виду.

Таблица 2.4.22. Определения кардиоцератид верхнего келловея окрестностей р. Хэйзелтон из (Frebold, Tipper, 1975).

Первичное определение	Фигура	Определение, принятое в данной работе
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville	pl. 1, fig. 1	Quenstedtoceras adzvavomense Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville	pl. 1, fig. 2	Quenstedtoceras adzvavomense Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville	pl. 1, fig. 3	Quenstedtoceras adzvavomense Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville	pl. 1, fig. 4	Quenstedtoceras cf. adzvavomense Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville var. brasili Douville	pl. 1, fig. 5	Quenstedtoceras adzvavomense Repin morpha pechoricum Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville var. brasili Douville	pl. 1, fig. 6	Quenstedtoceras cf. intermissum Buckman
Quenstedtoceras (Lamberticeras) henrici Douville var. brasili Douville	pl. 1, fig. 7	Quenstedtoceras cf. intermissum Buckman
Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum Buckman	pl. 1, fig. 8	Lamberticeras cf. lambertiforme Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum Buckman	pl. 1, fig. 9	Quenstedtoceras cf. intermissum Buckman
Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum Buckman	pl. 1, fig. 10	Lamberticeras lambertiforme Repin
Quenstedtoceras (Lamberticeras) intermissum Buckman	pl. 1, fig. 11	Quenstedtoceras cf. intermissum Buckman

Юго-Западная Британская Колумбия

Келловейские отложения в юго-западной части Британской Колумбии описаны в районе озер Харрисон (Harrison Lake), Тисако (Taseko Lake), реки Ничако (Nechako River) и о. Ванкувер (Crickmay, 1925, 1930; Frebold, Tipper, 1967; Arthur et al., 1993). Они относятся к формации Mysterious Creek, выделенной в диссертации Колина Крикмэея (Crickmay, 1925), на западном побережье озера Харрисон между ручьями Mysterious Creek и Hale Creek. Здесь, в низовьях ручья Хэйл (разрез 12) Крикмээем были описаны первые кадоцератины *Paracadoceras harveyi* и *Cadoceras brooksi* (Crickmay, 1930, pl. 16, fig. 1-5), а в верховьях ручья Мистерьос (разрез 15) – эурицефалитина *Lilloettia lilloetensis* (Crickmay, 1930, pl. 18, fig. 1-4). В разрезе 12 им отмечался комплекс следующих видов: *Paracadoceras harveyi* Crickmay, *Cadoceras catostoma* Pompeckj, *C. schmidti* Pompeckj, *C. brooksi* Crickmay. В тексте (ibid., р. 39) указано, что данный разрез находится на ручье Дир (Deer Creek), но на карте (ibid., р. 36, fig. 1) его положение отмечено на ручье Хэйл. Данное уточнение весьма важно для сравнения с данными, полученнами позднее другими исследователями.

Отложения рассматриваемого возраста представлены толщей литологически разнообразного состава (конгломераты, пески, алевриты и известняки, но с преобладанием алевритов), мощностью до 140 м. Толща окаймлена сверху и снизу пачками конгломератов. Изучение аммонитов в данной формации Г. Фребольдом и Г. Типпером (Frebold, Tipper, 1967) позволило выделить в ней две аммонитовые зоны: Pseudocadoceras grewingki и Lilloettia lilloettensis, которые они отнесли к среднему келловею. Первая зона (нижняя) охарактеризована в основном кадоцератинами, а вторая – эурицефалитинами, видами рода *Lilloettia* (таб. 2.4.23).

Таблица 2.4.23. Видовой состав аммонитовых комплексов келловея Юго-Западной Британской Колумбии в зонах, выделенных Фребольдом и Типпером (Frebold, Tipper, 1967). Заглав-ными буквами обозначены области местонахождений: HL – Harrison La-ke; TL – Taseko Lake; NR – Nechako River; VI – Vancouver Island).

	Зона Grewingki		Зона Lilloettensis
HL	Cadoceras harveyi (Crickmay)	HL,TL	Lilloettia lilloettensis Crickmay
HL	Cadoceras catostoma Imlay	HL	L. mertonyarwoodi Crickmay
HL	Cadoceras brooksi Crickmay	HL	L. buckmani (Crickmay)
TL	Stenocadoceras striatum (Iml.)	NR	L. tipperi Freb.
TL	S. cf. striatum Iml.	VI	Cadoceras doroschini (Eichwald)
TL	S. cf. iniskinense Iml.		
TL	Pseudocadoceras petelini (Pomp.)		
HL	Ps. grewingki (Pomp.)		
TL	Ps. aff. grewingki (Pomp.)		
HL	Ps. schmidti (Pomp.)		

Сравнивая эти аммонитовые комплексы с южно-аляскинскими, фаунистически однотипными, следует отметить, что зона Grewingki содержит комплекс разновозрастных видов. Более древние из них происходят целиком из района Harrison Lake, что позволяет предполагать, что это действительно отдельный комплекс аммонитов, отличный из асоциации из района Taseko Lake. Поэтому можно полагать, что зона Grewingki состоит из двух частей: нижней с *Cadoceras catostoma* и верхней со *Stenocadoceras striatum*, что в целом совпадает с составом и распределением аммонитовых комплексов в келловее Южной Аляски.

Изучение келловея в типовой местности формации Mysterious Creek озера Харрисон Э.Дж. Артуром (Arthur, 1987; Arthur et al., 1993) позволило охарактеризовать комплекс аммонитов из тех же самых слоев типовых местонахождений первых кадоцератин и эурицефалитин, что были описаны Крикмэеем. Так, в разрезе 17 на ручье Хэйл (в 300 м западнее разреза 12, отмеченного Крикмэем) был упомянут следующий комплекс аммонитов: Lilloettia tipperi Frebold, Cadoceras comma Imlay, Cadoceras (Paracadoceras) cf. tonniense Imlay, Pseudocadoceras grewingki Pompeckj. Выше этих слоев в разрезах на ручье Хэйл и в его окрестностях (разрезы 17а, 18, 26) видовой состав меняется: найдены Lilloettia lilloetensis Crickmay, Cadoceras comma Imlay, Cadoceras sp., Pseudocadoceras grewingki Pompeckj Ps. cf. catostoma Pompeckj. Стратиграфическое соотношение слоев с этими фаунами автор определяет неодинаково: в одном месте текста он их считает эквивалентными и изохронными, в другом – разновозрастными и соотносит с различными фаунистическими горизонтами Калломона (В8с и В8е). Тем не менее в сводной таблице (fig. 25) они расположены в различных горизонтах: к основанию формации Mysterious Creek относится фауна разреза 17 (с Lilloettia tipperi), а выше – фауна разрезов 17а и выше (с Lilloettia lilloetensis).

Приведенные данные показывают, что в подошве формации Mysterious Creek самые древние слои относятся к нижнему келловею, подстилаемому тоаром формации Harrison Lake. Аммониты, впервые описанные Крикмэем, соответствуют базальному аммонитовому комплексу из работ Артура. Поэтому с учетом имеющихся данных диагностика аммонитов из разрезов типовой местности формации Mysterious Creek, описанных в различных работах, нуждается в уточнении (таб. 2.4.24).

Диагностика аммонитов показывает, что нижний келловей в районе озера Харрисон относится к его самой базальной части и содержит в основном кадоцератин *C.* (*Paracadoceras*) harveyi и *C.* (*P.*)

Таблица 2.4.24. Виды кадоцератин из разрезов келловея в районе оз. Харрисона, изображенные в различных работах, и их идентификация.

Первичное определение	Разрез	Публикация	Определение, принятое в данной работе
Paracadoceras harveyi Crickmay	12	HT - Crickmay, 1930, pl. 16, fig. 1,2	Cadoceras (Paracadoceras) harveyi Crickmay morpha harveyi
Paracadoceras harveyi Crickmay	12	HT - Imlay, 1953b, pl. 43, fig. 12	Cadoceras (Paracadoceras) harveyi Crickmay morpha harveyi
Cadoceras brooksi Crickmay	12	HT - Crickmay, 1930, pl. 16, fig. 3-5	Cadoceras (Paracadoceras) brooksi Crickmay
Cadoceras comma Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 4, fig. 1	Cadoceras (Paracadoceras) brooksi Crickmay juv.
Cadoceras comma Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 3, fig. 10	Cadoceras (Paracadoceras) harveyi Crickmay
Cadoceras comma Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 1	Cadoceras (Paracadoceras) harveyi Crickmay
Cadoceras comma Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 2	Cadoceras (Paracadoceras) harveyi Crickmay juv.
C. (Paracadoceras) tonniense Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 6	Cadoceras (Paracadoceras) brooksi Crickmay
C. (Paracadoceras) tonniense Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 7	Cadoceras (Paracadoceras) brooksi Crickmay
C. (Paracadoceras) tonniense Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 8	Cadoceras (Paracadoceras) brooksi Crickmay
C. (Paracadoceras) tonniense Imlay	17	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 9	Cadoceras (Paracadoceras) sp. juv.
Cadoceras (Pseudocadoceras) grewingki Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, pl. 6, fig. 1	Pseudocadoceras grewingki Pompeckj
Cadoceras (Pseudocadoceras) grewingki Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, pl. 6, fig. 2	Pseudocadoceras grewingki Pompeckj
Cadoceras (Pseudocadoceras) grewingki Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, pl. 6, fig. 3	Pseudocadoceras grewingki Pompeckj
Cadoceras (Pseudocadoceras) grewingki Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, pl. 6. fig. 4	Pseudocadoceras grewingki Pompeckj
Cadoceras (Pseudocadoceras) grewingki Pompeckj	17	Arthur et al., 1993, pl. 6. fig. 5	Pseudocadoceras grewingki Pompeckj
Cadoceras (Pseudocadoceras) cf. catostoma Pompeckj	18	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 5	Pseudocadoceras aff. catostoma (Pompeckj)
Cadoceras comma Imlay	26	Arthur et al., 1993, pl. 3, fig. 9	Cadoceras (Paracadoceras) sp. juv.
Cadoceras comma Imlay	41	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 3	Cadoceras (Paracadoceras) cf. harveyi Crickmay
Cadoceras comma Imlay	41	Arthur et al., 1993, pl. 5, fig. 4	Cadoceras (Paracadoceras) cf. harveyi Crickmay

brooksi, близких к аммонитам слоев с C. (P.) tonniense Iml. на Южной Аляске. Имеющийся материал достаточно скуден, чтобы на его основе производить какое бы то ни было более детальное биостратиграфическое расчленение в данном районе.

Аммонитовая фауна Taseko Lake, представленная различными *Stenocadoceras* и *Pseudocadoceras* рetelini (Pomp.), принадлежат зоне Stenoloboide, т.е. является среднекелловейской. Предположение о принадлежности этой зоны к верхам нижнего келловея (Arthur et al., 1993, с. 15) из-за нахождения в ней *Ps. grewingki* (Pomp.), представляется ошибочным, поскольку этот вид в интерпретации различных авторов является во многом искусственным таксоном, к которому чаще всего относят всех поздних разновозрастных *Ps.* (*Costacadoceras*). По этой причине зону Grewingki желательно не использовать до завершении ревизии вида-индекса.

Анализ распределений аммонитовых комплексов в келловее Бореально-Тихоокеанской провинции (Южная Аляска, Британская Колумбия и внутренние области Скалистых гор) позволяет наметить схему его биостратиграфического расчленения и корреляции с региональным стандартом Европейской России (таб. 2.4.25). Корреляция проводится в основном косвенно, по викарирующим видам и имеет различную надежность в разных зонах (высшую — в верхах нижнего и в среднем келловее). Биозонация и корреляция батского яруса здесь не рассматривается, поскольку строится на эндемичных родах, почти не имеющих аналогов в Бореально-Атлантической области.

Зона Tonniense (вид-индекс *C.* (*Paracadoceras*) tonniense Imlay, 1953, возможный младший синоним *C.* (*P.*) harvei Crickmay, 1930)) – базальная зона нижнего келловея, соответствующая нижней трети зоны Catostoma Imlay, 1975 и зоны Comma Callomon, 1984. Нижняя часть характеризуются в основном видами *Cadoceras* (*Paracadoceras*), такими как вид-индекс, *C.* (*P.*) harvei Crickmay, *C.* (*P.*)

Таблица 2.4.25. Зональное и инфразональное деление келловея Бореально-Тихоокеанской провинции, принятое в данной работе. Стратотипические интервалы отмечены голубой заливкой, серой – с вероятным или явным присутствием, желтой – установлены только зоны или их эквиваленты. Крестиками обозначены интервалы с наиболее надежной корреляцией по близким таксонам-аналогам или викариатам.

Европейская Россия			ссия	Бореально	-Тихоокеанская провинция	Аляска	. Б.Колумбия	3. Б.Колумбия	Скалистые горы
ПС	одъярус	зона	подзона	зона	биогоризонт	Ю.	C-3	Ю-	CK
		Lamberti	Lamberti	Lamberti	Lamberticeras collieri				+
	верхний	й Henrici		Lambern	Quenstedtoceras adzvavomense		+		
		A	thleta	аммониты не найдены					
	орониций	Cor	onatum	Stenoloboide	Stenocadoceras striatum			+	
зей	средний	J	ason	Stellolobolde	Stenocadoceras stenoloboide		+		
келловей			Enodatum	Lilloettensis	Iniskinites cepoides		+		
Кел	×Ζ	Calloviense	Ellodatulli	Linoettensis	Xenocephalites bearpawensis		+		
	СНИ	Calloviense			пои с C. wosnessenskii				
	нижний	Ke	oenigi]	пои с с. wosnessenskii				
	T	Sub	patruus	Tonniense	Слои с <i>Cadoceras</i> spp.				
	Elatmae		Tommense	Cadoceras harvei	+		+		

brooksi Crickmay, C. (P.) chisikense Imlay, C. (P.) multiforme Imlay, C. (P.) glabrum Imlay, a также C. (?Catacadoceras) imlayi sp. nov., Pseudocadoceras aff. catostoma (Pompeckj), Ps. grewingki (Pompeckj). Слои, содержащие такой комплекс, залегают в основании формаций Чинитна Южной Аляски и Мистерьос Крик Британской Колумбии и выделяются в биогоризонт C. harvei. По присутствию C. (Paracadoceras) он соответствует зоне Elatmae Европейской России и зоне Anabarense Северной Сибири.

Верхняя часть зоны Tonniense не имеет устойчивой палеонтологической характеристики, поэтому здесь выделяются только слои с *Cadoceras* spp. Они соответствуют средней части Tonnie Silstone Member формации Чинитна и средней и верхней части формации Мистерьос Крик. В видовом комплексе из кадоцератин присутствуют в основном *C.* (*P.*) *comma* Imlay, возможно, *C.* (*P.*) *glabrum* Imlay и, вероятно, *Pseudocadoceras* cf./aff. *grewingki* (Pompeckj), описанные в работах Имлея. Но выраженных характерных палеонтологических реперов эти слои не имеют. Соответствуют по положению зоне Subpatruus Европейской России.

Слои с *C. wosnessenskii* соответствуют верхней части Tonnie Silstone Member формации Чинитна (группы разрезов 7-9 в таб. 2.4.18). Здесь впервые появляются и преобладают виды *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*), такие как *C.* (*Pr.*) wosnessenskii (Grewingk), *C.* (*Pr.*) wosnessenskii (Grewingk) sensu Imlay, 1953 и *C.* (*Pr.*) doroschini (Eichwald). По данным Имлея, эти виды распространены и выше, в большей части интервала формации Чинитна (группы разрезов 4-19 в таб. 2.4.18), но их присутствие в этом интервале нуждается в подтверждении. Слои с *C. wosnessenskii* по положению эквивалентны зоне Koenigi и нижней части зоны Calloviense Европейской России, в которых распространены их аналоги-викариаты рондицерасовой группы кадоцератин (*C.* (*Cadoceras*) tolype Buckman, *C.* (*C.*) sokolovi Kiselev и др.). Дополнительным подтверждением такой корреляции являются результаты определения стратиграфического возраста лектотипа *C.* (*Pr.*) doroschini (табл. 47, фиг. 4) и топотипа *C.* (*Pr.*) wosnessenskii (табл. 48, фиг. 4) по морфогенезу, который дали близкий возраст по шкале Европейской России – средняя часть зоны Koenigi – низы зоны Calloviense (рис. 2.4.7).

Зона Lilloettensis (вид-индекс *Lilloettia lilloetensis* Crickmay, 1930) хорошо охарактеризована эндемичными эврицефалитинами, включая вид-индекс, и аналогами транзитных субсредиземномор-

ских видов *Choffatia cardoti* (Petitclerc), *Ch. recuperoi* (Gemmellaro), *Ch. cobra* (Waagen) и *Grossouvria sciutoi* (Gemmellaro). Их присутствие позволяет уверенно сопоставлять эту зону с подзоной Enodatum Англии и Европейской России, зоной Patina субсредиземноморской Европы и подзоной Semilaevis Индии (Кач). Зона занимает среднюю часть формации Чинитна на Южной Аляске (группы разрезов 10,11 в **таб. 2.4.18**) и верхнюю часть комплекса Тодагин в Северо-Западной Британской Колумбии.

В последней зона может быть разделена на биогоризонты по эурицефалитинам. Нижний биогоризонт bearpawensis (вид-индекс Xenocephalites bearpawensis Imlay, 1953) содержит вид-индекс, Lilloettia lilloetensis Crickmay, Choffatia ex gr. recuperoi (Gemmellaro). В верхнем биогоризонте cepoides (вид-индекс Iniskinites cepoides (Whiteaves), 1876) присутствуют кроме вида-индекса, Lilloettia lilloetensis Crickmay, Choffatia todaginensis Hall et Poulton и Grossouvria aff. sciutoi (Gemmellaro).

Зона Stenoloboide Imlay, 1975 (вид-индекс *Stenocadoceras stenoloboide* Pompeckj, 1900) в полном объеме присутствует на Южной Аляске, где занимает верхнюю часть формации Чинитна (группы разрезов 13-20 в **таб. 2.4.18**), а в Британской Колумбии представлена фрагментарно. Характеризуется различными эндемичными видами *Stenocadoceras*, *Cadoceras* (*Protostenocadoceras*), *C.* (*Protolongaeviceras*), *Pseudocadoceras*. В зоне могут быть выделены два биогоризонта: *stenoloboide* и *pomeroyense*.

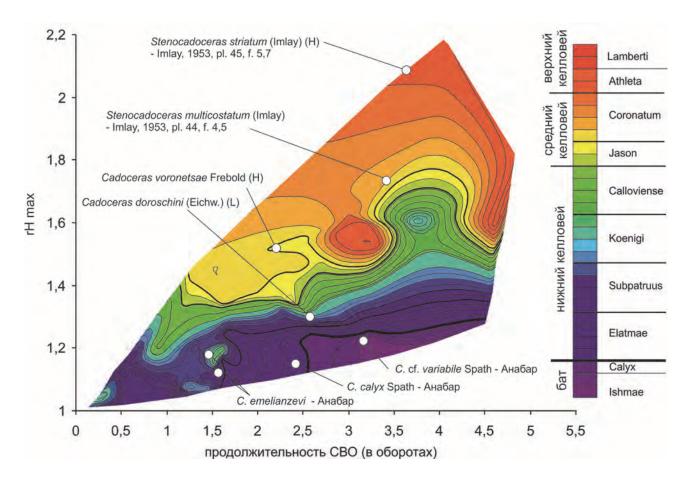


Рис. 2.4.7. Определение стратиграфического возраста нескольких экземпляров высокобореальных (Северной Сибири, Южной Аляски и Арктической Канады) кадоцератин с помощью трехмерной картины, показывающей зависимость между ключевыми морфогенетическими параметрами раковины (продолжительность стадии высоких оборотов (СВО) и максимальная относительная высота оборота (rH-max)) и стратиграфическим возрастом кардиоцератид бата-келловея. Картина построена на основе изучения морфогенеза бореально-атлантических таксонов, чей возраст надежно установлен в единицах инфразональной биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России.

Биогоризонт stenoloboide Callomon, 1984 (вид-индекс Stenocadoceras stenoloboide Pompeckj, 1900) выделяется в основании Paveloff Silstone Member формации Чинитна (группы разрезов 13-15 в таб. 2.4.18) и средней части формации Шелихова на Южной Аляске и представлен разнообразными кадоцератинами: вид-индекс, Stenocadoceras multicostatum Imlay (предположительно), Cadoceras aff. comma Imlay, C. (Protostenocadoceras) spp., Pseudocadoceras chinitnense Imlay, Ps. petelini Pompeckj, а также Lilloettia stantoni Imlay. Присутствие некоторых видов в данном комплексе требует уточнения, поскольку он составлен только по данным Имлея. В Северо-Западной Британской Колумбии биогоризонт занимает нижнюю часть комплекса Мускабу и палеонтологически охарактеризован полнее, чем на Южной Аляске. Среди аммонитов присутствуют эндемичные и неэндемичные кадоцератины и псевдоперисфинктиды: вид-индекс, Cadoceras aff. comma Imlay (=C. cf. bryocostilatum Kiselev), Pseudocadoceras aff. crassicostatum Imlay, Ps. cf. schmidti sensu Imlay, Choffatia tsatiaensis (Hall et Poulton), Ch. aff. tsatiaensis (Hall et Poulton), Grossouvria aff. meridionalis (Siemiradzki), Gr. (Okaites) ex gr. mosquensis (Fischer). Эти виды или их аналоги характеризуют зону Jason Западной Европы и Европейской России, зону Апсерѕ субсредиземноморской Европы и Индии (Кач). Поэтому положение биогоризонта stenoloboide в основании среднего келловея следует считать доказанным.

Биогоризонт *striatum* **nov.** (вид-индекс *Stenocadoceras striatum* Imlay, 1953 [= *S. iniskinense* Imlay, 1953]) выделяется на Южной Аляске (верхняя часть Paveloff Silstone Member формации Чинитна – группы разрезов 16-19 в **таб. 2.4.18**) и Юго-Западной Британской Колумбии (верхи формации Mysterious Creek района оз. Taseko). В целом он эквивалентен ранее выделенному биогоризонту *pomeroyense* Callomon, 1984 (вид-индекс *Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense* Imlay, 1953). Необходимость замены вида-индекса обусловлена низким корреляционным потенциалом биогоризонта *pomeroyense*, который по виду-индексу не прослеживается даже в пределах Бореально-Тихоокеанской провинции, в то время как *St. striatum* известен за пределами типовой местности достаточно широко, вплоть до Северной Сибири. Дополнительным обстоятельством такой замены является явная филогенетическая преемственность *St. striatum* относительно *St. stenoloboide*.

Видовой состав: Stenocadoceras striatum morpha striatum Imlay, St. striatum morpha iniskinense Imlay, St. multicostatum Imlay, C. (Protostenocadoceras) spp., Pseudocadoceras crassicostatum Imlay, Ps. petelini (Pomp.). Соответствует зоне Stenolobum Северной Сибири и зоне Coronatum Европейской России. Корреляция биогоризонта striatum с этими зонами производится прямо, по общим видам (находки St. striatum в зоне Stenolobum) или косвенно, по морфогенетическим аналогам и викариатам. Корреляция по викариатам опирается на результаты сравнительно-морфологического анализа Stenocadoceras с видами рода Longaeviceras (см. разд. 1.5), а также определения стратиграфического возраста топотипа St. multicostatum и голотипа St. striatum по морфогенезу, который дали близкий возраст по шкале Европейской России – низы подзоны Obductum (первый вид) – низы зоны Athleta (второй вид) (рис. 2.4.7). Биогоризонт striatum сменяет биогоризонт stenoloboide в формациях Чинитна и Шелихова Южной Аляски. В Британской Колумбии эта смена в разрезах не прослежена, тем не менее стратиграфическая дискретность фаун подтверждается заметным различием в составе аммонитовых комплексов как кардиоцератид, так и эурицефалитин.

Зона Lamberti Hebert, 1857 (вид-индекс Lamberticeras lamberti (Sowerby, 1821)) устанавливается только в Британской Колумбии и Скалистых горах США. Нижняя часть зоны представлена биогоризонтом adzvavomense (вид-индекс Quenstedtoceras adzvavomense Repin, 2002), установленным в бассейне Баузе Северо-Западной Колумбии. Как и в типовой местности (бассейне р. Печоры), он характеризуется близким комплексом кардиоцератид: вид-индекс, Quenstedtoceras cf. intermissum Buckman, Lamberticeras lambertiforme Repin.

Верхний **биогоризонт** *collieri* **Callomon, 1984** (вид-индекс *Lamberticeras collieri* Imlay, 1953) характеризуется эндемичным видом *Lamberticeras*, а также *Peltoceras* sp., *Perisphinctes* (*Prososphinctes*) sp. (по Callomon, 1984) и выделяется только в основании формации Свифт штата Монтана. По косвенным признакам он соответствует подзоне Lamberti Европейской России и Западной Европы.

2.4.6. Земля Франца-Иосифа

В конце средней юры территория ЗФИ являлась транзитным районом расселения морских биот Сибири, Европейской России и в меньшей степени Западной Европы, вследствие чего фаунистические комплексы бата и келловея этих территорий содержат много общих видов (Дибнер, Шульгина, 1960), а сам регион может рассматриваться как важнейший для корреляции среднерусских и сибирских биостратиграфических шкал. Местные разрезы содержат разнообразную фауну, изучение которой началось с выходом работы И. Ньютона и Дж. Тилля (Newton, Teall, 1897). За прошедшие столет юра этого архипелага исследовалась неоднократно, ее стратиграфия не раз пересматривалась (Огнев, 1933; Дибнер, 1961; Ефремова и др., 1983, Дибнер, Шульгина, 1972; Шульгина, 1986; Репин, 1999 и др.), тем не менее изученность большинства юрских ярусов, включая бат и келловей, существенно отстает от таковой соседних регионов Арктики (Северная Сибирь, Шпицберген) и тем более Европейской России.

К сожалению, решению корреляционных задач препятствует весьма низкое качество разработанных местных аммонитовых зональных шкал, которые заметно отстают от среднерусских и северосибирских как по детализации, так и по уровню обоснования. Большинство зональных построений основаны на находках аммонитов, не привязанных к слою, и только единичные из них - на описаниях разрезов с послойным сбором фауны. Вследствие такой практики разрабатываемые биостратиграфические последовательности являются в основном умозрительными, а уровень их детальности еще до недавнего времени соответствовал ярусу или подъярусу. Даже последняя версия аммонитовой зональной шкалы ЗФИ (Репин, 1999; Репин и др., 2007а, б), наиболее детальная по сравнению с предыдущими (Меледина и др., 1979; Шульгина, Бурдыкина, 1992) и представляющая несомненный прогресс в аммонитовой биостратиграфии этого региона, разработана по аммонитам, собранным в осыпи и привязанным к зональным стандартам других регионов. Главным образом по разрезам о. Гукера Ю.С. Репиным установлено 11 аммонитовых зон в бате и келловее (Репин и др., 2007а, табл. 4), из которых зоны бата (Arcticus, Greenlandicus, Harlandi, Ishmae, Barnstoni), отвечают последовательности зон большей части бата Восточной Гренландии и Юкона, а зоны келловея (Anabarense, Emelianzevi, Milaschevici, Stenolobum, Nikitini) – зональной шкале Северной Сибири. Установление половины из них обосновывается находками аммонитов, изображения которых присутствуют как в работах Репина, так и в публикациях других авторов (табл. 2.4.26), в то время как остальные пять зон (Harlandi, Ishmae, Emelianzevi, Milaschevici, Stenolobum) выделяются без обоснования. С другой стороны, в тексте последней работы (Репин и др., 2007б) неоднократно упоминается зона Pseudocadoceras sedovi (верхняя часть нижнего келловея), которая отсутствует в зональной схеме разных работ Репина. Вероятно, автор рассматривал ее как эквивалентную зоне Emelianzevi, но не посчитал нужным поместить в зональную шкалу. Также в разных работах одного года (Репин и др., 2007а, б) в зональной шкале количество зон различается (в работе Репин и др., 2007б отсутствует зона Milaschevici). Это свидетельствует о том, что автор устанавливает часть зон менее уверенно, чем остальные. К сожалению, Репин, кроме указания на факт встречаемости тех или иных видов, не привел описаний установленных зон или какого-либо обоснования предложенной зональной шкалы. В этой связи ее следует рассматривать как проспективную. Присутствие на ЗФИ установленных Репиным зон весьма вероятно, но требует обсуждения на основе накопленных к настоящему времени данных.

В литературе описано только два разреза бата и келловея ЗФИ, где документально зафиксирована последовательная смена аммонитовых комплексов, собранных in situ – на острове Нортбрук, в районе мыса Флора (Newton, Teall, 1897; Pompeckj, 1898) и Земле Вильчека, в окрестностях мыса

Таблица 2.4.26. Виды кардиоцератид из бата и келловея Земли Франца-Иосифа, изображенные в различных публикациях. Разными цветами обозначены виды, происходящие из различных стратиграфических интервалов: фиолетовой – нижний бат, зона Greenlandicus; синей – верхний бат, зона Variabile; сине-зеленой – нижний келловей, зона Emelianzevi; желтым – средний келловей – зона Milaschevici; оранжевым – верхний келловей, зона Nikitini. Обозначения островов ЗФИ, где были найдены экземпляры: Г – Гукера; ЗВ – Земля Вильчека; Н – Нортбрук; Ч – Чамп.

Глава 2.4. Зональная и инфразональная корреляция бата и келловея...

Исходное определение	Автор	Определение, принятое в данной работе	остров
Ammonites(Cadoceras) arcticus (Newton et	Witfield 1006 pl VVIII fig 1 pl VIV fig 4		Н
Teall)	Witfield, 1906, pl. XVIII, fig. 1, pl. XIX, fig. 4	Arctocephalites greenlandicus Spath	
Arctocephalites greenlandicus Spath	Репин и др., 2007б, табл. 6, фиг. 2		Γ
Polyptychites cf. variisculptus Pavlow	Огнев, 1933, табл. III, фиг. 1,2	C. (Catacadoceras) variabile Spath	Γ
Cadoceras Elatmae (Nik.)	Огнев, 1933, табл. IV, фиг. 3,6	C. (Catacadoceras) barnstoni (Meek)morpha ognevi Bodyl.	Γ
Pseudocadoceras aff. nanseni (Pompeckj)	Ефремова и др., 1983, табл. 10, фиг. 4	Ps. (Costacadoceras) cf. pisciculus (Gul.)	Ч
Catacadoceras) ognevi Bodyl.	Репин, 1999, рис. 4, фиг. 3; Репин и др., 2007б, табл. 6, фиг. 6	C. (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha ognevi Bodyl.	Γ
Costacadoceras aff. bluethgeni Rawson	Репин и др., 2007б, табл. 7, фиг. 3, 4		Γ
Costacadoceras sp. juv.	Репин и др., 2007б, табл. 7, фиг. 4 Репин и др., 2007б, табл. 7, фиг. 6, 7; табл. 10, фиг. 7	Ps. (Costacadoceras) pisciculus (Gul.)	Γ
Costacadoceras pisciculus Gulyaev Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)	Кiselev, 2018, pl. 3, fig. 1	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek)	Γ
Cadoceras (Paracadoceras) anabarense	Меледина и др., 1979, табл. 1, фиг. 1	(3В
Bodylevsky	Репин, 1999, рис. 4, фиг. 4; Репин и др., 20076,	C (Banasa da sausa) an abanana a Bodyl	- JD
Cadoceras glabrum Imlay	табл. 8, фиг. 10	C. (Paracadoceras) anabarense Bodyl.	Γ
Cadoceras anabarense Bodylevsky	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 4		Γ
Pseudocadoceras sedovi Repin	Репин и др., 2007б, табл. 4, фиг. 16, 18; табл. 10, фиг. 2-5	Paris David	Γ
Pseudocadoceras sp. 1	Репин и др., 2007б, табл. 9, фиг. 12	Pseudocadoceras sedovi Repin	Γ
Pseudocadoceras nanseni planum Repin	Репин и др., 2007б, табл. 4, фиг. 17; табл. 10, фиг. 8, 10	Pseudocadoceras sedovi morpha planum Repin	Γ
Pseudocadoceras nanseni planum Repin	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 5	Pseudocadoceras aff. agitabile Kiselev	Γ
Pseudocadoceras grewingki (Pomp.)	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 3	Pseudocadoceras cf. grewingki (Pomp.)	Γ
Pseudocadoceras grewingki (Pomp.)	Репин и др., 2007б, табл. 10, фиг. 1	Pseudocadoceras cf./aff. sedovi Repin	Γ
Cadoceras wosnessenskii (Grewingk)	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 7	Cadoceras wosnessenskii (Grewingk) sensu Imlay cf. C. postelatmae Sas.	Γ
Cadoceras aff. wosnessenskii (Grewingk)	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 11		Γ
?Cadoceras wosnessenskii (Grewingk)	Репин и др., 2007б, табл. 9, фиг. 4, 13	Cadoceras wosnessenskii (Grewingk) sensu Imlay	Γ
Ammonites (Macrocephalites) macrocephalus Shl.	Newton, Teall, 1897, pl. XXXIX, fig. 1, 3	C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kis. et Meled.	Н
Ammonites (Cadoceras) Tchefkini? Orb.	Newton, Teall, 1897, pl. XXXIX, fig. 4		Н
Ammonites (Cadoceras) Tchefkini? Orb.	Newton, Teall, 1897, pl. XXXIX, fig. 5, 6	Ps. (Costacadoceras) nanseni (Pomp.)	Н
Ammonites (Cadoceras) modiolaris (Luid.)	Newton, Teall, 1897, pl. XXXIX, fig. 9	C (Rondiceras) milaschevici pura Vor.	Н
Ammonites (Cadoceras) modiolaris (Luid.) (= Cadoceras nanseni Pomp.)	Newton, Teall, 1897, pl. XXXIX, fig. 10 Pompeckj, 1898, page 87	C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kis. et Meled.	Н
Cadoceras Tchefkini (Orb.)	Pompeckj, 1898, pl. II, fig. 7	,	Н
Cadoceras sp. indet.	Pompeckj, 1898, pl. II, fig. 8	C. (Cadoceras) bryocostilatum Kis.	Н
Cadoceras Nanseni (Pomp.)	Pompeckj, 1898, page 87, fig. 16, pl. II, fig.1-3, 5, 6		Н
Cadoceras sp. aff. Nanseni (Pomp.)	Pompeckj, 1898, pl. II, fig. 4	Ps. (Costacadoceras) nanseni (Pomp.)	Н
Cadoceras Tchefkini (Orb.)	Pompeckj, 1898, pl. 81, fig. 5		Н
Eboraciceras sp.	Репин, 1999, рис. 4, фиг. 9	Cadoceras nikolajevi Bodylevsky morpha costas-	Γ
Eboraciceras costastriatum Repin	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 2	triatum Repin	Γ
Pseudocadoceras sp. juv.	Репин и др., 2007б, табл. 4, фиг. 2	Pseudocadoceras nanseni (Pomp.)	Γ
Pseudocadoceras nanseni (Pomp.)	Репин и др., 2007б, табл. 9, фиг. 11		Γ
Quenstedtoceras vertumnum Sintzow	Pompeckj, 1898, pl. II, fig. 9	Dolganites sp. juv.	Н
Eboraciceras mologae (Nikitin)	Меледина и др., 1979, табл. 1, фиг. 3-5	Cadoceras sp. juv	3B
Quenstedtoceras (Quenstedtoceras) holtedahli Salfeld et Frebold	Меледина и др., 1979, табл. 1, фиг. 6-8	?Platylongoceras sp. juv.	3B
Longaeviceras ex gr. keyserlingi (Sokolov)	Меледина и др., 1979, табл. 1, фиг. 2	Longaeviceras ex gr. nikitini (Sok.)	3B
Longaeviceras cf. keyserlingi (Sokolov)	Ефремова и др., 1983, табл. 10, фиг. 1	Longaeviceras ex gr. nikitini (Sok.)	Ч
Longaeviceras cf. keyserlingi (Sokolov)	Ефремова и др., 1983, табл. 10, фиг. 2	Longaeviceras cf. lahuseni Bodyl.	Ч
Longaeviceras cf. nikitini (Sok.)	Репин, 1999, рис. 4, фиг. 2	Longaeviceras cf. nikitini (Sok.)	Γ
Longaeviceras keyserlingi (Sok.)	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 6	Longaeviceras nikitini (Sok.)	Γ
Eboraciceras carinatum (Eichw.)	Репин и др., 2007б, табл. 8, фиг. 8, 9; табл. 9, фиг. 5	Dolganites sp. juv.	Γ
Dolganites pomeroyensis (Imlay)	Репин и др., 2007б, табл. 9, ф. 1, 3	Dolganites sp.	Γ
Pseudocadoceras crassicostatum Imlay	Репин и др., 2007б, табл. 9, фиг. 6, 7	Pseudolongaeviceras sp.	Γ

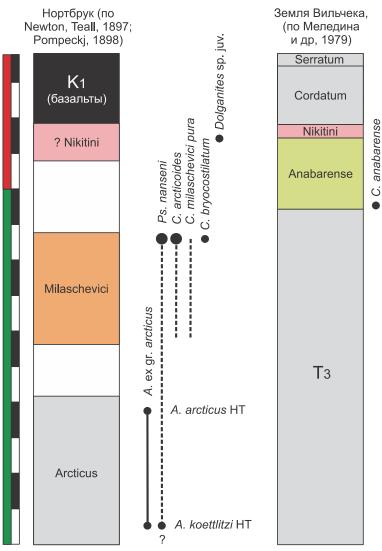
Хефера (Меледина и др., 1979) (рис. 2.4.8). В разрезе мыса Флора выше зоны Arcticus (которая в данной работе соотносится с верхами байоса) достоверно выделяется только келловей. Нижний комплекс келловея содержит кардиоцератиды, среди которых в первых работах отмечались три вида аммонитов (с родовой принадлежностью, принятой в данной работе) — Pseudocadoceras nanseni (Pomp.), Cadoceras tscheffkini (Orb.) и Longaeviceras stenolobum (Keys.). Дж. Помпецкий эту фауну рассматривал как среднекелловейскую (Pompeckj, 1898), однако, по мнению Н.И. Шульгиной (Шульгина, 1986), все три вида имеют разный возраст: нижнекелловейский (первый вид), среднекелловейский (второй вид) и верхнекелловейский (третий вид). Ю.С. Репин (Репин и др., 2007а, табл. 1) этот комплекс кардиоцератид относит к зоне Emelianzevi (верхи нижнего келловея), при этом в комплексе указывается и вид-индекс зоны, экземпляры которого не изображались ни в одной работе.

Отсутствие современных послойных сборов фауны на мысе Флора, детальных описаний разрезов и монографического изучения фауны оставляет степень изученности среднего келловея данной территории на том же уровне, что и в первых работах. Последние (Newton, Teall, 1897; Pompeckj, 1898) представляют единственный литературный источник, где приводятся изображения и описания видов. Очень ценной стороной этих работ являются описания аммонитов с точной вертикальной привязкой большинства экземпляров.

Большая часть изученных экземпляров аммонитов происходит из разреза глинистых слоев мощностью около 20 м. Нижняя часть разреза закрыта осыпью, в кровле наблюдается перекрытие базальтового слоя, который является репером. Ниже базальтового слоя, на отметке 16 м, собраны in situ аммониты, среди которых авторами определены *Ammonites Tchefkini* (таб. 2.4.26). Эти же формы

?Platylongoceras sp. Cadoceras sp.

ex gr. nikitini



были найдены в ручье под осыпью, а вместе с ними и вся остальная фауна аммонитов: Атmonites modiolaris и Ammonites macrocephalus. Авторы отмечают, что экземпляры могли выпасть из слоя от первого аммонитового горизонта (16 м ниже базальтов) до осыпи, ставляет пачку глин около 4-5 м. Переопределение аммонитов из работ Ньютона, Тилля и Помпецкого позволяет устаноследующий вить комплекс, представленный исключительно Cadoceras кадоцератинами:

Рис. 2.4.8. Распределение аммонитов и зональное деление бата и келловея (показано цветной заливкой) в разрезах ЗФИ, описание которых сопровождалось послойными привязками аммонитов. Серой и черной заливкой обозначены стратиграфические подразделения, не относящиеся к бату и келловею; белой – части разрезов, не охарактеризованные палеонтологически. Определения аммонитов даны по табл. 2.4.26. Цена деления линейки мощности 5 и 50 м.

(Protolongaeviceras) arcticoides Kis. et Meled., C. (Rondiceras) milaschevici pura Vor., C. (Cadoceras) bryocostilatum Kis., Pseudocadoceras (Costacadoceras) nanseni (Pomp.).

Все эти виды являются характерными реперами среднего келловея зоны Jason Европейской России: C. arcticoides известен в среднерусских разрезах во всех интервалах зоны Jason, C. (Cadoceras) bryocostilatum чаще встречается в подзоне Medea, а C. (R.) milaschevici pura характерен только для самой верхней части зоны Jason (подзона Jason).

Последний подвид идентифицирован по единственному экземпляру из работы Ньютона и Тилля, который определялся неодинаково разными специалистами как $Cadoceras\ stenolobum\ (Keys)$ (Pompeckj, 1898, р. 106) или $Rondiceras\ tscheffkini\ (Orb.)$ (Меледина, 1977, с. 103). Возможно, что именно этот экземпляр рассматривался Репиным как $C.\ emelianzevi\ Voronetz$. В данной работе он относится к позднему подвиду $C.\ (Rondiceras)\ milaschevici$, поскольку отвечает главной особенности этого вида — полному отсутствию скульптуры на всех наблюдаемых стадиях развития. С подвидом $C\ (R.)\ milaschevici\ pura\ этот\ экземпляр\ отождествляется\ в\ связи\ с\ наличием\ специфической\ формы умбиликальной\ воронки.$

Приведенные выше данные дают основание считать, что возраст слоя, содержащего рассмотренные виды аммонитов, определяется достаточно надежно как среднекелловейский, эквивалентный зоне Jason. Это в целом совпадает с мнением Т.П. Пултона, считавшего эту фауну эквивалентной фауне с *C. arcticum* Freb. Арктической Канады (Poulton, 1987, p. 32).

В разрезе на Земле Вильчека достоверно выделяется нижнекелловейская зона Anabarense по находке вида-индекса и зона Nikitini по комплексу видов, включая вид-индекс (таб. 2.4.26). Первая является зоной нижнего келловея стандартной шкалы Северной Сибири, вторая – верхнего келловея того же региона, а также Печорской плиты и различных версий бореального (арктического) стандарта (см. ниже). В верхнем келловее авторами, описавшими разрез (Меледина и др., 1979), устанавливаются две зоны северосибирской шкалы – Keyserlingi (слой 2, мощность 2 м) и Subordinarium (слой 3, мощность 8 м). В слое 3 верхнекелловейские аммониты указаны совместно с разнообразными нижнеоксфордскими Cardioceras зоны Cordatum, что, несомненно, требует разъяснения: либо верхнекелловейские аммониты сконденсированы, или помещены в данный комплекс по ошибке. До уточнения этих обстоятельств к верхнему келловею обсуждаемого разреза можно достоверно относить только слой 2, при этом стратиграфический объем подъяруса отвечает лишь одной зоне Nikitini.

Таблица 2.4.27. Зональное и инфразональное деление бата и келловея Земли Франца-Иосифа, принятое в данной работе.

Подъярус	Зона	Биогоризонт		Установлено по виду-индексу	Установлено по другим видам	Остров Гукера	Остров Нортбрук	Остров Земля Вильчека	Остров Чамп
Верхний келловей	Nikitini	Longaeviceras nikitini							
Берхний келловей	TVIKITIII	Longaeviceras lahuseni							
Средний келловей	Milaschevici	Cadoceras arcticoides							
	Сл	юи с Pseudocadoceras sedovi							
Нижний келловей	Anabarense								
Верхний бат	Variabile	Cadoceras variabile							
Нижний бат	Greenlandicus	Arctocephalites greenlandicus							

В настоящее время в бате и келловее ЗФИ достоверно установлено не больше пяти биостратонов по аммонитам, присутствие которых в разрезах надежно обосновывается по нахождению видов-индексов и сменой аммонитовых комплексов в разрезах (таб. 2.4.27).

Присутствие зоны Emelianzevi в данном регионе нельзя считать доказанным. Верхнюю часть нижнего келловея, вероятно, составляют слои с *Pseudocadoceras sedovi*, занимающие неизвестный интервал в разрезах на о. Гукера. Они включают, помимо вида-индекса, *Cadoceras wosnessenskii* (Grewingk) sensu Imlay, *Pseudocadoceras* cf. *grewingki* (Pomp.), *Ps.* aff. *agitabile* Kiselev (**таб. 2.4.26**). Точное соответствие этих слоев с известными зонами келловея разных региональных шкал можно только предполагать, поэтому в настоящий момент рассматриваемый интервал выделяется в категорию биостратонов "слои с фауной". Их соответствие зоне Emelianzevi весьма вероятно, что доказывается большим сходством вида-индекса *Ps. sedovi* Repin c *Ps. postpisciculus* Alifirov (голотип: Алифиров, 2009, табл., фиг. 1), найденные совместно с *Cadoceras emelianzevi* Voronez в слое 45 в разрезе 109 восточного берега Анабарского залива.

Заключение по разделу

Для осуществления эффективной межрегиональной корреляции на инфразональном уровне необходима разработка комплекса инфразональных шкал для всех регионов Панбореальной надобласти. В данной главе основное внимание уделено анализу последовательности аммонитов (кардиоцератид) бата и келловея лишь некоторых регионов – Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Южной Аляски и Британской Колумбии. Повышенное внимание именно к этим регионам объясняется тем, что они, с одной стороны, имеют ключевое значение для панбореальной корреляции, и с другой – необходимость уточнения их аммонитовых последовательностей и разработки более детальных шкал. В данной главе нет разделов, посвященных Восточной Гренландии и Арктической Канаде – регионам, имеющим не менее существенное значение для панбореальной корреляции. Это связано с тем, что для этих регионов уже разработаны инфразональные шкалы, а биостратиграфическая изученность бата и келловея относящихся к ним субрегионов, в целом имеет меньше нерешенных вопросов, чем в Северной Сибири и других рассмотренных здесь регионах. Последовательность аммонитов бата и келловея Восточной Гренландии (Земля Джеймсона и Скорсби) хорошо описана во многих публикациях (Spath, 1932; Callomon, 1959, 1961, 1963a, 1972, 1993), что позволило Дж. Калломону разработать хорошо обоснованную инфразональную шкалу для байоса-бата и низов нижнего келловея этого региона (Callomon, 1993). Последовательностью аммонитов в верхней части средней юры Арктической Канады (в первую очередь, Юкона) также хорошо изучена благодаря работам Пултона и Калломона (Poulton, 1987; Poulton et al., 1993; Callomon, 1984b), что послужило основой для первой инфразональной шкалы для этого региона (Callomon, 1984b). Эти шкалы используются в данной работе с небольшими изменениями (в основном номенклатурного плана, см. главу 1.5), тем не менее, несомненно, что они могут быть подвергнуты более глубокой ревизии из-за накопления новых данных и изменений в систематике руководящих аммонитов.

Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

К высокобореальным регионам Панбореальной надобласти (по Westermann, 2000a,b) относятся сугубо арктические территории, входившие в батское и келловейское время в состав Бореально-Атлантической, Бореальной или Арктической (в составе Гренландской, Северо-Сибирской, Северо-Тихоокеанской и Бореально-Тихоокеанской провинций) палеобиогеографических областей (по Меледина, 2001; Захаров и др., 2003; Захаров, 2005) (таб. 2.5.1) – Восточная Гренландия, шельф Северного моря, Норвегия, бассейн р. Печоры, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Сибирь, Новосибирские острова, Северо-Восточная Сибирь, Арктическая Канада (Канадский

Таблица 2.5.1. Биохорологическая и географическая структура Панбореальной надобласти в бате и келловее (по Меледина, 2001; Захаров и др., 2003, с дополнениями). Светло-серой заливкой показаны регионы с устойчивым положением в данных биохоремах, темно-серой — с неустойчивым положением. Бореально-Тихоокеанская область переведена в ранг провинции и отнесена к Арктической области.

F	ПАН	НБОРЕ	АЛЬНА	ЛАН ВА	ІОБЛА	СТЬ	
Биохоремы		льно- ическая ість	Арктическая (Бореальная) область				
Регионы	Западно- Европейская провинция	Восточно- Европейская провинция	Гренландская провинция	Северо- Сибирская провинция	Северо- Тихоокеанская провинция	Бореально- Тихоокеанская провинция	
Англия							
С-3 Франция							
Северная Германия							
Север Туранской плиты							
Северный Кавказ							
Юг Европейской России							
Центр Европейской России							
Печорская плита							
Западная Сибирь							
Восточная Гренландия							
Северное море							
Норвегия							
Шпицберген							
Земля Франца-Иосифа							
Новая Земля							
Северная Сибирь							
Новосибирские острова							
Северо-Восточная Сибирь							
Канадский Арктический архипелаг							
Северная Аляска							
Юкон							
Британская Колумбия							
Южная Аляска							
Скалистые горы (Орегон, Монтана)							

Арктический архипелаг, бассейны р. Юкон и р. Маккензи), Северная Аляска, Южная Аляска, Британская Колумбия, Западрегионы США (Скалистые горы). Характерная особенность аммонитовых комплексов бата и келловея этих территорий доминирование, чаще всего тотальное (на 100%), аммонитов семейства Cardioceratidae. Поэтому основные проблемы корреляции биостратиграфических шкал этих регионов связаны с качеством диагностики видов кардиоцератид. Изучение особенностей географической дифференциации ископаемых таксонов является основной цепалеобиохорологического анализа. Он включает в себя определение центров происхождения таксонов, выявление инвазионной структуры палеобиохорем и как следствие палеобиогеографическое районирование. Главной прикладной палеобиохоролозадачей гического анализа является создание основы для решения вопросов биостратиграфической корреляции. В данном случае он необходим для проведения наименее противоречивой корреляции аммонитовых шкал батского и келловейского ярусов палеобиогеографических субъектов Панбореальной надобласти по единственной группе аммонитов – кардиоцератидам. Трудности такой корреляции хорошо известны, и для их решения разработано множество схем межрегиональной корреляции и моделей Бореального (Арктического) стандарта. Причиной неустойчивости этих моделей, на наш взгляд, во многом является недостаточное использование результатов палеобиогеографического анализа, чтобы выбрать те варианты корреляции, которые бы в наибольшей степени соответствовали структуре инвазий таксонов в данной системе палеобиохорем.

2.5.1. Центры происхождения кардиоцератид и их инвазионный потенциал

Способность аммонитов и других таксонов как биостратиграфических маркеров выполнять корреляционную функцию определяется их географическим распространением. Как известно, размеры ареала таксона зависят от его миграционной или *инвазионной* ⁴ активности. В конечном итоге существовавшая в прошлом инвазионная активность биоты какого-либо региона определяет корреляционный потенциал биостратонов той или иной региональной шкалы.

Определение корреляционного потенциала биостратона трудностей не вызывает. Он характеризуется географическим распространением индекс-таксона (вида, подрода, рода) или других таксонов, составляющих биостратиграфически дискретный комплекс видов. Чем шире ареал таких таксонов, тем выше корреляционный потенциал биостратона. Между тем инвазионный потенциал палеобиохоремы или региона по такому принципу определяться не должен, поскольку их вклад в общее палеобиоразнообразие надобласти или надрегиона не может оцениваться посредством простого перечисления таксонов, которые зафиксированы в данном географическом пространстве. Это связано с тем, что географический центр происхождения таксона не всегда может быть определен с высокой достоверностью. Только эндемики могут строго характеризовать биогеографическую уникальность территории (при условии, что они в дальнейшем не будут найдены за ее пределами). Центры происхождения остальных видов, встречающихся в нескольких регионах (неэндемики), в особенности обладающих циркумбореальными ареалами, достоверно не могут быть определены, поскольку существует вероятность их происхождения в любой точке ареала. Теоретически не вызывает сомнений, что любой таксон видовой группы произошел в определенном центре происхождения в какойто одной палеобиохоремы (провинции) в пределах биогеографической надобласти, а расширение его ареала и появление в других регионах или биохоремах связано с его инвазионной активностью. Поэтому, если определить принадлежность видов (в данном случае аммонитов семейства Cardioceratidae), входящих в таксономический комплекс данной географической единицы, к центрам происхождения, то мы можем установить тем или иным способом инвазионную активность как самого центра видообразования (как источника инвазий), так и связанной с ней биохоремы.

Инвазионная активность морских таксонов контролируется как географическими причинами (наличие или отсутствие географических барьеров, течений, климатические факторы), так и биотическими (конкурентным стрессом и резистентностью, структурой экологического пространства и др.). При изучении ископаемых таксономических комплексов все эти факторы плохо поддаются расшифровке, поэтому исследователь не может достоверно определить причину встречаемости в различных регионах или палеобиохоремах одного и того же таксона или разных таксонов. Чаще всего он может оценить лишь косвенным путем палеобиохорологическую историю ископаемого таксона, его инвазионные способности и как следствие корреляционные возможности. Основным источником информации об этом служит состав таксономического комплекса и его структура.

Структура таксономического комплекса характеризуется наличием эндемиков и общих с другими регионами таксонов (неэндемиков). Эндемичные таксоны, точнее виды-неоэндемики, являются показателем филогенетической активности центра происхождения таксонов в пределах географической единицы (ГЕ): чем больше неоэндемиков фиксируется на данный момент времени в данной ГЕ,

 $^{^4}$ Под инвазией в данной работе понимается любая разновидность длительных, в том числе и в масштабах геологического времени, непериодических миграций организмов, приводящих к расширению ареалов таксонов.

тем больше ее филогенетическая активность. Последняя напрямую влияет на инвазионный потенциал ГЕ, повышающийся при усилении видообразования. Таким образом, любая географическая единица, обладающая ненулевой филогенетической активностью и инвазионным потенциалом, является центром происхождения некой группы видов, включающей неоэндемиков и неэндемиков. Последние перестают быть эндемиками на некой стадии расширения ареала. Видообразовательная активность центра происхождения может быть оценена по количеству неоэндемиков и неэндемиковмигрантов, генетически связанных с этим центром.

Для оценки видообразовательной активности в различных географических единицах удобно использовать два параметра эндемизма – α -эндемизм и β -эндемизм. Определение α -эндемизма (или обычного эндемизма) проводится как отношение числа эндемиков к общему количеству видов в данной ГЕ, β -эндемизм (или географический эндемизм) вычисляется как доля эндемиков данной ГЕ относительно суммы эндемиков всех провинций более крупной биохоремы. В данном случае β -эндемизм выражается процентным содержанием эндемичных кардиоцератид региона или биогеографической провинции по отношению к числу суммы эндемиков всех регионов или провинций Панбореальной надобласти. Сравнение географических единиц по β -эндемизму позволяет оценивать их филогенетическую активность и ранжировать по иерархическому принципу (**рис. 2.5.1**). Значение α -эндемизма может полноценно отражать филогенетическую активность ГЕ только в сочетании с β -эндемизом (таб. 2.5.2).

Очень высокая филогенетическая активность (АА-тип) характеризуется большим количеством видов-неоэндемиков и высоким разнообразием видов данного семейства. Вследствие этого процент эндемиков по отношению к общему числу видов в данной ΓЕ (α-эндемизм) будет сравнительно низким. Это означает, что в видовом комплексе много видов с высокой инвазивной активностью и расширяющимся ареалом как в пределах собственной палеобиогеографической области, так и за ее пределами. Географические единицы, характеризующиеся очень высокой филогенетической активностью, являются наиболее мощными и зрелыми центрами видообразования, а биостратоны, выделенные на той же территории в составе региональных стандартных шкал, имеют наиболее высокий корреляционный потенциал. Уровень β-эндемизма (средний или высокий) зависит от сложности биогеографической структуры и ее асимметрии: если анализируемых биогеографических единиц много и (или) они не сильно различаются видовым разнообразием, то значение β-эндемизма не может быть очень высоким даже у самой богатой эндемиками территории.

Максимальная филогенетическая активность (М-тип) отличается большим номинальным числом неоэндемиков, максимальным в данной надобласти (и соответственно самым высоким β-эндемизмом) и еще большим числом видов-неэндемиков, как коренных, так и мигрантов, вследствие чего α-эндемизм становится низким. Общее видовое разнообразие в пределах локальной ГЕ также максимально в данной надобласти или надрегионе.

Высокая филогенетическая активность (А-тип) присуща центрам видообразования, интенсивно "производящим" виды-неоэндемики с низкой инвазионной активностью за пределами своей па-

Таблица 2.5.2. Типы филогенетической активности географических единиц (ГЕ, биохорем или регионов) и их проявление в различных сочетаниях параметров эндемизма.

	(α-эндемизм	1	β-эндемизм					
Филогенетическая активность ГЕ	высокий 60-100	средний 30-60	низкий 0-30	очень высокий 50-100	высокий 30-50	средний 10-30	низкий 0-10		
Максимальная (М)			+	+					
Очень высокая (АА)		+	+		+				
Высокая (А)	+			+	+				
Средняя (а1)		+	+			+			
Средняя (а2)	+					+			
Низкая (аа)		+	+				+		
Реликтовая (r)	+						+		

леобиохоремы. Вследствие этого ΓE с такими центрами видообразования характеризуются высоким α -эндемизмом и β -эндемизмом. Их корреляционный потенциал для межрегиональной корреляции (или между палеобиохоремами того же ранга) незначителен, но в перспективе может увеличиться с переходом на AA-тип активности.

Средняя филогенетическая активность (а-тип) отличается умеренными значениями показателей эндемизма. Видовой комплекс содержит в приблизительно равном соотношении: а) неоэндемиков, б) коренные виды-неэндемики с инвазионной активностью в пределах собственной палеобиогеографической области, в) некоренные виды-пришельцы из соседних биохорем. Этот тип активности может быть подразделен на два подтипа — a_1 и a_2 . Подтип a_1 отличается меньшей долей неоэндемиков за счет усиления доли мигрантов разного типа (низкий и средний α -эндемизм), подтип a_2 — большей долей неоэндемиков (высокий α -эндемизм), что может быть обусловлено различными факторами (например, географической изоляцией).

Низкая филогенетическая активность (аа-тип) характеризуется низкими показателями по всем параметрам эндемизма. Это означает, что в данной ГЕ видообразовательная активность низка или отсутствует, а центр видообразования не развит. С большой вероятностью в видовом комплексе преобладают "виды-гастролеры" с аллохтонным ареалом, происходящие из других центров.

Реликтовая филогенетическая активность (г-тип) отличается высоким α -эндемизмом при низком общем видовом разнообразии. Эндемичные виды, составляющие большинство небогатого видового комплекса данной ΓE , с большой вероятностью являются палеоэндемиками.

Все разновидности филогенетической активности отражают реальность при условии качественной изученности биоразнообразия таксономического комплекса. В противном случае наблюдающееся сочетание α - и β -эндемизма является случайностью и отражает рандомность выборки, плохую изученность таксоценозов и пр.

Центры происхождения кардиоцератид в бате и келловее

Для бат-келловейского стратиграфического интервала в Панбореальной надобласти насчитывается не менее 170 видов кардиоцератид (приложение-таб. 1-4). Каждый регион и палеобиохорема отличаются от других специфической структурой биоразнообразия, которая меняется на протяжении времени в отношении как общего разнообразия таксонов, так и эндемиков и неэндемичных таксонов (приложение-таб. 5, 6).

Изучение разнообразия кардиоцератид различных биохорем Панбореальной надобласти показало следующее:

- 1. Две самые крупные единицы Панбореальной надобласти Бореально-Атлантическая и Арктическая области отличаются высоким эндемизмом и филогенетической активностью (А-тип, рис. 2.5.2а). Это означает, что обе области в целом обмениваются мигрантами в значительно меньшей степени, чем входящие в них центры происхождения образуют новые виды. При этом масштабы таксономического обмена внутри областей значительно превышают его между областями. Это состояние относительной изолированности двух крупных палеобиохорем наиболее выражено в раннем и среднем келловее. В бате у Бореально-Атлантической области почти нет собственных кардиоцератид-эндемиков, что обусловлено высокой инвазионной активностью центров происхождения таксонов Арктической области, благодаря чему арктический комплекс семейства распространяется вплоть до Русской плиты. Наоборот, в позднем келловее Бореально-Атлантическая область становится источником односторонних инвазий кардиоцератид в Арктическую область, в результате которых уровень эндемизма последней понижается (рис. 2.5.1, 2.5.2а). Таким образом, взаимная история двух областей в бате и келловее сводится к постепенному усилению Бореально-Атлантической области и ослаблению Арктической.
- 2. Из 14 регионов Панбореальной надобласти (приложение-таб. 6), только 9 характеризуются эндемизмом (таб. 2.5.5, рис. 2.5.2), что позволяет рассматривать их как территории (центры) видообразования. Соответственно остальные регионы являются транзитными, принимающими видовколонистов из других регионов.
- 3. Большинству биохорем и регионов была свойственна низкая и средняя филогенетическая активность. К ним относятся в основном географические единицы Арктической области. Более высо-

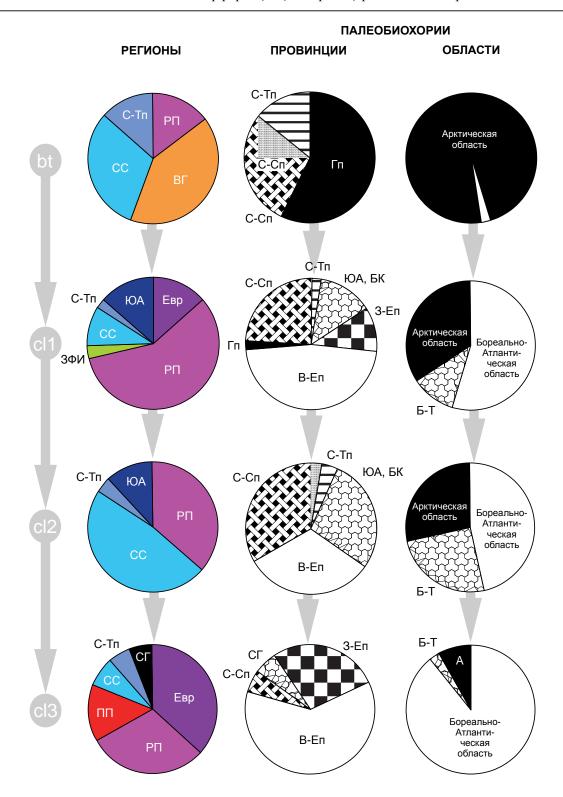


Рис. 2.5.1. Изменение β-эндемизма в регионах (ряд слева) и палеобиохориях (ряд справа) Панбореальной надобласти по кардиоцератидам на протяжении бата-келловея. Обозначения регионов: БК – Британская Колумбия, ВГ – Восточная Гренландия, Евр – Северо-Западная Европа, ЗФИ – Земля Франца-Иосифа, ПП – Печорская плита, РП – Русская плита, СС – Северная Сибирь,С-Тп – Северо-Тихоокеанская провинция, ЮА – Южная Аляска. Палеобиохории: Б-А – Бореально-Атлантическая область; Б-Т – Бореально-Тихоокеанская область; Гп – Гренландская провинция, С-Сп – Северо-Сибирская провинция: С-Тп – Северо-Тихоокеанская провинция.

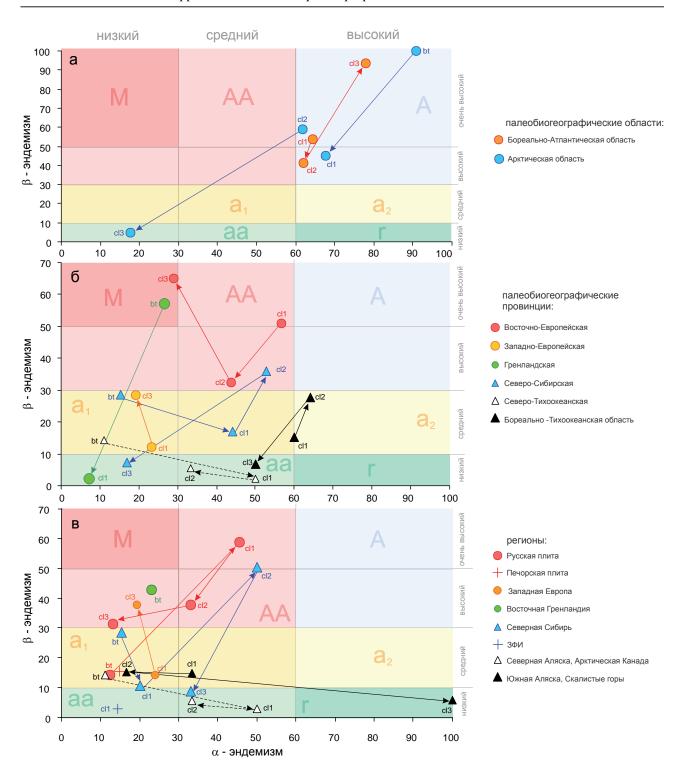


Рис. 2.5.2. Соотношение различных типов эндемизма в активность видообразования кардиоцератид в палеобиогеографических областях (а), палеобиогеографических провинциях (б) и регионах (в) Панбореальной надобласти в бате (bt) и келловее (cl). а – стрелками показано смена положения палеобиохорий во времени.

Таблица 2.5.3. Распределение регионов и палеобиохорем Панбореальной надобласти по типам филогенетической активности. Среди регионов указаны только вероятные центры видообразования (т.е. те из них, у которых присутствуют эндемики). Число в ячейке характеризует частоту соответствия палеобиохоремы тому или иному типу филогенетической активности для бат-келловейского стратиграфического интервала. Минимальное значение частоты соответствует веку, эквивалентному ярусу или подъярусу (бат, ранний, средний и поздний келловей). Цветной заливкой обозначены совпадения типа филогенетической активности у регионов и соответствующих им провинций (для каждой ГЕ используется свой цвет). Обозначения типов филогенетической активности: М – максимальная, АА – очень высокая, А – высокая, а – средняя, аа – низкая, г – реликтовая.

					генети	ческая	актив	вность		
	Γ	еографические единицы	выш	іе сред	него	сред	RRH J		же него	Всего
				AA	A	a_1	a_2	aa	r	
	И	Бореально-Атлантическая			3					3
o	области	Арктическая			3	0		1		4
СКИ	9119	Raceo			6	0		1		
Палеобиогеографические	0	всего		6		(0	1	1	
тфі		Восточно-Европейская	1	2						3
rpa		Западно-Европейская				2				2
آو ا	ии	Гренландская	1					1		2
Й0	ЩHI	Северо-Сибирская		1		2		1		4
909	провинции	Северо-Тихоокеанская				1		2		3
Гал	ďп	Бореально-Тихоокеанская					2		1	3
		всего	2	3	0	5	2	4	1	
		Beelo		. 5		,	7		5	
		Русская плита		3		1				4
		Печорская плита				1				1
		Западная Европа		1		1				2
	ые	Восточная Гренландия		1						1
	Региональные	Северная Сибирь		1		2		1		3
	на	3ФИ						1		1
	ГИО	С. Аляска, Арк. Канада				1		2		3
	Pe	Южная Аляска				2				2
	Скалистые горы								1	1
		всего		6		8		4	1	
		Beero		6			8		5	

кая активность характерна только для биохорем и регионов Бореально-Атлантической области, в первую очередь территории Русской плиты и Восточно-Европейской провинции (таб. 2.5.3). В этой области формировались самые мощные и постоянные (в келловее) центры видообразования кардиоцератид. Вероятно, эта закономерность в какой-то мере отражает принцип увеличения биоразнообразия от полюсов к экватору (правило Уоллеса). Максимальная активность (М-тип) в Панбореальной надобласти зафиксирована только в батское время в Гренландской провинции (рис. 2.5.26), южная граница которой доходила до центра Русской плиты (когда в Бореально-Атлантической области не существовало собственных центров видообразования кардиоцератид); и в позднем келловее в Восточно-Европейской провинции, которая распространяла свое влияние и границы вплоть до Западной Сибири. При максимальной активности видообразования происходит наиболее значительное пространственное расширение палеобиохоремы.

4. В каждой провинции Панбореальной надобласти в видообразовании ключевую роль играл лишь один регион. В Восточно-Европейской провинции к нему относилась территория Русской пли-

ты, а остальные регионы служили лишь транзитными областями (только в позднем келловее самостоятельным центром стал регион Печорской плиты). В Северо-Сибирской провинции аналогичную роль играл регион Северная Сибирь.

5. Постоянные центры видообразования кардиоцератид на протяжении всего бат-келловейского интервала существовали только в Восточно-Европейской провинции и Северо-Сибирской провинции (таб. 2.5.3). В батском веке наиболее мощные центры видообразования находились на территории Восточной Гренландии и Северной Сибири и, соответственно, в Гренландской и Северо-Сибирской провинциях (рис. 2.5.1, 2.5.2). Здесь развивалось подсемейство арктоцефалитин, общее разнообразие которого в бате составляло от 10 до 12 видов, принадлежащих родам Arctocephalites и Arcticoceras. Все виды и роды батских кардиоцератид преемственны филолиниям, эволюционировавшим исключительно в Арктической области начиная с байоса. По существующим данным, наиболее активным центром видообразования был Восточно-Гренландский центр (АА-тип, рис. 2.5.2в), а Северо-Сибирский отличался несколько меньшей активностью (а-тип). Не исключено, что такая картина отражает не столько реальные различия, сколько неодинаковую изученность аммонитов Восточной Гренландии и Северной Сибири в силу объективных причин (различное качество разрезов и сохранности материала) или субъективных (зависящих от исследователей).

В Бореально-Атлантической области эволюционировали только кадоцератины в пределах Восточно-Европейской провинции, в основном на территории центральной части Русской плиты и в меньшей степени в прилегающих районах Северного Кавказа. Они преемственны арктическим филолиниям и представлены условно среднерусскими неоэндемиками. В Западно-Европейской провинции кардиоцератиды в бате неизвестны, несмотря на то что бореальные аммониты восточногренландского типа там найдены (Shairer, 1990; Möennig, Dietl, 2017).

6. В келловейском веке общее разнообразие кардиоцератид существенно повышается – почти в 6,7 раза по сравнению с батом, при этом число эндемичных видов увеличивается почти в 10 раз. Столь радикальное изменение палеобиоразнообразия произошло из-за появления новых центров происхождения видов кардиоцератид как в Арктической области (ЗФИ, Печорский, Бореально-Тихоокеанский), так и в Бореально-Атлантической области (Западно-Европейский и Среднерусский). При этом наблюдается явная тенденция к увеличению разнообразия эндемиков Бореально-Атлантической области по сравнению с Арктической – в 6,1 раза для всего келловея, в 1,12 раза для раннего келловея, в 16,5 раза для позднего келловея. В бате эндемичные кардиоцератиды присутствовали в основном в Арктической области (рис. 2.5.1).

Не исключено, что количество эндемичных видов, ранее выделенных в различных суббореальных регионах, является завышенным и будет уменьшено после ревизии, а число видов в слабоизученных районах Арктики в результате новых исследований повысится. Но тем не менее общее соотношение между разнообразием суббореальных и арктических кардиоцератид останется близким, даже если сократить количество среднерусских и западно-европейских эндемиков на одну треть или даже в два раза.

7. Основными районами происхождения новых таксонов в Бореально-Атлантической области являлись Западно-Европейский и Среднерусский центры. В Арктической области также формировались новые филолинии, которые привели к появлению нескольких родов. В раннем келловее среди макроконхов к новым таксонам относятся Cadoceras s. str., C. (Paracadoceras), C. (Rondiceras), C. (Protolongaeviceras), Cadochamoussetia, Chamoussetia; в среднем келловее – Longaeviceras, Stenocadoceras, Funiferites, которые существовали вместе с таксонами, зародившимися в раннем келловее; в позднем келловее – Dolganites, Eboraciceras, Soaniceras, Lamberticeras, Pavloviceras. В большинстве регионов Арктической области родовое разнообразие было ниже не менее чем на три рода или подрода, по сравнению с Бореально-Атлантической областью, что сказалось и на уменьшении видового разнообразия.

Все центры видообразования кардиоцератид на протяжении бата и келловея развивались неодинаково и характеризуются уникальным ходом исторического развития. Среди них отметим следующие:

Гренландский центр (территория Восточной Гренландии и Северного моря) наибольшее развитие испытал в бате. В это время он характеризуется максимальными значениями всех параметров

эндемизма и наибольшей активностью видообразования (АА-тип, рис. 2.5.26,в). В раннем келловее он теряет свое первенство среди остальных центров почти по всем показателям (аа-тип филогенетической активности), после чего уже в среднем келловее как центр видообразования полностью исчезает.

Северо-Сибирский центр (территория Северной Сибири) сохраняет видообразовательную активность вплоть до среднего келловея на среднем уровне (а-тип). Его первый расцвет приходится на батский век, второй — на ранний и средний келловей. В среднем келловее филогенетическая активность Северо-Сибирского центра становится максимальной, несмотря на то что в Северо-Сибирскую провинцию проникали мигранты из Бореально-Атлантической области, в первую очередь С. (Rondiceras), и Бореально-Тихоокеанского центра (С. (Protostenocadoceras) и Stenocadoceras). Виды сибирского происхождения в среднем келловее распространяются только в Арктике, в пределах Северо-Сибирской провинции.

Северо-Тихоокеанский центр (территория Северной Аляски, Арктической Канады) максимальное развитие получил в бате (а-тип), после чего просуществовал до среднего келловея. Он всегда занимал подчиненное положение по отношению к другим центрам видообразования, в келловее его видообразовательная активность снизилась до минимума (аа-тип) и в позднем келловее практически исчезла.

Бореально-Тихоокеанский центр формировался в раннем келловее, в основном на территории, которая включала регионы Южная Аляска и Британская Колумбия. Это доказывается тем, что по отдельности эти регионы характеризуются средней видообразовательной активностью (a₁-тип, **puc. 2.5.2в**), но в сочетании составляют более высокий тип активности (a₂-тип) (**puc. 2.5.26**). Данный центр в раннем келловее занимал седьмое место после Северо-Сибирского центра по параметрам β-эндемизма (**puc. 2.5.4**). В среднем келловее он уже становится третьим после Северо-Сибирского, но по видообразовательной активности он никогда не поднимался выше среднего (а-тип). В позднем келловее и раннем оксфорде область видообразования кардиоцератид перемещается в более южные регионы Северной Америки (Британская Колумбия и Скалистые горы), а в прежнем месте (Южная Аляска) она прекращается. Единственный вид-эндемик известен из верхнего келловея Скалистых гор, поэтому формально видоробразовательную активность этого центра следует считать минимальной (г-тип). Но, возможно, низкое видовое разнообразие этого региона связано с его недостаточной изученностью.

Среднерусский центр (в основном территория Поволжья) существовал на протяжении всего бат -келловейского интервала, при этом по всем параметрам эндемизма и общего биоразнообразия он доминирует в раннем, среднем и позднем келловее во всей Панбореальной надобласти (рис. 2.5.4). По всей видимости, он имеет ключевое значение для Бореально-Атлантической области и для западного сегмента Арктической области как основной очаг видообразовательной и инвазионной активности. В бате Среднерусский центр занимал небольшую территорию, приблизительно соответствующую Среднему Поволжью, отличался средней видообразовательной активностью (а₁-тип) и находился под активным воздействием Гренландского центра. В келловее область видообразования расширяется и занимает большую часть Русской плиты. В это время видообразовательная активность кардинально увеличивается до АА- и М-типа (рис. 2.5.26,в).

Западно-Европейский центр (в основном территории Англии, Франции, Германии) сформировался в раннем келловее и значительно уступал среднерусскому. В среднем келловее он исчез, а в позднем появился вновь, испытал максимальное развитие и почти сравнялся со Среднерусским центром по всем показателям эндемизма (рис. 2.5.1, 2.5.2в).

2.5.2. Инвазии и изменения ареалов кардиоцератид в бате и келловее

Методология. Эндемизм является одним из показателей видообразования, тем не менее он прямо не раскрывает способность таксонов какой-либо биохоремы или региона к расширению ареала. Но, несмотря на то что некий вид становится неэндемичным, а его ареал аллохтонным вследствие расширения, он продолжает соответствовать по происхождению какому то одному центру видообразования. Как определить, какие из видов-неэндемиков, встречающиеся одновременно в двух или более географических субъектах, генетически принадлежат к тому или иному центру происхождения (ЦП)? В данной работе используются два принципа определения ЦП:

1 принцип – *преемственности*: некий вид в данном географическом субъекте рассматривается как коренной, если филолиния, к которой относится этот вид, развивалась ранее его появления на той же территории. Этот принцип не работает в том случае, если филолиния, к которой принадлежит рассматриваемый вид, развивалась одновременно в нескольких географических единицах.

2 принцип – разнообразия: центр происхождения таксонов низкого ранга совпадает с областью разнообразия таксона более высокого ранга. Соответственно центр происхождения видов совпадает с областью видового разнообразия подрода, рода или филолинии. Этот принцип основан на двух позициях: 1) фундаментальном и хорошо доказанном законе расщепления ареала предкового политипического вида на небольшие строго неоэндемичные ареалы зарождающихся видов при "истинном видообразовании" (Майр, 1974). Эта позиция усиливается при географическом видообразовании, поэтому чем больше по размеру географическая единица, тем вероятность аллопатрического видообразования в ней увеличивается; 2) накоплении числа видов для некоего интервала времени при филетическом видообразовании (преобразовании видов без расщепления ареалов) (ibid.). Если мы используем при анализе в качестве хронологических единиц продолжительные интервалы времени (в данном случае эквивалентные ярусу или подъярусу), то таких накопленных видов будет больше, чем при мгновенном временном срезе. Здесь принцип разнообразия напрямую зависит от принципа преемственности.

Тем не менее даже с использованием вышеупомянутых положений мы не можем с максимальной достоверностью выявить центр происхождения многих видов-неэндемиков. Опираясь на него можно лишь определить вероятность происхождения вида в данной географической единице. Для решения палеобиогеографических задач метод вычисления вероятности происхождения вида в данном географическом пространстве разработан и использован ранее (Киселев, 2004). Не вдаваясь в обсуждение этого метода, отметим, что он недостаточен для выявления и оценки путей инвазий таксонов между биохоремами.

Основная задача, решаемая здесь, — определить не просто вероятность происхождения отдельных видов, а общую инвазионную активность кардиоцератид каждой конкретной географической единицы. Она может быть выявлена через различные параметры разнообразия (общее разнообразие, относительное обилие эндемиков и неэндемиков) на основе второго принципа. Поскольку инвазионная активность напрямую связана с видами, встречающимися в двух и более географических единицах, предпочтительнее использовать параметры, характеризующие долевое содержание неэндемиков.

При анализе инвазионных отношений двух ГЕ наиболее удобно оценивать долевое содержание общих видов относительно их видового разнообразия. Рассмотрим это на примере двух центров происхождения – Среднерусского и Гренландского. В батском веке количество общих видов кардиоцератид у обоих регионов включало 5 видов, что составляло 62,5% всех видов кардиоцератид Среднерусского центра и 38% Гренландского. Согласно принципу преемственности, все эти виды должны происходить из Восточной Гренландии, поскольку все предшествующие виды филолинии батских кардиоцератид хорошо прослежены в гренландских разрезах, а в среднерусских встречаются лишь в виде отдельных звеньев. На основании этого можно полагать, что разница в доле общих видов двух сравниваемых географических единиц отражает филогенетическую природу общих видов: положение центра происхождения общих видов наиболее вероятно для той ΓE , у которой их доля меньше, чем в сравниваемой ГЕ. Соответственно один из центров происхождения будет донором общих видов-мигрантов, а другой – акцептором. У донора мигрантов доля неоэндемиков (α-эндемизм), наоборот, будет выше, чем у акцептора мигрантов, что объясняется большей видообразовательной активностью донора. Поэтому на основании сравнения долевых значений двух общих видов можно утверждать, что инвазия кардиоцератид в бате происходила с высокой долей вероятности из Гренландского центра в сторону Среднерусского.

В раннем келловее доля общих видов кардиоцератид в сравниваемых ГЕ меняется диаметрально: на Русской плите она составляет 26%, а в Восточной Гренландии – 82% (рис. 2.5.3). Несмотря на то что Гренландский центр видообразования сохраняет филогенетическую активность и производит виды с несомненной гренландской преемственностью (в первую очередь, в начале раннего келловея), в видовом комплексе появляются виды, явно развивавшиеся в филолиниях Бореально-Атлантической области (и, в частности, Среднерусского центра) в средней части раннего келловея

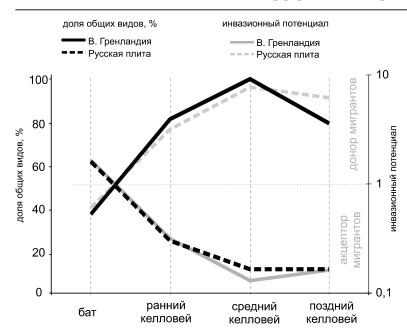


Рис. 2.5.3. Изменение доли общих видов в комплексах кардиоцератид и инвазионного потенциала Русской плиты и Восточной Гренландии на протяжении бата и келловея. Значения инвазионного потенциала даны в логарифмическом масштабе.

(шамузеттевая и рондицерасовая филолинии). Это свидетельствует о том, что инвазии в раннем келловее в целом были направлены в сторону Гренландского центра.

В среднем келловее ситуация меняется еще радикальнее: на Русской плите доля общих видов уменьшается до 13%, а в Восточной Гренландии увеличивается до 100%, причем все эти виды являются характерной частью

среднерусского комплекса кардиоцератид. В среднем келловее Гренландский центр практически потерял филогенетическую активность, не производил неоэндемиков, и единственно лишь мог принимать мигрантов из других центров происхождения, из которых Среднерусский был наиболее активным.

В позднем келловее инвазионная активность Гренландского центра остается похожей: доля общих видов со Среднерусским центром очень велика (80%), а эндемики отсутствуют полностью. Остальные виды (20%) являются общими с другими ГЕ, т.е. тоже могут быть (и скорее всего, являются) колонистами. Таким образом, видообразовательная активность Гренландского центра практически исчезает уже в начале среднего келловея и в позднем келловее не восстанавливается.

Итак, сравнение долевых значений общих видов показывает вероятностную картину направления инвазий. Показатель такой инвазионной активности может быть выражен как отношение долевых значений общих видов в двух сравниваемых ГЕ, или *инвазионный потенциал*:

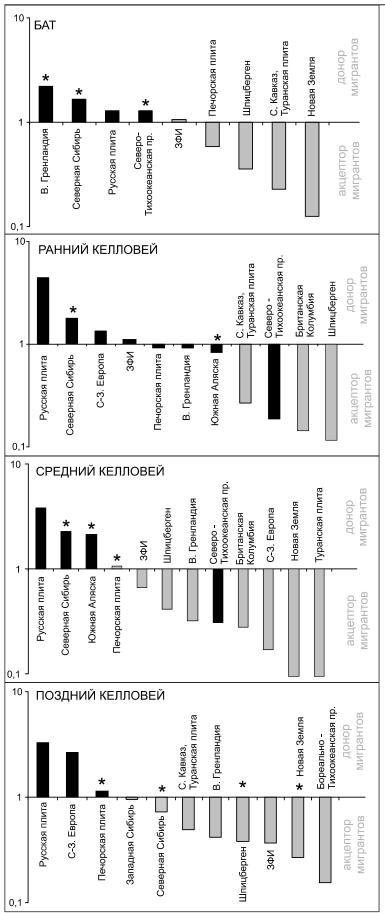
 $I = S_1 / S_2$, где I — инвазионный потенциал, S_1 и S_2 — долевые значения общих видов двух ΓE . При значении I больше единицы данная ΓE обладает высокой инвазионной активностью и отдает мигрантов (является донором), при значении I = 1 регион или биохорема является и донором, и акцептором мигрантов в одинаковой степени, а при значении I меньше единицы ΓE является только акцептором. Инвазионный потенциал показывает способность биохоремы или региона производить мигрантов и осуществлять инвазии. При сравнении Среднерусского и Γ ренландского центров инвазионный потенциал первого на протяжении бата-келловея увеличивается, а второго — уменьшается (рис. 2.5.3), т.е. находится в обратной зависимости относительно доли общих видов.

Развитие инвазионной структуры палеобиохорем в бате и келловее

Использование инвазионного потенциала позволяет оценить общую инвазионную активность географической единицы при использовании усредненных значений (рис. 2.5.4) и проводить реконструкции вероятных инвазий между палеобиохоремами и регионами при последовательном попарном сравнении каждой ГЕ. В результате может быть реконструирована инвазионная структура надобласти или надрегиона для любого временного интервала – в данном случае для бата, раннего, среднего и позднего келловея Панбореальной надобласти (рис. 2.5.5-2.5.8).

В *батском веке* наиболее вероятными донорами видов-колонистов служили 4 региона, из них наибольшим инвазионным потенциалом обладали территории Восточной Гренландии и Северной Сибири (рис. 2.5.4). Эти два самых мощных центра видообразования и инвазионной активности характеризовались одинаковым общим разнообразием, но немного отличались по параметрам энде-

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея



мизма. Взаимная инвазионная активность у них была одинаковой (рис. 2.5.5), т.е. по отношению друг к другу они были и самыми активными донорами, и акцепторами одновременно. В отношении к другим регионам они были исключительно донорами. Гренландский центр наиболее мощное инвазионное воздействие оказывал на Среднерусский центр (регион Русской плиты), Печорский регион и ЗФИ, а в меньшей степени Северона Тихоокеанскую провинцию. Северо-Сибирский центр являлся донором инвазий лля 3ФИ И Северо-Тихоокеанской провинции и незначительно для Печорского региона. Оба центра видообразования "снабжали" мигрантами всю Арктическую область, поэтому видовой состав в различных регионах этой области отличался незначительно.

Северо-Тихоокеанская провинция была очень слабым донором (для ЗФИ и Шпицбергена) и преимущественно принимала мигрантов со стороны самых мощных центров видообразования. За пределы этой провинции в бате кардиоцератиды не проникали, а вместо них в Бореально-Тихоокеанской области присутствовали виды близкого семейства Sphaeroceratidae (подсемейство Eurycephalitinae).

Среднерусский центр также был акцептором мигрантов со стороны Гренландского центра и мог быть донором видов-колонистов лишь для соседних ближайших регионов. Он нахо-

Рис. 2.5.4. Инвазионный потенциал сообществ кардиоцератид регионов Панбореальной надобласти в бате и келловее. Значения инвазионного потенциала даны в логарифмическом масштабе. Черной заливкой показаны регионы, в комплексе кардиоцератид которых присутствуют эндемики; серой заливкой отмечены регионы без эндемиков. Звездочками отмечены регионы, которые являются донорами мигрантов исключительно в пределах Арктической области.

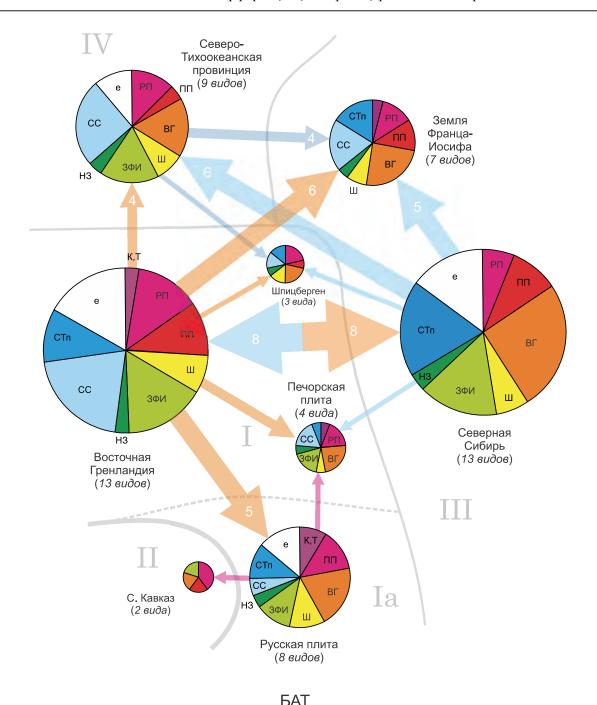


Рис. 2.5.5. Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате. Стрелками обозначены направления миграций, толщиной стрелки — количество потенциальных мигрантов (равное общему числу общих видов, количество которых также обозначено цифрами). Направление инвазий определено по соотношению инвазионных потенциалов двух сравниваемых регионов (от региона с большим значением). Круговые диаграммы обозначают общее количество видов кардиоцератид (размер диаграммы), долю эндемиков (е), соотношение общих видов в различных регионах (цветные секторы). БК — Британская Колумбия, ВГ — Восточная Гренландия, Евр — Северо-Западная Европа, ЗФИ — Земля Франца-Иосифа, НЗ — Новая Земля, ПП — Печорская плита, РП — Русская плита, СС — Северная Сибирь, СТп — Северо-Тихоокеанская провинция, Ш — Шпицберген, ЮА — Южная Аляска. Биохории: І — Арктическая (Бореальная) область (Іа — Гренландская провинция, Іb — Северо-Сибирская провинция, Іс — Северо-Тихоокеанская провинция); ІІ — Бореально-Атлантическая область; Іа — Восточно-Европейская провинция, ІІ — Западно-Европейская провинция; ІІІ — Бореально-Тихоокеанская область.

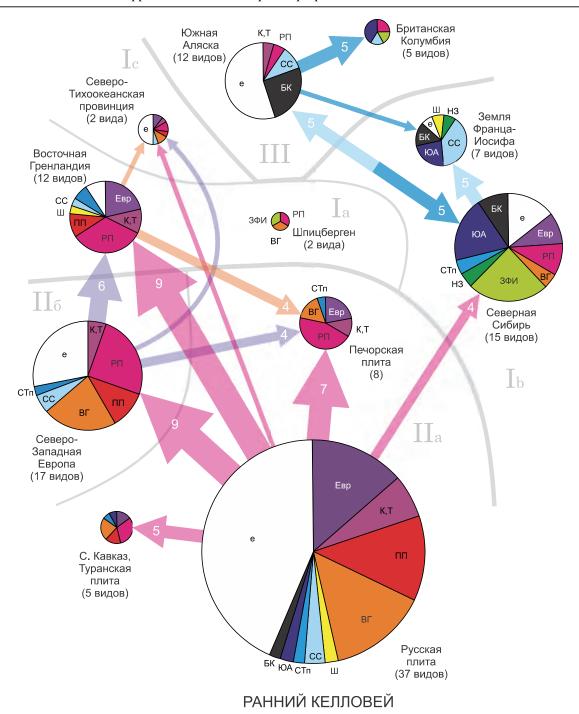


Рис. 2.5.6. Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в раннем келловее. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

дился полностью под гренландским влиянием, поэтому в бате его правильнее относить к Гренландской палеобиогеографической провинции и соответственно к Арктической области, а не к Бореально-Атлантической. В основном это касается территории Среднего Поволжья (и севернее) в позднем бате. В раннем бате, несмотря на проникновение высокобореального рода *Arcticoceras* вплоть до Саратовского Поволжья, эта территория может рассматриваться уже как часть Восточно-Европейской провинции Бореально-Атлантической области. Это связано с присутствием среди аммонитов нижнего бата эудемичных перитетических таксонов, относящихся к подсемейству Pseudocosmoceratinae (Митта, Сельцер, 2002; Mitta et al., 2014; Гуляев, 2019).

Среднерусский центр оказывал инвазионное влияние в позднем бате на территории Северного Кавказа, где наряду с аммонитами других семейств, как бореальных, так и тетических (Kosmoceratidae, Macrocephalitidae, Stephanoceratidae), присутствуют и кадоцератины (Митта, 2011). Поэтому этот регион может быть отнесен уже с позднего бата к Восточно-Европейской провинции Бореально-Атлантической области, как это предлагалось для раннего келловея А.С. Сахаровым (1987).

В раннем келловее Панбореальная надобласть может быть разделена на два кластера регионов, биохорем и центров видообразования: юго-восточный и северо-западный. В каждом кластере сложилась своя достаточно плотная структура инвазий, а между кластерами взаимодействие очень слабое или почти отсутствует. Юго-восточный кластер включает регионы Бореально-Атлантической провинции, Гренландскую провинцию и Северо-Тихоокеанскую провинцию. Основным донором мигрантов здесь был Среднерусский центр (территория большей части Русской плиты), который достиг наибольшего видового разнообразия и β-эндемизма среди всех остальных центров (рис. 2.5.4, 2.5.6). Главными акцепторами мигрантов Среднерусского центра были Западно-Европейский, Печорский, Гренландский и Северо-Кавказский центры, однако слабое влияние (1-2 вида-мигранта) этого центра и на другие регионы весьма вероятно. Вторым по инвазионной активности в юговосточном кластере был Западно-Европейский центр, который наиболее мощное влияние оказывал на Гренландский центр. Последний был донором только для Печорского региона и Северо-Тихоокеанской провинции. Таким образом, роль Гренландского центра в раннем келловее существенно снизилась по сравнению с поздним батом, что свидетельствует о его угасании. Отметим, что данная картина получена для раннего келловея в целом, т.е. является усредненной. Несомненно, что для первой трети раннего келловея (фаза Cadoceras elatmae) инвазионная структура юго-восточного кластера скорее всего имела иной рисунок, а инвазионная активность Гренландского центра была существенно выше.

По принципу преемственности к среднерусской группе кадоцератин относятся филолинии *Cadoceras* (*Paracadoceras*) ех gr. *elatmae*, *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia* и *Cadoceras* (*Rondiceras*). Из них только род *Cadochamoussetia* почти не встречается в Западной Европе. Остальные широко представлены в разрезах Англии, Германии и Франции, где местами образовывали местные видынеоэндемики (например, в Германии [Mitta et al., 2015]). Эти же кадоцератины проникали и в перитетические регионы: на Северном Кавказе и в Крыму известны виды филем *C.* (*Paracadoceras*) ех gr. *elatmae* и *Cadochamoussetia* (Ломинадзе, 2004; Митта, 2011; Гуляев, Рогов, 2015), а на севере Туранской плиты *Chamoussetia* и рондицерасовая филолиния. За пределы Бореально-Атлантической области из этих таксонов мигрировали немногие и преимущественно в Восточную Гренландию (*Chamoussetia*), а также в регионы Северной Сибири и Арктической Канады (*Cadoceras tolype* или его аналоги).

Гренландский центр был наиболее вероятным донором базальных раннекелловейских видов из группы *Cadoceras apertum*, и не исключено, что и *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex gr. *sublaeve*, активно проникавших на территорию Англии с начала второй половины раннего келловея (фаза Gowerianus). Преемственный характер группы хорошо прослеживается по восточно-гренландскому материалу, так что ее происхождение в Гренландском центре видообразования весьма вероятно.

В северо-западном кластере не существовало таких мощных центров видообразования, как в западном. Наиболее активный центр находился в регионе Северная Сибирь (второй по активности в Панбореальной надобласти), который, начиная с позднего бата, сформировал собственную линию преемственности кадоцератин и большую долю неоэндемиков. Его основным акцептором был регион Южной Аляски (второй по значимости регион в северо-западном кластере) и в меньшей степени – территории Земли Франца-Иосифа и Новой Земли. В регионе Южная Аляска впервые появились кардиоцератиды, сформировавшие собственных неоэндемиков из групп Cadoceras (Paracadoceras) и С. (Protostenocadoceras). Основными акцепторами Южно-Аляскинского центра был, в первую очередь, регион Британская Колумбия, а во вторую – Северо-Сибирский центр. Инвазионный потенциал Северо-Сибирского и Южно-Аляскинского центров для раннего келловея в целом достаточно высокий, хотя последний находится в диапазоне акцепторов мигрантов (рис. 2.5.4). Аномальным является завышенное значение инвазионного потенциала для Земли Франца-Иосифа, который резко

доминирует по этому показателю над Шпицбергеном и Новой Землей, видовой комплекс которых крайне беден и слабо изучен. Это дает для ЗФИ преувеличенные значения инвазионных взаимодействий (по усредненным величинам).

Между юго-восточным и северо-западным кластерами инвазионное взаимодействие в раннем келловее было очень слабым, вследствие чего их комплексы кадоцератин различаются между собой в большей степени, чем таковые Северной Сибири и Южной Аляски. В практическом смысле это снижает возможность прямой корреляции нижнего келловея Русской плиты (и тем более Западной Европы) и Северной Сибири. Наоборот, прямая корреляция нижнего келловея Северной Сибири и Южной Аляски более вероятна, в особенности для базального нижнего келловея. Раннекелловейские С. (Paracadoceras) северо-западного кластера эволюционировали в условиях свободного обмена между этими регионами, поэтому они ближе друг к другу, чем к среднерусским аналогам-викариатам. В связи с этим для большинства видов из северо-западного кластера (С. (Р.) anabarense, С. (Р.) glabrum, С. (Р.) multiforme, С. (Р.) chisikense) трудно определить принадлежность к центру происхождения – северо-сибирскому или южно-аляскинскому.

В среднем келловее инвазионная структура Панбореальной надобласти меняется: разница между двумя кластерами биохорем - северо-западным и юго-восточным стирается. Тем не менее инвазионная активность была не однонаправленной, а структура инвазий гораздо сложнее, чем это показывается в некоторых работах (Thierry, 1976; Navarro et al., 2005). Резко усиливается инвазия в Северо-Сибирскую провинцию со стороны Среднерусского центра. Во всей надобласти наблюдаются только три центра видообразования: Среднерусский, Северо-Сибирский и Южно-Аляскинский (рис. 2.5.4, 2.5.7). Первый являлся наиболее мощным центром и донором мигрантов в Панбореальной надобласти по всем признакам (общее разнообразие, эндемизм и инвазионный потенциал). Основным акцептором Среднерусского центра по всей вероятности был регион Печорской плиты, который сам по себе не был центром видообразования, но являлся транзитной областью распространения кардиоцератид среднерусского происхождения. Поэтому его правильнее рассматривать в составе Восточно -Европейской провинции Бореально-Атлантической области. Менее значительными акцепторами мигрантов из среднерусского центра были Северо-Сибирский регион и ЗФИ, и подчиненное значение имели Западно-Европейский и Восточно-Гренландский регионы. Последние значительно сократились по своей активности, по сравнению с ранним келловеем и перестали быть центрами видообразования. Единичные среднерусские мигранты доходили до Северо-Тихоокеанской провинции, но скорее всего не напрямую, а через транзитные области.

Сильно сокращаются миграции кардиоцератид в регионы Перитетиса. На Северном Кавказе их присутствие неизвестно, несмотря на то что среднекелловейские комплексы аммонитов содержат суббореальных космоцератид несомненно бореально-атлантического происхождения. В более восточных регионах Перитетиса единичные Longaeviceras stenolobum найдены только на севере Туранской плиты (Мангышлак). Вероятно, это наиболее южная точка проникновения кардиоцератид в среднем келловее.

Основными мигрантами среднерусского происхождения были виды рондицерасовой филолинии кадоцератин (в начале среднего келловея) и ранние виды лонгаевицерасовой филолинии (в конце среднего келловея). Первые доходят вплоть до Арктической Канады, а вторые до региона Северная Сибирь (низовья р. Лены). Происхождение этих мигрантов в Среднерусском центре не вызывает сомнений, поскольку не противоречит принципу преемственности. Менее однозначно происхождение видов подрода *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*), широко встречающихся в первой половине среднего келловея в большинстве арктических регионов юго-восточного кластера (Восточная Гренландия, ЗФИ, Северная Сибирь). В Европейской России филолиния этой группы прослеживается плохо, поэтому она могла появиться в другом регионе в пределах Арктической области.

Северо-Сибирский центр видообразования кардиоцератид продолжал быть активным донором, несмотря на то что являлся и акцептором среднерусских мигрантов. Он отличался высоким уровнем эндемизма (род Soaniceras [в узком смысле], ?Dolganites и поздние Cadoceras), но сравнительно низкой инвазионной активностью. Также увеличилась инвазионная активность региона Южная Аляска. Здесь развивались исключительно местные кадоцератины Cadoceras (Protostenocadoceras) и Stenocadoceras. Этот весьма активный центр видообразования являлся донором мигрантов, преимущест-

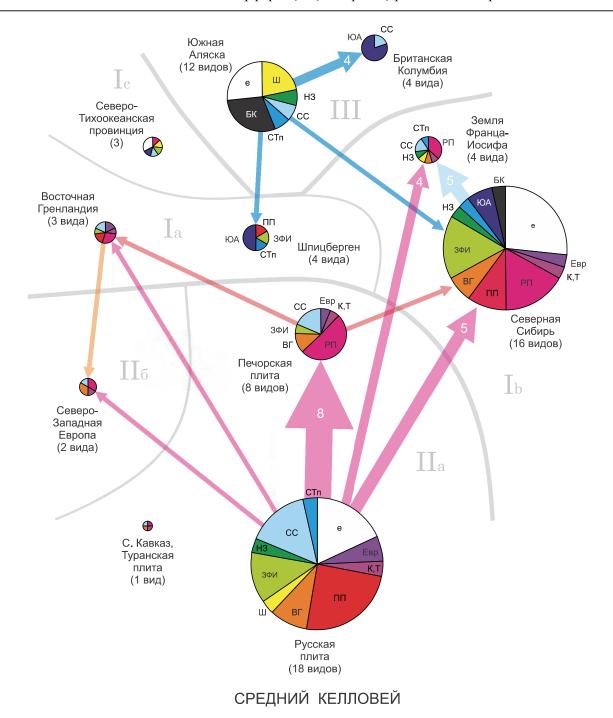


Рис. 2.5.7. Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в среднем келловее. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

венно для регионов Бореально-Тихоокеанской провинции. Тем не менее редкие мигранты могли доходить и до Северной Сибири и Шпицбергена, откуда отмечаются находки *Stenocadoceras* (Меледина, 1977; Kopik, Wierzbowski, 1988).

В *позднем келловее* в Панбореальной надобласти происходят большие изменения в инвазионной структуре. Центр видообразования кардиоцератид в Бореально-Тихоокеанской области практически исчезает (известен лишь один эндемичный вид в южной ее части) и то же самое характерно

для Северо-Тихоокеанской провинции (рис. 2.5.4, 2.5.8). Все остальные регионы и палеобиохоремы образуют единый кластер. Его главными донорами и центрами видообразования являются Среднерусский и Западно-Европейский центры, которые с большим отрывом опережают другие по всем параметрам (общее разнообразие, эндемизм и инвазионный потенциал). Между ними происходит наиболее мощный и равновеликий обмен мигрантами, поэтому для многих общих между ними видов трудно определить истинный центр происхождения. В первую очередь, это относится к подсемейству Quenstedtoceratinae, представители которого (роды Lamberticeras, Quenstedtoceras и Eboraciceras) имеют, несомненно, бореально-атлантическое происхождение в какой-то одной из этих областей. Оба этих центра оказывали наиболее мощное инвазионное воздействие на регионы север-

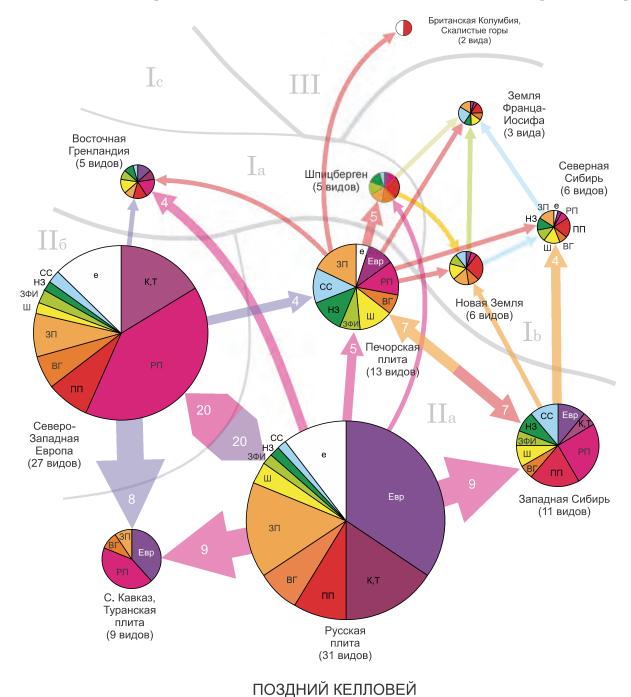


Рис. 2.5.8. Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в позднем келловее. Обозначения см. на рис. 2.5.5.

ного Перитетиса, как на Северный Кавказ, так и на Туранскую плиту. В меньшей степени инвазии со стороны Русской плиты и Западной Европы проникали на территорию Восточной Гренландии и Печорской плиты. Печорский центр впервые за весь бат-келловей становится самостоятельным центром видообразования и донором мигрантов. Вероятными коренными таксонами Печорского центра являются некоторые поздние Longaeviceras, Pseudolongaeviceras, Platylongoceras, Percacosticeras, Dolganites и местные неоэндемичные виды, принадлежащие родам Lamberticeras и Quenstedtoceras. Эти таксоны (кроме двух последних) в фазе Nikitini активно мигрируют из Печорского центра в Арктическую область – регионы Северная Сибирь, Новая Земля, Шпицберген, ЗФИ и Восточная Гренландия, а в фазе Lamberti – в Бореально-Тихоокеанскую область (регион Британская Колумбия).

В Арктической области единственным центром видообразования был Северо-Сибирский регион. Однако он отличался низким уровнем эндемизма и слабой инвазионной активностью: только регион ЗФИ мог быть акцептором Северо-Сибирского центра. В основном он являлся транзитным источником мигрантов. Однако в силу незначительной изученности келловея данного региона представления об инвазиях кардиоцератид после новых исследований могут измениться.

В позднем келловее впервые на периферии Бореально-Атлантической области возникла мощная транзитная область распространения кардиоцератид – Западно-Сибирский регион. Он располагался между Восточно-Европейской и Северо-Сибирской провинциями и принимал мигрантов из трех центров происхождения - Среднерусского, Печорского и Северо-Сибирского. Из них наиболее мощное влияние оказывал Среднерусский центр. В Западной Сибири обнаружены не только виды, общие с печорским видовым комплексом, но и типично среднерусские формы (Funiferites allae, F. patruus, Cadoceras intermedium – приложение-таб. 4), которые еще недавно рассматривались как среднерусские эндемики (Kiselev, Rogov, 2018). Кроме кардиоцератид в комплексе аммонитов присутствуют космоцератиды, ранее встреченные в южной части центра Европейской России – Kosmoceras (Mojarowskia) mojarowskii (=К. gemmatum по [Атлас..., 1990, табл. 43, фиг. 5]) и неизвестные севернее на Русской плите. Это означает, что Западно-Сибирский бассейн в позднем келловее мог быть связан со Среднерусским на юго-востоке, а не только на севере через уральсконовоземельскую акваторию. На этом основании регион Западная Сибирь в позднем келловее должен быть отнесен к Восточно-Европейской провинции. Сибирскими коллегами она рассматривалась в составе Гренландской (или Гренландско-Уральской) провинции и соответственно к Арктической палеозоогеографической области (Меледина, Алифиров, 2007; Алифиров, Меледина, 2013). Инвазионная структура Панбореальной надобласти, рассмотренная здесь, показывает, что в Восточно-Гренландском регионе в позднем келловее не существовало собственного центра происхождения кардиоцератид. Эта территория являлась акцептором мигрантов со стороны трех соседних центров (рис. 2.5.8) и отличалась бедным разнообразием (5 видов), поэтому она не может определять уникальные черты какой-либо биохоремы. Более того, на основании имеющихся фактов регион Восточная Гренландия должен быть отнесен в позднем келловее к Бореально-Атлантической области. Не исключено, что низкое разнообразие кардиоцератид этого региона связано с плохой изученностью здесь верхнего келловея, поэтому сейчас имеет смысл придерживаться традиционного взгляда на его палеобиогеографическую принадлежность.

2.5.3. Географическая структура инвазий

Инвазионная структура сообществ кардиоцератид, рассмотренная выше, была проанализирована в отрыве от палеогеографической структуры пространства, в котором она была сформирована. Сопряженный анализ этих двух структур позволяет наметить магистральные пути долговременного распространения пространственно разобщенных фаун в морских бассейнах Панбореальной надобласти. Результаты такой работы дают возможность не только объяснить особенности дифференциации биоты в пространстве, но и уточнить конфигурацию палеоакваторий, географических барьеров, контролировавших инвазии и изоляцию биоты, а также палеобиогеографическое районирование. В итоге карты магистральных путей инвазий могут быть полезны при оценке корреляционных возможностей региональных стандартных шкал и их потенциала для построения стандартов более высокого ранга (например, Бореального стандарта).

Сходство или различие таксономического состава географически дискретных морских биот, на основе которых оценивается связь между ними, определяется многими объективными причинами, из которых одни ослабляют эту связь (буферы), а другие усиливают (триггеры). К первой, буферной, группе относятся 1) большое географическое расстояние при относительно свободной связи между морскими бассейнами, 2) изолирующие географические барьеры (сухопутные мосты, острова и архипелаги, подводные котловины или поднятия, морские течения), 3) низкая способность таксонов к расширению ареалов. Факторы второй, триггерной, группы: 1) свободная связь между бассейнами, 2) канализирующие факторы – морские течения, конфигурация берегов, островов и подводных поднятий, 3) высокая инвазионная активность таксона. Эти причины следует учитывать при анализе связей между биотами при условии, что влияние субъективных причин при определении таксономического сходства биот (низкая или различная изученность таксонов разных территорий; взгляды систематика на объем сравниваемых таксонов и пр.), является минимальным.

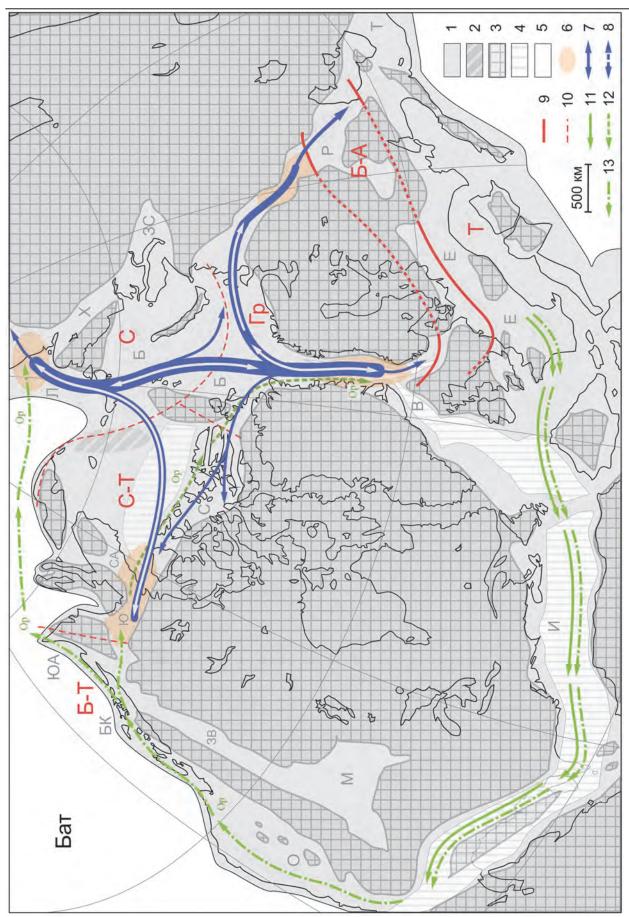
Вышеприведенный перечень показывает, что большинство факторов, влияющих на связь различных биот, являются географическими, поэтому полноценная реконструкция инвазионных путей зависит от надежности применяемой палеогеографической основы. Ее выбор может существенно повлиять на пространственную конфигурацию реконструированной инвазионной структуры. В первую очередь, это относится к глобальным палеотектоническим моделям (Seton et al., 2012; Wright et al., 2013; Scotese, 2014; Müller et al., 2019 и др.), в которых по-разному рассматривается положение не только многочисленных микроплит, но и крупных литосферных плит. Разница между этими моделями может быть настолько существенной, что соотношение географических расстояний и барьеров, разделявших или связывавших палеобиоты, будет заметно различаться. При инвазионных реконструкциях для юрского времени в пределах Арктики особенно важно учитывать конфигурацию террейнов Северной Америки и Северо-Востока Евразии, взаимное положение которых в разных моделях наиболее изменчиво.

В данной работе используется в основном новейшая глобальная палеотектоническая реконструкция Д. Мюллера с соавторами (Müller et al., 2019), которая, с одной стороны, разработана с учетом более сложной модели движений и деформаций плит, чем в более ранних версиях, а с другой – в наибольшей степени отвечает рассмотренной выше инвазионной структуре. При анализе расположения морских бассейнов в бате и келловее на территории, соответствующей западной и северной части Лавразии и северо-западных участков Тетиса, учитывались различные палеогеографические реконструкции регионов Европы, Русской плиты, Сибири, Арктики и Северной Америки (Сазонов и др., 1961; Крымгольц и др., 1968; Тучков, 1973; Тазихин и др., 1975; Ziegler, 1988; Ронов и др., 1989; Golonka et al., 1996, 2003; Dercourt et al., 2000; Nokleberg et al., 2001; Гриненко и др., 2009; Конторович и др., 2013; Wilhem, 2014; Scotese, 2014; Nikishin et al., 2019 и др.).

Инвазионные магистрали – это наиболее вероятные и стабильные пути распространения биоты в географическом пространстве. Для кардиоцератид в бате и келловее ими служили преимущественно области шельфа северной и северо-западной части Лавразии, к которым на юго-западе (20-50° СПШ⁵) относились Европейское и Русское (включая Печорский, Среднерусский, Приднепровский, Прикаспийский бассейны) моря, Туранский бассейн, коридор Викинг (Callomon, 1985); на севере, в южной части Арктики (50-70° СПШ) – бассейны Баренцевоморский, Лаптевский, Свердрупский, Юконский и Северной Аляски; на крайнем севере (70-90° СПШ) – Колымский и Восточно-Азиатский бассейны: на западе – бассейны Южной Аляски. Британской Колумбии. Орегон. Калифорнии, Западного Внутреннего моря (включая бассейн Монтана). Южные моря соединялись с бассейнами Арктики через Печорскую акваторию и коридор Викинг на востоке и через северную часть Западного Внутреннего моря на западе. Потенциально эти моря образовывали сообщающуюся систему, в которой кардиоцератиды могли относительно свободно мигрировать в любом направлении. Однако на протяжении бата и келловея конфигурация инвазионных путей постоянно изменялась (рис. 2.5.9, 2.5.10, 2.5.12, 2.5.14), при этом перемены затрагивали их количество, длину, положение и активность. Такие изменения не случайны и отражают частные преобразования палеогеографических обстановок – появление новых проливов между бассейнами, барьеров, способствующих изоляции и пр.

⁵ Здесь и далее палеоширота будет обозначаться как ПШ.

Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

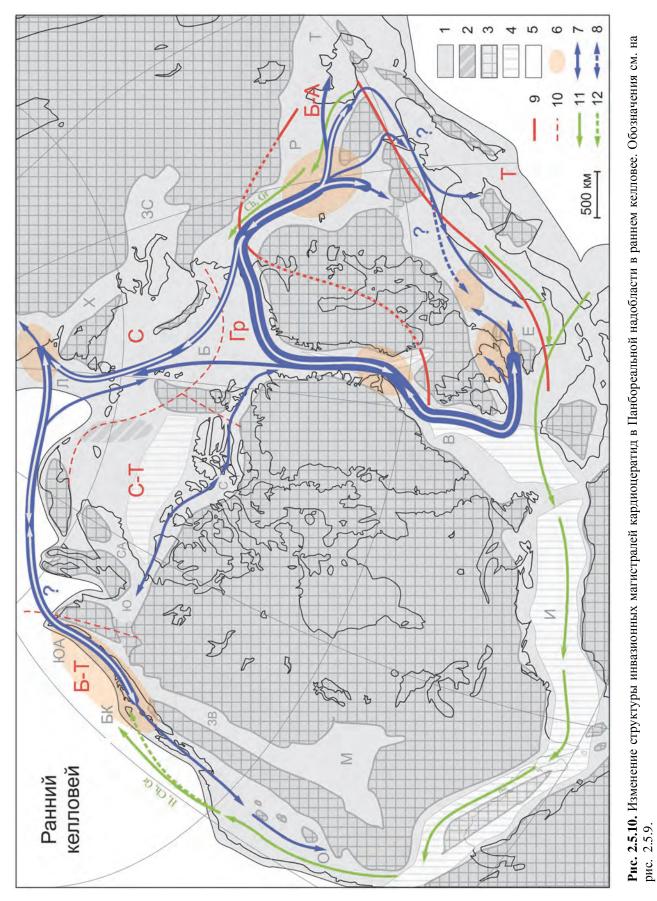


В батском веке структура инвазионных магистралей кардиоцератид была наиболее простой (рис. 2.5.9). Бореальные инвазии не проникали в Европейское море и западные бассейны американского сектора Лавразии, а инвазионная активность затрагивала преимущественно бассейны Арктики. Наиболее активной была Лаптевско-Гренландская меридиональная двусторонняя магистраль (протяженность около 4100 км), что подразумевает хорошую связь бассейнов вдоль этой оси. Столь же высокая активность этого пути инвазий существовала, вероятно, еще в байосе, но в келловее она почти исчезла. Вероятно, этому способствовали не только палеогеографические канализирующие триггеры (конфигурация бассейнов), но и внутренняя специфика сообществ кардиоцератид. В бате основными центрами их происхождения являлись Сибирский и Гренландский центры, а остальные (в первую очередь, Среднерусский) еще не появились или были слабо развиты, поэтому их инвазионная активность была ничтожной. Второстепенные инвазии кардиоцератид из Гренландского центра распространялись в основном по односторонним изогнутым магистралям — Гренландско-Среднерусской, на восток (3800 км) и Гренландско-Свердрупская, на запад (4500 км).

Связь между Юконским и Сибирским центрами видообразования осуществлялась по двусторонней изогнутой магистрали на запад (3700 км). В раннем бате, в фазу Ishmae, Лаптевско-Гренландская магистраль продолжалась на север к Восточно-Азиатскому морю через <u>Лаптевско-Колымскую</u> одностороннюю магистраль (2500 км) до палеошироты 85° СПШ (террейн Вилигия, по Shepard et al., 2013). Этот маршрут был освоен арктоцефалитинами еще в позднем байосе, в фазу Arcticus.

В раннем келловее (рис. 2.5.10) появляются и активно развиваются четыре новых центра видообразования — Среднерусский, Западно-Европейский (запад Европейского моря — территория Англии и северной части Франции), Средне-Европейский (Южная Германия) и Бореально-Тихоокеанский (Южная Аляска и Британская Колумбия). Это вызвало расширение ареала кардиоцератид и как следствие изменение конфигурации и протяженности инвазионных магистралей. Резко снизилась активность Гренландского центра, что обусловило перераспределение инвазионных путей. В инвазионной структуре выделяются две наиболее активные двусторонние магистрали, которые служили каркасом всей системы: Юго-Восточная (9500 км) и Северо-Западная (5550 км). Первая, самая активная, дуговидно изогнутая к северу, сформирована четырьмя центрами видообразова-

Рис. 2.5.9. Изменение структуры инвазионных магистралей кардиоцератид в Панбореальной надобласти в бате и келловее. Реконструкции положений инвазионных путей проведены на основе анализа инвазионной структуры (рис. 2.5.5-2.5.8), палеотектоническая конфигурация материков и террейнов по моделям Müller et а1., 2019, палеогеографическая основа по Сазонов и др., 1961; Крымгольц и др., 1968; Тазихин и др., 1975; Ziegler, 1988; Ронов и др., 1989; Golonka et al., 1996, 2003; Dercourt et al., 2000; Wilhem, 2014; Scotese, 2014; Nikishin et al., 2019 и др. **Обозначения легенды**: 1 – шельф, 2 – область вероятных поднятий, вероятной суши (хр. Ломоносова, по Nikishin et al., 2019), 3 – материковая суша, 4 – область растяжения и погружения, 5 – океан, 6 - области и центры видообразования, 7 - инвазионные магистрали неэндемичных кардиоцератид (толщина линии соответствует активности инвазии; стрелки направлены в сторону уменьшения инвазионного потенциала), 8 – магистрали инерционной инвазии кардиоцератид (по эндемикам), 9 – границы между палеобиогеографическими областями и надобластями, 10 - границы между палеобиогеографическими провинциями Арктической области, 11 - пути инвазий не эндемичных аммонитов тетического происхождения, 12 - пути инерционных инвазий аммонитов тетического происхождения (эндемиков), 13 - пути инвазий позднебайосских аммонитов тетического происхождения. Палеогеографические территориальные единицы: Б – Баренцевоморский бассейн, БК – бассейн Британской Колумбии, В – "коридор Викинг", Е – Европейское море, ЗС – Западно-Сибирский бассейн, И – "Испанский коридор", К – Колымский бассейн, Л – Лаптевский бассейн, М – бассейн Монтаны, О – Омолонский бассейн, С – бассейн Свердруп, СА – бассейн Северной Аляски, Р – Русское море, Т – Туранский бассейн, Ю – Юконский бассейн, ЮА – бассейн Южной Аляски. Палеобиохории: Б-А – Бореально-Атлантическая область, Б-Т – Бореально-Тихоокеанская провинция, Гр – Гренландская провинция, С - Сибирская провинция, С-Т - Северо-Тихоокеанская провинция, Т - Тетическая область. Обозначения таксонов: Ch – Choffatia, E – Erymnoceras, Gr – Grossouvria, H – Homoeoplanulites, Op – Oppeliidae, P – Peltoceras, R – Rursiceras.



ния (Среднерусский, Западно-Европейский, Средне-Европейский и Гренландский). Основными донорами мигрантов-кадоцератин являлись Среднерусский и Западно-Европейский центры, в меньшей степени — Гренландский (в начале раннего келловея). Средне-Европейский центр был акцептором мигрантов (предположительно из Среднерусского центра), и последние здесь дали начало сугубо эндемичной филолинии кадоцератин (*Cadoceras suevicum* Call. et Dietl, *C. quenstedtiforme* Mitta et al., и *C. wutachense* Mitta et al. по [Mitta et al., 2015]). Такая инвазия здесь рассматривается как *инерционная*.

На большей части периметра Юго-Восточной магистрали обмен мигрантами был двусторонним, и только на краевых частях направление инвазии проходило в одном направлении. Среднерусский сегмент магистрали в фазу Elatmae дал несколько направлений инвазий в северную часть перитетических бассейнов (Туранского, Крымского, Балканского, Северо-Кавказского). Не исключено, что между ними существовал обмен бореальными таксонами по самостоятельной магистрали от Северо-Кавказского бассейна до Швабско-Баварского. Об этом свидетельствуют находки Cadoceras suevicum на Северном Кавказе (Митта, 2011, табл. 4, фиг. 1), C. falsum в Крыму (Гуляев, Рогов, 2015, табл. 1, фиг. 10) и Северном Кавказе (Топчишвили и др., 2006, табл. 55, фиг. 1), С. aff. elatmae гор Стара Планина (Сапунов, Начев, 1959, табл. 9, фиг. 3,4,6), С. elatmae в Польше (табл. 31, фиг. 4, 5), Cadochamoussetia tschernyschewi в Северной Юре (Dietl, Gygi, 1998, taf. 5, fig. b,c) (рис. 2.5.11). Глубина проникновения кардиоцератид на юг в этом секторе является максимальной – для Балканского бассейна – 20° СПШ, в Европейском море – 18° СПШ. Возникновение обходного пути инвазий бореальной фауны в Европейское море через перитетические бассейны можно объяснить существованием в бате и раннем келловее сухопутного барьера между Русским и Европейским морями. Припятский пролив, соединяющий эти моря, мог появиться не раньше среднего келловея (Сазонова, Сазонов, 1967).

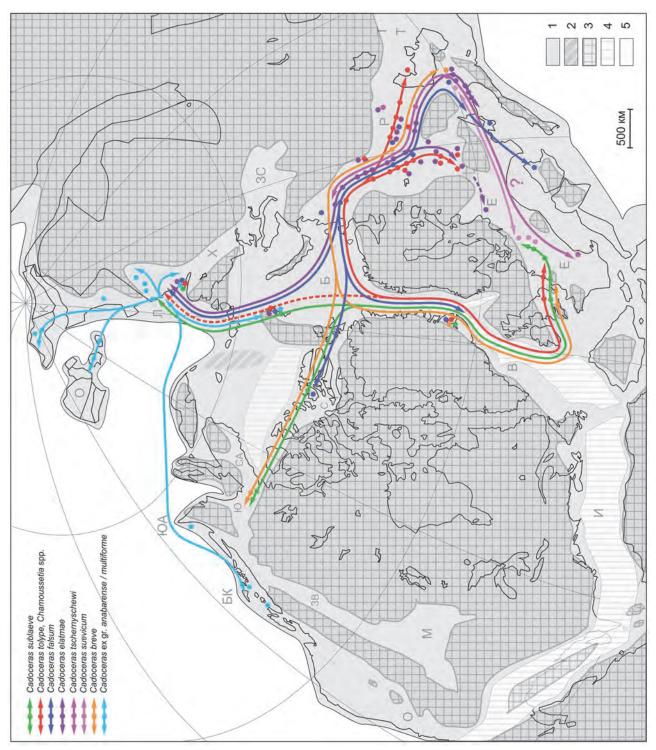
В Северо-Западной магистрали происходил активный двусторонний обмен кадоцератинами между Сибирским и Бореально-Тихоокеанским центрами уже с самого начала раннего келловея. Благодаря этому развитие в них некоторых таксонов (например, Cadoceras (Paracadoceras)) происходило одинаково и сформировало близкие комплексы кадоцератин, заметно отличные от бореально-атлантических. Такому обмену способствовали большая удаленность Лаптевского и Южно-Аляскинского бассейнов от Европейского (7000 и 9550 км) и Среднерусского (5000 и 8500 км) морей, что значительно превышало расстояние между ними (3300 км). Кратчайший путь инвазий из возможных протягивался вдоль северной кромки шельфа Арктического бассейна, образованного террейнами Чукотского полуострова, северной и центральной части Аляски (Руби и Фаруэлл, по модели Мюллера и соавторов). Альтернативный путь мог проходить южнее этих террейнов, но поскольку его протяженность (4600 км) превышала предыдущий на 40%, он представляется менее вероятным. Подтверждением этого может служить отсутствие среди раннекелловейских кадоцератин Северной Аляски и Юкона явных бореально-тихоокеанских видов. Этот регион был преимущественно акцептором мигрантов со стороны Гренландского центра по Гренландско-Свердрупской магистрали.

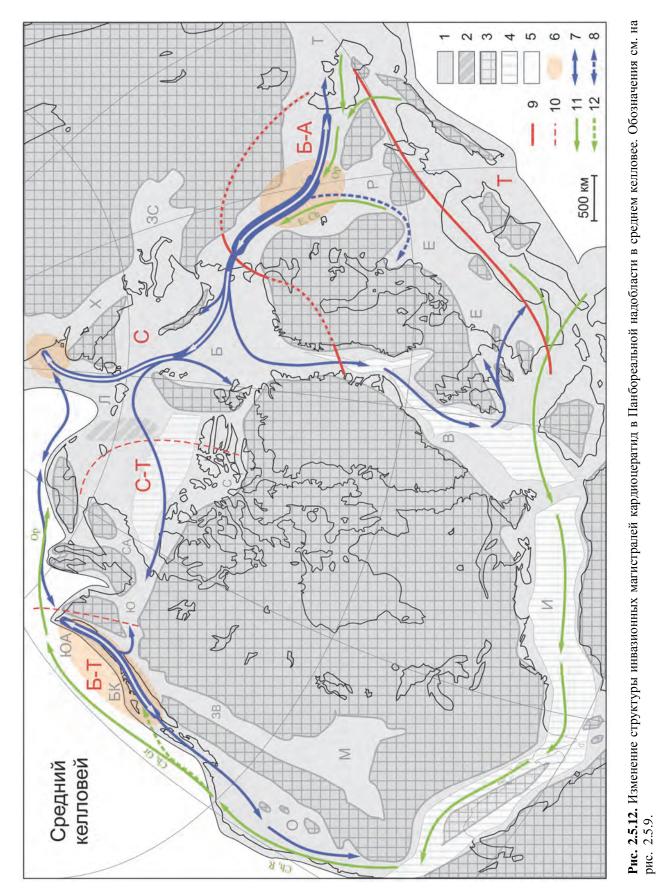
Основная часть Северо-Западной магистрали располагалась между Лаптевским бассейном и Британской Колумбией, где осуществлялась двусторонняя инвазия. Южнее Колумбийского бассейна инвазия продолжалась в одностороннем порядке и заканчивалась слепой ветвью в Орегонском бассейне. Соответственно с учетом этой ветви длина Северо-Западной магистрали должна была составлять около 7000 км, а крайняя южная точка проникновения кардиоцератид на западе Лавразии соответствовала 20° СПШ. Примерно на этой же палеошироте заканчивалось продвижение семейства на юг и в Юго-Восточной магистрали в Европейском море.

Северо-Западная и Юго-Восточная магистрали соединялись <u>Лаптевско-Францевско-Печорской</u> (ЛФП) магистралью (3500-3700 км), по которой осуществлялся двусторонний обмен мигрантами-кадоцератинами между высоко- и низкобореальными акваториями. Это способствовало обогащению видового состава сибирского комплекса кадоцератин среднерусскими видами, а среднерусского – сибирскими. Максимальной активности инвазия достигала в моменты эвстатических максимумов – в середине и конце фазы Elatmae (гемера *falsum* и *elatmae*), в начале фазы Koenigi и в фазе Enodatum. Фазы эвстатического подъема были наиболее благоприятны для случайного заноса в Среднерусский бассейн бореально-тихоокеанских видов. Этот вариант маловероятен, учитывая большую суммар-

Рис. 2.5.11. Пути инвазий не эндемичных вилов кардиоцератид преимущественно бореально-атлантического происхождения в раннем келловее. Условные обо-

значения см. на рис. 2.5.9.





ную протяженность обеих магистралей (Северо-Западной и $Л\Phi\Pi$), но полностью его исключить нельзя.

В фазу Elatmae распространение кадоцератин в Панбореальной надобласти, вероятно, было максимальным для раннего келловея (**рис. 2.5.11**). Паракадоцерасовая группа достигает на севере Колымского и Восточно-Азиатского морей палеошироты 85° СПШ по <u>Лаптевско-Колымской</u> магистрали (2500 км), а на юге – палеошироты Крыма и Предбалкан (21-26° СПШ).

В фазе Subpatruus (момент эвстатического минимума) инвазии в Панбореальной надобласти почти прекратились и кадоцератины формировали эндемичные филолинии в полуизолированных бассейнах. Только в самом начале этой фазы (гемера tschernyschewi) инвазии продолжались в южной части Бореально-Атлантической области и северного Перитетиса, в результате чего вид Cadochamoussetia tschernyschewi проник в Северо-Кавказский бассейн и дошел до Юрско-Швабского бассейна. Начиная с гемеры surensis инвазии в этом направлении прекратились вплоть до позднего келловея.

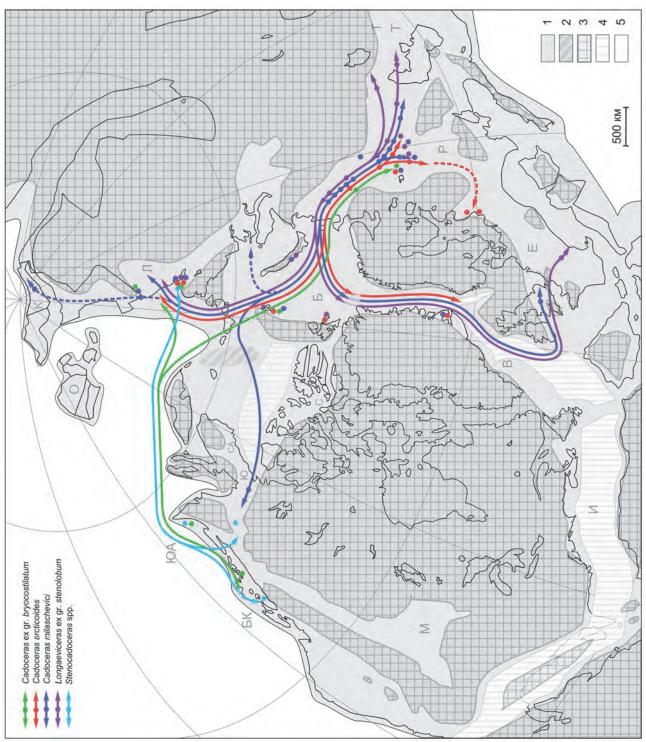
В среднем келловее структура инвазионных магистралей, сформированных в раннем келловее, в целом сохранилась, но их активность существенно уменьшилась (рис. 2.5.12). В наибольшей степени ослабевает Юго-Восточная магистраль, что связано с исчезновением большинства центров видообразования: из четырех, существовавших в раннем келловее, остается только один – Среднерусский. Вследствие этого инвазия по ней становится односторонней, с направлениями на запад, в сторону Гренландского и Британского бассейнов, и на юго-восток – к Туранскому бассейну. Среднерусский центр оказывается единственным источником инвазий кардиоцератид, которые на западе за пределы Англо-Нормандского бассейна не распространяются. В Туранском бассейне инвазии глубоко внутрь не проникали, доходя лишь до Мангышлакской акватории. В итоге, протяженность Юго-Восточной магистрали в целом уменьшается от 9500 до 8000 км. Наиболее активно среднерусские кардиоцератиды распространялись внутри Русского моря, в Среднерусском и Печорском бассейнах и в меньшей степени за его пределами. Основной путь их инвазий в высокобореальные районы проходил по Лаптевско-Францевско-Печорской магистрали. Движение по ней было двусторонним, поскольку Сибирский центр видообразования в среднем келловее сохранил свою активность и даже усилился. Обмен мигрантами привел к тому, что виды среднерусского происхождения активно проникали в Лаптевский и Францевский бассейны (в первую очередь, С. (Rondiceras) milaschevici), а сугубо арктические виды, включая бореально-тихоокеанские, могли изредка доходить до Среднерусского бассейна. Такие инвазии усиливались в моменты эвстатических максимумов – в начале фазы Jason (Milaschevici) и в середине фазы Coronatum (Stenolobum) и могли продвигаться далеко на север, вплоть до Аргунского залива Восточно-Азиатского моря (по Крымгольц и др., 1968), территории современного Западного Приохотья (89° СПШ, по модели [Müller et al., 2019]), где отмечаются находки *C. milaschevici* (Тучков, 1960).

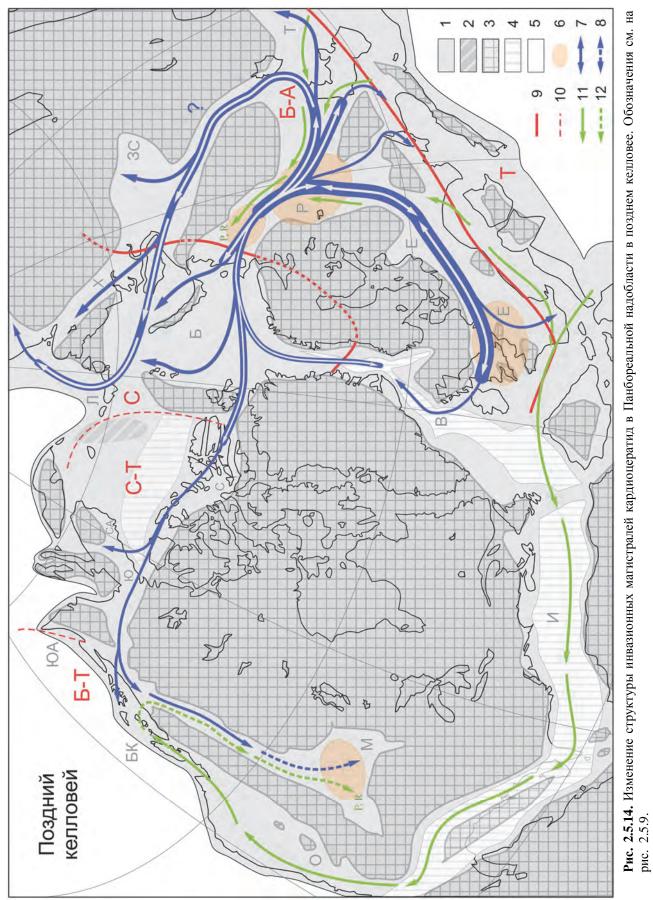
Менее активно распространялись среднерусские мигранты на запад, по <u>Францевско-Свердрупской</u> односторонней магистрали (вдоль $51-54^{\circ}$ СПШ), что привело к распространению *С.* (*Rondiceras*) *milaschevici* от Баренцевоморского бассейна до бассейна Юкона (**puc. 2.5.13**).

В Северо-Западной магистрали двусторонняя связь между Сибирским и Южно-Аляскинским бассейнами сохранилась, но существенно ослабела. Бореально-Тихоокеанский центр не потерял свою активность, а его мигранты продолжали продвижение на юг вплоть до Калифорнийского бассейна (16-17° СПШ), достигнув на юге максимального продвижения в Панбореальной надобласти. Часть бореально-тихоокеанских видов проникала на восток в Юконский бассейн. Это свидетельствует о существовании пролива, соединявшего его с бассейном Южной Аляски в среднем келловее. В раннем келловее такой пролив, вероятно, отсутствовал.

В позднем келловее происходит существенная перестройка инвазионных магистралей (рис. 2.5.14). Она связана с повторным появлением и сильным развитием Европейского центра видообразования, возникновением Печорского центра и угасанием Сибирского и Бореально-Тихоокеанского центров. При этом формируются новые акцепторы инвазий — Западно-Сибирское море и бассейн Монтана. В результате инвазионная активность в целом смещается на юго-восток, где образуются две мощные магистрали — Юго-Восточная и Западно-Сибирская. Первая полностью замыкается во-

Рис. 2.5.13. Пути инвазий не эндемичных видов кардиоцератид преимущественно бореально-атлантического происхождения в среднем келловее. Условные обозначения см. на рис. 2.5.9.





круг Балтийской суши и является двусторонней и наиболее активной на юге и юго-востоке (Европейское и Русское море), а на северо-западе — односторонней, в области Гренландской акватории, которая была акцептором мигрантов с юга, со стороны Европейского моря, и с севера, со стороны Баренцевоморского бассейна. Южный сегмент магистрали является главным и, видимо, единственным донором мигрантов в Панбореальной надобласти, в основном видов и родов подсемейства Quenstedtoceratinae. Его появлению способствовало развитие Припятского пролива, связавшего Польский бассейн и Русское море (Сазонова, Сазонов, 1967), что доказывается распространением морского верхнего келловея в Припятском прогибе (Garetskii et al., 2004). В среднем келловее эта связь была менее очевидной и до сих пор доказывается косвенным образом (палеофаунистически).

Юго-Восточная магистраль дала начало всем остальным магистралям, инвазионная активность которых была ниже. Самой активной из них была Западно-Сибирская магистраль, начинавшаяся в Среднерусском и Туранском бассейнах и проходившая транзитом Западно-Сибирское море в Лаптевский бассейн (возможно, через Хатангский пролив). Несмотря на то что в различных палеогеографических реконструкциях в средней юре связь по проливу между южной частью Русского моря и Западно-Сибирским бассейном отрицается, его существование в конце келловея весьма вероятно. В западно-сибирском комплексе кардиоцератил присутствует настолько много типично среднерусских видов, отсутствующих в верхнем келловее Печорской плиты, что приходится признать связь этих бассейнов именно на юге.

Инвазии по Западно-Сибирской магистрали в Лаптевский бассейн продолжались только в первой половине позднего келловея (фаза Nikitini). В это время в Лаптевский бассейн проникают *Longaeviceras*, после чего распространяются дальше на север на 900 км по Лаптевско-Колымской магистрали до моря Черского (подтверждается находками *L. nikitini* в бассейне р. Яны [Sey et al., 1993, pl. 76, fig. 1-3]). В фазу Lamberti миграционный поток в северосибирские акватории прекратился.

В северо-западном сегменте Юго-Восточной магистрали в позднем келловее сформировалось самостоятельное одностороннее ответвление на запад – магистраль Свальбард-Монтана (7300 км). В фазе Nikitini инвазия достигла бассейна Северной Аляски, что доказывается нахождением в верхнем келловее хребта Брукса Longaeviceras lahuseni и L. nikitini (Imlay, 1976, fig. 1-4, 7-22). В начале фазы Lamberti еще дальше на запад, в бассейн Британской Колумбии, проникают настоящие Lamberticeras и Quenstedtoceras среднерусского и печорского типов. Их потомки в конце фазы Lamberti продвигаются в Западное Внутреннее море, где формируют эндемичный вид L. collieri Reeside. Таким образом, инвазия кардиоцератид в эту систему акваторий была инерционной.

...

На протяжении бата и келловея в Панбореальной надобласти сформировалась пространственная структура расселения кардиоцератид, образованная совокупностью из 11 инвазионных магист-

Таблица 2.5.4. Инвазионные магистрали кардиоцератид Панбореальной надобласти в бате и келловее и их особенности. А – протяженность, в км (на основе моделирования в GPlates по Müller et al., 2019), Б – количество направлений инвазий (1 – односторонняя, 2 – двусторонняя), В – количество центров видообразования, Г – количество мигрирующих видов.

Инвазионные магистрали		Ба	Г			Ранн елло				реді елло				Іозді елло		
1	Α	Б	В	Γ	A	Б	В	Γ	A	Б	В	Γ	A	Б	В	Γ
Лаптевско-Гренландская	4100	2	2	8	6600	2	3	9								
Гренландско-Среднерусская	3800	1	2	5												
Юго-Восточная					8600	2	4	9	8000	1	1	8	9200	2	3	20
Северо-Западная					7000	2	2	5	7500	2	2	4				
Лаптевско-Францевско-Печорская					3600	2	1	4	3600	2	1	5				
Гренландско-Свердрупская	4500	1	1	4	4500	2	1	2								
Лаптевско-Свердрупская	3700	2	2	6												
Францевско-Свердрупская									2200	1	0	1				
Лаптевско-Колымская	2500	1	1	3	2500	1	1	1					900	1	0	1
Западно-Сибирская													6200	1	1	11
Свальбард-Монтана													7300	1	1	4

Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

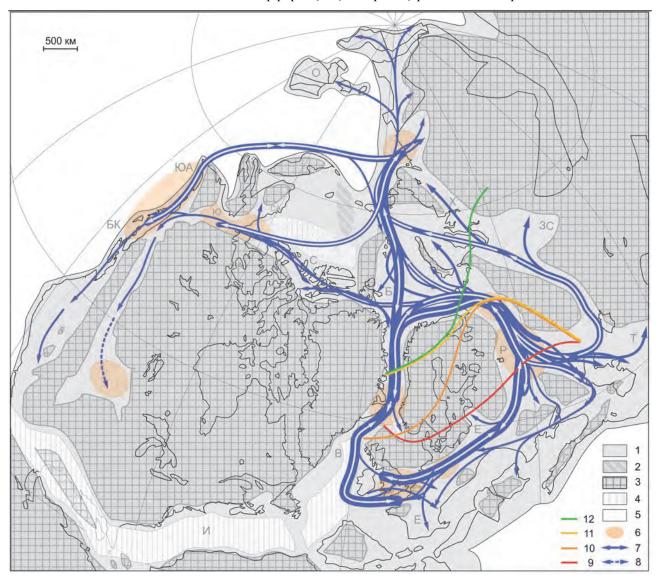


Рис. 2.5.15. Совокупная структура инвазионных магистралей кардиоцератид бата и келловея в Панбореальной надобласти. Реконструкция получена путем сложения карт инвазионных магистралей бата, раннего, среднего и позднего келловея. **Обозначения легенды**: 1 — шельф, 2 — область вероятных поднятий, вероятной суши (хр. Ломоносова, по Nikishin et al., 2019), 3 — материковая суша, 4 — область растяжения и погружения, 5 — океан, 6 — области и центры видообразования, 7 — инвазионные магистрали неэндемичных кардиоцератид (толщина линии соответствует активности инвазии; стрелки направлены в сторону уменьшения инвазионного потенциала), 8 — магистрали инерционной инвазии кардиоцератид (по эндемикам), 9-12 — северная граница Бореально-Атлантической области (9 — в бате, 10 — в раннем келловее, 11 — в среднем келловее, 12 — в позднем келловее). Условные обозначения палеогеографических территориальных единиц см. на рис. 2.5.9.

ралей, длиной от 900 до 7300 км, суммарная протяженность которых составляла около 55 000 км (таб. 2.5.4; рис. 2.5.15). Из них действующих в каждом хроне было не более пяти магистралей, а их суммарная протяженность не превышала 33 000 км (в среднем 24 000 км). Инвазионные магистрали перераспределяли таксономическое разнообразие кардиоцератид во всей системе акваторий, распространяя мигрантов со стороны 9 центров видообразования, располагавшихся в основном на периферии Панбореальной надобласти. Во внутренних ее частях размещались транзитные области, где пути инвазий интенсивно перекрещивались. В таких районах таксономический состав не характеризуется выраженной спецификой и в той или иной степени близок большинству соседних регионов. В первую очередь, к транзитным областям относится Баренцевоморский бассейн (ЗФИ, Новая Земля,

Шпицберген) и в меньшей степени Свердрупский бассейн (Арктическая Канада, включая Юкон), Лаптевский и Печорский бассейны.

Расселение кардиоцератид контролировалось несколькими причинами, в первую очередь конфигурацией морских бассейнов, климатом и имманентно присущей таксонам инвазионной активностью. Палеогеографическая обстановка в бате и келловее менялась несущественно, поэтому не могла радикально повлиять на изменение инвазионных путей. Появление некоторых новых магистралей и закрытие старых было связано с локальным открытием проливов, например гипотетического турано-сибирского коридора, соединившего в позднем келловее Западно-Сибирское и Русское моря. Сухопутный барьер мог существовать в раннем келловее между бассейнами Юкона и Британской Колумбии, что способствовало изоляции их фаун.

Приуроченность кардиоцератид к определенным палеоширотам характеризует их климатические предпочтения. Несмотря на то что эта группа имеет бореальное происхождение, ее трудно рассматривать как преимущественно арктическую. Меньшая часть разнообразия видов этого семейства отмечается для полярных палеоширот, в то время как максимальная численность видов характерна для тропических и субтропических палеоширот (таб. 2.5.5).

Например, Северо-Западная Европа в конце средней юры располагалась на широте современного Персидского залива, а центр Европейской России — на широте Туниса, при этом они отличались максимальными значениями численности видов этого бореального по происхождению семейства. Сомнительные находки кардиоцератид (не подтвержденные изображениями) отмечаются Тьерри (Thierry, 1976) даже на Пиренейском полуострове и Северной Африке (т.е. до 8° СПШ). Из регионов, расположенных в средней юре за полярным кругом, высоким разнообразием кардиоцератид характеризуется только Северная Сибирь, но и оно не достигает такого значения численности, как в южнее расположенных регионах. В целом средняя (по моде) максимальная численность видов кар-

Таблица 2.5.5. Палеошироты регионов Панбореальной надобласти в бате и келловее (на основе моделирования в GPlates по Müller et al., 2019) и суммарное разнообразие кардиоцератид.

Регионы	Диапазон палеоширот, СПШ	Количество видов в бате и келловее
Калифорния	17-26	1
С-3 Европа	17-25	47
Монтана	18-24	1
Стара-Планина	20-21	1
Крым	26	3
С. Кавказ	27-30	11
Восточная Гренландия	33	33
Туранская плита	31-35	10
Русская плита	35-45	94
Британская Колумбия	36-47	11
Печорская плита	47-49	32
Шпицберген	48	14
Северная Аляска, Юкон, Арктическая Канада	48-58	17
Новая Земля	51-56	10
Земля Франца-Иосифа	53-56	23
Южная Аляска	55	24
Западная Сибирь	55-59	11
Северная Сибирь (Таймыр - низовья Лены)	67-70	50
Бассейн р. Яна (Янское нагорье)	75	2
Бассейн р. Вилига (Колымское нагорье)	85	2
Западное Приохотье	89	1

диоцератид приурочена к 37-й параллели, что соответствует широте современного субтропического климатического пояса. Широтный пояс высокого видового разнообразия кардиоцератид располагался в диапазоне 33-44° СПШ, в котором кроме Русской плиты находились Восточная Гренландия, Туранская плита и Британская Колумбия. Эти значения палеоширот характеризуют климатическую зону, в которой существование кардиоцератид было оптимальным. Если это так, то достаточно высокое видовое разнообразие в Лаптевском бассейне (Северная Сибирь) представляется несколько завышенным. Если исключить из рассмотрения ряд субъективных факторов (ошибки в определениях, субъективное завышение количества видов и пр.), то объяснить высокое разнообразие кардиоцератид в Северной Сибири можно влиянием на Лаптевский бассейн в средней юре теплого течения из Палеопацифики с северо-восточным направлением (предполагавшееся еще в [Сакс и др., 1964]), аналогичного по природе современному Северо-Тихоокеанскому течению.

Учитывая эти закономерности, не приходится удивляться глубине проникновения кардиоцератид на юг, до 17° СПШ, и одновременно распространению встречных тетических инвазий в высокобореальные регионы. Аммониты тетического происхождения регулярно проникали в Арктику в бате и келловее с запада, со стороны северо-американского побережья Палеопацифики, и с востока в Русское море. По западному пути тетические инвазии распространялись в умеренные и приполярные широты неоднократно: в позднем байосе и раннем бате до Северной Сибири (род *Oxycerites*); в конце раннего келловея до Британской Колумбии (*Choffatia, Grossouvria* и *Homoeoplanulites* субсредиземноморского и тетического типов); в среднем келловее до Британской Колумбии (*Choffatia, Grossouvria*) и территории Корякского нагорья (*Lunuloceras* и *Zieteniceras* средиземноморско-кавказского типа, Сей, Калачева, 1983; Sei et al., 1993, pl. 76, fig. 4, 7, 8); в позднем келловее до Британской Колумбии и Монтаны (род *Peltoceras*). Максимальное проникновение тетических амонитов на север соответствовало 60-67° СПШ в районе Лаптевского бассейна (род *Oxycerites*), вероятно, находившегося под влиянием теплого течения. Последнее способствовало не только тетическим инвазиям в бате, но и продвижению на приполярный северо-восток бореально-тихоокеанских кардиоцератид из бассейна Южной Аляски.

Источником тетических инвазий на западе, по всей видимости, был Испанский коридор (назван в [Smith, 1983]), который, по палеобиогеографическим данным, мог быть открыт уже начиная с ранней юры (Damborenea, 2000). Его ширина в средней юре, по новейшим реконструкциям (Sheppard et al., 2013; Müller et al., 2019), была достаточной для относительно свободного соединения западной части Тетиса и Европейского моря с восточной частью Палеопацифики. Другой, противоположный путь вдоль юго-восточного побережья Лавразии (предполагаемый (Сей, Калачева, 1983)) для инвазий аммонитов сугубо субсредиземноморского происхождения представляется менее вероятным. Он приблизительно на 7000 км длиннее, чем проход по Испанскому коридору. Согласно Вестерманну, Испанский коридор периодически закрывался, но в средней юре он был открыт в позднем байосе, в начале позднего бата и в келловее, причем в конце раннего келловея его ширина была максимальной (Westermann, 1993, р. 194), что согласуется с вышеприведенными данными о моментах инвазий тетических групп аммонитов.

В Русском море тетические инвазии не проникали севернее Печорского бассейна, т.е. 48 параллели. Вероятно, этому препятствовал холодный сток из Баренцевоморского бассейна, существование которого подтверждается резким повышением индекса бореальности по аммонитам в северной части Среднерусского бассейна (Киселев, 2004).

Одной из основных причин, контролировавших распространение кардиоцератид, являлось изменение их *инвазионной активности* — особенности, имманентно связанной с развитием центров видообразования. Инвазионная активность магистрали может быть выражена ее длиной — криволинейным расстоянием, на которое способны расселяться мигрирующие виды от своего центра происхождения, и количеством видов, которые использовали ее для распространения. Теоретически оба параметра должны прямо зависеть друг от друга: чем больше видов используют данный миграционный путь, тем вероятнее его удлинение и соответственно инвазионный эффект. Это предположение подтверждается хорошей корреляцией двух параметров (r=0,7).

Как показано выше, инвазионная активность изначально определяется наличием в данной географической единице достаточно мощного центра видообразования, способного производить необ-

ходимое количество новых видов. Если таких центров несколько в пределах одной инвазионной магистрали и между ними происходит двусторонний обмен, то ее инвазионная активность увеличивается в несколько раз. Примером может служить Юго-Восточная кольцевая магистраль, которая к раннем келловее контролировалась четырьмя, а в позднем келловее – тремя центрами видообразования. В результате почти циклического обмена видами по этой магистрали все входящие в нее центры являлись единым кластером видообразования. Этот кластер с помощью веток с односторонней инвазией в раннем келловее распространил мигрантов до Лаптевского бассейна, а в позднем келловее его влияние охватило всю Панбореальную надобласть. Такого успеха не достигли другие центры происхождения таксонов и связанные с ними магистрали.

Особенно мощный эффект при кольцевой связке центров видообразования дает полное замыкание инвазионной магистрали. Он проявился в позднем келловее в Юго-Восточной магистрали, чему, вероятно, в немалой степени способствовало развитие Припятского пролива. В северной ее части (Печорский и Среднерусский центры) в начале позднего келловея развилась группа Longaeviceras nikitini, ареал которой расширялся на запад и юго-запад в сторону Гренландского и Западно-Европейского центров. Вероятно, именно здесь, в Северо-Западной Европе, от Longaeviceras произошел род Lamberticeras (что доказывается переходными видами, присутствующими только в этом регионе), который практически мгновенно по тому же кольцу распространился на восток в Среднерусский бассейн. Не исключено, что такой процесс происходил многократно (в нескольких гемерах) в отдельных сегментах магистрали. В результате это усилило видообразовательную мощь всех центров по триггерному эффекту и привело к инвазионному распространению Longaeviceras на 7100 км вплоть до 85° СПШ, а Lamberticeras на 9500 км до Западного Внутреннего моря американского сегмента Лавразии. В раннем келловее Юго-Восточная магистраль была разомкнута в средней части Европейского моря (польско-германский сектор), поэтому двусторонний инвазионный обмен на юге между Среднерусским и Западно-Европейским центрами отсутствовал (он был односторонним, со стороны перитетической ветки инвазий кардиоцератид). По этой причине данная магистраль, несмотря на объединение четырех центров видообразования, в раннем келловее была слабее, чем в позднем. Еще более разомкнута она была в среднем келловее, что в еще большей степени снизило ее инвазионную активность, несмотря на то что на начало среднего келловея приходится эвстатический максимум (Наq, 2017), благоприятный для усиления миграционных процессов.

Инвазии и границы палеобиохорем. Основной биогеографический эффект инвазий — изменение таксономического сходства биот соседствующих географических единиц. Кардинальное увеличение сходства может привести к изменению границ и размеров палеобиохорем, а иногда к слиянию и исчезновению некоторых из них. Поскольку инвазии неразрывно связаны с развитием новых центров происхождения таксонов, биогеографическая структура пространства отражает их эволюцию.

Наиболее заметные палеобиогеографические изменения в Панбореальной надобласти на протяжении бата и келловея были связаны с изменением размеров и границ Бореально-Атлантической и Арктической областей, Гренландской и Северо-Сибирской провинций. Такого рода изменения были характерны не только для средней юры, но и для поздней (Захаров и др., 2003). Северная граница Бореально-Атлантической области на протяжении бата и келловея смещалась к северу внутри Русского моря и коридора Викинг. В бате она располагалась в южной части Среднерусского бассейна, южнее ареала Arcticoceras (в раннем бате) и Cadoceras (в позднем бате), что соответствует современному Сызранско-Саратовскому Поволжью, на 36-38° СПШ. При этом Среднерусский и Печорский бассейны не имели выраженной биогеографической специфики и относились к Гренландской провинции Арктической области. В раннем келловее после появления целого комплекса среднерусских кадоцератин и видов других семейств южная граница Гренландской провинции смещается к северу, благодаря чему Бореально-Атлантическая область расширяется вплоть до северной границы Печорского бассейна (47-49° СПШ). Эта ситуация сохраняется и в среднем келловее, при этом в структуре Арктической области происходят изменения: Гренландская провинция исчезает, а Баренцевоморский бассейн целиком входит в состав Северо-Сибирской провинции, между последней и Восточно-Европейской провинцией появляется общая граница. В позднем келловее расширение Бореально-Атлантической области продолжается на северо-восток, что связано с включением в ее состав Западно-Сибирского бассейна. Соответственно северная граница Бореально-Атлантической области в конце келловея на востоке приближается к полярным широтам (58-61° СПШ). Не исключено, что Западно-Сибирский бассейн мог относиться к БАО также в раннем и среднем келловее, о чем свидетельствуют находки космоцератид (Alifirov et al., 2016, fig. 2 (1-3)).

В коридоре Викинг северная граница Бореально-Атлантической области поднимается к северу только в среднем келловее, после того как Восточно-Гренландский бассейн вошел в состав Западно-Европейской провинции. Это произошло вследствие исчезновения Гренландского центра видообразования и соответственно Гренландской провинции.

Отнесение Восточной Гренландии к Западно-Европейской провинции в среднем и позднем келловее является действием достаточно формальным. В среднем келловее большинство кардиоцератид в Восточной Гренландии и практически все крайне немногочисленные кардиоцератиды Западной Европы являлись среднерусскими мигрантами. Единичные их находки известны только в Англии – *Cadoceras milaschevici* (Page, 1988, pl. 19, fig. 8), *C. arcticoides* (Page, 1994, taf. 17, fig. 3) и Франции – *Longaeviceras stenolobum* (Bourquin, Contini, 1969, fig. 1-5). Они проникали в коридор Викинг с севера, из Баренцевоморского бассейна, и редко распространялись восточнее Англо-Нормандского бассейна (рис. 2.5.11).

Заключение по разделу

Рассмотренная картина инвазий в Панбореальной надобласти имеет определенное значение для решения корреляционно-стратиграфических задач. Это связано с тем, что инвазионные таксоны наиболее пригодны для межрегиональных корреляций. Отметим следующее:

- 1. На протяжении бата-келловея наиболее стабильными центрами видообразования и источни-ками инвазий являлись Гренландский, Среднерусский и Северо-Сибирский центры. Вследствие этого они имеют особое значение для разработки панбореальных корреляционных схем. Для отдельных стратиграфических интервалов большое значение имеют Западно-Европейский центр (нижний и верхний келловей), Печорский центр (верхний келловей), Бореально-Тихоокеанский центр (нижний и средний келловей).
- 2. Размеры ареалов аммонитов напрямую зависели от инвазионного потенциала относящихся к ним центров видообразования. Поэтому географические единицы, обладающие достаточно высоким инвазионным потенциалом, являются источником видов-мигрантов, по которым можно осуществлять прямую корреляцию. В первую очередь это регионы, являвшиеся центрами видообразования.
- 3. Слабые инвазионные взаимодействия между различными палеобиохоремами привели к появлению параллелизмов в развитии кардиоцератид, в результате которых в палеобиохоремах, в той или иной степени изолированных друг от друга, порождались собственные филолинии. В них относительно независимо возникает близкая последовательность смены морфотипов и викарирующих таксонов, благодаря чему в двух и более биохоремах они образуют общие грады. Нарушение инвазионных взаимодействий между северо-западным и юго-восточным кластерами Панбореальной надобласти возникло в начале раннего келловея, но уже в конце первой трети раннего келловея связь между ними снизилась настолько, что кадоцератины начали развиваться независимо. Это привело к параллельному развитию кардиоцератид (кадоцератин) и к появлению град, состоящих из нескольких независимо возникших таксонов с близким морфотипом: в раннем келловее грады В (С. (Protostenocadoceras)), а в среднем келловее грады С (Longaeviceras и Stenocadoceras) (рис. 1.6.7). Иногда связь между северо-западным и юго-восточным кластерами в отдельных местах восстанавливались. Примером может служить усиление связи между Северо-Сибирским и Среднерусским центрами в среднем келловее.
- 4. Слабая инвазионная связь между северо-западным и юго-восточным кластерами Панбореальной надобласти в келловее привела к минимальному сходству характеризующих их аммонитовых таксоценозов. Это необходимо учитывать при корреляции аммонитовых шкал соответствующих им регионов, в первую очередь возможность непрямой корреляции по филогенетическим аналогам.
- 5. Инвазионная структура для каждого стратиграфического интервала должна учитываться при разработке схем межрегиональной корреляции и создании Бореального стандарта (см. ниже).

Приложение к главе 2.5.

Таблица 1. Географическое распространение видов кардиоцератид в бате в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

Nº	Виды кардиоцератид	С. Кавказ, Туранская плита	Бореально-Атлантическая обл.	Русская плита	Печорская плита	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально -Тихоокеанская пров.
1.	Arctocephalites freboldi										?					
2.	Arctocephalites greenlandicus															
3.	Arctocephalites crassus															
4.	Arctocephalites frami															
5.	Arctocephalites belli										cf	cf				
6.	Arctocephalites amundseni										cf	cf				
7.	Arctocephalites kigilakhensis								cf							
8.	Arcticoceras ishmae															
9.	Arcticoceras cranocephaloide															
10.	Arcticoceras crassiplicatum [MS]															
11.	Cadoceras (Catacadoceras) variabile								cf							
12.	Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni															
13.	Cadoceras (Catacadoceras) nageli															
14.	Cadoceras (Catacadoceras) in?mum															
15.	Cadoceras (Catacadoceras) sakharovi															
16.	Cadoceras calyx calyx															
17.	Cadoceras calyx involutum															
18.	Cadoceras lenaense															
19.	Cadoceras bodylevskyi															
20.	Ps. (Costacadoceras) michaelis															
21.	Ps. (Costacadoceras) bluethgeni															
22.	Ps.(Costacadoceras) pisciculus	?														

Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

№	Виды кардиоцератид Cadoceras (Paracadoceras) comma	С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Бореально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально -Тихоокеанская пров.
2.	Cadoceras (Paracadoceras) glabrum																
3.	Cadoceras (Paracadoceras) glabrum part.																
4.	Cadoceras (Paracadoceras) mof?ti																
5.	Cadoceras (Paracadoceras) multiforme																
6.	Cadoceras (Paracadoceras) chisikense																
7.	Cadoceras (Paracadoceras) anabarense																
8.	Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi																
9. 10.	Cadoceras (Paracadoceras) harvei Cadoceras (Paracadoceras) breve												-				
11.	Cadoceras (Paracadoceras) breve Cadoceras (Paracadoceras) frearsi																
12.	Cadoceras (Paracadoceras) primaevum																
13.	Cadoceras (Paracadoceras) pishmae																
14.	Cadoceras (Paracadoceras) elatmae											cf	cf				
15.	Cadoceras (Paracadoceras) suevicum																
16.	Cadoceras (Paracadoceras) recidivum																
17.	Cadoceras (Paracadoceras) rubrum																
18.	Cadoceras (Catacadoceras) nordenskjoeldi				cf												
19.	Cadoceras (Catacadoceras) imlayi																
20.	Cadoceras apertum Cadoceras falsum						cf										
22.	Cadoceras simulans						CI										
23.	Cadoceras laetum																
24.	Cadoceras? confusum																
25.	Cadoceras quenstedtiforme																
26.	Cadoceras wutachense																
27.	Cadoceras (Cadoceras) bathomphalum																
28.	Cadoceras (Cadoceras) bellabimba																
29.	Cadoceras (Cadoceras) kniazevi Cadoceras (Cadoceras) sp. nov. aff. tolype																
30.	Cadoceras (Cadoceras) sp. nov. an. totype Cadoceras (Cadoceras) emelianzevi																
32.	Cadoceras (Cadoceras) sokolovi						cf		cf								
33.	Cadoceras (Cadoceras) tolype						cf		cf								
34.	Cadoceras (Cadoceras) coriniense [MS]																
35.	Cadoceras (Cadoceras) geerzense																
36.	Cadoceras (Cadoceras) sublaeve						cf		cf								
37.	Cadoceras (Cadoceras) durum											gr	gr				
38.	Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini																
39.	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici Cadoceras (Protostenocadoceras) doroschini															_	
40.	C. (Protostenocadoceras) wosnessenskii sensu Imlay																
42.	Cadochamoussetia tschernychewi																
43.	Cadochamoussetia stupachenkoi																
44.	Cadochamoussetia surensis																
45.	Cadochamoussetia subpatruus																
46.	Chamoussetia saratovensis																
47.	Chamoussetia chamousseti																
48.	Chamoussetia hyperbolicum		of														
49. 50.	Chamoussetia buckmani Chamoussetia crobyloides		cf										\vdash				\vdash
51.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) insolitum									cf							
52.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) insolitum Pseudocadoceras (Costacadoceras) postpisciculus																\vdash
53.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) mundum																
54.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) whithami																
55.	Pseudocadoceras (Costacadoceras) bellator																
56.	Pseudocadoceras agitabile																
57.	Pseudocadoceras boreale															<u> </u>	ш
58.	Pseudocadoceras tsitovitchae						_									_	\vdash
59.	Pseudocadoceras planus																\vdash
60.	Pseudocadoceras furcacostatus Pseudocadoceras sasonovi						<u> </u>		H	\vdash					\vdash		\vdash
62.	?Pseudocadoceras sasonovi																\vdash
63.	Pseudocadoceras grewingki									cf							
64.	Pseudocadoceras catostoma																

Приложение к главе 2.5. Таблица 2. Географическое распространение видов кардиоцератид в раннем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

Приложение к главе 2.5. Таблица 3. Географическое распространение видов кардиоцератид в среднем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

No	Виды кардиоцератид	С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Бореально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально -Тихоокеанская пров.
1.	Cadoceras (Paracadoceras) postelatmae																
2.	Cadoceras (Paracadoceras) comma part.				cf	cf											
3.	Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticum																
4.	Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii																
5.	Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides																
6.	? Cadoceras (Protolongaeviceras) pomeroyense							cf	cf								
7.	Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme																
8.	Cadoceras (Cadoceras) proniense																
9.	Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum																<u> </u>
10.	Cadoceras (Cadoceras) declinatum																
11.	Cadoceras (Rondiceras) milaschevici																
12.	Cadoceras (Protostenocadoceras) tenuicostatum																
13. 14.	Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii Cadoceras (Protostenocadoceras) kialagvikense											cf	cf				
15.	Cadoceras (Frotostenocadoceras) ktatagyikense Cadoceras taimyrense											CI	CI				
16.	Cadoceras tamyrense Cadoceras nikolajevi																\vdash
17.	Cadoceras schumarovi																
18.	Cadoceras bjegitschevi																
19.	?Dolganites sibiricus																
20.	Longaeviceras praestenolobum																
21.	Longaeviceras stenolobum																
22.	Longaeviceras alpha																
23.	Stenocadoceras stenoloboide																
24.	Stenocadoceras multicostatum							cf	cf								
25.	Stenocadoceras striatum																
26.	Stenocadoceras iniskinense																
27.	Soaniceras angustatum																
28.	Pseudocadoceras parvulum																Ш
29.	Pseudocadoceras laminatum						cf		cf								
30.	Pseudocadoceras cuneatum																
31.	Pseudocadoceras suraense																
32.	Pseudocadoceras nanseni																
33.	Pseudocadoceras crassicostatum																
34.	Pseudocadoceras chinitnense																
35.	Pseudocadoceras petelini																
36.	Percacosticeras callomoni																
37.	Pseudocadoceras diffusum												\vdash	\vdash			Ш
38.	Pseudolongaeviceras tribulatum																
39.	Pseudolongaeviceras macellum													\vdash			$\vdash\vdash$
40.	Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.)																1

Приложение к главе 2.5. Таблица 4. Географическое распространение видов кардиоцератид в позднем келловее в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти.

Nº	Виды кардиоцератид	С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Печорская плита	Русская плита	Западная Сибирь	Бореально-Атлантическая обл.	Восточная Гренландия	Шпицберген	Гренландская провинция	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Южная Аляска	Бр. Колумбия, Скалистые горы	Бореально -Тихоокеанская пр.
1.	Cadoceras (Protolongaeviceras) fournieri																	
2.	Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum																	
3.	Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium																	
4.	Dolganites adzvensis																	
5.	Longaeviceras bodylevskii																	
6.	Longaeviceras lahuseni																	
7. 8.	Longaeviceras nikitini					cf												\vdash
9.	Longaeviceras placenta Longaeviceras longaevum					CI												
10.	o e																	
11.	Longaeviceras principale Longaeviceras cumpressum																	
12.	Funiferites allae																	
13.	Funiferites patruus																	
14.	Funiferites funiferus																	
15.	Eboraciceras dissimile																	
16.	Eboraciceras williamsoni																	
17.	Eboraciceras longilobatum																	
18.	Eboraciceras rybinskianum																	
19.	Eboraciceras grande																	
20.	Eboraciceras pingue																	
21.	Eboraciceras mologae																	
22.	Lamberticeras messiaeni																	
23.	Lamberticeras henrici																	
24.	Lamberticeras praelamberti					cf												
25.	Lamberticeras gregarium																	
26.	Lamberticeras lamberti																	
27.	Lamberticeras pseudolamberti																	
28.	Lamberticeras lambertiforme																	
29.	Lamberticeras collieri																	
30.	Pavloviceras pavlowi																	
31.	Pavloviceras omphaloides																	
32.	Platylongoceras holtedahli																	Щ
33.	Platylongoceras pechoricum										_							Щ
34.	Pseudolongaeviceras raricostatum																	Ш
35.	Percacosticeras polonicum																	Ш
36.	Percacosticeras staf?nense																	Ш
37.	Percacosticeras novosemelicum																	$\vdash\vdash$
38.	Quenstedtoceras ?exicostatum					cf								\vdash				\vdash
39. 40.	Quenstedtoceras intermissum Quenstedticeras gregariaeformis					CI								\vdash				$\vdash\vdash$
40.																		$\vdash\vdash$
	Quenstedtoceras luppovi																	$\vdash\vdash$
42.	Quenstedtoceras paucicostatum Quenstedtoceras macer													\vdash				\vdash
44.	Quenstedtoceras macer Quenstedtoceras leachi													\vdash				$\vdash\vdash$
45.	Quenstedtoceras teacm Quenstedtoceras adzvavomense					cf											cf	cf

Приложение к главе 2.5. Таблица 5. Структура разнообразия кардиоцератид в палеобиохоремах Панбореальной надобласти в бате и келловее.

٠	

		Западно-Европейская провинция	Восточно-Европейская провинция	Западно-Сибирская провинция	Бореально-Атлантическая обл.	Гренландская провинция	Северо-Сибирская провинция	Северо-Тихоокеанская пров.	Бореально -Тихоокеанская пров.	Арктическая область
	всего видов		2		2	15	13	9		22
	всего видов, %		9,1		9,09	68,2	59,1	40,9		100
BAT	эндемиков		1		1	4	2	1		20
	α-эндемизм, %		11,1		50	26,7	15,4	11,1		91
	β-эндемизм, %		14,3		4,7	57,1	28,6	14,3		95,3
й	всего видов	17	37		44	13	16	2	10	36
Н. КЕЛЛОВЕЙ	всего видов, %	27	58		69	20	25	3,1	16	56
ПП	эндемиков	4	21		28	1	7	1	6	25
. KE	α-эндемизм, %	24	57		64	7,7	44	50	60	69
Н	β-эндемизм, %	12	51		53	2,4	17	2,4	15	47
Й	всего видов	2	18		18	7	17	3	11	26
)BE	всего видов, %	5	45		45	18	43	7,5	28	65
КЕЛЛОВЕЙ	эндемиков		8		11		9	1	7	16
KE	α-эндемизм, %		44		61		53	33	64	62
C.	β-эндемизм, %		32		41		36	4	28	59
Й	всего видов	27	38	11	43	7	6		2	12
)BE	всего видов, %	60	84	24	96	16	13		4,4	26,7
ПЛС	эндемиков	5	11		33		1		1	2
В. КЕЛЛОВЕЙ	α-эндемизм, %	19	29		77		17		50	16,7
B.	β-эндемизм, %	29	65		94		5,9		5,9	5,71
	всего видов	46	95	11	107	42	52	14	22	96
БАТ- КЕЛЛОВЕЙ	всего видов, %	27	56	6,5	63	25	31	8,2	13	56
5AT [ЛО]	эндемиков	14	41		73	5	19	3	14	63
EJI	α-эндемизм, %	30	43		68	12	37	21	64	66
I	β-эндемизм, %	15	43		54	5,2	20	3,1	15	46

Приложение к главе 2.5. Таблица 6. Структура разнообразия кардиоцератид в регионах Панбореальной надобласти в бате и келловее.

		С-3 Европа	С. Кавказ, Туранская плита	Русская плита	Печорская плита	Западная Сибирь	Восточная Гренландия	Шпицберген	Земля Франца-Иосифа	Новая Земля	Северная Сибирь	С. Аляска, Арк. Канада	Южная Аляска	Британская Колумбия	Скалистые горы
	всего видов		2	8	4		13	3	7	2	13	9			
L	всего видов, %		9,1	36,4	18,2		59,1	13,6	31,8	9,09	59,1	40,9			
BAT	эндемиков			1			3				2	1			
	α-эндемизм, %			12,5			23,1				15,4	11,1			
	β-эндемизм, %			14,3			42,8				28,6	14,3			
ÄΪ	всего видов	17	4	37	7		12	2	7	1	15	2	12	5	
н. келловей	всего видов, %	27	6,3	58	11		19	3,1	11	1,6	23	3,1	19	7,8	
3707	эндемиков	4		17					1		3	1	4		
I. K	α-эндемизм, %	24		46					14		20	50	33		
I	β-эндемизм, %	14		59					3,4		10	2,4	14		
ЕЙ	всего видов	2	1	18	8		3	4	6	1	16	3	12	4	
С. КЕЛЛОВЕЙ	всего видов, %	5	2,5	45	20		7,5	10	15	2,5	40	7,5	30	10	
EJIJ	эндемиков			6							8	1	2		
7. K	α-эндемизм, %			33							50	33	16,7		
	β-эндемизм, %			38							50	4	12,5		
ЕЙ	всего видов	27	9	31	13	11	5	5	3	6	6	1		1	1
[OB]	всего видов, %	60	20	69	29	24	11	11	6,7	13	13	2,2		2,2	1,9
EJIJ	эндемиков	5		4	2						1	1			1
В. КЕЛЛОВЕЙ	α-эндемизм, %	19		13	15						33	100			100
	β-эндемизм, %	38		31	15						7,7	5,9			5,9
Й	всего видов	46	16	93	32	11	33	14	23	10	50	16	24	10	1
БАТ-КЕЛЛОВЕЙ	всего видов, %	27	9,4	55	19	6,5	19	8,2	14	5,9	29	9,4	14	5,9	0,6
(E)[]]	эндемиков	14		28	2		3		1		14	4	6		1
AT-F	α-эндемизм, %	30		30	6,3		9,1		4,3		28	25	25		100
Р	β-эндемизм, %	19		38	2,7		4,1		1,4		19	5,5	8,2		1,4

Глава 2.6. Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт и принципы его построения

Идея разработки надрегиональной стандартной стратиграфической шкалы для всей Арктики или Бореальной (Арктической) палеобиогеографической области, на основе которой можно осуществлять корреляцию арктических провинциальных или региональных биостратиграфических шкал, возникла после того, как было раскрыто своеобразие юрской арктической биоты и ее отличие от западно-европейской и тетической. Одновременно родилась идея ярусного и зонального стандарта Западной Европы для глобальной корреляции юрских отложений. С.С. Бакмен одним из первых предложил рассматривать аммонитовую последовательность юры Европы как "most satisfactory standards of comparison" (Buckman, 1925, p. 24). Л.Ф. Спэт в работе, посвященной аммонитам Восточной Гренландии, отметил, что стандарт должен быть представлен только последовательностью аммонитов юры Британии: «In the summary of the results of my Revision of the Jurassic Cephalopod of Kachh, I have shown that the British Jurassic forms a particularly useful standard for universal correlation» (Spath, 1932, р. 147). По Спэту, аммонитовый стандарт Западной Европы формируется на основе последовательности аммонитов тетического происхождения, а параллельно ему может быть разработана зональная шкала по бореальным аммонитам: «The gradual replacement of species of Macrocephalites by the succeeding Reineckeids, their overlap with, first, Peltoceratids and, then, Euaspidoceratids supply a true zonal series throughout the Oxfordian that may well serve as a standard for universal comparison. In western Europe these forms are associated with sufficient members of the equally uninterrupted boreal sequence from Cadoceras to Amoeboceras to supply a parallel time-scale of the same value, but the highest Jurassic is less well-known» (Spath, 1933, 885 р.). Несмотря на то что в дальнейшем Спэт эту идею не развивал, можно констатировать, что она в общих чертах соответствует идее Бореального стандарта в современном понимании.

Европейский зональный стандарт концептуально и содержательно был разработан в первые десятилетия после работ Спэта, т.е. значительно раньше бореального (Muller, 1941; Arkell, 1946, 1956). Первая концепция бореального стандарта, вероятно, принадлежит Дж. Калломону, который предложил рассматривать последовательность аммонитов в средней юре Восточной Гренландии как наиболее показательную для всей Арктики. «The Middle Jurassic is the most important part of the Jurassic of East Greenland for it has yielded a succession of ammonite faunas characteristic of the whole of the Arctic but in major part quite unknown further south. This succession is the basis for the current scheme of standard zones for the whole of the Arctic» (Callomon, 1972, р. 18). Подобный подход сохранялся Калломоном и в дальнейшем (Callomon, 1979, 2003b), но в отдельных случаях модифицировался для решения особых задач. Такая модифицированная версия Бореального стандарта была разработана Калломоном для корреляции региональных стандартных шкал средней-верхней юры бореальных регионов Америки (Аляска, Арктическая Канада, Скалистые горы) (Callomon, 1984b). В различных местах текста статьи автор называл предложенную шкалу различно (сукцессия, зональная шкала), но с обязательным указанием на статус стандарта: «standard successions in the Arctic» (ibid., р. 143); «standard Boreal-North Pacific succession» (ibid., p. 164); «standard Boreal Middle Jurassic ammonite zonation» (ibid., p. 167); «Standard Boreal zonal scale» (ibid., p. 168). В той же работе Калломон использует название "первичный стандарт" для европейской последовательности: "primary world standard of Jurassic zonation" (ibid., p. 145).

В бореальном зональном стандарте байоса и бата Калломон (ibid., fig. 3) выделяет 9 зон, которые перешли с небольшими изменениями из гренландской шкалы (**рис. 2.6.1**). Для келловея бореальная стандартная шкала разработана на основе последовательности аммонитов Западной Европы, преимущественно Британии, и включает 8 зон (ibid., fig. 4).

Характерная особенность бореальной шкалы Калломона — наличие зон с двойными названиями, т.е. маркировка зон видами-индексами различного происхождения. При этом среди индексов доминируют виды семейства кардиоцератид, таксона сугубо бореального происхождения. Вероятно, такая необычная конструкция бореальной шкалы призвана облегчить ее корреляционные возможности. Другая ее особенность — синтетичность, обусловленная сочетанием зон из стандартных шкал различных регионов, например Англии и Европейской России (зона Macrocephalites macrocephalus + Cadoceras elatmae) и другие зоны келловея.

В других работах Калломон развивает концепцию соподчиненного разнообразия зональных стандартов и впервые дает определение первичного и вторичного стандарта (Callomon, 1984a, 2003a, b). Первичный стандарт юрской системы – это конвенциональная последовательность аммонитовых зон и подзон Западной Европы, относительно которой осуществляется глобальная корреляция любых других – «второсортных» ('second-best') аммонитовых стандартных шкал. Необходимость разработки вторичных стандартов, по Калломону, обусловлена, в первую очередь, биопровинциализмом руководящих фоссилий, а также фациальной изменчивостью отложений и спецификой сбора фоссилий (Callomon, 1984a, р. 620). Под вторичным стандартом Калломон понимает любую альтернативную биостратиграфическую шкалу, принятую кем-либо в качестве стандарта. Это означает, что вторичные стандарты могут географически соотноситься друг с другом и с первичным стандартом как угодно. Географически совпадающие вторичные стандарты – это стандартные шкалы, разработанные по разным группам фоссилий для одной и той же географической единицы (параллельные шкалы в понимании российских специалистов). В качестве аналогии Калломон приводит температурные шкалы, из которых шкала Кельвина является первичной, а Цельсия и Фаренгейта – вторичной. К этой категории стандарта близка концепция вторичного стандарта Дж. Копа (Соре, 1996), которую корректнее было бы называть вспомогательным или альтернативным стандартом.

Географически не совпадающие вторичные стандарты – это региональные или надрегиональные стандартные шкалы по любым группам фоссилий. Их Калломон только один раз называет (Callomon, 2003a, р. 267) географическими вторичными стандартами. В качестве примера такого стандарта он приводит аммонитовый зональный стандарт Чили и Аргентины. К этой же категории вторичного стандарта, видимо, относится аммонитовая зональная шкала (bioprovincial standard zonations) Бореальной/Суббореальной провинции (Британии и Гренландии) (Callomon, 1984a, р. 621), которая в другой работе уже называется как "Бореальный зональный стандарт" (Boreal standard zonation) (Callomon, 1985, р. 53). Характерно, что эта шкала перекрывается географически с территорией первичного стандарта. Этот Бореальный стандарт, видимо, следует рассматривать, как одну из версий вторичного географического стандарта Бореальной области.

В другой статье (Callomon, 2003b, р. 68) Калломон возвращается к первоначальному (по Callomon, 1979; 1984b) пониманию этого стандарта: отдельно от первичного стандарта Северо-Западной Европы (Суббореальной провинции) он выделяет вторичный стандарт Бореальной провинции, который включает исключительно восточно-гренландские зоны байоса, бата и нижнего келловея (только) и биогоризонты байоса-келловея (Callomon, 1993). В той же работе он приводит вторичный географический стандарт Субсредиземноморской провинции, который также включает зональные и инфразональные подразделения.

Рис. 2.6.1. Версии аммонитового Бореального стандарта бата и келловея и схема их корреляции. Названия даны только для зон, цифрами обозначены инфразональные подразделения. Ярусные границы обозначены черной жирной линией, подъярусые границы — линией красного (нижний-средний подъярусы) и желтого (средний-верхний подъярусы) цветов. Цветной заливкой разного цвета обозначены зоны и биогоризонты, выделенные в различных регионах: светло-желтой — Англии; зеленой — Восточной Гренландии; голубой — Северной Сибири; сиреневой — Арктической Канаде, включая Юкон; фиолетовой — в других регионах; оранжевой — Европейской России. Смешанной заливкой обозначены зоны, выделенные независимо в различных регионах под разными названиями (зона Ishmae) или синтетические зоны (М. macrocephalus + C. elatmae, P. athleta + L. keyserlingi) или не вполне эквивалентные первоначально выделенным в другом регионе (зоны Harlandi и Вагизтопі в Северной Сибири).

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея

			Ar. spathi			Ar. spathi	Ar. spathi	9		
Ar. arcticus	Ar. arcticus	Ar. arcticus	. Coloapiioioio	Ar. arcticus	Ar. arcticus	The Control of the Co	a. poroapinonoro	Ar. arcticus	Ar. arcticus	
			Ar porcupinensis			Ar. porcupinensis	Ar porcupinensis	10		кин
Ar. greenlandicus	greenlandicus	greenlandicus	Ar. amundseni	71. gi comandicas	Ar. arcticus	Ar. amundseni	Ar. amundseni	Ar. greenlandicus	and constraints	кний ба
	Ar. aff.	Ar. aff.	Ar. frami	Ar greenlandicus		Ar. frami	Ar. frami		Ar greenlandicus	ìΤ
	A. harlandi	A. harlandi	A. harlandi	A. harlandi		A. harlandi	A. harlandi	14		
A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	A. ishmae	17 A. ishmae	A. ishmae	средний ба
A. cranocephaloide	A. cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide	A. cranocephaloide	A. cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide	A. (?) cranocephaloide cr	A. (?) cranocephaloide	A. cranocephaloide 19	A. cranocephaloide + K. tychonis, stephanoides	г
C. variabile	C. variabile	C. barnstoni	C. barnstoni	C. barnstoni	C. variabile	C. variabile	C. variabile	C. variabile 20	K. rosenkrantzi	ве
		C. variabile	C. variabile	C. variabile		C. barnstoni		21		рхні
C. calyx	C. calyx		C. calyx	C. calyx	C. calyx	C. calyx	C. calyx	C. calyx 23 22	C. calyx + K. vardekloeftensis	ий бат
								24		
C. elatmae	C. frearsi	C. falsum	C. apertum	C. apertum	C. apertum	C. elatmae C. apertum C. elatmae	C. apertum	28 27 C. apertum 26 25	Par. breve + K. keppleri	
								C. Holderiskjoeldi 29		нжин
C. subpatruus	C. tschernyschewi C. elatmae				C. nordens	C. sub- patituus C. nordenskjoeldi		30	M. macrocephalus + C. elatmae	ий келловей
C. tolype	C. tolype	C. anabarense	C. nordenskioeldi	C. nordenskioeldi		C. tolype C. tolype	C. nordenskioeldi	P. koenigi 33 32 31	S. callovierise + C. sublaeve	
C. tscheffkini	С. durum слои с С. sublaeve	C. emelianzevi	Ps. grewingki	Ps. grewingki	s. calloviense	C. tscheffkini C. tscheffkini	S. calloviense	S. calloviense 35	:	
C. milaschevici	C. wosnessenskii, C. postelatmae	R. milaschevici	R. milaschevici	R. milaschevici	milaschevici K. jason	C. milaschevici C. milas	K. jason	K. jason 36	St.? milaschevici K. jason	средни келлов
L. stenolobum	R. (?) stenolobum	L. stenolobum	St. stenoloboide	R. stenolobum	L. stenolobum E. coronatum	L. stenolobum	E. coronatum	E. coronatum	E. coronatum	1й ей
L. keyserlingi	L. keyserlingi	L. keyserlingi	L. nikitini	L. nikitini	L. keyserlingi P. athleta	L. keyserlingi L. keys	P. athleta	P. athleta 37	P. athleta + L. keyserlingi	верх
Q. lamberti	E. subordinarium	Q. lamberti	Q. adzvavomense	Q. adzvavomense	Q. lamberti	Q. lamberti	Q. lamberti	Q. lamberti	Q. lamberti	:ний овей
Zakharov, Rogov, 2014	Меледина и др., 2011 Шурыгин и др., 2011 Никитенко и др., 2013	Сей и др., 2006	Репин и др., 2006; Репин, 2007	Репин, 2005; Репин и др., 2006 Репин и др., 2007а,6	Захаров, Рогов, 2008	Захаров и др., 2005	Захаров и др., 1997	Callomon, 1984a; 1985; 1993; 1994; 2003b	Callomon, 1984b	
						_]

Таким образом, Бореальный стандарт по Калломону – это географический вторичный стандарт Бореальной провинции или области. Первая его версия для байоса-келловея (Callomon, 1984b) была основана на зонах аммонитовых региональных шкал Гренландии, Англии и Европейской России, т.е. является синтетической шкалой, состоящей из зон географически различных шкал, выделенных по нескольким семействам аммонитов. Последняя же версия целиком основана на восточногренландской аммонитовой последовательности только одного семейства – кардиоцератид, при этом а) для большей части келловея зоны не указаны и б) в стандарт впервые введена инфразональная шкала. Отсутствие зон в среднем и верхнем келловее объясняется тем, что в восточно-гренландских разрезах аммониты этого возраста очень редки, поэтому для выделения стабильных зон не годятся. По этой же причине Калломон отказался вводить в Бореальный стандарт зоны других регионов Арктики и, в частности, Северной Сибири, поскольку в среднем и верхнем келловее этого региона «аmmonite biostratigraphy is so fragmentary that they have not been included here» (Callomon, 2003b, р. 71). Однако в дальнейшем стандартные зоны в этом интервале могут быть выделены по зональной шкале любого бореального региона при условии их качественного обоснования и стабильности.

Итак, согласно контексту содержания обсуждаемых работ Калломона, Бореальный стандарт (БС) большей части средней юры может характеризоваться следующими особенностями:

- 1) синтетичностью, что дает возможность дополнять стандартную последовательность биостратонов подразделениями различных региональных стандартов;
 - 2) содержать не только зональную, но и инфразональную шкалу;
- 3) байос-бат должен быть представлен целиком или преимущественно восточно-гренландской последовательностью аммонитов;
- 4) зоны и инфразональные подразделения предпочтительно должны быть выделены по доминирующей группе аммонитов в Бореальной провинции семейству Cardioceratidae.

Зональный Бореальный стандарт, основанный на гренландской региональной шкале, кроме Калломона впервые применили американские специалисты (с упоминанием принадлежности зон к "Boreal Standard Zone") для описания средней юры различных регионов Северной Америки (Hall, 1984, 1988; Poulton et al., 1993).

В России за последние двадцать лет было разработано несколько версий Бореального стандарта юры по аммонитам, каждый из которых создавался как инструмент прямой панбореальной корреляции (Захаров и др., 1997, 2005; Захаров, Рогов, 2008; Репин, 2005; Репин и др., 2006; Репин и др., 2007а, б; Сей и др., 2006; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014). Необходимость создания качественного Бореального стандарта для России очевидна, поскольку территория страны почти целиком находится в пределах Панбореальной надобласти, а ее значительная часть прилегает или находится в Арктике. Сравнение различных моделей Бореального стандарта для бата и келловея позволяет сделать заключения о принципах их создания, внутренних особенностях и структурных отличиях. Все предложенные аммонитовые стандартные шкалы характеризуются следующими особенностями:

- 1. Все варианты стандартных шкал представлены последовательностью зон, инфразональные подразделения отсутствуют.
- 2. Большинство зон различных стандартов выделены по видам одного семейства Cardioceratidae. Ранние версии (Захаров и др., 1997; Захаров, Рогов, 2008) еще содержат зоны европейского стандарта, выделенные по аммонитам других семейств (космоцератиды, пахицератиды, аспидоцератиды), но последние версии уже целиком основаны на последовательности кардиоцератид.
- 3. Все разработанные шкалы являются синтетическими (или композитными), поскольку образованы из фрагментов нескольких региональных шкал гренландской, северосибирской, Арктической Канады, Южной Аляски, Северо-Западной Европы и Европейской России. Из них половина имеет более простую структуру и составлена из зон трех региональных шкал (Захаров и др., 1997; Захаров, Рогов, 2008; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014), а остальные из четырех (Захаров и др., 2005; Репин и др., 2006; Репин и др., 2007а, б; Сей и др., 2006) (рис. 2.6.1). Бореальный бат либо целиком составлен из зон гренландской шкалы, либо включает зоны шкал Северной Сибири и Арктической Канады. В келловее большую долю могут занимать зоны, выделенные в Европейской России или Западной Европе. Это отличает россий-

ские варианты Бореального стандарта от версий Калломона, обладающих более простой структурой.

4. Неустойчивость структуры, зональных, подъярусных и ярусных границ, наблюдающаяся как при сравнении вариантов, созданных различными авторами, так и при сравнении нескольких версий Бореального стандарта одного и того же автора. Неустойчивость выражается также в различной детальности шкалы (от 14 до 19 зон), сложностью структуры (см. выше) и наличием/отсутствием в Бореальном стандарте параллельной линейки зон (присутствует в [Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008]). Характерно, что существенные изменения в структуре зональной шкалы могут возникнуть в двух различных статьях одного автора или коллектива авторов, вышедших в одном и том же году, а иногда и в одной публикации, где приводятся две различные версии Бореального стандарта (например, работы Ю.С. Репина).

Эта неустойчивость отражает существование многочисленных противоречий при выборе тех или иных зон, требующих неоднозначных компромиссных решений, например в пользу детальности или корреляционного потенциала зоны. Также разнообразие зональных конструкций зависит от изначальной презумпции, на которую опирается автор при разработке стандартной шкалы. Можно выделить два подхода к выбору стандартных зон: корреляционный и географический. В первом случае из двух зон в качестве стандартной выбирается зона с большим корреляционным потенциалом в пределах Панбореальной надобласти, независимо от того, в какой региональной шкале она была выделена изначально (Захаров и др., 2005). При географическом подходе первенство отдается зонам, выделенным в «регионе с типично бореальной (арктической, а не смешанной) фауной» (Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013). Оба подхода альтернативны, но обладают несомненной практической пользой, поэтому специалисты в полной мере не отдают предпочтение ни тому, ни другому. В результате каждый вариант Бореального стандарта — это результат компромисса на основе двух подходов, независимо от того, как декларирует свою позицию тот или иной автор.

Принципы создания Бореального стандарта

При имеющемся значительном разнообразии вариантов Бореального стандарта (рис. 2.6.1) возникает ряд вопросов: насколько лучше и удобнее та или иная версия и являются ли последние из них более качественными, чем ранее опубликованные? Чтобы ответить на них, необходима концепция, с помощью которой можно было бы выработать критерии оценки тех или иных моделей. Ниже изложены концептуальные положения или принципы, на основе которых проводится такая оценка и разработана модель аммонитового Бореального стандарта, использующаяся в данной работе (по [Киселев, 2020в]).

- 1. Принцип преемственности: географический вторичный стандарт может состоять только из биостратонов, ранее выделенных или установленных в одной или нескольких стандартных региональных шкалах. Он не содержит виртуальных биостратонов, не присутствующих ни в одной региональной шкале. Соответственно Бореальный аммонитовый стандарт может состоять только из зон и биогоризонтов региональных шкал любых регионов Панбореальной надобласти.
- 2. Палеобиохорологический принцип: при разработке Бореального стандарта по аммонитам (как и любого географического вторичного стандарта) должна учитываться структура инвазий аммонитов в Панбореальной надобласти для каждого хрона, а также изменение этой структуры во времени, соответствующему тому или иному стратиграфическому интервалу. Инвазионная структура определяется количеством и географическим положением центров происхождения таксонов, соотношением их удельного веса по инвазионному потенциалу. Инвазионный потенциал (мера инвазионной активности, характеризуемая долей автохтонных неэндемиков) напрямую определяет корреляционный потенциал центра происхождения, биохоремы или региона (см. главу 2.5). В этой связи основным правилом, регулирующим выбор той или иной биостратиграфической зоны или совокупности зон региональной стандартной шкалы для включения ее (их) в Бореальный, или любой вторичный стандарт, должна быть сравнительная оценка инвазионных потенциалов: в Бореальный стандарт предпочтительнее включать зону или последовательность зон шкалы региона, характеризующегося максимальным в Панбореальной надобласти инвазионным потенциалом на данный

хрон. Это правило снимает противоречия при использовании географического подхода, при котором может быть выбрана зона из шкалы только высокобореального региона (например, Северной Сибири), выделенная по эндемичной фауне с ограниченными корреляционными возможностями. Например, для разбивки келловея в Бореальном стандарте желательно использовать зоны стандартной шкалы Европейской России (экотонной территории, а не высокобореальной), поскольку в келловее этот регион характеризовался самым высоким инвазионным потенциалом в Панбореальной надобласти, а виды среднерусского происхождения — большими, иногда циркумбореальными, ареалами (рис. 2.5.4, 2.5.6). С другой стороны, использование для разбивки нижнего келловея с той же целью шкалы Восточной Гренландии не имеет большого смысла, поскольку в раннем келловее (со второй половины) этот регион практически угас как центр видообразования. Для батского яруса, наоборот, гренландская шкала заслуживает несомненного первенства при разработке Бореального стандарта, поскольку в бате центр видообразования, располагавшийся на территории Восточной Гренландии, отличался максимальной инвазионной активностью.

По тому же принципу для построения стандартной шкалы среднего келловея более приоритетными являются региональные шкалы Европейской России и Северной Сибири, а для верхнего келловея — Европейской России и Северо-Западной Европы.

- **3.** Таксономический принцип: приоритет в выборе биостратиграфических подразделений должен соблюдаться для зон и биогоризонтов, выделенных по автохтонным таксонам, развивавшихся в пределах данной биохоремы (второе правило Аркелла при выборе вида-индекса зоны [Arkell, 1946, р. 11]). Для бата и келловея Арктической области такой группой аммонитов являются кардиоцератиды, поэтому большинство зональных и инфразональных подразделений Бореального стандарта должно быть выделено по видам этого семейства. Этот же принцип сформулирован В.А. Захаровым как первое положение, на основе которого проводилось построение Бореального стандарта (Захаров и др., 2005).
- **4.** *Принцип синтетичности* (композитности): Бореальный стандарт при любом уровне детальности, зональном или инфразональном, может (а иногда и должен) представлять комбинацию зон или биогоризонтов из различных региональных шкал. Синтетичность стандарта напрямую следует из палеобиохорологического принципа, при условии постоянного изменения инвазионной структуры Панбореальной надобласти во времени. Поэтому любой вторичный стандарт это часто синтез нескольких региональных стандартов. Синтетичная шкала вторичного стандарта может быть практична при условии соблюдения принципа таксономического приоритета (см. выше), благодаря чему она будет отражать этапность развития доминирующей группы аммонитов, которая прослеживается в пределах всей палеобиохоремы.

Принцип составности стандартных шкал был впервые использован С. Мюллером (Muller, 1941) при разработке европейского стандарта. Этот подход вызвал категорическое возражение У. Аркелла (Arkell, 1946): «Если мы смешаем зональные таблицы, построенные в разных провинциях, мы тем самым отойдем от фактической основы науки и получим вводящий в заблуждение синтетический результат» (Arkell, 1946, р. 10). Возражение Аркелла справедливо в отношении создания первичного стандарта, поскольку комбинация разнородных шкал, построенных на последовательностях аллохтонных семейств аммонитов различного происхождения (бореального, суббореального и тетического), действительно представляет "стратиграфическую химеру", не отражающую фактическую смену аммонитовых фаун и не практичную для глобальной корреляции. Синтетическая шкала вторичного стандарта может быть практична при условии соблюдения принципа таксономического приоритета (см. выше), благодаря чему она будет отражать этапность развития доминирующей группы аммонитов, которая прослеживается в пределах всей биохоремы.

5. Принцип полноты: Бореальный стандарт должен иметь наиболее полную последовательность подразделений, по сравнению с региональными стандартами любых регионов Арктики. Потенциально аммонитовая шкала географического вторичного стандарта не должна содержать пропусков (применительно к существующему уровню знаний), вследствие чего она способна выполнять роль измерителя стратиграфического объема и пропусков в региональных шкалах. Для бата и келловея ни одна из региональных шкал Панбореальной надобласти, построенных по кардиоцератидам, не обладает максимальной полнотой, поэтому только Бореальный стандарт, в основе которого ле-

жит синтетичная шкала, может выполнять такую функцию. С учетом тенденций развития современной биостратиграфии такую полноту может обеспечить инфразональная шкала, поэтому Бореальный стандарт должен включать не только зоны, но и инфразональные подразделения (биогоризонты).

- 6. Корреляционный принцип: для построения Бореального стандарта приоритетными являются биостратоны с более высоким корреляционным потенциалом. Такие биостратоны должны прослеживаться на возможно большей части Панбореальной надобласти любым способом прямо (по виду-индексу или другим изохронным видам аммонитового комплекса) или косвенно (по викарирующим таксонам). Этот принцип неприменим в том случае, когда выбор между биостратонами с различным корреляционным потенциалом отсутствует. В такой ситуации следует использовать принцип полноты в ущерб корреляционному принципу. В частности, если для какого-либо стратиграфического интервала существует только один региональный вариант зональной или инфразональной последовательности, то выбирается только этот вариант, даже если он построен по эндемичным видам-индексам. Например, зоне Subpatruus нижнего келловея Европейской России до сих пор не найдено достоверных аналогов в Арктике. Поэтому, несмотря на то что она и составляющие ее биогоризонты выделены по эндемичным среднерусским видам кадоцератин, ее следует включить в Бореальный стандарт и оставить до того момента, когда в другом регионе будут выделены эквивалентные биостратоны с более высоким корреляционным потенциалом.
- 7. Принцип филогенетической преемственности. Для соблюдения принципа полноты при создании стандартной шкалы желательно использовать последовательность биогоризонтов, выделенных по видам-индексам одной филогенетической линии. Если удается доказать, что данная филолиния реконструирована полностью до вида или подвида, и не содержит пропусков, значит шкала биогоризонтов, разработанная по этим таксонам, является максимально полной и не потребует дальнейшей детализации. Поэтому приоритетными для разработки стандарта следует считать биостратоны, основанные по видам филолиний, иногда в ущерб корреляционному потенциалу биостратона. Иными словами, из двух альтернативных биостратонов, независимо от его корреляционного потенциала, выбирается выделенный по виду-индексу той же филолинии, что и виды-индексы соседних (выше и нижерасположенных) биостратонов. Например, в соответствии с данным принципом из двух биогоризонтов С. infimum и С. calyх involutum для проектируемой стандартной шкалы предпочтительнее выбрать второй, поскольку соседние биогоризонты (С. variabile, С. calyx calyx, С. аретит) выделены по видам одной филолинии. Включение биогоризонта С. calyx involutum в стандарт в большей степени гарантирует отсутствие пропусков в инфразональной шкале верхнего бата, чем С. infimum (несмотря на его более высокий корреляционный потенциал).

Вышеперечисленные принципы позволяют реализовать два основных назначения Бореального



Рис. 2.6.2. Соотношение функций вторичного географического стандарта и принципов его создания.

стандарта — обеспечение панбореальной корреляции региональных стандартных шкал и оценку их полноты и завершенности (**рис. 2.6.2**). Несмотря на то что любая стандартная шкала теоретически не должна содержать пропусков, это требование не выполняется при переходе на новый уровень детальности расчленения. Поэтому географический вторичный стандарт должен быть заведомо детальнее, чем региональные стандарты, что даст возможность оценить степень их непрерывности.

Новая версия Бореального стандарта бата и келловея

Вариант Бореального стандарта бата и келловея, обсуждаемый здесь (по [Киселев, 2020в]), разработан на основе вышеперечисленных принципов, поэтому имеет составную (синтетическую) структуру, включает зональную и инфразональную шкалы и состоит из биостратонов, видами-индексами которых являются в основном кардиоцератиды. Его образуют 14 зон и 39 биогоризонтов (рис. 2.6.3), входящих в состав региональных стандарных шкал Восточной Гренландии, Северной Сибири, Европейской России и Западной Европы. Зональная шкала батского яруса целиком (на 100%) составлена из восточно-гренландских зон, а инфразональная — на 87% (13 из 15) из восточногренландских (остальные — из северосибирских). В келловее происхождение зон полностью меняется: З из 8 (37%) происходят из регионального стандарта Европейской России, а 5 зон — из принятой здесь зональной шкалы Северной Сибири и одновременно альтернативной зональной шкалы келловея Европейской России. Инфразональная шкала келловея на 83% (20 из 24) состоит из биогоризонтов основной и альтернативной шкал Европейской России, а в остальном — биогоризонтов основной и альтернативной шкал Европейской России, а в остальном — биогоризонтов шкал Северной Сибири (2) и Западной Европы (2).

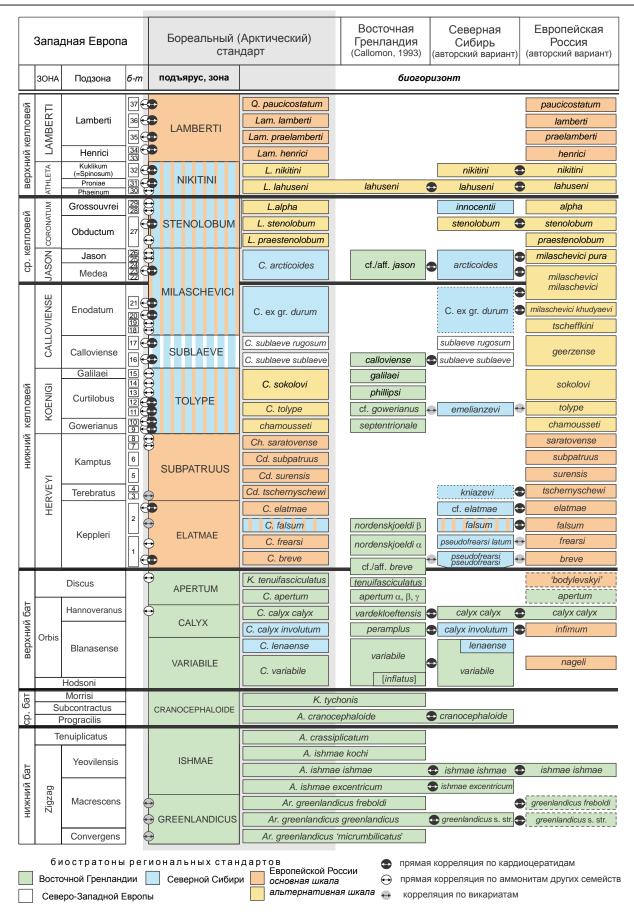
В данном варианте Бореального стандарта на инфразональном уровне установлено 19 реперов межрегиональной корреляции (РМК) для трех регионов Панбореальной надобласти (рис. 2.6.3), которые составляют 50% от всех биогоризонтов. Если рассматривать все регионы Арктической области, то число реперных уровней достигнет 27 (71%) (рис. 2.6.4). Эти уровни образуют корреляционный каркас, определяющий корреляционные возможности стандарта, т.е. его качество (поскольку в этом заключается основное назначение Бореального стандарта).

Синтетическая структура предлагаемого Бореального стандарта, обусловленная, в первую очередь, включением в состав БС фрагментов шкалы Европейской России, обеспечивает более надежную его корреляцию со стандартной шкалой Западной Европы. В основном это относится к келловейскому ярусу, в котором установлено 34 репера межрегиональной корреляции со стандартной шкалой Западной Европы (рис. 2.6.3). Из них 32 РМК обеспечивают прямую корреляцию по аммонитам различных семейств, в том числе и по кардиоцератидам (18 РМК, т.е. 53%). Также, в отдельную категорию можно выделить биогоризонты, обеспечивающие непрямую корреляцию по викариатам (3 РМК).

В бате установлено не более пяти РМК, из них ни один не позволяет проводить корреляцию БС с западно-европейской шкалой по кардиоцератидам. В нижнем бате корреляция проводится по вика-

Рис. 2.6.3. Предлагаемый Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт бата и келловея и его корреляция с инфразональными стандартными региональными шкалами Западной Европы, Восточной Гренландии, Северной Сибири и Европейской России. Цветной заливкой обозначены подразделения (зоны и биогоризонты), изначально разработанные в различных регионах: зеленой – в Восточной Гренландии; синей – Северной Сибири; оранжевой (основная последовательность) и желтой (альтернативная последовательность) – Европейской России; белой – Англии. Шкала келловея Западной Европы составлена по (Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980; Callomon et al., 1988; Page, 1988, 1989, Fortwengler, Marchand 1994, 1997; Thierry et al., 1997), бата по (Mangold, Rioult, 1997). В инфразональной шкале указаны только номера следующих биогоризонтов (см. рис. 2.7.2): 1 - keppleri, 2 - verus, 3 - terebratus α , 4 - terebratus β , 5 - herveyi, 6 - kamptus α , 7 - kamptus β , 8 - kamptus γ , 9 - metorchus, 10 - gowerianus, 11 - curtilobus, 12 - indigestus α / tolype, 13 - indigestus β / ferruginosus, 14 - trichophorus, 15 - galilaei, 16 - calloviense, 17 - micans, 18 - enodatum α , 19 - difficilis, 20 - enodatum β , 21 - enodatum γ , 22 - 6 вазвания, 23 - medea α , 24 - 6 вазвания, 25 - jason α , 26 - jason β , 27 - obductum, 28 - posterior, 29 - grossouvrei, 30 - phaeinum, 31 - proniae, 32 - kuklikum, 33 - messiaeni, 34 - henrici, 35 - praelamberti, 36 - lamberti, 37 - paucicostatum.

Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея



			도 곡			Аркт	ическа	я облас	ть		Б А	. обл.	ак)
1	Бореальный (Ар станда подъярус, зона		реперные уровни для Арктической области	Восточная Гренландия	Северная Сибирь	Северная Аляска, Аркт. Канада, Юкон	Ожная Аляска	Брит. Колумбия, Скалистые горы	3. Франца-Иосифа Новая Земля	Шпицберген	Европейская Россия	Западная Европа	Перитетис (Крым, С. Кавказ, Мангышлак)
верхний келловей	LAMBERTI	Q. paucicostatum Lam. lamberti Lam. praelamberti Lam. henrici L. nikitini	•		•	•	У	0					
с. келловей ве	NIKITINI STENOLOBUM	L. alpha L. stenolobum L. praestenolobum		•0	•	0	0		0	•			0 0 0 0
· ·	MILASCHEVICI SUBLAEVE	C. arcticoides C. ex gr. durum C. sublaeve rugosum			0	00	0	00				•O	0 0 0
овей	TOLYPE	C. sokolovi C. tolype chamousseti		• O O O O O O O O O O O O O O O O O O O	0	0	0		0				\bigcirc \bigcirc \bigcirc
нижний келловей	SUBPATRUUS	Ch. saratovense Cd. subpatruus Cd. surensis Cd. tschernyschewi	•		0							0	
	ELATMAE	C. elatmae C. falsum C. frearsi C. breve		•	•	•	0 0	0	0				
H	APERTUM	K. tenuifasciculatus C. apertum	•	•				0			•		O O
верхний бал	CALYX	C. calyx calyx C. calyx involutum	•	●○ ●○	•		0			o O	● ○		
веру	VARIABILE	C. lenaense C. variabile	•	•0	•	0			0		00		
ср.	CRANOCEPHALOIDE	K. tychonis A. cranocephaloide	O	○ ○	•					0			
нижний бат	GREEN- LANDICUS Ar. greenl	A. crassiplicatum A. ishmae kochi A. ishmae ishmae ae cf.excentricum enlandicus freboldi andicus greenlandicus		•	•	• • •			•	•	?		

^{прямая корреляция по кардиоцератидам, включая вид-индекс}

[•] прямая корреляция по кардиоцератидам, кроме вида-индекса

не прямая корреляция по кардиоцератидам - викариатам
 прямая корреляция по аммонитам других семейств

Таблица 2.6.1. Значения корреляционного потенциала (число прослеживаемых регионов, %) биогоризонтов в Панбореальной надобласти в целом и Арктической области.

			Коррел	яция		
		пря	мая		разл	ичная
	по видам-	индексам	по всем	и видам	по все	м видам
	макс.	среднее	макс.	среднее	макс.	среднее
Для Арктической области	71,4	17	71,4	23	85,7	31
Для Панбореальной надобласти	66,7	24	66,7	32	85,7	38

риатам подсемейства Pseudocosmoceratinae, в верхнем бате прямая корреляция возможна только по роду *Kepplerites*.

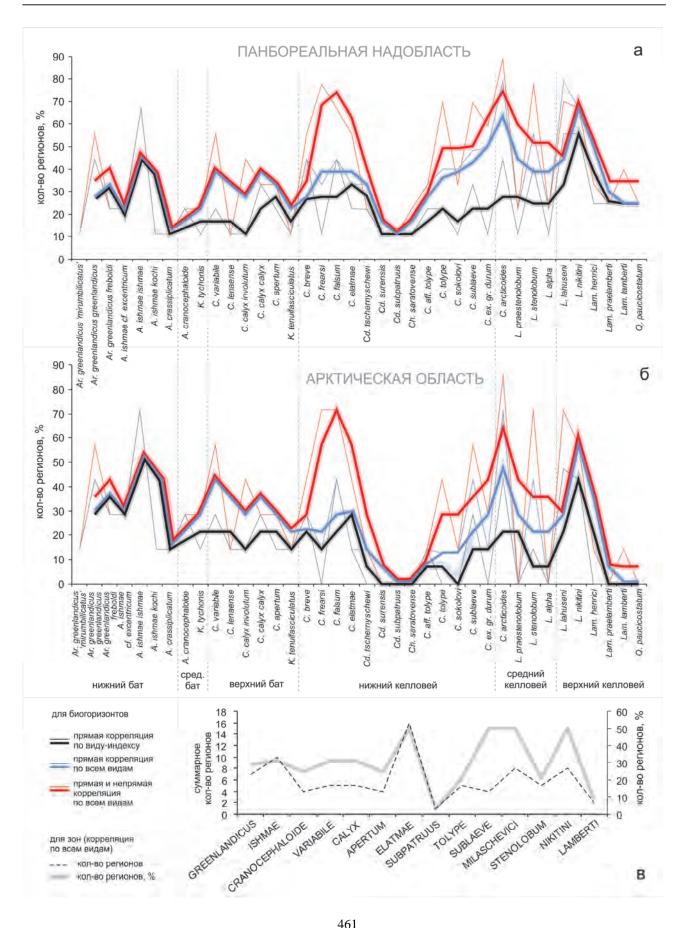
Корреляция и прослеживание биогоризонтов Бореального стандарта в регионах Арктической области осуществляются по трем руководящим маркерам: 1) напрямую по виду-индексу; 2) напрямую по всем таксонам, образующим комплекс биогоризонта в разных регионах; 3) не напрямую по викарирующим аналогам вида-индекса. Сочетание руководящих маркеров обеспечивает географически более широкое прослеживание биостратонов, что определяет их корреляционный потенциал.

Корреляционный потенциал (КП) можно выражать в различных единицах и в наиболее простом виде как количество регионов, в которых биостратон прослежен с помощью тех или иных руководящих маркеров. Он принимает различное значение, если оценивать раздельно или в сочетании корреляцию по разным руководящим маркерам и в зависимости от размера палеобиохоремы (для Панбореальной надобласти и Арктической области КП будет разным). Для биогоризонтов максимальное значение КП не превышает 86%, а среднее – 38% (таб. 2.6.1).

КП биогоризонтов предлагаемого Бореального стандарта сильно изменчив (рис. 2.6.5а,б), поскольку только некоторые биогоризонты пригодны в качестве реперов межрегиональной корреляции. Ведущие РМК, составляющие корреляционный каркас Бореального стандарта, характеризуются наибольшим КП. К ним относятся 11 биогоризонтов Ar. greenlandicus, A. ishmae ishmae, C. variabile, C. calyx involutum / C. infimum, C. falsum, C. tolype, C. sublaeve, C. arcticoides, L. stenolobum, L. lahuseni, L. nikitini. Они наиболее широко прослеживаются с помощью прямой корреляции как по виду-индексу, так и по другим видам, а в отдельных случаях и по викарирующим видам. Остальные РМК прослежены на ограниченной территории (2-3 региона) прямо или с преобладанием корреляции по викариатам.

Новая версия Бореального аммонитового стандарта неоднородна по КП разных биогоризонтов, но представляется, что такая картина не может быть существенно изменена в будущем. Динамика изменения КП в целом совпадает с циклами эвстатических изменений в юрских морях (по Наq, 2017) (рис. 1.6.34), причем большинство основных РМК (8 из 11) по положению совпадают с максимумами эвстатической кривой бата и келловея: greenlandicus, ishmae ishmae, variabile, C. falsum, C. tolype, C. arcticoides, L. lahuseni, L. nikitini. По этой причине поиск более качественных для корреляции биостратонов в интервалах с низким КП (биогоризонты A. ishmae cf. excentricum., A. ishmae kochi, A. cranocephaloide, K. tychonis, Cd. surensis, Cd. subpatruus, Ch. saratovense, C. sokolovi, L. praestenolobum, L. alpha, Lam. lamberti, Lam. praelamberti, Q. paucicostatum), соответствующих моментам эвстатического минимума, вряд ли будет более успешным. Для таких интервалов характерно развитие неоэндемичной фауны, снижение числа транзитных видов и общего разнообразия в большинстве регионов в условиях относительной изоляции бассейнов. Соответственно такие фауны бу-

Рис. 2.6.4. Предлагаемый Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт бата и келловея и его корреляционный потенциал в регионах и палеобиохоремах Панбореальной надобласти (показан маркерами прослеживания биогоризонтов). Реперные уровни межрегиональной корреляции даны только для Арктической области. Цветной заливкой обозначены подразделения (зоны и биогоризонты), изначально разработанные в различных регионах: зеленой – в Восточной Гренландии; синей – Северной Сибири; оранжевой (основная последовательность) и желтой (альтернативная последовательность) – Европейской России; белой – Англии.



дут обладать низким инвазионным потенциалом, а биостратоны, выделенные по эндемикам, – слабыми корреляционными возможностями. Корреляция таких биостратонов может иногда осуществляться только по викариатам.

Корреляционный потенциал зон Бореального стандарта оценивается как сумма КП биогоризонтов в относительных единицах. Он в среднем составляет около 30%. Максимальное значение (около 50%) характерно для зон Elatmae, Sublaeve, Milaschevici и Nikitini, минимальное — для зон Subpatruus и Lamberti. Низкий КП последних (3,1 и 8,3%) дает основания для их замены в будущем на зоны с большим КП, однако в настоящее время такие зоны отсутствуют.

Предлагаемая версия Бореального стандарта позволяет оценить стратиграфическую полноту региональных стандартов Арктической области, а также Европейской России. В первую очередь, это относится к региональным стандартам, содержащим инфразональную шкалу. Полнота стандартной шкалы бата и келловея Восточной Гренландии составляет 61% (24 из 39 биогоризонтов), Северной Сибири – 56% (22 из 39) и Европейской России – 85% (33 из 39).

Возможность оценки полноты региональных стандартов на инфразональном уровне делает вторичный стандарт более информативным, поскольку позволяет фиксировать и анализировать стратиграфические пропуски, не заметные на зональном уровне. Такая стратиграфическая основа не только представляет инструмент особенно точной корреляции, но и позволяет более обоснованно подходить к анализу цикличности развития палеобассейнов и решению других палеогеографических задач.

Рис. 2.6.5. Изменение корреляционного потенциала (КП) биогоризонтов (а, б) и зон (в) бореального аммонитового стандарта бата и келловея. Значения КП биогоризонтов показаны отдельно для Панбореальной надобласти (а, вверху) и Арктической области (б, внизу). КП биогоризонтов выражается как количество регионов, номинальное и относительное (в %), в которых может быть проведена прямая корреляция по виду-индексу, по всем видам комплекса аммонитов, или по викарирующим видам (непрямая корреляция). КП зон вычисляется как сумма регионов всех биогоризонтов, составляющих объем зоны.

2.7. Описание стратиграфических подразделений

Ниже приводится описание биостратиграфических подразделений бата и келловея, базальной части нижнего оксфорда Европейской России (основной и альтернативной шкалы) и зональных и инфразональных подразделений бата и келловея Северной Сибири. Часть из них, выделенных по видам кардиоцератид, вошли в состав новой версии Бореального (Арктического) стандарта (14 зон, 38 биогоризонтов) бата и келловея, для которого предлагается инфразональная шкала.

Большинство зональных и инфразональных подразделений биостратиграфической шкалы Европейской России выделены по видам филолиний космоцератид и кардиоцератид, сформировавшихся в бате в пределах Бореальной (Арктической) области, а в келловее и оксфорде - Бореально-Атлантической области. Поэтому стратиграфическая шкала бата Европейской России принципиально не отличается от таковой Восточной Гренландии, а келловея и нижнего оксфорда – суббореальной Европы (в первую очередь, Англии и Северо-Западной Франции). На уровне зон и подзон сходство является значительным или даже полным. Так, из 6 зон батской шкалы Восточной Гренландии в зональной шкале Европейской России установлено 5 зон (рис. 2.7.1). В келловее 6 из 8 зон (75%) являются общими с зонами келловея суббореальной Европы (рис. 2.7.2, 2.7.3), а на уровне подзон это сходство является полным (за исключением подзон зоны Herveyi). Наоборот, инфразональная шкала келловея заметно отличается от зональной: из 30 биогоризонтов шкалы Европейской России являются общими с английской шкалой только 15 (50%) и со шкалой Германии – 10 (33%). Столь разительные отличия отражают не только региональные различия в составе аммонитовых фаун и строении разрезов, но и номенклатурные и технические проблемы выделения и установления биостратонов. Последние связаны с неодинаковым пониманием систематики аммонитов разными специалистами и другими субъективными факторами. Во многом вследствие этих причин наблюдается несовпадение подъярусных и ярусных границ в стратиграфических шкалах этих регионов, в частности границы нижнего-среднего келловея и келловея-оксфорда. В настоящий момент это несовпадение не превышает объем биогоризонта.

Большинство биостратонов стратиграфической шкалы Европейской России являются установленными, поскольку они были выделены раньше в другом регионе по таксонам, широко распространенным в Бореально-Атлантической области (Kepplerites, Kosmoceras, Proplanulites, Lamberticeras, Quenstedtoceras). Узкопровинциальные биостратоны основной и альтернативной шкал, характерные преимущественно для келловея Европейской России, выделяются по видам кадоцератин родов Cadoceras, Cadochamoussetia, Funiferites.

Настоящая шкала разработана в основном по разрезам бата, келловея и нижнего оксфорда Центральной России (Московской, Рязанской, Костромской, Нижегородской и Саратовской областей, респ. Мордовии) и респ. Коми (бассейны р. Печоры и Сысолы).

Наиболее полные разрезы, содержащие стратотипы биогоризонтов, рассматриваются как опорные (рис. 2.7.4). К ним относятся разрезы у г. Михайлов, характеризующиеся наибольшей полнотой в среднем-верхнем келловее, где выделено 7 стратотипических интервалов; разрез у г. Елатьма с наиболее полной последовательностью в верхах нижнего келловея и в среднем келловее (3 стратотипических интервалов [с.и.]); разрезы келловея у с. Вотча (3 с.и.), Черменино (3 с.и.), Бурдово (3 с.и.), Знаменка (1 с.и.); разрезы бата и келловея у пос. Просек-Исады (2 с.и.) и Чуркинская Щелья (1 с.и.); верхнего келловея-нижнего оксфорда у пос. Дубки (2 с.и.), Адзьвавом (2 с.и.). Остальные разрезы являются опорными или дополнительными: для нижнего бата — разрезы Ижмы и Дрещанки, Никифорова Щелья; верхнего бата — Большая Пестровка, Репьевка, Лекаревка; нижнего-среднего келловея — Макарьев, Рыбинск, Никитино, Алпатьево, Сухая Песчанка; верхнего келловея — нижне-

Европейская Россия

Восточная Гренландия последовательность биогоризонтов подъярус, зона биогоризонт подъярус, зона, подзона альтернативная основная micans CALL **CALLOVIENSE** Calloviense geerzense calloviense calloviense Galilaei galilaei galilaei sokolovi KOENIGI phillipsi Curtilobus curtilobus **KOENIGI** tolype cf. gowerianus нижний келловей нижний келловей Gowerianus gowerianus chamousseti septentrionale saratovense subpatruus **SUBPATRUUS** surensis tschernyschewi elatmae falsum nordenskjoeldi β **ELATMAE NORDENSKJOELDI** frearsi nordenskjoeldi α jacquoti breve cf./aff. breve **APERTUM** 'bodylevskyi' бат **APERTUM** tenuifasciculatus верхний бат apertum apertum α , β , γ верхний calyx calyx vardekloeftensis vardekloeftensis CALYX **CALYX** infimum svalbardensis peramplus nageli rosenkrantzi rosenkrantzi **VARIABILE** VARIABILE [inflatus] tychonis CRANOCEPHALOIDE cranocephaloide crassiplicatum ishmae kochi **ISHMAE** ishmae ishmae **ISHMAE** ishmae ishmae нижний бат бат ishmae cf.excentricum нижний greenlandicus greenlandicus freboldi freboldi BESNOSOVI besnosovi greenlandicus greenlandicus greenlandicus greenlandicus **GREENLAN-GREENLANDICUS DICUS** greenlandicus mojarowskii 'micrumbilicatus'

прямая корреляция по кардиоцератидам 👴 прямая корреляция по космоцератидам

Рис. 2.7.1. Схема биостратиграфического расчленения бата и нижнего келловея Европейской России и его сопоставление с биостратиграфической шкалой Восточной Гренландии (по Callomon, 1993).

	Бореально-Атлантическая область биогоризонт							Субсредиземноморская провинция			
	зона	Подзона	Англия	с-3. Франция	op		т Европейская Россия		биогоризонт	Подзона	30H.
	Σ	Cordatum	cord	atum	4	08	cordatum			Cordatum	Σ
	CORDATUM	Costicardia	costi	cardia	4	07	costicardia]		Costicardia	CORDATUM
	RD,	.	hulea	alvii	٦	06	baccatum] [mazuricus		RD
Нижний оксфорд	8	Bukowskii	buko	VSKII		05	bukowskii	اً اَ	claromontanus	Claromontanus	8
				praecordatum	5-1		praecordatum	E	praecordatum	Praecordatum	
		Praecordatum	praecordatum	alphacordatum	= =		alphacordatum		alphacordatum		
	Щ		praecoraatam	praemartini	≒⊥	02	praemartini		praemartini		ATHLETOIDES
	MARIAE		aff. scarburgense	woodhamense	===		praemaram		woodhamense		
	Σ	Scarburgense		Trocanamente	4			l I	woodnamense		
			scarburgense "	scarburgense		01	scarburgense		athletoides	Athletoides	l ∃
			woodhamense					Н			Α
			redcliffense	thuouxensis					thuouxensis		
			pauci. γ, Peltomorphites		4			إ			
			paucicostatum γ			c35	paucicostatum				
	_	Lamberti	paucicostatum β	paucicostatum	4			3	paucicostatum		l⊨
	LAMBERTI	Lamberu	paucicostatum α							l ti	FR
	1 2		Quenstedtoceras sp.1		٦	c34	mojarowskii	7		Lamberti	LAMBERTI
Верхний келловей	 		lamberti	lamberti		c33	lamberti	أ	lamberti		
	_		praelan	nberti	4	c32	praelamberti		praelamberti		
			heni		J		,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,,	ĭ	schroederi		
		Henrici	messi		ĭ	c31	henrici	€	subtense	Poculum	
			messi	aciii	╡			l	nodulosum		
		Kuklikum (=Spinosum)	(kuklik	um)	4	c30	kuklikum	۲	collotiformis	Collotiformis	
	<	(=Spiriosum)			╣			piveteaui			.<
	1 🖳	Proniae	pronia	ae T	4	c29	rowlstonense	0	athleta	Trezeense	ATHLETA
	ATHLETA		,		4	c28	proniae		leckenbyi	1102001100	
	~	Phaeinum	phaeinum				phacinum	e	"Pseudopeltoceras"	Rota	
			priacii	am	1	c27	phaeinum		rota / regulare	Rola	
	Σ	0	grossouvrei		4	c26	grossouvrei		waageni	l andbands	Σ
eŭ	CORONATUM	Grossouvrei	poster	ior	4	c25	posterior	7	leuthardti	Leuthardti	ATL
10B		Obductum			4	c24	crassum	١	baylei	Baylei	CORONATUM
늙			obduct	um	4	c23	obductum	villanyensis			
Ϋ́			jaso	n В	Η.	c22	jason jason	richei			
Ž		Jason	jaso		╗	c21	jason sedgwickii	i	blyensis	Tyranniformis	ANCEPS
Средний келловей	JASON	Medea	?		╡	c20	medea magnum	1	turgidum		불
ဝ	JAS					=	medea medea	╣	bannense	Stuebeli	₹
					1	c19		H	barrierise		
		Enodatum	?		¥	c18	enodatum aeeta		posterius		
	l		enoda		=1	c17	enodatum enodatum			Detine	
	SS		enoda			c16	enodatum crispatum	-	pamprouxensis	Patina	
	VIENSE		diffic	ilis	3	c15	fracidus				
	CALLO		enoda	tum α	4				boginense		
	CA	Calloviense	mica	ans	4	c14	micans		michalskii	Michalskii	
		Canovicine	callov	iense	c 13		calloviense		lougieri		GRACILIS
Σ		Galilaei	gali	laei	3	c12	galilaei		laugieri	Voultensis	.∀C
Be		Curtilobus	trichop	horus	4	С			pictava		8
ō			indigestus β	ferruginosus	3	ļ l					
ОГГ			indigestus a	tolype		b	curtilobus				
келло	N S		geetee		J	c11 a			grossouvrei	Grossouvrei	
ий келло	KOENIG		curtile	ohue		7 4		4			
жний келло	KOENIGI		curtile		70	-10	goworionus			1	
Нижний келло	KOENIG	Gowerianus	gowe	rianus	_	c10	gowerianus				-
Нижний келло	KOENIG	Gowerianus	gowe	rianus rchus	_	c10	gowerianus metorchus			Droho	
Нижний келло	KOENIG	Gowerianus	gowe meto kamp	rianus rchus otus γ	_	=			prahequense	Prahequense	
Нижний келло	KOENIG		gowe meto kamp	rianus rchus	_	c9	metorchus		prahequense	Prahequense	
Нижний келло		Gowerianus	gowe meto kamp	rianus rchus otus γ	_	c9	metorchus			Prahequense	
Нижний келло			gowe metc	rianus rchus otus γ otus β	_	c9	metorchus saratovensis		prahequense moorei	Prahequense	-
Нижний келло		Kamptus	gowe metc kamp kamp hen	rianus rchus otus γ otus β	_	c8 c7 c6	metorchus saratovensis subpatruus surensis		moorei	Prahequense	
Нижний келло	HERVEYI		gowe metc kamp kamp hen terek	rianus rchus rchus γ otus γ otus β otus α	_	c9 c8	metorchus saratovensis subpatruus				
Нижний келловей		Kamptus	gowe metc kamp kamp hen tereb	rianus rochus otus γ otus β otus α /eyi oratus β	_	c8 c7 c6	metorchus saratovensis subpatruus surensis		moorei Ieptus	Prahequense BULLATU	S
Нижний келло		Kamptus	gowe metc kamp kamp hen tereb	rianus rchus rchus γ otus γ otus β otus α νeyi oratus β	_	c8 c7 c6 c5	metorchus saratovensis subpatruus surensis tschernyschewi elatmae		moorei		S
Нижний келло		Kamptus	gowe metc kamp kamp hen tereb	rianus rochus otus γ otus β otus α /eyi oratus β	_	c9 c8 c7 c6 c5	metorchus saratovensis subpatruus surensis tschernyschewi		moorei Ieptus		S

Рис. 2.7.2. Схема биостратиграфического расчленения келловея и нижнего оксфорда Европейской России и его сопоставление с биостратиграфической шкалой Англии (по Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980; Callomon et al., 1988; Page, 1988, 1989, 2004) и Суббореальной и Субсредиземноморской Франции (Fortwengler & Marchand 1994, 1997, Thierry et al., 1997, Cariou et al., 1997, Bonnot et al., 2002) (из [Kiselev, Rogov, 2018], частично).

[•] прямая корреляция по бореальным аммонитам

[⊖] прямая корреляция по тетическим аммонитам

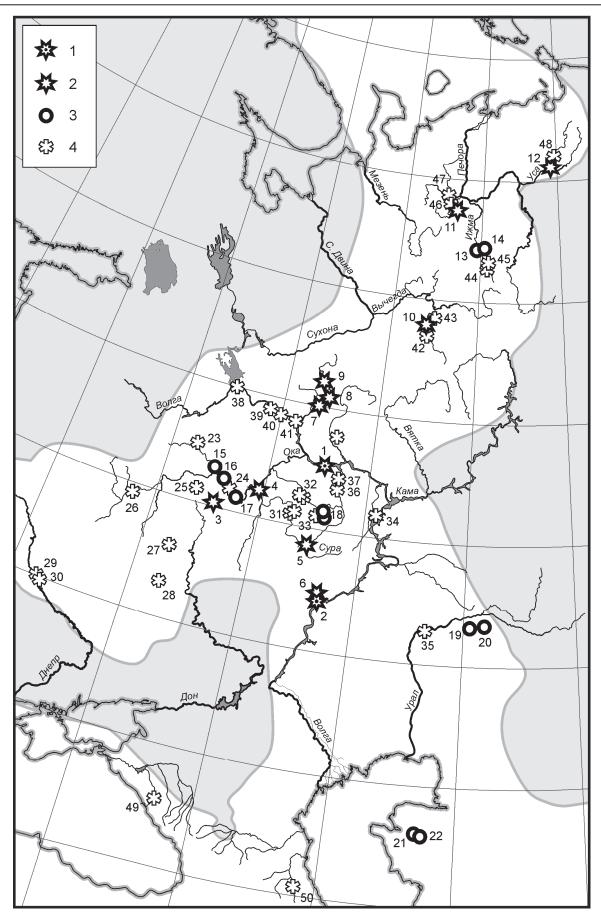
Часть 2. Зональная и инфразональная биостратиграфия бата и келловея

		Евр	опей	ская Россия			Герма	ния		
	зона Подзона		ИУ	ИУ биогоризонт		биог	оризонт	Подзона	зона	
	Σ	Cordatum	08	cordatum	4	COI	datum	Cordatum	Σ	
	CORDATUM	Costicardia	07	costicardia	•	cos	ticardia	Costicardia	J T	
Нижний оксфорд	RD,	Dulamalii	06	baccatum bukowskii		hule	owskii	Dulanialii	CORDATUM	Нижний оксфорд
8	000	Bukowskii	05			DUK	OWSKII	Bukowskii		
7 OK			04	praecordatum alphacordatum		praec	ordatum			
Î.	MARIAE	Praecordatum Scarburgense	о3			alphacordatum		Praecordatum	Щ	ĬŽ O
ļ Š	AR		02	praemartini					₹	¥
	Σ		01	scarburgense		scarburgense		01	MARIAE	Ī
			c35	paucicostatum	•	paucicostatum		Scarburgense		
	=		c34	mojarowskii						
	ER	Lamberti	c33	lamberti 😩		lamberti		Lamberti	 	
Ξ×	LAMBERT		c32	praelamberti	•	praelamberti	"compressum"		BEI	
Верхний келловей	_ ≤	Henrici	c31	henrici		henrici	flexispinatum "entospina" megaloglobulus	Henrici	LAMBERT	пловей
ерхний	₹	Kuklikum	c30	kuklikum		punctulatum prorsosinuatum fraasi		"Spinosum"	ATHLETA	Верхний келловей
å	ATHLETA	Proniae	c29	rowlstonense		quen	evexa	Proniae		
	ᄐ	rioniae	c28	proniae		compli	anatoides	1 1011140	\ TH	Ш
	⋖	Phaeinum	c27	phaeinum			khemeri	Phaeinum		
		- Hadinani	027			acul	eatum			
><	Σ	Grossouvrei	c26	grossouvrei			um / zugium	Grossouvrei	Σ	
Bel	NAT I		c25	posterior obductum posterior				Ā	вей	
=	CORONATUM	Obductum	c24	crassum	3	1-		Obductum	CORONATUM	10171
- S	8		c23	obductum	9		um anterior		_ ၓ	Средний келловей
Средний келловей	JASON	Jason	c22	jason sedgwickii				Jason	z	Ž
РE		Medea	c21						JASON	едн
ြင္ပ	ا ک		c20	medea magnum medea medea	D		edea β edea α	Medea	7	Cp
		Enodatum	c18	enodatum aeeta		1116	incisum			
	l		c17	enodatum enodatum		enodatum γ			CALLOVIENSE	
	CALLOVIENSE		c16	enodatum crispatum	5		latum β	Enodatum		
	\F		c15	fracidus			latum α.			
	9		c14	micans			cans			
	CAL	Calloviense	c13	calloviense	5		viense	Calloviense		
	<u> </u>						rniki [MS]			
		Galilaei	c12	galilaei		galilaei		Galilaei		
			С			crassiruga hubblei [MS] densicostatus		Curtilobus	KOENIGI	
λŽ	<u>5</u>	Curtilobus	b c11	curtilobus	۱ř					
086	KOENIGI				4					зей
=	×						eyi [MS]		KO	Нижний келловей
×			а		۱ř	bess	eli [MS]			
Ę			c10	gowerianus	aff. gowerianus			1	ž	
Нижний келловей		Gowerianus	c9	metorchus	3	mei	torchus	Gowerianus		Ϋ́ΗΖ
1				00-1-1-1	4	to	oricelli		•	흪
			c8	saratovensis		hildes	heimensis			_
		Subpatrius	c7	subpatruus		kan	nptus α			
	Subpatruus		c6	surensis		he	rveyi			
						cf. terebratus		j HEBVEVI		
			CE	tschernvschewi		01. 107		HEDI/EV	η .	
			c5	tschernyschewi	8		chense	HERVEY	1	
			c5	tschernyschewi elatmae	(00)	wuta		HERVEY	1	
		Flatmae				wuta	chense	HERVEY	1	
		Elatmae	c4	elatmae		wuta sue quenst	vicum	HERVEY	1	

прямая корреляция по бореальным аммонитам
 ⊕ корреляци
 ⊕ прямая корреляция по тетическим аммонитам

⊖ корреляция по викариатам

Рис. 2.7.3. Зональное и инфразональное деление келловея и оксфорда Европейской России и ее корреляция с биостратиграфической шкалой Германии (по Callomon et al., 1987; Dietl, 1993, 2011, 2015; Mönnig, 1993, 1995, 2017; Mönnig, Dietl, 2017; Niederhöfer, Dietl, 2014; Dietl, Mönnig, 2016; Mönnig et al., 2018) (из [Kiselev, Rogov, 2018], частично).



го оксфорда – Пески, Ханская Гора. Непрерывные ярусные и подъярусные границы прослежены в нескольких разрезах: Просек (бата-келловея); Елатьма, Алпатьево, Черменино (нижнего-среднего келловея); Михайлов (среднего-верхнего келловея); Михайлов, Пески, Дубки (келловея-оксфорда).

Предполагается, что разработанные шкалы содержат минимальное число пропусков на инфразональном уровне, поэтому они могут быть предложены как зональные и инфразональные стандарты для большей части Европейской России.

Из описанных ниже зон две зоны являются общими для зональных шкал основной последовательности Европейской России и Северной Сибири (Ishmae, Calyx), три – общими для альтернативной последовательности Европейской России и основной последовательности Северной Сибири (Milaschevici, Stenolobum, Nikitini) и пять входят в состав только основной шкалы Северной Сибири. Инфразональная шкала бата и келловея Северной Сибири включает 20 биогоризонтов, из которых 3 присутствуют в основной и 4 — в альтернативной инфразональной шкале Европейской России. Остальные (65%) характерны только для Северной Сибири и соседних регионов Арктики.

Поскольку многие биостратоны, выделенные по кардиоцератидам, являются общими для разных стандартных шкал, для них дается единое описание в одном разделе. Это позволит избежать множества ненужных повторов. Тем не менее такой сводный обзор географически и типологически разнокачественных биостратонов является громоздким. Для того чтобы избежать путаницы, в описание каждого биостратона введен специальный раздел "категория", где дается указание на его принадлежность к различному региональному стандарту или типу шкалы (основной или альтернативной).

НИЖНИЙ БАТ Зона GREENLANDICUS Callomon, 1959

- = Arctocephalites Beds, pars.: Spath, 1932
- = Arctocephalites nudus (Zone), pars.: Donovan, 1957
- = Arctocephalites greenlandicus (Zone, зона): Callomon, 1959, 1961, 1963, 1979, 1984, 1985, 1993, 1994, 2003; Frebold, 1961, 1964; Birkelund et al., 1971; Hall, 1984; Poulton, 1987; Митта, Алсен, 2013; Mitta, Alsen, 2014; Callomon et al., 2015; Митта, 2004, 2009; Mitta et al., 2014, 2015; Репин, 2005, 2007; Меледина, 2013, 2014; Меледина и др., 2015
 - = Arctocephalites aff. greenlandicus (зона): Меледина, 1991, 1994; Меледина и др., 1991, 2009, 2011
 - = Arctocephalites frami (Zone): Poulton, 1987; Poulton et al., 1993
 - = Arctocephalites amundseni (Zone): Poulton, 1987; Poulton et al., 1993
 - = Слои с Paracephalites (?) belli (слои с): Меледина, 1991; 1994; Меледина и др., 1991, 2011

Рис. 2.7.4. Схема расположения основных изученных разрезов бата, келловея и нижнего оксфорда на территории Европейской России, Северного Кавказа и Мангышлака в пределах Среднерусского моря и прилегающих районов Перитетиса. Серой заливкой схематически обозначены области с континентальным режимом осадконакопления (суши) в келловейском веке. Символами обозначены разрезы с различной сущностью: 1 - опорные и стратотипические разрезы – кандидаты на роль GSSP; 2 – стратотипы зон или биогоризонтов; 3 – опорные разрезы, не являющиеся стратотипами; 4 – разрезы вспомогательного значения. Цифрами обозначены разрезы: кандидаты на роль GSSP - 1 - Просек; 2 - Дубки; стратотипы зон или биогоризонтов - 3 - Михайлов; 4 – Елатьма; 5 – Плетневский карьер; 6 – Сокурский карьер; 7 – Макарьев; 8 – Мантурово, Знаменка; 9 — Бурдово, Черменино; 10 — Вотча; 11 — Чуркино; 12 — Адзьвавом; опорные разрезы, не являющиеся страто*типами* – 13 – Ижма (порог Разливной); 14 – Дрещанка; 15 – Пески; 16 – Алпатьево; 17 – Никитино; 18 – Большая Пестровка-1,2; 19 — Сухая Песчанка; 20 — Бердянка; 21 — Сарыдиирмень; 22 — Жармыш; *разрезы* вспомогательного значения – 23 – Москва-Сити; 24 – Рязань (Дядьково); 25 – Венев; 26 – Фокино; 27 – Железногорск; 28 – Старый Оскол; 29 – Трактемиров-Григоровка; 30 – Канев (Костянецкий Яр, Маланчин Поток); 31 – Краснослободск; 32 – Ужовка, Починки; 33 – Трофимовщина; 34 – Тархановская Пристань; 35 – Январцево; 36 – Лекаревка; 37 – Хвадукассы; 38 – Рыбинск (Переборы, Тоговщина, Иода); 39 – Пушкино; 40 – Наволоки, Плес; 41 – Юрьевец; 42 – Ляпин-Ягдор; 43 – Ыб; 44 – Одесдино; 45 – Айюва; 46 – Уса (Цилемская); 47 – Трусово; 48 – Адзьва (Никифорова Щелья); 49 – Даховская (Белая); 50 – Цудахар-Буртанимахи.

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего бата Восточной Гренландии, Юкона, Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> Arctocephalites greenlandicus Spath (голотип: Spath, 1932, pl. 9, fig. 1; pl. 10, fig. 1). Нижний бат Восточной Гренландии.

<u>Стратотип</u> не выделялся. В Восточной Гренландии самая полная последовательность хроноподвидов отмечается Калломоном (Callomon, 1993, fig. 4) в выделенных им стратотипах биогоризонтов данной зоны: разрез 49, Lower Fegins Elv (район Olympen) и разрез 3, Vardekløft B (район Hurry Inlet). Они могут рассматриваться как стратотипы зоны.

- <u>Объем</u>. В Гренландской провинции установлено три биогоризонта, первоначально выделенных Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии. В соответствии с результатами ревизии *Ar. greenlandicus* (см. описание) виды-индексы биогоризонтов рассматриваются как подвиды. В характеристике биогоризонтов первоначальное название Калломона указано в скобках как синоним, стратотипы указаны по тому же автору (ibid., fig. 4):
- **1. Биогоризонт** *Ar. greenlandicus 'micrumbilicatus*' (= F.11. *Arctocephalites* sp. nov. E [*micrumbilicatus* MS]). Подвид-индекс *Ar.*'*micrumbilicatus* Callomon, 1993 (in lit.). Стратотип: район Оlympen, разрез 49 (Lower Fegins Elv). Выделен в Восточной Гренландии и за ее пределами не установлен.
- **2. Биогоризонт** *Ar. greenlandicus greenlandicus* (= F.12. *Arctocephalites greenlandicus*). Видиндекс *Arctocephalites greenlandicus* Spath, 1932. Стратотип: район Olympen, разрез 49 (Lower Fegins Elv). Широко распространен в Панбореальной надобласти: Восточная Гренландия, Юкон, Земля Франца-Иосифа, Северная Сибирь, Тимано-Печорский регион (р. Ижма, порог Разливной) (табл. 14, фиг. 1, 2, табл. 15, фиг. 1, 2). В Северной Сибири находки вида-индекса представлены экземплярами, не достигшими зрелости, что препятствует точному определению подвида. Поэтому в схеме корреляции (рис. 2.7.1) его положение обозначено как вероятное.
- **3.** Биогоризонт *Ar. greenlandicus freboldi* (= F.13. *Arctocephalites freboldi*). Подвид-индекс *Arctocephalites greenlandicus freboldi* (Spath, 1932). Стратотип: район Hurry Inlet, разрез 3 (Vardekløft В). В Панбореальной надобласти, кроме Восточной Гренландии, биогоризонт может быть установлен также в Северной Сибири (=слои с *Paracephalites* (?) *belli*) и Тимано-Печорском регионе (бассейн р. Ижмы). На р. Дрещанке в разрезе D-5/обн. 12 находки ех situ вида-индекса (Митта, 2009, табл. 2, фиг. 2) привязаны к слою 8 (вблизи подошвы "арктикоцерасовых песчаников"), но это положение пока следует считать не более чем вероятным.

Помимо Восточной Гренландии полное инфразональное деление зоны Greenlandicus может быть установлено и на Юконе в разрезе Salmon Cache Canyon. Ранее в этом разрезе, в слоях 28-47, Пултон (Poulton, 1987) выделил две местные зоны — Ar. amundseni и Ar. frami. В данной работе эти виды рассматриваются как эндемичные хороподвиды *Ar. greenlandicus* (см. описание вида), а зоны — как биогоризонты устанавливаемой здесь зоны Greenlandicus. Помимо этих биогоризонтов, в зоне Greenlandicus paspese Salmon Cache Canyon устанавливается и номинальный биогоризонт *greenlandicus greenlandicus*.

- **1. Биогоризонт** *Ar. greenlandicus amundseni* (= зона Amundseni Poulton, 1987, pars.). Видиндекс *Ar. greenlandicus amundseni* Poulton, 1987). Стратотип: Юкон, разрез Salmon Cache Canyon, слои 28-34. Аммониты представлены в основном видом-индексом, а также филлоцератидами и редкими эурицефалитинами.
- **2.** Биогоризонт *Ar. greenlandicus greenlandicus* (= зона Amundseni Poulton, 1987, pars.). Вид-индекс *Arctocephalites greenlandicus* Spath, 1932. Стратотип: район Olympen, разрез 49 (Lower Fegins Elv). Гипостратотип: Юкон, разрез Salmon Cache Canyon, слой 36. Аммонитовый комплекс характеризуется только видом-индексом.
- **3.** Биогоризонт *Ar. greenlandicus frami* (= зона Amundseni Poulton, 1987, pars. + зона Frami Poulton, 1987). Вид-индекс *Arctocephalites greenlandicus frami* Poulton, 1987. Стратотип: Юкон, разрез Salmon Cache Canyon, слои 40-47. Аммониты представлены видом-индексом и филлоцератидами. В данной работе положение биогоризонта *greenlandicus frami* в стратотипе существенно расширено по сравнению с зоной Frami в шкале Пултона (слои 46-47, по [Poulton, 1987, fig. 4]). Это связано с другим пониманием сущности подвида, в синонимику которого сведен вид *Ar. belli* Poulton,

1987. Экземпляры последнего найдены ниже слоя 46, в связи с чем подошва описываемого биогоризонта опущена вниз.

В Северной Сибири зона Greenlandicus установлена С.В. Мелединой (Меледина, 2013, 2014) на побережье Хатангского залива (п-ов Урюнг-Тумус), в бассейне р. Оленек (р. Келимяр) и низовьях р. Лены (пос. Чекуровка, северный разрез). Зона соответствует ранее выделенным подразделениям – слоям с Arctocephalites aff. greenlandicus и слоям с Paracephalites belli (Меледина, 1994) (рис. 2.4.1, 2.4.2). По всей видимости, они соответствуют или эквивалентны двум верхним биогоризонтам гренландской или североканадской шкалы Ar. greenlandicus greenlandicus и Ar. greenlandicus freboldi / frami. Первый (нижний) может быть установлен по виду-индексу в разрезе Урюнг-Тумус в верхней части пачки 20 (Меледина и др., 1987, 2015; Меледина, 1994) и на р. Келимяр (Меледина, 2014). Верхний биогоризонт устанавливается в разрезе Урюнг-Тумус в нижней части пачки 21 и в северном разрезе у пос. Чекуровка в верхней части пачки 3 (Меледина, 1994) по комплексу видов с неустойчивыми определениями: первый - Paracephalites (?) belli (Poult.) (Меледина, 1991), Pachycephalites (?) cf. belli (Poult.) (Меледина, 1994), и второй – ? Iniskinites sp. (Меледина и др., 1987), Ar. amundseni Poult. (Меледина, 1994). Все изображенные в публикациях экземпляры, соответствующие этим определениям, рассматриваются здесь как морфы подвида Ar. greenlandicus frami (описание вида см. в гл. 1.7). Это дает основание установить в верхней части зоны Greenlandicus Северной Сибири биогоризонт greenlandicus frami, тот же самый, что и в зоне Greenlandicus Юкона.

Распространение. Восточная Гренландия, Юкон (разрез Salmon Cache Canyon), Северная Сибирь (низовья р. Лены), Земля Франца-Иосифа, Европейская Россия (бассейн р. Печоры и, возможно, окрестности Саратова).

Зона ISHMAE Zonov, 1937 emend. Bodylevsky, 1949

- = Arcticoceras beds, pars.: Spath, 1932
- = Arcticoceras ishmae (зона, Zone): Зонов, 1937; Бодылевский и др., 1949, 1960; Сазонов, 1953, 1957; Frebold, 1961, 1964,; Sachs, 1962; Callomon, 1972, 1979, 1984, 1993; Hall, 1984; Poulton, 1987; Меледина, 1991, 1994; Меледина и др., 1991; 2009; Митта, Сельцер, 2002; Митта, 2004, 2009; Митта и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Митта, Алсен, 2013; Міtta, Alsen, 2014; Міtta et al., 2014, 2015; Гуляев, 2019; Киселев, 2020а
- = Arcticoceras kochi (зона, Zone): Donovan, 1953, 1957; Callomon, 1959, 1961; Frebold, 1964; Меледина, 1973, 1976, 1977, 1987
 - = Arcticoceras stepankovi (зона): Репин, 2005, 2007; Репин и др., 2006
 - = Arcticoceras harlandi + A. ishmae (зона): Репин, 2005; Меледина, 2014

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего бата Европейской России, Восточной Гренландии, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Северной и Восточной Сибири, Арктической Канады, Юкона, Северной Аляски и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. Arcticoceras ishmae (Keyserling) (лектотип: Сакс и др., 1976, табл. IX, фиг. 1а, б; Репин и др., 2006, табл. 13, фиг. 1а-г). Среднее течение р. Ижмы, нижний бат, зона Arcticoceras ishmae.

<u>Стратотип</u> не выделялся. Наиболее полная последовательность хроноподвидов зафиксирована в Восточной Гренландии, Земле Джеймсона, в разрезе Mikael Bjerg 33 (по Callomon, 1993), вследствие чего он может рассматриваться как гипостратотип. Лектостратотип, по всей видимости, должен выделяться в разрезах Печорского Севера, на р. Ижма (порог Разливной) или р. Дрещанке (обн. 12 – D5).

<u>Объем</u>. Четыре биогоризонта, первоначально выделенные Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии. Названия их видов-индексов изменены в соответствии с результатами ревизии вида, стратотипы указаны по Калломону:

1. Биогоризонт *A. ishmae* cf. *excentricum* (= F.14. *A. harlandi*: Callomon, 1993). Вид-индекс – *A. ishmae* cf. *excentricum* Voronetz, 1962. Стратотип: район Olympen, разрез 49 (Lower Fegins Elv). Твердо установлен только в Восточной Гренландии. В бассейне р. Лены (Северная Сибирь) биогоризонт может быть установлен условно, поскольку преимущественное распространение в низах чекуровской свиты и зоны Ishmae (разрез Северная Чекуровка) типовой серии *А. excentricum* Voronetz, а также его топотипов не доказано (Киселев, 2020а).

- **2.** Биогоризонт *A. ishmae ishmae* (= F.15. *A. ishmae* α: Callomon, 1993). Вид-индекс *A. ishmae ishmae* (Keyserling, 1846). Стратотип: район Mikael-Trefjord Bjerg, разрез 33 (Mikael Bjerg N). Широко распространен в Панбореальной надобласти. Кроме Восточной Гренландии присутствует в Тимано-Печорском регионе (в первую очередь, бассейн р. Ижмы), Шпицбергене, Северной Сибири.
- **3.** Биогоризонт *A. ishmae kochi* (= F.16. *A. ishmae* β: Callomon, 1993). Вид-индекс *A. ishmae kochi* Spath, 1932. Стратотип: район Olympen, разрез 60 (Olympen E). Надежно распознается только в Восточной Гренландии. Предположительно может быть установлен в Тимано-Печорском регионе: в разрезах Усы (в кровле "арктикоцерасовых песчаников") и в разрезе Адзьвы.
- **4.** Биогоризонт *A. crassiplicatum* (= F.17. *A. crassiplicatum*: Callomon, 1993). Вид-индекс *A. crassiplicatum* Callomon, 1993. Стратотип: район Olympen, разрез 57 (Pamas S). Известен только в Восточной Гренландии. По предложению В.В. Митта и П. Алсена (Митта, Алсен, 2013; Mitta, Alsen, 2014), биогоризонт предложено относить к зоне Cranocephaloide среднего бата, после чего соответствующие изменения были внесены в конструкцию гренландской шкалы некоторыми авторами (см. также Kelly et al., 2015).

В более ранней версии дифференциации зоны Ishmae Дж. Калломон (Callomon, 1984, р. 165) выделял три подзоны – Harlandi, Ishmae и Crassiplicatum.

На Юконе можно выделить два биогоризонта, эквивалентных биогоризонтам *ishmae* cf. *excentricum* и *ishmae ishmae*. Их виды-индексы в разрезе Salmon Cache Canyon (слои 53-60, по [Poulton, 1987]) имеют специфические, статистически выявленные отличия от сопоставимых аналогов из Гренландской провинции (Киселев, 2020а, б), поэтому полностью тождественными эти подвиды считать нельзя. Не исключено, что юконских арктикоцерасов следует рассматривать как два хороподвида, примерно одновозрастных двум ранним хроноподвидам *A. ishmae* cf. *excentricum* и *A. ishmae ishmae* Гренландской провинции.

Распространение. Европейская Россия (окрестности Саратова [Сокурский разрез] и Самары [Переволоки], бассейн р. Печоры – разрезы на р. Ижма, Дрещанка, Адзьва, Уса [Цилемская], Уса [Печорская], р. Лемва), Новая Земля, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген (земля Короля Карла, Западный Шпицберген), Баренцево море (Бассейн Тромсё), Северное море (скважина 211/21-1, по Callomon, 1975), Восточная Гренландия, Анабарский залив, низовья р. Лены (Оленекский залив, р. Лена, Оленекская протока), побережье Охотского моря (р. Вилига), Северная Аляска (разрезы Canning River, по Imlay, 1976), Юкон (разрез Salmon Cache Canyon), Канадский Арктический архипелаг (о. Принца Патрика, по Frebold, 1961).

Корреляция. Соответствует верхней части зоны Zigzag нижнего бата Западной Европы.

СРЕДНИЙ БАТ

Зона CRANOCEPHALOIDE Callomon, 1972 emend. Surlyk et al., 1973

- = Arcticoceras sp. nov. A (Zone): Callomon, 1972
- = Arcticoceras cranocephaloides (Zone): Surlyk et al., 1973; Callomon, 1979
- = Arcticoceras cranocephaloide (Zone, зона): Callomon, 1985, 1993; Шурыгин и др., 2011
- = Arcticoceras (?) cranocephaloide (зона): Меледина и др., 1991; 1998; Меледина, 1991, 1994, 2013, 2014; Захаров и др., 1997, 2005; Князев и др., 2006, 2007, 2009а

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего бата Восточной Гренландии, шельфа Северного моря, Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Arcticoceras cranocephaloide* Callomon et Birkelund (голотип: Callomon et Birkelund, 1985, pl. 1, fig. 1). Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget S 42, слой 2. Средний бат.

<u>Стратотип</u> выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии, (Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget S 42).

<u>Аммониты</u>: В Восточной Гренландии – вид-индекс, *Arcticoceras* aff. *cranocephaloide* Call. et Birk., *Kepplerites tychonis tychonis* Ravn, *Kepplerites tychonis fasciculatus* Spath, в Северной Сибири – только вид-индекс.

<u>Объем</u>. В Восточной Гренландии два биогоризонта (Callomon, 1993): F.18. *Arcticoceras cranocephaloide* и F.19. *Kepplerites tychonis*. Северной Сибири – только *Arcticoceras cranocephaloide*.

Распространение. Северное море (скважина 211/21-1, по Callomon, 1975), Восточная Гренландия, Анабарский залив, низовья р. Лены (Оленекский залив, р. Лена).

<u>Корреляция</u>. Вероятно, соответствует среднему бату Западной Европы (корреляция по стратиграфическому положению).

ВЕРХНИЙ БАТ Зона VARIABILE Callomon, 1959, 1972

- = Cadoceras variabile (Zone), pars: Callomon, 1959, 1961, 1963
- = Cadoceras variabile (Zone, зона): Callomon, 1972, 1975, 1979, 1985, 1993; Surlyk et al., 1973; Захаров и др., 1997; 2005; Князев и др., 2006, 2007, 2009а; Шурыгин и др., 2011; Меледина, 2013, 2014
- = Cadoceras barnstoni (Zone, зона): Poulton, 1987; Меледина, 1991, 1994, 1999; Репин, 1999, 2005, 2007; Князев и др., 2002; Захаров и др., 2005; Гуляев, 2011, 2013, 2015

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной и Восточной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Арктической Канады и Юкона и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. Cadoceras variabile Spath (голотип: Spath, 1932, pl. 19, fig. 1). Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, окрестности мыса Constable Point (высота 460 м). Формация Vardekløft. Верхний бат, зона Variabile.

<u>Стратотин</u> выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии – Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget SW 43 (Surlyk et al., 1973, fig. 23).

<u>Объем</u> различается в разных регионах. В Восточной Гренландии Дж. Калломоном (Callomon, 1993) выделено два биогоризонта по роду *Kepplerites*: *Kepplerites* "*inflatus*" (F.20) и *Kepplerites rosenkrantzi* (F.21). В Арктической Канаде зона включает единственный, выделенный Калломоном (Callomon, 1984b) биогоризонт *Cadoceras barnstoni*. В Северной Сибири кепплеритины редки и имеют плохую сохранность, поэтому инфразональное деление проводится по кадоцератинам. Выделя.тся два биогоризонта: *Cadoceras variabile* и *Cadoceras lenaense*.

Инфразональный объем зоны Variabile, по всей видимости, включает три инфразональных уровня, которые в полном виде не встречается ни в одном регионе Арктики.

Зона	Биогоризонты							
	Восточная Гренландия	Европейская Россия	Арктическая Канада	Северная Сибирь				
				Анабарский залив	Низовья р. Лены			
				b5. lenaense				
Variabile	F.21. rosenkrantzi	nageli / rosenkrantzi	C. 9. barnstoni	b4. variabile	variabile			
	F.20. "inflatus"			04. variabile				

Замечания. При первоначальном выделении Калломоном в 1959 г. зоны Variabile ее объем понимался широко и включал в себя вышележащую зону Calyx (выделена в 1972 г.). Зона Variabile в современном понимании в Восточной Гренландии включает в себя слои, содержащие вид-индекс и разнообразные морфы С. (Cat.) barnstoni (см. описание вида). Несмотря на совместную встречаемость этих видов, неоднократно (см. синонимику) выделялась зона Barnstoni, которая здесь рассматривается как стратиграфически эквивалентная зоне Variabile. Факт совместной встречаемости в одном и тех же слоях видов-индексов обеих зон подтверждается не только данными по Восточной Гренландии (Callomon, 1993), но и в Северном Юконе, где была выделена Пултоном зона Barnstoni (Poulton, 1987). В Северной Сибири зона Ваrnstoni была установлена Мелединой (1991), при этом в зональной шкале она размещалась ниже слоев с С. variabile, что отражает диахронное распространение обоих видов. Впоследствии сибирскими специалистами (Князев и др., 2006, 2007, 2009а) выделялся биостратон "слои С. barnstoni" в кровле зоны Cranocephaloide (рис. 2.4.1, 2.4.2), а выше нее устанавливалась зона Variabile. Представление о раздельной встречаемости С. variabile и С. barnstoni в сибирских разрезах основано на данных о распространении аммонитов в верхнем бате

Анабарской губы (восточный берег), где Мелединой (1994) в слое 41 отмечается *С. barnstoni*, а в кровле слоя 42 – *С. variabile*. Впоследствии Князев обнаружил *С. variabile* и в подошве слоя 42 (Князев и др., 2009, табл. 3, фиг. 1-3), но без *С. barnstoni*. При этом в слое 41 им указывались только *Arcticoceras* sp., а также отмечалось, что выделение указанных зон в Анабарских разрезах осложняется отсутствием находок видов-индексов (ibid., с. 87). Очевидно, что в настоящее время данный разрез нельзя считать показательным для решения вопроса о соотношении рассматриваемых видов в этой зоне. В низовьях р. Лены оба вида найдены в одном и том же слое (табл. 26, фиг. 1,2), что подтверждает их совместное распространение. В этой связи зону Ваrnstoni следует рассматривать как младший синоним зоны Variabile. Это решение уже отражено в одной из последних статей Мелединой (2014).

<u>Распространение</u>. Зона характерна в основном для Арктики: Восточная Гренландия, Северный Юкон, Канадский Арктический Архипелаг, Северная Сибирь (Анабарский залив, Оленекский залив, низовья р. Лены), Новосибирские острова (о. Котельный), Земля Франца-Иосифа. В данной работе она впервые устанавливается в Европейской России (Среднее Поволжье) в первую очередь по присутствию *Kepplerites rosenkrantzi* Spath – вида, характеризующего одноименный биогоризонт в Восточной Гренландии.

Корреляция. Соответствует нижней части верхнего бата Западной Европы: вероятно, подзоне Blanasense Франции (Mangold, Rioult, 1997) и нижней части зоны Orbis – кровле зоны Hodsoni Германии (Mönnig, Dietl, 2017). В Центральной России зона Variabile представлена биогоризонтом *nageli*.

биогоризонт variabile nov.

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. Тот же, что и у зоны в целом.

Стратотип – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 42.

Аммониты: в Восточной Гренландии (Callomon, 1993): вид-индекс, Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek), C. aff. calyx Spath, Kepplerites inflatus Callomon [MS], K. rosenkrantzi Spath. Ha Северном Юконе (Poulton, 1987): вид-индекс, C. (Cat.) barnstoni (Meek), Kepplerites spp, K. aff. rosenkrantzi Spath, Arcticoceras (?) sp., Iniskinites sp. Loucheuria bartletti Poulton, Phylloceras billingsi (Meek), Ph. kudernatschi (Hauer). В Северной Сибири: вид-индекс, C. (Cat.) barnstoni (Meek).

Местонахождения. В Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 42; низовья р. Лены (Атыркан, Северная и Южная Чекуровка, мыс Чуча), нижняя или средняя часть точинской свиты (рис. 2.4.3); Оленекский залив, пос. Станнах-Хочо, слой 8, средняя часть (по Каплан и др., 1979).

Распространение и корреляция. Тот же, что и у зоны в целом. Биогоризонт эквивалентен всем биостратонам, в которых встречается вид-индекс. В Восточной Гренландии к ним относятся два биогоризонта — F.20. *Kepplerites "inflatus"* и F.21. *Kepplerites rosenkrantzi*. Несмотря на то что в нижнем биогоризонте F.20. Калломон определяет вид в открытой номенклатуре как *C*. cf/aff. *variabile* (Callomon, 1993, р. 102), есть основание считать, что эта форма несущественно или совсем не отличается от типичныхесмотря на то, что в нижнем биогоризонтестречается вид-индекс *C. variabile* из вышележащего биогоризонта F.21, откуда, по мнению Калломона, происходит типовая коллеция вида. Экземпляр из F.20. (табл. 27, фиг. 6) в одинаковой мере соответствует морфотипу гренландских и северосибирских экземпляров *C. variabile* (табл. 26, фиг. 2). Во всяком случае между ними сложно найти принципиальные различия.

На Северном Юконе средней части биогоризонта variabile соответствует биогоризонт barnstoni.

биогоризонт lenaense nov.

= слои с Cadoceras variabile: Меледина и др., 1987, 1998; Меледина, 1991, 1994

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Cadoceras lenaense* Meledina (голотип: Меледина, 1977, табл. 4, фиг. 1, экз № 489-275, ЦСГМ при ИИГиГ СО РАН). Северная Сибирь, р. Лена, обн. 7, сл. 36а у пос. Чекуровка (южный разрез). Верхний бат.

<u>Стратотип</u> – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 42, верхняя часть.

Аммониты: вид-индекс, Cadoceras cf. variabile Spath.

Местонахождения. Выделяется только в Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 42, верхняя часть; низовья р. Лены, разрез Южная Чекуровка, обн. 7, сл. 36а.

Замечания. Биогоризонт занимает терминальное положение в зоне Variabile и не соответствует ни одному известному инфразональному подразделению Восточной Гренландии и других регионов (рис. 2.4.5). Вид-индекс принадлежит той же самой кадоцерасовой филолинии, что и Cadoceras calyx Spath, поэтому не исключено, что биогоризонт lenaense было бы правильнее разместить в подошве вышерасположенной зоны Calyx. В типовом для вида местонахождении южного крыла Чекуровской антиклинали (р. Лена) находки вида-индекса, в том числе и голотип, приурочены к подошве зоны Calyx (= зона Falsum по Меледина и др., 1991; Меледина, 1994), где они встречены вместе с С. calyx (= C. falsum, ibid.). Однако в разрезе восточного берега Анабарского залива С. lenaense найден в том же слое и конкреционном горизонте (в 2 м ниже кровли), что и первая находка C. variabile в том же разрезе (Меледина, 1994, табл. 6, фиг. 2). В совокупной выборке кадоцератин из этого горизонта, хранящихся в различных коллекциях (ГМ ИГАБМ СО РАН [Якутск], ЦСГМ ГМ [Новосибирск], ЯрГПУ [Ярославль]), экземпляры *С. lenaense* численно преобладают и составляют не менее 80% выборки. Не исключено, что изображенный Мелединой экземпляр C. variabile относится к брадиморфной разновидности С. lenaense. Если в дальнейшем присутствие С. variabile в рассматриваемом горизонте не подтвердится, биогоризонт lenaense следует переместить в подошву зоны Calyx.

Зона CALYX Callomon, 1972

- = Cadoceras calyx (Zone, зона): Callomon, 1972; Surlyk et al., 1973; Callomon, 1975, 1979, 1985, 1993; Захаров и др., 1997, 2005; Князев и др., 2006, 2007, 2009а,б,в, 2010; Репин, 2005, 2007; Киселев, Рогов, 2007а,б; Шурыгин и др., 2011; Меледина, 2013, 2014
 - = Cadoceras emelianzevi (зона) pars: Меледина, 1977
 - = Cadoceras falsum (зона) pars: Меледина, 1977, 1991, 1994: Меледина и др., 1991; Князев и др., 2002
 - = Cadoceras infimum (зона) pars: Гуляев, Киселев, 1999а, б; Гуляев, 2001
 - = Paracadoceras infimum (зона) pars: Гуляев, 2005, 2011, 2013a,б, 2015
 - = Paracadoceras keuppi (зона) pars: Mitta, 2005, 2008

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Шпицбергена, Европейской России, Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта

<u>Вид-индекс</u>: *Cadoceras calyx* Spath (голотип: Spath, 1932, pl. 20, fig. 1; здесь: **табл. 31, фиг. 1**. Восточная Гренландия, вблизи мыса Констэбл, формация Vardekloft, горизонт К. tychonis).

<u>Стратотин</u>: Восточная Гренландия, Земля Джемсона, западный берег залива Гарри (Hurry Inlet), гора Zackenbjerg, разрез 12 (по Callomon, 1993).

<u>Объем</u>: в Восточной Гренландии два биогоризонта выделены Дж. Калломоном (Callomon 1993): *Kepplerites peramplus* (фауна 22); *Kepplerites vardekloeftensis* (фауна 23); в Европейской России два биогоризонта – *Cadoceras infimum* и *Cadoceras calyx calyx*; в Северной Сибири – биогоризонты *Cadoceras calyx involutum* и *Cadoceras calyx calyx* и параллельный нижнему из них *Cadoceras infimum*. Их соотношение см. ниже:

Зона	Биогоризонты					
	Восточная Гренландия	Европейская Россия	Северная Сибирь			
CALYX	F.23. vardekloeftensis	calyx calyx / vardekloeftensis	b7. calyx calyx			
	F.22. peramplus	infimum / svalbardensis	b6. infimum	b6. calyx involutum		

Аммониты. В Восточной Гренландии (по Callomon, 1993, с изменениями): вид-индекс (табл. 31, фиг. 1,2; табл. 32, фиг. 1-3; табл. 33, фиг. 1-3); Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gul. et Kis. (табл. 27, фиг. 1-5), Kepplerites peramplus Spath, K. svalbardensis Sok. et Bodyl., K. vardekloeftensis Spath.

В Европейской России: вид-индекс, *C.*(*Cat.*) *infimum* Gul. et Kis. (**табл. 19, фиг. 1-6; табл. 20, фиг. 1, 3-5**), *K.* cf. *rosenkrantzi* Spath. *K. svalbardensis* Sok. et Bodyl., *K. vardekloeftensis* Spath.

В Северной Сибири: *Cadoceras calyx calyx* Spath, *Cadoceras calyx involutum* subsp. nov., *C.* (*Cat.*) *infimum* Gul. et Kis. (табл. 22, фиг. 3, 4).

Корреляция. В Европейской России зона устанавливается по общим видам из аммонитового комплекса зоны Calyx в Восточной Гренландии как по роду *Керрlerites*, так и по кадоцератинам. В разрезе Просек зона устанавливается в слоях 7 и 8 по кепплеритам и *С. infimum*. В бассейне р. Алатырь зона может быть установлена в разрезе Большая Пестровка, в слое 1 (Киселев, Рогов, 2007б) по виду-индексу зоны и кепплеритам, где В.В. Митта выделяет фаунистический горизонт *К.* aff. *peramplus* и устанавливает *К. vardekloeftensis* и (Mitta, 2005). В Северной Сибири зона устанавливается только по кадоцератинам.

В Западной Европе (Германия, Швабский Альб) зона Calyx может быть сопоставлена с верхней и средней частями зоны Orbis, верхней частью подзоны Blanasense и подзоной Hannoveranus, где обнаружены *Kepplerites*, близкие к виду-индексу биогоризонта *peramplus* (Dietl, Callomon, 1988; Mönnig, Dietl, 2017).

Замечания. 1. В настоящее время в разрезе Просек не может быть установлен восточногренландский биогоризонт peramplus, поскольку определение K. peramplus встречает серьезные затруднения. Изображение топотипов K. peramplus присутствует в двух работах. Голотип (Spath, 1932, табл. 24, фиг. 1) представляет S- морфотип, поэтому на ядре КЖК полностью отсутствует вторичная скульптура — важнейший диагностический признак. После описания вида Спэтом по единственному экземпляру (голотипу), под тем же названием были изображены два топотипа (Dietl, Callomon, 1988). Они отличаются от голотипа по числу первичных ребер на конечный оборот: 32-33 вместо 45 у голотипа. Напомним, что данный признак принят нами как параметр филогенетического тренда у рода Kepplerites, поэтому данное отличие является существенным.

биогоризонт infimum Gulyaev et Kiselev, 1999

- = Schichten mit Kepplerifes svalbardensis: Sokolov, Bodylevsky, 1931
- = слои с Cadoceras cf. /aff. barnstoni, pars: Гуляев, Киселев, 1999a
- = *Cadoceras infimum* (биогоризонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б; Гуляев, 2001, 2011; Киселев, Рогов, 2007а, б
 - = Kepplerites ex gr. svalbardensis и Cadoceras ex gr. frearsi (слои c, pars): Митта, Стародубцева, 1998
 - = Cadoceras bodylevskyi (фаунистический горизонт, pars): Митта, 2000
 - = Paracadoceras infimum infimum (биогоризонт), pars: Гуляев, 2005, 2007
 - = Kepplerites aff. peramplus (faunal horizons): Mitta, 2005
 - = Paracadoceras keuppi (faunal horizons): Mitta, 2005
 - = Paracadoceras infimum (биогоризонт), pars: Гуляев, 2011, 2015

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Европейской России и альтернативной шкалы Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev (голотип: Гуляев, Киселев, 1999б, табл. І, фиг. 1, 2; ЯрГУ, экз. N 2/267). Нижегородская обл., пос. Просек. Верхний бат, зона Calyx.

<u>Стратотип</u>. Выделен Д.Б. Гуляевым в разрезе пос. Просек (Нижегородская обл.), слои 7-9 (по описанию в [Киселев, Рогов, 20076]).

<u>Аммониты</u>: в Европейской России: вид-индекс (табл. 19, фиг. 1-6; табл. 20, фиг. 1, 4), Kepplerites (Kepplerites) svalbardensis Sokolov et Bodylevsky, K. (K.) cf. rosenkrantzi Spath, Toricellites pauper (Spath), Pseudocadoceras (Costacadoceras) pisciculus (Gulyaev); в Восточной Гренландии: вид-индекс (табл. 27, фиг. 1-4), Cadoceras cf. calyx Spath (табл. 27, фиг. 5), K. (K.) peramplus, K. (K.) svalbardensis, Toricellites pauper (Spath); в Северной Сибири: вид-индекс (табл. 22, фиг. 3, 4).

Местонахождения. В Европейской России: Нижегородская обл. (Просек, Лекаревка), Саратовская обл., респ. Чувашия (Хвадукассы), респ. Мордовия (Большая Пестровка, Любимово и др.), рес. Коми (Чуркинская Щелья). В Северной Сибири: низовья р. Лены, мыс Чуча. В Восточной Гренландии: Земля Джеймсона (Разрез Fossilbjerget 42, Paspes Mikael Bjerg 33).

Корреляция. Биогоризонт *infimum* сопоставляется по виду-индексу с биогоризонтом 22. *peramplus* Восточной Гренландии. Все найденные в гренландской коллекции Калломона экземпляры *C. infimum* происходят из фауны 22 совместно с *Kepplerites svalbardensis* и *K. peramplus*. В среднерусских разрезах также встречен комплекс разнообразных кепплеритин совместно с *C. infimum*, но тем не менее восточно-гренландский биогоризонт *peramplus* не может быть установлен в Центральной России (см. выше). На Шпицбергене эквивалетными являются слои с *K. svalbardensis* и *C.* сf. *calyx* Spath (табл. 24, фиг. 3). В Северо-Восточной Сибири (Селенняхский хр., бассейн р. Уоном) биогоризонт может сопоставляется со слоями с *C.* сf. *calyx* Spath (табл. 24, фиг. 2), а в Северной Сибири (Анабарский залив) – с биогоризонтом *calyx involutum*.

Эквивалент верхней части подзоны Blanasense Западной Европы.

Распространение. Европейская Россия, Северная Сибирь, Восточная Гренландия.

биогоризонт calyx involutum, nov.

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. Ранний хроноподвид *С. саlух*, из подошвы слоя 43 разреза восточного берега Анабарского залива (Князев и др., 2007, табл. 1, фиг. 1, 2).

Стратотип – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 43, нижняя часть.

Аммониты: только подвид-индекс.

Корреляция. Эквивалент биогоризонта 22 (*peramplus*) Восточной Гренландии и биогоризонта *infimum* Европейской России.

Распространение. В настоящее время известен только в Северной Сибири (стратотип). Однако он может быть установлен в Восточной Гренландии в тех же слоях, что и биогоризонт 22 (peramplus), в котором Калломоном (Callomon, 1993) отмечаются кадоцератины, обозначенные названиями *C.* cf. calyx, *C.* cf. franciscus Spath и *C.* cf. victor Spath (табл. 27, фиг. 5). Близкие или идентичные виду-индексу кадоцератины известны также на Шпицбергене, в слоях с *K.* (*K.*) svalbardensis (табл. 24, фиг. 3), и в Северо-Восточной Сибири (табл. 24, фиг. 2), где также вероятно присутствие биогоризонта calyx involutum.

биогоризонт calyx calyx, nov.

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Северной Сибири, Шпицбергена, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. Тот же, что и у зоны в целом.

<u>Стратотип</u>. В качестве стратотипа логично выбрать один из разрезов Восточной Гренландии, предпочтительнее в стратотипе зоны (западный берег залива Гарри, гора Zackenbjerg, разрез 12). Однако в восточно-гренландских разрезах до конца не выявлена преемственность кадоцератин группы *С. саlух*, образующих последовательность таксонов видовой и подвидовой групп. Наоборот, она лучше выражена в разрезах Анабарского залива, поэтому между биогоризонтами, выделенными по этим таксонам, могут быть установлены стабильные границы. Лучшим кандидатом на роль стратотипа биогоризонта *саlух саlух* среди анабарских разрезов является обн. 109 восточного берега (слой 43, кровля).

Аммониты. В Европейской России: вид-индекс, *K.(K.) svalbardensis* Sok. et Bodyl.

В Северной Сибири: вид-индекс, номинальный подвид. В Восточной Гренландии (по Callomon, 1993, с изменениями): вид-индекс; *Kepplerites (Kepplerites) vardekloeftensis* Spath.

Корреляция. Биогоризонт *calyx calyx* соответствует в Восточной Гренландии биогоризонту *vardekloeftensis* Callomon, 1993 основной последовательности. Наиболее вероятным эквивалентом в шкале верхнего бата Западной Европы является подзона Hannoveranus.

Распространение. В Северной Сибири: Анабарский залив, обн. 109, слой 43, верхняя часть; низовья р. Лены, разрез Южная Чекуровка. В Европейской России: респ. Мордовия, разрез Большая Пестровка, слой 1b. В Восточной Гренландии может быть установлен как параллельный биогоризонту vardekloeftensis.

Зона APERTUM Callomon, 1975

- = Cadoceras sp. nov. B (Zone): Callomon, 1972
- = Cadoceras apertum (Zone, зона): Callomon, 1975, 1979, 1985, 1993, 2003b; Захаров и др., 1997; Репин, 2005; Захаров, Рогов, 2008
 - = unnamed Zone: Mitta, 2005
 - = Cadoceras infimum (зона) pars: Гуляев, Киселев, 1999а, б; Гуляев, 2001
 - = Paracadoceras infimum (зона) pars: Гуляев, 2005, 2011, 2013a, б, 2015

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс: *Cadoceras apertum* Callomon et Birkelund (голотип: Callomon, Birkelund, 1985, pl. 2, fig. 1; Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, верхний бат, зона Ареrtum).

<u>Стратотин</u>: выделен Дж. Калломоном (Callomon, 1993) в Восточной Гренландии – Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget SW 43 (Surlik et al., 1973, fig. 23; Callomon, 2003, fig. 2).

<u>Объем</u>: в Восточной Гренландии пять биогоризонтов выделены Дж. Калломоном (Callomon 1993): *Cadoceras apertum* α , β , γ (фауны 24-26); *Kepplerites tenuifasciculatus* (фауна 27); *Cadoceras* cf./ aff. breve (фауна 28); в Европейской России два биогоризонта – *Cadoceras apertum* и *Cadoceras 'bodylevskyi'*.

Замечания. Несмотря на то что аммониты зоны Арегтит были обнаружены в Центральной России достаточно давно (Mitta, 2005), до сих пор не удавалось найти подходящее место для этой зоны в региональной шкале средней юры Европейской России. Для зонального регионального стандарта она была неудобна, поскольку долгое время сопоставлялась с базальным нижним келловеем, как Европы (зона Herveyi), так и России (зона Elatmae) – полностью (Callomon, 1975, 1985; Меледина, 1987; Гуляев, 2001, 2011; Репин, 2005; Захаров, Рогов, 2008) или частично (Callomon, 1993, 1994, 2003b; Гуляев, Киселев, 19996; Киселев, Рогов, 2007а, б; Гуляев, 2015). После сопоставления последовательности видов *Керрlerites* в Германии, Восточной Гренландии, Европейской России и Северного Кавказа (Mönnig, Dietl, 2017) стало очевидно, что большая часть или вся зона Арегтит соответствует верхней трети верхнего бата. Поскольку в шкале верхнего бата Европейской России в терминальной его части до сих пор не выделена зона с устойчивой номенклатурой, представляется правильным установить здесь зону Арегтит. Эта зона завершает всю последовательность восточногренландских зон в зональной шкале бата.

Корреляция. Эквивалент большей части зоны Apertum Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 24-27, по Callomon, 1993), зоны Discus и, возможно, верхней части подзоны Hannoveranus Германии (по Mönnig, Dietl, 2017).

биогоризонт apertum Callomon, 1993 emend. Mitta, 2005

- = Cadoceras apertum α, β, γ (faunas): Callomon, 1993
- = Cadoceras apertum (faunal horizon, биогоризонт): Mitta, 2005; Гуляев, 2015

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего бата Восточной Гренландии, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс и стратотип, как и у зоны в целом.

<u>Аммониты</u>: в Восточной Гренландии: вид-индекс, *Pseudocadoceras (Costacadoceras)* sp. nov., *Kepplerites (Kepplerites) traillensis* Donovan, *K. (K.)* cf./aff. *traillensis* Donovan, *Toricellites* spp.; в Европейской России: вид-индекс, *Kepplerites (Kepplerites)* spp.

Замечания. 1. В разрезах Восточной Гренландии вид-индекс представлен последовательностью хроновариаций, обозначенных нелиннеевскими символами α, β, γ . Несмотря на то что автором вида Калломоном признаются незначительные отличия этих разновидностей, на практике эти морфы визуально не различимы. Морфа *С. арегtит* β (табл. 38, фиг. 1-3), к которой относится вся типовая серия вида, морфологически однотипна с морфой *С. арегtит* α (табл. 39, фиг. 1, 2). Изучение выборок всех морф из коллекции Калломона (геологический музей Копенгагена) показало, что даже статистически они почти не разделяются ни по одному морфологическому признаку, и только в целом, как один вид могут распознаваться относительно других видов (например, рис. 1.6.10). Поэтому для решения корреляционных задач удобнее использовать биогоризонт *арегtит*, эквивалентный трем фаунистическим горизонтам Калломона *арегtит* α, β, γ . В таком виде биогоризонт был установлен в Поволжье Митта (Mitta, 2005), несмотря на то что в схеме корреляции он сопоставлялся с фаунистическим горизонтом *арегtит* α .

2. В Среднем Поволжье биогоризонт установлен впервые Митта (разрез Алатырь III), после чего присутствие вида-индекса было подтверждено в разрезе Репьевка (Большая Пестровка 1) Киселевым и Роговым (2007б). Впоследствии биогоризонт был установлен Гуляевым (2015) в четырех разрезах Мордовии — Репьевка, Большая Пестровка, Трофимовщина, Старое. Положение биогоризонта аpertum в шкале верхнего бата этих авторов разное: в шкале Митта он расположен в нижней части "зоны без названия" (=зона Арегtum в данной работе), выше которой отмечен перерыв, а в шкале Гуляева находится в кровле верхнего бата, выше выделенного им биогоризонта sakharovi (='bodylevskyi' в данной работе). Поскольку взаимное расположение обоих биогоризонтов не наблюдается ни в одном разрезе Мордовии, их положение в инфразональной шкале Европейской России весьма условно. Поэтому в предлагаемой здесь схеме (рис. 2.1.13, 2.7.1) они обозначены пунктиром. Тем не менее положение биогоризонта apertum в подошве зоны отвечает его положению в гренландской шкале и подтверждается корреляцией верхнего бата Среднего Поволжья, Гренландии и Германии по кепплеритам (по Mönnig, Dietl, 2017).

Корреляция. Биогоризонт соответствует нижней части зоны Apertum Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 24-26) и по кепплеритам соответствует верхней части подзоны Hannoveranus и низам зоны Discus Германии (по Mönnig, Dietl, 2017).

биогоризонт 'bodylevskyi' Kiselev & Rogov, 2007

- ?= fauna C11. Cadoceras bodylevskyi (pars): Callomon, 1984b
- = Paracadoceras infimum subsp. nov. (биогоризонт): Гуляев, 2005
- = Cadoceras bodylevskyi (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а, б
- = Paracadoceras cf./aff. ammon (биогоризонт): Гуляев, 2011
- = Paracadoceras sakharovi (биогоризонт): Гуляев, 2015

Категория. Биостратон основной шкалы верхнего бата Европейской России.

<u>Вид-индекс</u>: *Cadoceras (Paracadoceras) 'bodylevskyi'* Frebold. Нижегородская обл, разрез Просек, слой 10 (по Киселев, Рогов, 2007б). Кровля верхнего бата.

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, *Cadoceras* (*Catacadoceras*) aff. *nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund; *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) cf. *pisciculus* Gulyaev, *Kepplerites* (*Kepplerites*) cf. *traillensis* Donovan, *K.* (*K.*) cf. *radiatus* Sakharov et Lominadze, *Toricellites* cf. *pauper* (Spath).

Замечания. 1. Экземпляры вида-индекса биогоризонта из разреза Просек весьма близки к типовым экземплярам *Cadoceras bodylevskyi* (голотип: Frebold, 1964, табл. 17, фиг. 1. Канадский Арктический Архипелаг, остров Эксель Хэйберг, Стрэнд-фиорд. Формация Сэвик, нижние кадоцерасовые слои). Тем не менее особенности сохранности материала в разрезе Просек не позволяют с полной уверенностью сопоставлять эти формы. В работах Гуляева (2005, 2011, 2015) те же самые кадоцератины обозначены под другими названиями: *Paracadoceras infimum* subsp. nov. (Гуляев, 2005); *Paracadoceras* cf./aff. *ammon* Spath (Гуляев, 2011); *Paracadoceras sakharovi* (Mitta) (Гуляев, 2015).

В связи с неустойчивостью их номенклатуры описываемый биогоризонт сопоставляется с биогоризонтом *bodylevskyi* Callomon, 1984 условно, рассматривается как сугубо провинциальный биостратон (для Европейской России и, возможно, Северного Кавказа), поэтому его название берется в кавычки.

По мнению Гуляева, кадоцератины из слоя 10 разреза Просек (Киселев, Рогов, 2007б, табл. 3, фиг. 1-5) принадлежат к виду *С. sakharovi* Mitta (голотип: Митта, 2011, табл. 5, фиг. 1), который рассматривается здесь как филогенетически близкий к *С. bodylevskyi*. Поэтому в том же слое разреза Просек и других разрезах Европейской России (Хвадукассы, Лекаревка, Чуркинская Щелья) с эквивалентными слоями он выделяет биогоризонт *sakharovi*. К сожалению, это название столь же условно в силу вышерассмотренных причин, поэтому здесь не используется. Окончательное решение номенклатурных вопросов, связанных с таксономическим определением вида-индекса данного биогоризонта, может быть осуществлено только после описания более качественного палеонтологического материала.

2. Биогоризонт 'bodylevskyi', выделяемый в разрезе Просек, в данной работе не рассматривается эквивалентным биогоризонту bodylevskyi, который был до этого выделен в разрезе Лекаревка (Митта, 2000) (объяснения см. в гл. 2.1).

Корреляция. Биогоризонт занимает терминальное положение в верхнем бате Европейской России и по кепплеритам соответствует зоне Discus Германии (по Mönnig, Dietl, 2017; Dietl et al., 2021) и верхней части зоны Арегtum Восточной Гренландии (фаунистические горизонты 26-27, по Callomon, 1993).

При выделении биогоризонта bodylevskyi Дж. Калломон (а позднее и В.В. Митта (2000б)) принимал его географическое распространение не только в пределах Канадского Арктического архипелага, но и на территории северного Юкона (зона Bodylevskyi (Poulton, 1987)). Как отмечалось разными исследователями (Гуляев, 2005; Киселев, Рогов, 2007а, б), экземпляры, изображенные Фребольдом и Пултоном под одним названием С. bodylevskyi, относятся к разным, но близким видам одной филемы Paracadoceras: C. bodylevskyi Frebold (типовая серия вида) и С. breve Blake (Poulton, 1987, pl. 27, fig. 2-6; pl. 28, fig. 1-9). Первый маркирует кровлю бата, второй — базальные слои келловея. Положение биогоризонта bodylevskyi в бате в Среднем Поволжье (разрез Просек) определяется его расположением ниже слоев с Kepplerites keppleri и Macrocephalites jacquoti, маркеров подошвы келловея. Вышележащий биогоризонт breve характеризуется присутствием М. jacquoti в нескольких разрезах Европейской России и должен быть отнесен к келловею.

Несколько уточняет корреляцию биогоризонта 'bodylevskyi' присутствие в комплексе аммонитов слоя 10 разреза Просек находок *C.* (*Cat.*) aff. nordenskjoeldi (**табл. 28, фиг. 3-5**). Они свидетельствуют о том, что этот слой отвечает верхней или терминальной части зоны Apertum (а никак не нижней ее части) и соответственно кровле верхнего бата, поскольку вышерасположенная зона Nordenskjoeldi гренландской шкалы сопоставляется с базальной или нижней частью нижнего келловея.

НИЖНИЙ КЕЛЛОВЕЙ Зона ELATMAE Nikitin, 1881

биогоризонт breve (Callomon, 1984) emend. (Gulyaev, 2002)

- = Paracadoceras breve + Kepplerites keppleri (fauna): Callomon, 1984b
- = fauna C11. Cadoceras bodylevskyi (pars): Callomon, 1984b
- = Fauna 28. Cadoceras (Paracadoceras) cf. or aff. breve: Callomon, 1993
- = Cadoceras variabile (слои с): Меледина, Захаров, 1996
- = Cadoceras bodylevskyi (горизонт, pars): Митта, 2000
- = Cadoceras poultoni (биогоризонт): Gulyaev, 2002 (в Gulyaev et al, 2002); Гуляев, 2005
- = Cadoceras breve (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007a, б

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России, Восточной Гренландии и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс: *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake (голотип: Blake, 1905, pl. 5, fig. 1; Page, 1988, pl. 17, fig. 3; в данной работе, **табл. 29, фиг. 3**. Англия, Дорсет, вблизи Weymouth, East Fleet. Нижний келловей).

В синонимику *С. breve* включены аммониты, описанные под другими названиями: *С. bodylevskyi* Frebold 1964 (Poulton, 1987, pl. 27, 28), *С. tschegemicum* Lominadze 1975 (Ломинадзе, 2004, табл. 1, фиг. 4, 5; табл. 2, фиг. 1; здесь, **табл. 29, фиг. 4**), *С. variabile* Spath (Меледина, 1994, табл. 8, фиг. 1, 2); *С. poultoni* Gulyaev 2005 (= *C. bodylevskyi* Frebold sensu Poulton; голотип в Poulton, 1987, pl. 27, fig. 4-6). Голотип *С. breve* представлен взрослыми оборотами без конечной жилой камеры. Морфотип этого экземпляра специфичен: первичные ребра наполовину превратились в буллы и с косым наклоном покрывают не только приумбиликальные, но и боковые стороны оборота. В начале оборота от бугорковидных первичных ребер, чуть выше умбиликального перегиба, ответвляются по три вторичных ребра. Подобный морфотип характерен для взрослых оборотов (но не КЖК) всех изображенных экземпляров в работе Пултона на табл. 28, голотипа *С. tschegemicum* (Ломинадзе, 2004, табл. 1, фиг. 5).

Конечная жилая камера *С. breve* близка к таковой *С. bodylevskyi* Frebold, но отличается по признакам морфофилетического тренда *С.* (*Paracadoceras*) большим числом ребер и широким умбиликом (**рис. 1.6.1-1.6.2**). Это отличие впервые было отмечено Д.Б. Гуляевым, который выделил экземпляры Пултона как самостоятельный вид, отличный от *С. bodylevskyi*. КЖК паратипа *С. tschegemicum* (Ломинадзе, 2004, табл. 2, фиг. 1), находится в одном морфологическом поле *С. breve* вместе с типом *С. poultoni* (Poulton, 1987, pl. 27, fig. 4-6), что позволяет относить их к одному виду.

<u>Стратотип</u> (предложен Д.Б. Гуляевым (2005)): Чуркинская Щелья (р. Пижма, Республика Коми). Нижний келловей, зона Elatmae, слой 3 (алеврит с крупными конкрециями алевролита). Типовое местонахождение голотипа вида-индекса (единственный образец этого вида, найденный в Англии) в качестве стратотипа является неудачным, поскольку точное происхождение образца в интервале пачки Флит (Fleet Member) Верхнего Корнбраша неизвестно.

Аммониты.

	Европейская Ркая Россия					Я
Аммониты h – голотип. ¹ Гуляев, 2005; Меледина, 1994; ² Ломинадзе, 1982; ³ Callomon, 1993; ⁴ Poulton, 1987	Просек	Бассейн р. Пижмы ¹	Северный Кавказ ²	Англия	Восточная Гренландия	Арктическая Канада ⁴
Cadoceras (Paracadoceras) breve Blake				h	cf	
C. (Catacadoceras) cf. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund					?	
Pseudocadoceras (Costacadoceras) cf. pisciculus Gulyaev						
Kepplerites (Kepplerites) ex gr. keppleri (Oppel)				?		
Macrocephalites jacquoti Douville				?		
M. tumidus (Rein.)			?			
M. pila (Nikitin)			?			

<u>Стратиграфическое положение и корреляция</u>. В настоящее время известно, что голотип вида происходит из пачки Флит Верхнего Корнбраша, которая в районе Уэймут включает подзоны Керрleri, Terebratus и низы Катриз (Page, 1989). По мнению Дж. Калломона (Callomon, 1984b) этот вид встречается в тех же слоях, что и *Kepplerites keppleri*, т.е. хроностратиграфически ниже слоев с *Cadoceras elatmae*. Впоследствии он допустил (Callomon, 1993), что голотип происходит из верхней части подзоны Keppleri. Предполагается даже более точный интервал нахождения голотипа – подзона Terebratus (Page, 1989), биогоризонт *terebratus* α (Callomon et al., 1988). Все вышеперечисленные указания являются гипотетическими, поэтому истинное местоположение голотипа в разрезах пачки Флит остается не ясным.

Д.Б. Гуляев (2005) в разрезах бата и келловея на р. Пижме установил, что этот вид (определяемый им как *Paracadoceras poultoni*, Гуляев, 2005, здесь: **табл. 29, фиг. 6**) найден совеместно с первыми макроцефалитами из группы *Macrocephalites jacquoti*, и расположен между биогоризонтами *P. infimum* subsp. nov. и *P. primaevum* (=frearsi здесь). В последнем биогоризонте также присутствует *М. jacquoti*. Таким образом, вид характеризует базальный интервал нижнего келловея, нижнюю часть биогоризонта *jacquoti*, эквивалентного биогоризонту *keppleri*. Однако, как уже отмечалось, *М. jacquoti* в Южной Германии встречаются также в двух верхних биогоризонтах бата (hollandi и hochstetteri) (Callomon et al., 1989; Dietl, 1994). *М. jacquoti* из горизонта *breve* по степени редукции скульптуры отличаются от батских и находятся в поле признаков келловейских предста-

вителей вида (Киселев, Рогов, 2007а). Дополнительным свидетельством в пользу того, что *М. jacquoti* в разрезе Просек маркируют основание келловея, служат находки вместе с ними *Kepplerites* ех gr. *keppleri*. Кроме того, в подзоне Keppleri Англии также «преобладают сжатые и тонкоребристые макроконхи макроцефалитид, относящиеся к *М. jacquoti* и *М. verus*» (Раде, 1989, р. 369). Появление *М. jacquoti* в разных районах суббореальной области (Англия и Русская платформа) скорее всего было синхронным.

Корреляция биогоризонта *breve* с восточно-гренландской фауной cf./aff. *breve* достаточно сложна и разобрана выше (разд. 2.1.4). Предположительно он соответствует только верхней части последнего.

На Северном Кавказе биогоризонт может быть установлен в нижней части "слоев с *Macrocephalites macrocephalus*" (по Ломинадзе, 1982) в двух разрезах, где был найден in situ *C. tschegemicum* (= *C. breve*): на р. Чегем (слой 3, в 1,8-2,2 м выше подошвы) и на водоразделе р. Черек Балкарский-Псыгансу (приблизительно в интервале нижних 9 м выше подошвы слоя 1 (Т.А. Ломинадзе, устное сообщение, 2006)). Вместе с видом-индексом в разрезах встречены различные макроцефалитиды, более разнообразные в разрезе Чегем (как *M. tumidus*, *M. pila* по Т.А. Ломинадзе). Первые макроцефалиты в разрезе Чегем найдены ниже, в слое 2 (*Indocephalites sphaericus tchegemensis* Lominadze (Ломинадзе, 1967, табл. XVIII, фиг. 2; = ?*Bullatomorphites* sp.), *Kamptokephalites grantanus* (Орр.) (Ломинадзе, 1967, табл. IV, фиг. 4 = *Macrocephalites* sp. [m]). Не исключено, что этот слой также может принадлежать биогоризонту *breve*, хотя его возраст может быть и батским.

биогоризонт frearsi (Gulyaev, 2005)

- = Cadoceras elatmae (фаунистический горизонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б
- = *Paracadoceras primaevum* (биогоризонт): Гуляев, 2005, 2009, 2011, 2015a, б
- = Cadoceras frearsi (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а, б

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> *Cadoceras (Paracadoceras) frearsi* (Orbigny, 1845) emend. (Nikitin, 1885) (неотип: Nikitin, 1885, табл. 12, фиг. 52; Сазонов, 1957, табл. 4, фиг. 1, la). Нижний келловей, зона Elatmae в разрезе у пос. Елатьма (Рязанская обл.).

<u>Стратотин.</u> Предложен Д.Б. Гуляевым (2005) в разрезе Чуркинская Щелья (р. Пижма, басс. р. Печоры) в слоях 4-5 (по Гуляев, 2007).

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, *Cadoceras* cf./aff. *falsum* Voronetz, *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) aff. *mundum* (Sasonov), *Macrocephalites* cf./aff. *jacquoti* Douv.

Распространение. Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейны р. Печоры и Сысолы), Северный Кавказ.

Корреляция. По положению соответствует верхней части биогоризонта *K. keppleri* (*K. keppleri* II) Южной Германии (Mönnig, 2014; Mönnig, Dietl, 2017), нижней части Nordenskjoeldi (биогоризонт *C. nordenskjoeldi* α) Восточной Гренландии и биогоризонту *C. pseudofrearsi latum* Северной Сибири.

биогоризонт falsum Mitta, 1998

См. ниже, в описании зоны Anabarense.

биогоризонт elatmae Gulyaev et Kiselev, 1999

- = Cadoceras elatmae (фаунистический горизонт), pars: Гуляев, Киселев, 1999б; Гуляев, 1999
- = Cadoceras elatmae (фаунистический горизонт, faunal horizon): Митта, 2000; Mitta et al., 2015
- = Cadoceras elatmae (биогоризонт): Гуляев, 2001, 2009, 2011, 2015а, б; Киселев, Рогов, 2007а, б
- = Paracadoceras elatmae elatmae (биогоризонт): Гуляев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin, 1881) (неотип: Nikitin, 1881, табл. 11, фиг. 20; Митта, 2000, табл. 16, фиг. 1). Нижний келловей, зона Elatmae в разрезе у пос. Елатьма (Рязанская обл.).

<u>Стратотин.</u> Предложен Д.Б. Гуляевым (2005) в разрезе у пос. Просек (Нижегородская обл.) в слое 2д-ж (по Гуляев, 2001) (соответствует слоям 14-16 в данной работе).

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, *Cadoceras simulans* Spath, *Ps.* (*Cos.*) *mundum* (Sasonov), *Macrocephalites verus* Buckman, *M. zickendrathi* Mitta, *M. multicostatus* (Paryschev), *M. prosekensis* Gulyaev, *M. pavlowi* Smorodina, *M.* cf. *terebratus* (Phillips).

<u>Распространение</u>. Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, Окско-Донское междуречье, бассейны р. Печоры и Сысолы), Украина (окрестности г. Канев, Припятский прогиб), Польша (табл. 31, фиг. 4, 5), Северный Кавказ (горная Чечня, Ингушетия, Кабардино-Балкария, Грузия, Абхазия).

Корреляция. По положению соответствует биогоризонту *С. suevicum* Южной Германии (Callomon et al., 1989) и биогоризонту *С.* cf. *elatmae* Северной Сибири.

Зона ANABARENSE Meledina, 1994

- = Cadoceras elatmae (Zone, зона), pars: Sachs, 1962; Сакс и др., 1970; Меледина, 1973, 1976, 1977
- = Cadoceras elatmae (зона): Меледина, 1987, 1991; Князев и др., 2009б, 2010, 2020; Никитенко и др., 2013
- = Cadoceras anabarense (зона): Меледина, 1994; Меледина и др., 1998; Репин, 1999, 2005, 2007; Репин и др., 2006; Князев и др., 2002, 2006, 2007, 2009а
 - = Cadoceras tschernyschewi (зона): Князев и др., 2009б, 2010, 2020; Никитенко и др., 2013

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной и Восточной Сибири и Земли Франца-Иосифа.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense* Bodylevsky, 1960 (голотип: Бодылевский, 1960, табл. IV, фиг. 3a, б). Нижний келловей Анабарского залива.

<u>Стратотип.</u> В Северной Сибири неизвестно обнажение с полной инфразональной последовательностью в зоне, поэтому предлагается в качестве стратотипов рассматривать оба разреза Анабарского залива — восточного берега, обн. 109 (голостратотип) и западного берега, обн. 4, 4а (гипостратотип) (по Князев и др., 2010), которые образуют сводный разрез с полной последовательностью биогоризонтов.

<u>Объем.</u> Пять биогоризонтов: Cadoceras pseudofrearsi pseudofrearsi; Cadoceras pseudofrearsi latum; Cadoceras falsum; Cadoceras cf. elatmae; Cadoceras kniazevi.

Замечания. 1. Несмотря на неоднократные попытки установить в базальном нижнем келловее Северной Сибири зону Elatmae (см. синонимику), в данной работе принимается вариант С.В. Мелединой, которая выделила в том же стратиграфическом интервале зону Anabarense. Последняя основана на эудемичном северо-сибирском виде-индексе, а не *С. elatmae* – виде, характерном для Европейской России. В пользу такого решения приняты следующие обстоятельства:

- а. Среди экземпляров базальных раннекелловейских кадоцератин Северной Сибири, изображенных в литературе, в том числе и под названием *С. elatmae*, нет, по нашему мнению, ни одного, который может относиться с полной уверенностью к этому виду. Как показано выше, эти экземпляры происходят из биогоризонта *falsum* разрезов Анабарского залива, который в среднерусских разрезах предшествует биогоризонту *elatmae*. В соответствии с излагаемой здесь позицией они относятся или к *С. anabarense*, или к *С. falsum*. Только в разрезе восточного берега Анабарского залива (подошва слоя 45) среди кадоцератин могут быть определены с большей вероятностью *С. elatmae*, но они редко имеют хорошую сохранность, встречены в конденсированном горизонте и никогда не изображались в публикациях. Поэтому присутствие настоящих *С. elatmae* в этом разрезе до сих пор нельзя считать доказанным.
- б. Установление зоны Elatmae по другим кадоцератинам также проблематично. В аммонитовом комплексе базального нижнего келловея в Северной Сибири только один вид может достоверно рассматриваться как общий со среднерусским комплексом *Cadoceras falsum*, в то время как остальные имеют лишь поверхностное сходство с характерными среднерусскими видами (*C. frearsi*, *C.*

tschernyschewi), обусловленное параллелизмами (см. выше). В целом северосибирские комплексы большинства биогоризонтов состоят из аммонитов местного или сугубо арктического происхождения, поэтому обозначение зоны по эудемичному таксону представляется более уместным.

2. В объем зоны Anabarense включена также зона Tschernyschewi, выделенная сибирскими специалистами (см. синонимику) в Анабарском заливе выше зоны Elatmae. Это связано с другой интерпретацией вида-индекса, а также иными причинами (см. ниже).

<u>Распространение</u>. Зона характерна только для Северной Сибири (Анабарский залив, Оленекский залив, низовья р. Лены) и прилегающих регионов Арктики (Земля Франца-Иосифа).

Корреляция. Соответствует зоне Elatmae в полном объеме и части зоны Subpatruus Европейской России; верхней части зоны Apertum и зоне Nordenskjoeldi Восточной Гренландии.

биогоризонт pseudofrearsi pseudofrearsi, nov.

= Cadoceras frearsi (подзона), pars: Князев и др., 2009б, в, 2010; Никитенко и др., 2013.

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi pseudofrearsi – ранний номинальный хроноподвид (голотип: ГМ ИГАБМ СО РАН, экз. № 177/722; изображен в Князев и др., 2009, табл. І, фиг. 1). Восточный берег Анабарского залива, обн. 109, основание пачки 44. Нижний келловей, зона Anabarense, нижняя часть.

Стратотип – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 44, нижняя часть.

Аммониты: вид-индекс, Cadoceras aff. apertum Call. et Birk.

Распространение. Только Северная Сибирь: восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 44, нижняя часть; о. Большой Бегичев, обн. 503, сл. 2, подошва (по Князев и др., 2010).

Корреляция. Соответствует базальной части подзоны Elatmae (биогоризонту *Cadoceras breve*) Европейской России. Эквивалент фаунистического горизонта *Cadoceras* cf./aff. *breve* (кровля зоны Apertum) Восточной Гренландии.

биогоризонт pseudofrearsi latum, nov.

= Cadoceras frearsi (подзона), pars: Князев и др., 2009б, в, 2010; Никитенко и др., 2013.

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsi latum* sp. et subsp. nov. – поздний хроноподвид (изображен в Князев и др., 2010, табл. І, фиг. 1-3). Восточный берег Анабарского залива, обн. 109, средняя часть пачки 44. Нижний келловей, зона Anabarense.

<u>Стратотии</u> – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 44, конкреционный горизонт в 3,7 м выше подошвы (по Князев и др., 2010).

Аммониты: только вид-индекс.

Распространение. Только Северная Сибирь (стратотип).

Корреляция. Соответствует по положению биогоризонту *Cadoceras frearsi* зоны Elatmae Европейской России и биогоризонту *Cadoceras nordenskjoeldi* α (подошва зоны Nordenskjoeldi) Восточной Гренландии.

биогоризонт falsum Mitta, 1998

- = Cadoceras falsum (фаунистический горизонт): Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000, 2016
- = Cadoceras quenstedti (биогоризонт): Киселев, Рогов, 2007а, б

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras falsum* Voronetz (лектотип: Воронец, 1962, табл. VII, фиг. 2, табл. XIX, фиг. 1). Нижний келловей Анабарского залива.

<u>Стратотип</u>. Биогоризонт первоначально был выделен в разрезах Центральной России, но без указания стратотипа. В качестве стратотипа предлагается разрез западного берег Анабарского залива, обн. 4, 4а, слой 3 (по Князев и др., 2010), который является типовым местонахождением вида-индекса.

<u>Аммониты</u>: В Северной Сибири: вид-индекс, *Cadoceras (Paracadoceras) anabarense* Bodyl., *Pseudocadoceras (Costacadoceras) insolitum* Meled. В Европейской России: вид-индекс, *C. (P.)* aff. elatmae (Nik.), *Ps. (Cos.)* cf. *insolitum* Meled., *Macrocephalites* spp.

Распространение. Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-ов Урюнг-Тумус), Арктическая Канада (о. Аксель Хейберг), Европейская Россия (басс. р. Суры и р. Печоры).

Корреляция. Эквивалент биогоризонта *Cadoceras quenstedtiforme* зоны Керрleri Южной Германии (по Mitta et al., 2015). В Восточной Гренландии соответствует по положению биогоризонту *Cadoceras nordenskjoeldi* β (кровля зоны Nordenskjoeldi).

биогоризонт 'elatmae' (Knyazev et al., 2009) emend. herein

= Cadoceras elatmae (подзона), pars: Князев и др., 2009б, в, 2010; Никитенко и др., 2013

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras* (*Paracadoceras*) cf. *elatmae* (Nik.). Экземпляры этого вида не изображались в публикациях и представлены в колл. № 177 Геологического музея ИГАБМ СО РАН (Якутск).

<u>Стратотин</u> – восточный берег Анабарского залива, обн. 109, слой 45, подошва. Горизонт с линзами аммонитового ракушняка.

Аммониты: вид-индекс, *Pseudocadoceras* spp.

Распространение. Северная Сибирь, только стратотип.

<u>Замечания</u>. Биогоризонт выделяется предварительно в стратотипе в слое, который может быть сконденсирован (см. выше). Тем не менее базальный прослой с кадоцератинами, в котором найдены С. (P.) cf. elatmae, стратиграфически заведомо отличается от предшествующего ему биогоризонта falsum, что позволяет рассматривать его как самостоятельный биогоризонт. Предположительно он эквивалентен биогоризонту elatmae Европейской России, однако полная уверенность в этом может быть достигнута после дополнительных исследований кадоцератин из данного прослоя.

биогоризонт kniazevi (Knyazev et al., 2009) emend. herein

- = Cadoceras tschernyschewi (зона), pars: Князев и др., 2009б, в, 2010; Никитенко и др., 2013
- = Cadochamoussetia tschernyschewi (зона), pars: Князев и др., 2017

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras kniazevi* sp. nov. (Князев и др., 2010, табл. III, фиг. 1, 2). Нижний келловей, верхняя часть зоны Anabarense западного берега Анабарской губы (обн. 4, сл. 4, нижний конкреционный горизонт).

<u>Стратотип</u> выделен в Князевым и др. (2010) на западном берегу Анабарского залива, обн. 4, 4а, слой 4 (нижний горизонт конкреций карбонатных алевролитов). Тот же, что и для зоны Cadoceras tschernyschewi, вместо которой в данной работе выделяется биогоризонт *kniazevi*.

Аммониты: вид-индекс, *Pseudocadoceras* spp. Видовой комплекс биогоризонта ограничен, в основном, видом-индексом, а присутствие видов, характерным для зоны Subpatruus Европейской России, в Северной Сибири представляется маловероятным. Все изображенные в публикациях кадоцератины из сибирских разрезов, относимые к различным видам *Cadochamoussetia*, на наш взгляд, относятся к другим группам кадоцератин. В частности, формы, найденные в содыемыхинской свите на р. Анабар и обозначенные как *Cadochamoussetia* aff. *subpatruus* (Nikitin) и *Cadoch. surensis* (Nikitin) (Князев и др., 2017), лишь в общих чертах напоминают кадошамузеттий Русской плиты и гораздо ближе к местной кадоцерасовой филолинии, сформировавшей "рондицерасовый" морфотип параллельно среднерусским кадоцератинам. Отсутствие последовательности кадоцератин на р. Анабар (обн. OK/S2, ibid.) не позволяет достоверно определить стратиграфическое положение данного комплекса, но по морфотипу эти формы гораздо ближе к кадоцератинам зоны Emelianzevi.

Распространение. Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, предположительно, р. Анабар).

Замечания. В слоях, относящихся к данному биогоризонту, сибирские специалисты выделяют зону Cadoceras tschernyschewi, поскольку, по их мнению, найденные в них кадоцератины относится к *Cadoceras tschernyschewi* Sokolov (лектотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 2), весьма характерному для нижней части зоны Subpatruus Европейской России. Как показано выше (гл. 1.7), этот вид нельзя отождествлять с кадоцератинами из Сибири, поскольку их различие имеет надвидовой характер, а сходство является поверхностным. По всей видимости, биогоризонт *kniazevi* может коррелировать с низами зоны Subpatruus Европейской России (как считают и сибирские специалисты), но представляется более удобным относить его к зоне Anabarense, нежели к самостоятельной зоне. Аналогичные кадоцератины, вероятно преемственные *C. falsum*, найдены и в Европейской России (р. Унжа) в биогоризонте *tschernyschewi* (=*Cadoceras kologrivense* Gulyaev, 2005 [MS]).

Зона SUBPATRUUS Mitta, 1998 emend. Mitta, 2000

- = Cadochamoussetia subpatruus (подзона зоны Gowerianus): Митта, Стародубцева, 1998
- = Cadochamoussetia subpatruus (подзона зоны Elatmae): Митта, 2000
- = Cadochamoussetia subpatruus (зона): Гуляев, 2005, 2009, 2011, 2015а, б

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadochamoussetia subpatruus* (Nikitin, 1885) (лектотип: Nikitin, 1885, табл. 11(13), фиг. 58, р. Сура, Нижегородская обл., нижний келловей).

<u>Стратотип</u> выделялся только для биогоризонтов Д.Б. Гуляевым (2005) на р. Пеженге (биогоризонт *tschernyschewi*) и в карьере у пос. Ужовка (биогоризонты *surensis*, *subpatruus*, *saratovense*).

<u>Объем.</u> 4 биогоризонта основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Бореального (Арктического) стандарта (их описание здесь опускается): *Cadochamoussetia tschernyschewi* Mitta, 1998 emend. Gulyaev, 1999 (см. в Гуляев, 2001, 2005, 2015); *Cadochamoussetia surensis* Mitta, 1998 (см. в Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; Гуляев, 2001, 2005, 2015); *Cadochamoussetia subpatruus* Mitta, 1998 (см. там же); *Chamoussetia saratovense* Mitta, 1998. (см. в Митта, Стародубцева, 1998; Гуляев, 2001).

Распространение. Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Печоры), Северный Кавказ (Кабардино-Балкария). Зона может быть установлена в Северной Юре, откуда известны находки кадошамусетий (Dietl, Gygi, 1998, taf. 5, fig. b, c).

Корреляция. По положению соответствует подзонам Terebratus и Kamptus зоны Hervey Западной Европы.

Зона KOENIGI Karitzky, 1887

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. *Proplanulites koenigi* (J. Sowerby, 1820) (лектотип: Sowerby, 1820, p. 113, pl. 263, fig. 3; Arkell, 1956, pl. 37, fig. 4 – Англия, Дорсет, Kellaways Clay Member, нижний келловей).

<u>Объем.</u> 3 подзоны основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России, выделенные по видам рода *Kepplerites* (описание см. в Page, 1988, 1989; Гуляев, 2005): Kepplerites gowerianus Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989; Kepplerites curtilobus Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989; Kepplerites galilaei Callomon et al., 1988 emend. Page, 1989.

3 биогоризонта основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России: Kepplerites gowerianus Page, 1988; Kepplerites curtilobus Gulyaev, 1999, 2001 (с изменениями); Kepplerites galilaeii Page, 1988.

Поскольку инфразональное деление зоны Koenigi, разработанное по последовательности видов *Kepplerites* для Европейской России, в настоящее время весьма нестабильное и далеко от завершения (**puc. 2.2.2**), биогоризонты, соответствующие зоне, здесь не описываются.

<u>Распространение</u>. Западная и Центральная Европа (Англия, Франция, Германия, Юра, Польша), Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Сысолы, Окско-Донской водораздел), Центральная Украина, Северный Кавказ, Крым, Мангышлак, Восточная Гренландия.

Зона TOLYPE Zakharov et al., 2005

- = Cadoceras tolype (зона, Zone): Захаров и др., 2005; Захаров, Рогов, 2008; Меледина и др., 2011; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014
 - = Cadoceras emelianzevi (зона): Сей и др., 2006

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman, 1923 (голотип: Buckman 1923, табл. CDVI. Келловей Англии [Chippenham, Wiltshire]).

Стратотип выделяется только для биогоризонтов.

Объем: 3 биогоризонта: Chamoussetia chamousseti, Cadoceras tolype, Cadoceras sokolovi.

Корреляция. Соответствует зоне Koenigi Западной Европы и Европейской России и части зоны Emelianzevi Северной Сибири.

биогоризонт chamousseti Mitta, 1999

= Chamoussetia chamousseti (faunal horizon): Mitta, 1999

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс *Chamoussetia chamousseti* (Orbigny, 1847) (голотип: Orbigny, 1847, pl. 155; Callomon & Wright, 1989, text-fig. 3. Франция, деп. Савойя, Мон-дю-Ша; нижний келловей).

<u>Стратотип</u>. Слой 4 в разрезе у пос. Ужовка (по Mitta, 1999). Гипостратотип может быть выделен в слое 6 разреза у д. Бурдово (по Гуляев, 2015а).

<u>Аммониты</u>. Центральная Россия: вид-индекс, *Pseudocadoceras boreale* (Buckm.), *Kepplerites* (Gowericeras) gowerianus (Sowerby), *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites koenigi* (Sowerby), *P. capistratus* Buckman (по Гуляев, 2015а). **Англия** (по Page, 1988): вид-индекс, *Cadoceras* sp. nov A., *Ps. boreale* (Buckm.), *Kepplerites* (Gowericeras) metorchus, *Toricellites approximatus* Buckman, *Proplanulites koenigi* (Sowerby), *Macrocephalites lophopleurus* (Buckman), *Homeoplanulites lobatus* (Buckman).

<u>Распространение</u>. Англия, Франция, Европейская Россия (Нижегородская обл., Рязанская обл., басс. р. Унжи, Сысолы и Печоры), Центральная Украина, Мангышлак.

Корреляция. Соответствует подзоне Gowerianus Европейской России, Англии, Франции и Германии.

биогоризонт tolype Callomon, Dietl, Page, 1988

- = Cadoceras tolype (faunal horizon): Page, 1988; Callomon et al., 1988
- = *Cadoceras tolype* (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс, как и у зоны.

<u>Стратотии</u>. Слой 3a (Kellaways Sand Member) в разрезе Dairy Farm Pit, Ashton Keynes, Англия (Page, 1988).

<u>Аммониты</u>. Англия (по Page, 1988): вид-индекс, *Kepplerites (Gowericeras) indigestus* (Buckman) sensu Page, 1988, *Proplanulites ferruginosus* Buckman, *Chamoussetia hyperbolicus* (Leckenby); **Центральная Россия**: вид-индекс, *Cadoceras laetum* Gulyaev, *C. confusum* Gulyaev, *Ch. hyrperbolicus*

(Leckenby), *Pseudocadoceras bellator* Kiselev, *Ps. agitabile* Kiselev, *K.* (*G.*) curtilobus (Buckm.), *Toricellites lahuseni* (Par. et Bon.), *Proplanulites ferruginosus* Buckm.

Распространение. Англия, Франция, Центральная Россия (Нижегородская обл. [Просек-Исады], басс. р. Унжи [Бурдово, Черменино, Илешево]).

Корреляция. Соответствует нижней части подзоны Curtilobus Европейской России и Англии. Биогоризонт приблизительно эквивалентен зоне Cadoceras emelianzevi Северной Сибири.

биогоризонт sokolovi Kiselev, 2005

= Cadoceras sokolovi (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Cadoceras) sokolovi* Kiselev (голотип: Киселев, 1997, табл. 1, фиг. 1, рис. 1. Нижний келловей, зона Koenigi разреза на р. Унже у с. Колохта).

<u>Стратотип</u>. Разрез у д. Черменино, слой 2/1, подзона Curtilobus (по Киселев, 2013). Гипостратотип: разрез у д. Бурдово, слой 7, нижние 2 м (по Гуляев, 2015а).

<u>Аммониты</u>. Европейская Россия: вид-индекс, Chamoussetia hyrperbolicus (Leckenby), Ch. buckmani Call. et Wright, Pseudocadoceras aff. whithami Call. et Wright, Kepplerites (Gowericeras) curtilobus (Buckm.), K. (G.) trichophorus (Buckm.), Toricellites corticornutus Buckm., Proplanulites spp. Восточная Гренландия (Callomon 1993): C. (C.) sokolovi Kiselev (=Cadoceras coriniense Callomon, 1993 [MS]), Ch. cf. hyrperbolicus (Leckenby), K. (G.) trichophorus (Buckm.), K. (G.) galilaei (Opp.), Toricellites sp., Proplanulites spp.

Распространение. Англия, Франция, Центральная Россия (Нижегородская обл. [Просек-Исады], басс. р. Унжи [Бурдово, Черменино, Илешево, Знаменка, Макарьев]), Мангышлак, Восточная Гренландия.

Корреляция. В Европейской России отвечает преимущественно верхней части подзоны Curtilobus и нижней части зоны Galilaei; в Англии – преимущественно биогоризонту *trichophorus*; в Восточной Гренландии – биогоризонту 33 – *phillipsi* и 34 – *galilaei* (Callomon 1993).

Зона EMELIANZEVI Meledina, 1973

- = Cadoceras elatmae (зона), pars: Сакс, 1962; Сакс и др., 1970
- = Cadoceras emelianzevi (зона): Меледина, 1973, 1976, 1977, 1987, 1991, 1994; Репин, 1999; Князев и др., 2002, 2006
- = Cadoceras tolype (зона): Князев и др., 2007, 2009а,б,в, 2010, 2020; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс</u>. Cadoceras (Cadoceras) emelianzevi Voronetz (лектотип: Воронец, 1962, табл. XVIII, фиг. 2a, б; табл. XXI, фиг. 1a, б; табл. XXII, фиг. 1). Нижний келловей западного берега Анабарского залива.

<u>Стратотип</u> предложен Князевым и др. (2010) на западном берегу Анабарского залива, обн. 4, горизонт конкреций в кровле слоя 4 для зоны Tolype, которая рассматривается как эквивалентная зоне Emelianzevi и не соответствует зоне Tolype, описанной выше.

Объем: единственный биогоризонт *Cadoceras emelianzevi*.

Замечания. Зона Emelianzevi около тридцати лет занимала стабильное положение в стандартной шкале нижнего келловея Северной Сибири, и только в последнее время она была заменена на новую зону Tolype из-за замены вида-индекса. Как указывают сибирские коллеги (Князев и др., 2010, с. 59), С. tolype и С. emelianzevi очень близки, "что может свидетельствовать о вероятном распространении последнего вида за пределами севера Сибири". В той же статье были изображены экземпляры, обозначенные как С. tolype (ibid., табл. 4, фиг. 1, 2). Они характеризуются на средних оборотах необычным морфотипом, мало свойственным для типичных С. tolype, и, как показано вы-

ше, относятся к группе Cadoceras (Eichwaldiceras). С другой стороны, экземпляры, отнесенные этими авторами к С. emelianzevi (ibid., табл. 5, фиг. 1-3), в большей мере отвечают морфотипу брадиморфных разновидностей английских и среднерусских C. tolype (см. описание вида). По нашему мнению, изменение номенклатуры зоны преждевременно по нескольким причинам. Во-первых, диагностика обоих видов-индексов неустойчива и противоречива, поскольку различается у разных специалистов. В распоряжении автора недостаточно материала для качественной демаркации обоих видов, тем не менее знакомство с выборкой С. emelianzevi из Анабарского залива (в колл. № 177, ГМ ИГАБМ СО РАН) привело к выводу, что вид нуждается в сравнительно-морфологическом изучении, без которого невозможна его качественная диагностика. В частности, предварительное сравнение морфогенезов среднерусских C. tolype и анабарских C. emelianzevi по параметрам умбилика и пропорциям поперечного сечения оборотов показало, что, несмотря на значительное сходство, они имеют несколько статистически подтверждаемых отличий (рис. 1.7.11). Поэтому, если принимать C. emelianzevi как самостоятельный вид, а не разновидность или хороподвид C. tolype, то выделение новой зоны Tolype взамен ранее выделенной и эквивалентной ей зоны Emelianzevi не является валидным действием. Зона Emelianzevi имеет несомненный приоритет, и смена названия зоны без изменения номенклатуры вида-индекса не оправдана, поскольку приводит к нарушению стабильности стратиграфической номенклатуры.

<u>Распространение</u>. Преимущественно в Северной Сибири (Анабарский залив, Большой Бегичев, Оленекский залив, низовья р. Лены). За ее пределами зона может быть установлена на ЗФИ (по Репин, 2005, 2007), а также в Арктической Канаде.

Корреляция. Соответствует зоне Koenigi Западной Европы, Европейской России, Восточной Гренландии. Биогоризонт *emelianzevi* эквивалентен биогоризонтам *tolype* и *indigestus* Англии (по Callomon et al., 1988) и биогоризонту *curtilobus* Европейской части России.

Зона CALLOVIENSE Oppel, 1856

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. Sigaloceras calloviense (J. Sowerby, 1815) (лектотип: Arkell, 1933, pl. 36, fig. 5; Arkell, 1957, fig. 363. Kellaways Sand Member, Kellaways, Wiltshire (Англия), loc. 8b-c [по Page, 1988]).

Объем. 2 подзоны основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России: Sigaloceras calloviense Oppel, 1856 (в данной работе не описывается; описание см. в Page, 1988, 1989; Митта, 2000; Гуляев, 2005); Catasigaloceras enodatum Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955, 1964.

<u>Распространение</u>. Западная и Центральная Европа (Англия, Франция, Германия, Юра, Польша), Европейская Россия (Среднее и Верхнее Поволжье, бассейн р. Сысолы), Центральная Украина, Северный Кавказ, Крым, Мангышлак, Восточная Гренландия.

Подзона ENODATUM Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955, 1964

- = Kosmoceras enodatum (zone [Jason]): Brinkmann, 1929
- = Cosmoceras calloviensis Cosmoceras enodatus (Zone), pars: Kuhn, 1938
- = Kepplerites enodatum и Cadoceras milaschevici (зона): Сазонов, 1953
- = Sigaloceras planicerclus (Subzone [Calloviense]): Callomon, 1955
- = Cadoceras milaschevici и Kosmoceras jason (зона), pars. Сазонов, 1957
- = Kosmoceras enodatum (sous-zone, подзона [Jason]): Tintant, 1963; Tintant, Thierry, 1967; Mangold, 1967; Elmi, 1967; Cariou et al., 1967; Меледина, 1984, 1986; Киселев, 2001
- = Sigaloceras enodatum (Subzone, подзона [Calloviense]): Callomon, 1964, 1968; Cave, Cox, 1975; Cope et al., 1980; Callomon et al., 1988, 1989; Page, 1988, 1989; Callomon, Wright, 1989; Mönnig, 1993, 1995; Репин, Рашван, 1996; Cariou et al., 1997; Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000; Гуляев, 2001; Dietl et al., 2012; Dietl, Mönnig, 2016
 - = Kosmoceras enodatum (sous-zone [Calloviense]): Cariou et al., 1971
 - = "Kosmoceras" enodatum (подзона [Calloviense]): Меледина, 1986
 - = Catasigaloceras enodatum (подзона [Calloviense]): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. Catasigaloceras enodatum (Nikitin, 1881) (лектотип: Nikitin, 1881, табл. 10(3), фиг. 12.; Tintant, 1963, pl. 24, fig. 1; Митта, 2000, табл. 69, фиг. 1. Елатьма, нижний келловей).

Номенклатура. На Русской платформе подзона выделялась в основании среднего келловея в Рязанской обл. Н.Т. Сазоновым (как зона Керрlerites enodatum и Cadoceras milaschevici [Сазонов, 1953]), однако позднее (Сазонов, 1957) ее название было заменено на «Cadoceras milaschevici и Коsmoceras Jason». В Англии зона Enodatum первоначально была выделена в разрезе под Питерборо Р. Бринкманном (Brinkmann, 1929) только как зона распространения вида. В ранге подзоны зоны Calloviense подзона Enodatum была выделена в Англии в разрезе под South Cave, Йоркшир (Callomon, 1955, 1964). После выделения в зоне трех биогоризонтов (Callomon et al., 1988) разрез под Саут Кэйв стал рассматриваться как стратотип только одного биогоризонта – *enodatum* β. Нижняя граница зоны проходит в самой верхней части Kellaways Sand Member, в основании устричного слоя ("oyster band") под South Newbald Quarry (Page, 1989).

<u>Объем</u>: 4 биогоризонта: fracidus, enodatum crispatum, enodatum enodatum, enodatum aeeta. В Англии установлены биогоризонты enodatum α , enodatum β , difficilis, enodatum γ (Callomon et al., 1988). В России инфразональное деление зоны Enodatum предложил В.В. Митта – горизонты pagei, enodatum, "enodatum γ " (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000). Позднее Киселевым (2001а) было предложено изменить принцип наименования биогоризонтов нелиннеевскими символами, в результате чего названия английских горизонтов enodatum β и enodatum γ были изменены на enodatum crispatum и enodatum enodatum.

<u>Распространение</u>. Европейская Россия, Северный Кавказ, Англия, Франция, Германия, Швейцария, Польша, Казахстан (Мангышлак, Туаркыр).

биогоризонт fracidus Buckman, 1921 emend. Kiselev, 2001

- = Proplanulites fracidus (hemera): Buckman, 1921
- = Proplanulites fracidus (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Proplanulites cracoviensis (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, 2015; Гуляев, Ипполитов, 2013

Категория. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России.

Вид-индекс. *Proplanulites fracidus* Висктап, 1921 (голотип: Висктап, 1921, pl. DVII, Chippenham, Англия). После установления биогоризонта *fracidus* в Центральной России Д.Б. Гуляев предложил рассматривать в качестве его вида-индекса *Proplanulites cracoviensis* Tornquist, 1894, полагая, что *P. fracidus* является его младшим синонимом. Этот выбор представляется неудовлетворительным, поскольку тип *Pr. cracoviensis*, который Торнквист (Tornquist, 1894, р. 558) выбрал из экземпляров *Pr. koenigi*, изображенных в работе Л. Тайсайра (Teisseyre, 1889, tab. 4, fig. 1, 2), кардинально отличается от типа *Pr. fracidus* по комплексу признаков (в первую очередь, сильной выраженностью ребер), по которым он мало отличается от пропланулитов зоны Коепіді. Также все экземпляры пропланулитов Тейсейра, включая тип *Pr. cracoviensis*, происходят из конденсированного горизонта "балинских оолитов", поэтому их принадлежность к какой либо зоне всегда остается под вопросом.

<u>Стратотип</u>. Первоначально выделен в Англии в верхней части (near top) песков и песчаников Kellaways rocks в районе Уилтшир (Англия) С.С. Бакмэном (Buckman, 1921). Для Европейской России стратотип предложен Д.Б. Гуляевым: сл. 7, интервал 3-4,5 м выше подошвы (песок с линзами песчаника) в разрезе на правом берегу р. Унжи у с. Бурдово (Костромская обл., Кологривский р-н).

Местонахождения. 1) Макарьев, р. Унжа (слой 3а); 2) Бурдово, р. Унжа (слой 7, интервал 3-4,5 м выше подошвы), Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое).

<u>Аммониты</u>. Proplanulites fracidus Buckm., "Proplanulites" rogovi Gulyaev, Catasigaloceras cf. crispatum (Buckm.), Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.), С. (Eichwaldiceras) sp., Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Grossouvria ex gr. nikitinoensis (Sas.), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).

Распространение. Центральная Россия, Англия.

Замечания. Базальным подразделением подзоны Enodatum английской шкалы является биогоризонт Sigaloceras enodatum α (Callomon et al., 1988). На Русской платформе выделен условно (по

конденсированным отложениям) его одновозрастный аналог горизонт Sigaloceras pagei (Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000). Горизонт fracidus также является базальным подразделением подзоны Enodatum, однако его корреляция с вышеуказанными стратонами в настоящий момент затруднительна, так как сохранность Catasigaloceras из этого интервала не позволяет определить их с полной достоверностью. Данный биостратон выделен по наличию и обилию пропланулитин, которые (в макарьевском разрезе) не встречены выше этого интервала. Пропланулитины в подзоне Enodatum также найдены в разрезе у с. Никитино (Гуляев, 2001), наряду с Cat. enodatum, однако конденсированность слоев этого возраста не позволяет точно привязать находки пропланулитин к последовательности космоцератид. В Англии Proplanulites также отмечаются в основании подзоны Enodatum (Cave, Cox, 1975).

биогоризонт enodatum crispatum (Callomon et al., 1988)

- = Sigaloceras enodatum β (faunal horizon): Callomon, Dietl, Page, 1988; Page, 1988; Mönnig, 2017
- = Sigaloceras enodatum (фаунистический горизонт): Митта, Стародубцева, 1998; Митта, 2000
- = Kosmoceras enodatum crispatum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Catasigaloceras enodatum planicerclus (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013
- = $Sigaloceras enodatum \beta$ (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Западной Европы.

Вид-индекс. *Коsmoceras (Catasigaloceras) enodatum crispatum* (Buckm.) (=Cat. curvicerclus Buckm.) (голотип: Buckman, 1923, V, табл. CDXXXIV. Cave Rock Member, South Cave, Англия). Замена обозначения биогоризонта *enodatum* β на *enodatum crispatum* предложена в (Киселев, 2001а) (причины рассмотрены выше, в разделе "объем" при описании зоны, а также в разделе "примечания" при описании биогоризонта *enodatum enodatum*).

<u>Стратотин.</u> South Cave Station Quarry, Humberside, Англия; верхняя треть пачки Cave Rock (соответствующие слоям 9, 10 разреза под South Newbold Quarry [по Page, 1988, 1989]).

Местонахождения. 1) Макарьев, р. Унжа (слой 3б); 2) Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 3) Алпатьево, р. Ока (слои 2, 3); 4) с. Черменино (предположительно).

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, Catasigaloceras planicerclus (Buckm.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), G. (Gulielmiceras) anterior Brink., Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.), C. (C.) proniense (Sas.), Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria evoluta (Neum.), Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis Buckm., Grossouvria nikitinoensis (Sasonov), Gr. gracilis (Siemiradzki), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).

Корреляция. Эквивалент фаунистического подгоризонта XVIIb *S. enodatum* β, выделенного в составе одноименного горизонта в Англии Кэлломоном, Дитлом и Пэйджем (Callomon et al., 1988). Корреляция проводится по присутствию *Cat. crispatum* (Buckm.) и *H.(A.) difficilis* (Buckm.), голотипы которых происходят из типового разреза горизонта "*enodatum* β" (South Cave, Англия).

биогоризонт enodatum enodatum (Callomon et al., 1988)

- = Sigaloceras enodatum γ (faunal horizon): Callomon, Dietl, Page, 1988; Page, 1988; Mönnig, 2017
- = Kosmoceras enodatum enodatum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001
- = Catasigaloceras enodatum enodatum (биогоризонт, biohorizon): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013; Kiselev, Rogov, 2018
 - = Sigaloceras enodatum y (biohorizont): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Западной Европы.

Вид-индекс. Тот же, что и для зоны в целом.

<u>Номенклатура</u>. Горизонт выделен в Англии Кэлломоном, Дитлом, Пэйджем под названием enodatum у в основании разреза (0-20 см) под Питерборо, Кэмбриджшир. В связи с тем, что голотип

вида соответствует морфе γ (а не морфе β [см. рубрику "объем" при описании зоны]), горизонт переименован автором (Киселев, 2001а) в *enodatum enodatum*.

<u>Местонахождения</u>. 1) р. Ока, г. Елатьма (слой 4); 2) р. Унжа у г. Макарьев (предположительно слой 3в); 3) с. Черменино (предположительно); 4) р. Ока, д. Алпатьево (предположительно).

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, Catasigaloceras planicerclus (Buckm.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), G. (G.) intronodulatum Bucm., G. (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), C. (Paracadoceras) glabrum Imlay partim, C. (Paracadoceras) recidivum Kiselev, C. (Eichwaldiceras) aff. carinatiforme Kiselev, Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Ps. (Novocadoceras) suraense (Sas.), Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria recuperoi (Gemmelaro), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis Sas., Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).

Примечание. Авторы горизонта *enodatum* β (Callomon et al., 1988, р. 363) отмечают, что типичные *Cat. enodatum* (обозначенные как морфа β), к которым относится и лектотип вида, встречаются в типовом разрезе горизонта *enodatum* β в South Cave, откуда происходит и голотип *Cat. crispatum*. Принято считать, что обе формы являются изохронными разновидностями одного вида или синонимами. Между тем в разрезах Центральной России (в первую очередь, у г. Елатьмы, откуда происходит типовая серия *Cat. enodatum enodatum*) эти подвиды ни разу не встречены вместе (в неконденсированных отложениях). Несмотря на морфологическую близость, они четко отличаются друг от друга по особенностям скульптуры на взрослых оборотах (более подробно см. в [Киселев, 2001а]).

В Англии последовательность видов *Cat. enodatum crispatum – Cat. enodatum enodatum* прослеживается в разрезе Питерборо, где первый подвид встречается в верхах формации Kellaways Sand (Page, 1991, табл. 15, фиг. 1), а второй – в интервале 0-20 см формации Oxford Clay (Callomon et al., 1988).

Корреляция. Эквивалент фаунистического горизонта XVIII Sigaloceras enodatum γ Англии и Hecticoceras parallelum Южной Германии (Dietl, Monnig, 2016).

биогоризонт enodatum aeeta Kiselev, 2001

- = Kosmoceras enodatum aeeta (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001а
- = Catasigaloceras enodatum aeeta (биогоризонт): Гуляев, 2005; Гуляев, Ипполитов, 2013; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Европейской России и Центральной Украины.

Стратотип. Слой 5 в разрезе у г. Елатьма, р. Ока (Рязанская обл.).

<u>Вид-индекс</u>. *Catasigaloceras enodatum aeeta* Kiselev, 2001 (голотип: Киселев, 2001а, табл. 1, фиг. 4-6; здесь: **табл. 65, фиг. 3**. Нижний келловей, биогоризонт *enodatum aeeta* в разрезе у г. Елатьма).

Местонахождения. 1) стратотип; 2) пос. Алпатьево (слой 4); 3) район Каневских дислокаций (Гуляев, Ипполитов, 2013). 4) Саратов (ibid.).

Аммониты. Вид-индекс, Cat. pingue (Lominadze et Sakharov), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), Ps. sasonovi Kiselev, Ps. cf. cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), Choffatia cf. sacuntala Spath, Subgrossouvria cf. evoluta (Neum.), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis (Sas.), G. variabilis (Lah.).

Корреляция. Биогоризонт *enodatum aeeta* является терминальным подразделением зоны Enodatum. В английской шкале он соответствует интервалу между биогоризонтами *enodatum* γ и *medea* α . Установление этого уровня осложняется тем, что стратотипы указанных стандартных горизонтов происходят из разных разрезов: Питерборо (0-20 см – горизонт *enodatum* γ) и Кидлингтон (слои 11, 12 – *medea* α) (Callomon et al., 1988, table 1). Можно предположить, что в разрезе Кидлингтона биогоризонту *enodatum aeeta* соответствуют слои 9, 10, в низах подзоны Medea (подзона объемлет слои 9-14) (Callomon, 1964) (более подробно см. в [Киселев, 2001а]).

По положению биогоризонт *enodatum aeeta* может сопоставляться с фаунистическим горизонтом *incisum* Южной Германии (Dietl, Monnig, 2016).

Зона SUBLAEVE Callomon, 1984 emend. Knyazev et al., 2009

- = Cadoceras elatmae (зона), pars: Сакс и др., 1962, 1970
- = Cadoceras emelianzevi (зона) pars: Меледина, 1973, 1976, 1977, 1987, 1991, 1994; Князев и др., 2006
- = Sigaloceras calloviense + Cadoceras sublaeve (Zone): Callomon, 1984b
- = Cadoceras sublaeve (слои с...): Князев и др., 2009б, в; 2010, 2011; Шурыгин и др., 2011
- = Cadoceras sublaeve (зона): Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифиров и др., 2020

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы Англии и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *sublaeve sublaeve* (Sowerby, 1821) (лектотип: Callomon, 1985, text-fig. 8, fig. N; Howarth, 2017, fig. 53a-d; в данной работе – **табл. 41, фиг. 1**. Англия, Wiltshire, Kellaways. Нижний келловей, Kellaways Sand Member).

<u>Стратотии</u> предложен Князевым и др. (2010) на о-ве Бол. Бегичев (обн. 503, слой 5, верхняя часть). Поскольку его инфразональный объем меньше, чем в типовой местности, предлагается его рассматривать как гипостратотип. Голостратотип может быть выделен в типовой местности (Англия), где прослеживается смена подвидов вида-индекса (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слои 8 и 9 пачки Kellaways Sand).

<u>Объем:</u> в Европейской России – один биогоризонт альтернативной последовательности – *Cadoceras geerzense*; в Англии могут быть выделены два биогоризонта альтернативной шкалы, соответствующие последовательности подвидов вида-индекса зоны: *C. sublaeve sublaeve* (Sowerby) и *C. sublaeve rugosum* Spath (см. описание вида). В Северной Сибири наиболее достоверно устанавливается биогоризонт *sublaeve sublaeve* и с меньшей уверенностью *sublaeve rugosum*.

<u>Распространение</u>. Выделяется как зона основной шкалы только в Северной Сибири (Большой Бегичев, Оленекская протока, низовья р. Лены). Как зона альтернативной шкалы выделяется в Европейской России и Англии.

Корреляция. Соответствует зоне Calloviense Западной Европы, Европейской России и Восточной Гренландии.

биогоризонт sublaeve sublaeve, nov.

Вид-индекс, как и у зоны.

<u>Стратотин</u> соответствует гипостратотипу зоны и нижней части голостратотипа (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слой 8 пачки Kellaways Sand).

<u>Аммониты</u>. Англия (по Page, 1988, 1989): подвид-индекс, *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *Gulielmina quinqueplicata* (Buckman), *Proplanulites* ex gr. *petrosus/crassicosta* Buckman, *Parapatoceras calloviense* (Morris), *Reineckeia britannica* Zeiss, ?*Homeoplanulites* sp., *Macrocephalites* sp.

Северная Сибирь: подвид-индекс, *C.*(*C.*) *sublaeve declinatum* Voronetz, *C.* (*Protostenocadoceras*) *wosnessenskii* (Grew.) sensu Imlay, *C.* (*Paracadoceras*) *glabrum* Imlay part., '*Phylloceras*' sp.

<u>Распространение</u>. Выделяется только в Англии и Северной Сибири (Большой Бегичев, Оленекская протока, низовья р. Лены).

Корреляция. Эквивалент подзоны Calloviense и биогоризонта *calloviense* Западной Европы, Европейской России, фауны 35 – *calloviense* Восточной Гренландии и, вероятно, биогоризонта *septentrionale* Арктической Канады (по Callomon, 1984b).

биогоризонт sublaeve rugosum, nov.

<u>Вид-индекс.</u> *Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum* Spath, 1932 (лектотип: Buckman, 1922, pl. 275, фиг. 1а, б; в данной работе — **табл. 41, фиг. 2a, б**. Англия, Wiltshire, Kellaways, paspes 8b-c [по Page, 1988]. Нижний келловей, Kellaways Sand Member).

<u>Стратотип</u> соответствует гипостратотипу зоны и верхней части голостратотипа (по Page, 1988): река Эйвон (Avon) вблизи деревни Kellaways (разрез 6, слой 9 пачки Kellaways Sand).

Аммониты. В Англии (по Page, 1988; Callomon et al., 1988): вид-индекс, *Sigaloceras micans* Buckman, *Proplanulites petrosus* Buckman. В Северной Сибири известен только подвид-индекс.

Распространение. Известен только в Англии и Северной Сибири (Оленекская протока).

Корреляция. Эквивалент биогоризонта *micans* подзоны Calloviense Западной Европы и Европейской России.

биогоризонт geerzense Kiselev, 2005

= Cadoceras "geerzense" (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Cadoceras (Cadoceras) geerzense* (Behrendsen, 1891) (лектотип: d'Orbigny, 1848, с. 468, т. 170, ф. 1, 2; Fischer, 1994, т. 58, ф. 2. Франция, нижний келловей, зона Gracilis).

Стратотип. Разрез на р. Унжа у д. Знаменка, слой 3 (по Keupp, Mitta, 2013).

<u>Аммониты</u>. Европейская Россия: вид-индекс, *Cadoceras postelatmae* (Sas.), *Pseudocadoceras sasonovi* Kiselev, *Sigaloceras calloviense* (Sow.), *S. micans* Buckm., *Gulielmina quinqueplicata* Buckm., *Proplanulites* (*Crassiplanulites*) sp.; Англия (по Callomon et al., 1988, Page 1988, 1989): вид-индекс (= *C. tcheffkini* Spath non Nikitin - Page, 1988, pl. 18, fig. 10-13), *K.* (*G.*) galilaeii (Opp.), *Proplanulites* aff. *petrosus* Buckman, *Parapatoceras distans* (Baugier and Sauze), *Macrocephalites* sp.

Распространение. Англия, Франция, Центральная Россия (басс. р. Унжи [Черменино, Знаменка, Мантурово]).

Корреляция. Соответствует подзоне Galilaei и зоне Calloviense России и Англии, в Восточной Гренландии – биогоризонту 35. *Sigaloceras calloviense* (Callomon 1993).

Зона MILASCHEVICI Nikitin, 1881

- = Stephanoceras milaschevici (ярус), pars: Никитин, 1881
- = Cadoceras milaschevici (горизонт): Никитин, 188
- = Cadoceras milaschevici и Cosmoceras jason (зона): Сазонов, 1957, 1961
- = Kosmoceras jason и Cadoceras milaschevici (Zone): Sazonov, 1962
- = Cadoceras milaschevici (Zone, зона): Arkell, 1941; Sachs, 1962; Биджиев, 1965; Сакс и др., 1970; Захаров и др., 2005; Zakharov, Rogov, 2014; Князев и др., 1973
 - = Stenocadoceras? milaschevici (Zone): Callomon, 1984b
- = Rondiceras milaschevici и Erymnoceras sp. (слои с...), pars: Меледина, 1973, 1976, 1977, 1994; Захаров и др., 1997
- = Rondiceras milaschevici (зона): Князев и др., 2002; Репин, 1999, 2005, 2007; Репин и др., 2006; Алифиров и др., 2017
 - = Rondiceras sp. ind. (слои с...): Князев и др., 2009б, 2010
 - = Cadoceras wosnessenskii, Cadoceras postelatmae (зона): Никитенко и др., 2013
 - = Rondiceras milaschevici, Protolongaeviceras arcticoides (зона): Князев и др., 2020
 - = Rondiceras milaschevici и С. ex gr. durum (слои с...): Князев и др., 2009б,в, 2010, 2011
 - = Cadoceras durum (зона): Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифиров, Князев, 2020

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы нижнего-среднего келловея Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа; альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.) (лектотип: Никитин, 1881, табл. VII (III), фиг. 25; Сазонов, 1957, табл. VIII, фиг. 2; Киселев, 2012, табл. 28, фиг. 3, 4. ЦНИГР Музей № 60/1369. Средний келловей у д. Болобаново, Рыбинского района Ярославской обл.).

<u>Стратотин.</u> В Европейской России, где была изначально выделена зона, зональное и (или) подзональное деление большей части келловея проводится по космоцератидам, поэтому сохранение зоны Milaschevici в зональной шкале этого региона не имеет практического значения. Наоборот, в

Северной Сибири ее установление актуально и требует номенклатурного оформления на местном материале. В первом описании этой зоны в Северной Сибири В.Н. Саксом (Sachs, 1962) был указан единственный разрез на о. Бол. Бегичев. В настоящее время этот разрез (обн. 503, слои 6 и 7, по Князев и др., 2010; Никитенко и др., 2013) является лучшим в регионе, поскольку характеризуется двумя аммонитовыми комплексами, на основе которых можно проводить инфразональное деление и устанавливать подъярусную границу.

<u>Объем:</u> в Северной Сибири два биогоризонта нижнего-среднего келловея основной шкалы: Cadoceras ex gr. durum и Cadoceras arcticoides. В Арктической Канаде, где может быть установлена зона – один биогоризонт: Cadoceras milaschevici pura; в Европейской России 4 биогоризонта альтернативной шкалы C. tscheffkini, C. milaschevici khudyaevi, C. milaschevici milaschevici и C. milaschevici pura.

Замечания. В настоящее время в зональной шкале Северной Сибири вместо зоны Milaschevici принято выделять две зоны - Cadoceras durum (нижняя) и в новейшем варианте - Rondiceras milaschevici, Protolongaeviceras arcticoides (верхняя) (Князев и др., 2020). Двойное деление сибирскими авторами используется достаточно давно (Князев и др., 2009б, в, 2010, 2011 и др.), однако номенклатура выделенных зон или слоев с фауной до сих пор крайне неустойчива (табл. 2.4.1-2.4.3). Это связано, вероятно, с тем, что выбираемые виды-индексы этих двух биостратонов встречаются редко и характерны для одного-двух обнажений, что препятствует решению задач внутрирегиональной увязки разрезов. Для выделения зон такие виды непрактичны. Единственным стабильным, хорошо определяемым и широко распространенным в Панбореальной надобласти видом кадоцератин в данном интервале является Cadoceras milaschevici, поэтому его использование как вида-индекса нисколько не потеряло своей актуальности. Он является прекрасным репером для корреляции арктических и суббореальных шкал, несмотря на то что не позволяет установить границу нижнего и среднего келловея, поскольку распространен как в верхах нижнего, так и в низах среднего келловея. Для определения этой границы могут быть использованы инфразональные подразделения, видамииндексами которых являются кадоцератины, использующиеся в настоящее время сибирскими специалистами для выделения зон (рис. 2.4.4).

<u>Распространение</u>. В составе основной шкалы зона установлена в Северной Сибири (Большой Бегичев, Восточный Таймыр [р. Чернохребетная], Оленекская протока и, возможно, низовья р. Лены [Атыркан]), Земле Франца-Иосифа (Репин, 1999), бассейне р. Печоры (Репин, 2005, 2006, 2007). В составе альтернативной шкалы зона выделена в Европейской России, но по виду-индексу, может быть установлена в Восточной Гренландии, Новой Земле и Арктической Канаде.

Корреляция. В Европейской России и Западной Европе соответствует большей части подзоны Enodatum и зоне Jason; в Восточной Гренландии – биогоризонту *Kosmoceras* cf./aff. *jason* (по Callomon, 1993).

Нижний келловей биогоризонт tscheffkini Kiselev, 2005

= Cadoceras tscheffkini (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

Категория. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России.

Стратотип. Разрез на р. Унжа у г. Макарьев, слой 3 (индексация слоев по Киселев, 2001).

Вид-индекс. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tscheffkini* (Orb.) (лектотип: Orbigny, 1845, pl. 35, fig. 13, 14; Douville, 1911, p. 214, ф. C, C^a. Келловей, Рязанская обл., вероятно, окрестности д. Никитино и Чевкино).

Местонахождения. 1) г. Макарьев, р. Унжа (слой 3); 2) д. Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 3) с. Вотча, р. Сысола, слой 3.

<u>Аммониты</u>. Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.), С. (С.) proniense Sas., С. (Eichwaldiceras) spp., Pseudocadoceras sasonovi Kiselev, Proplanulites fracidus Buckm., P. rogovi Gulyaev, Catasigaloceras enodatum crispatum Buckm., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), Gul. (Gulielmiceras) anterior Brink., Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria evoluta (Neum.), Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis Buckm., Grossouvria nikitinoensis (Sasonov), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).

<u>Распространение</u>. Европейская Россия: бассейн р. Сысолы, Рязанская, Костромская, Брянская, области; Англия: South Cave.

Корреляция. Соответствует нижней части зоны Enodatum в объеме биогоризонтов fracidus и enodatum crispatum Центральной России.

биогоризонт ex gr. durum (Knyazev et al., 2009) emend. herein

- = Rondiceras milaschevici и С. ex gr. durum (слои с...), pars: Князев и др., 2009б, в, 2010, 2011; Шурыгин и др., 2011
 - = Cadoceras durum (зона), pars: Никитенко и др., 2013; Князев и др., 2020; Алифиров, Князев, 2020

<u>Категория</u>. Провизорный биостратон основной шкалы нижнего келловея Северной Сибири и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex gr. *durum* (Buckman) (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 1, 2). Остров Большой Бегичев, обн. 503, слой 6. Нижний келловей, зона Milaschevici, нижняя часть.

<u>Стратотип</u> тот же, что и предложенный для слоев с *Rondiceras milaschevici* и *C.* ex gr. *durum* (Князев и др., 2010) – о. Бол. Бегичев, обн. 503, слой 6, мощность 1,5 м.

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.). Указание на присутствие в том же комплексе *Stenocadoceras* ex gr. *multicostatum* Imlay (Князев и др., 2011, фототабл., фиг. 2), по всей видимости, является ошибочным.

<u>Замечания</u>. Как показано выше, вид-индекс данного биостратона не может быть с полной уверенностью отождествлен с *C.* (*C.*) durum (Buckman), поэтому его название дается в открытой номенклатуре. В этой связи выделенный биостратон рассматривается как биогоризонт сугубо местного распространения. Он замененяет ранее выделенные слои с фауной и зону (см. синонимику). Выделение зоны в данном стратиграфическом интервале преждевременно, поскольку вид-индекс определяется неуверенно и не имеет широкого распространения даже в пределах Северной Сибири.

Распространение. Северная Сибирь (о. Большой Бегичев и предположительно низовья р. Лены [разрез Атыркан]). Если подтвердится тождество вида-индекса и *С.* (*С.*) durum (Buckman) или *С.* (*С.*) durum (Buckman) sensu Page, 1988, то географически биогоризонт будет распространен вплоть до Англии.

<u>Корреляция</u>. Приблизительно соответствует нижней части подзоны Enodatum (биогоризонт *enodatum crispatum*) Англии и Европейской России. Не исключено, что биогоризонт может быть сопоставим и с более высокими горизонтами подзоны Enodatum и даже низов среднего келловея.

биогоризонт milaschevici khudyaevi Kiselev, 2005

= Cadoceras milaschevici khudyaevi (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

Категория. Биостратон альтернативной шкалы нижнего келловея Европейской России.

Стратотип. Разрез на р. Сысола у с. Вотча (1) в слое 4 (по [Киселев, 2006]].

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi* Kiselev, 2006 (голотип: Киселев, 2006, табл. 1, фиг. 1, 2. С. Вотча (1), слой 4. Средний келловей, зона Enodatum, биогоризонт *milaschevici khudyaevi*).

Местонахождения. 1) с. Вотча (1), р. Сысола, слой 4; 2) г. Елатьма, р. Ока, слой 4 (по Киселев, 2001); 3) д. Никитино, р. Ока (конкреции в конденсированном слое); 4) д. Черменино, р. Унжа (слои 3/1-3/3, по [Киселев, 2013]); 5) Старый Оскол (конкреции в конденсированном слое).

<u>Аммониты</u>. Подвид-индекс, Pseudocadoceras cuneatum Sas., Ps. (Novocadoceras) suraense (Sas.), Catasigaloceras enodatum enodatum Nik., K. (C.) planicerclus (Buckm.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), Gul. (Gul.) intronodulatum Bucm., Gul. (Spinikosmoceras) cf. distans (Tint.), Indosphinctes mutatus (Traut.), Subgrossouvria recuperoi (Gemmellaro), Homoeoplanulites (Anaplanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria nikitinoensis (Sas.), Okaites ex gr. popilanicus (Krenkel).

<u>Распространение</u>. Европейская Россия (басс. р. Сысолы, Рязанская обл., бассейн р. Ижмы); Англия; Северная Сибирь (Восточный Таймыр, о. Большой Бегичев, предположительно).

Корреляция. Соответствует верхней части биогоризонта *enodatum crispatum* (биогоризонт XVIIb *enodatum* β в Англии [Page, 1988, pl. 19, fig. 8]) и нижней части биогоризонта *enodatum enodatum* Центральной России.

Нижний-средний келловей биогоризонт milaschevici milaschevici Kiselev, 2005

= Cadoceras milaschevici milaschevici (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы нижнего-среднего келловея Европейской России.

Стратотип. Разрез на р. Ока у г. Елатьма в слоях 5, 6, 7 (по Киселев, 2001).

Вид-индекс, как и у зоны.

Местонахождения. 1) г. Елатьма, р. Ока (стратотип); 2) с. Алпатьево, р. Ока (слои 2-9). 3) г. Михайлов (карьер Михайловцемент), 4) район Переборы г. Рыбинска; 5) д. Конюшино, р. Черемуха, Рыбинский район; 6) Макарьевский район, р. Унжа (г. Макарьев, [слои 5, 6, по Киселев, 2001], с. Унжа, д. Васильково и др.); 7) Кологривский район, р. Унжа (д. Бурдово, Илешево, Черменино); 8) р. Волга, г. Наволоки; 9) овраг Малиновый, Саратовская обл.; 10) р. Сысола, с. Вотча (1); 11) Адзьвавом, р. Уса.

Аммониты. Подвид-индекс, Cadoceras (Cadoceras) proniense Sas., C. (C.) bryocostilatum Kiselev, C. postelatmae Sas., C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina, Pseudocadoceras cuneatum Sas., Catasigaloceras enodatum aeeta Kiselev, Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call.; K. (G.) medea magnum Kiselev, K. (G.) jason sedgwickii (Pratt), K. (Kosmoceras) baylei Tint., K. (K.) nodosum Call., K. (K.) subnodatum (Teiss.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) anterior (Brink.), Gul. (Gul.) gulielmii (Sow.), Gul. (Gul.) jenceni Teiss., Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev), Indosphinctes mutatus (Traut.), ?I. mokschaensis (Sas.), Choffatia cf. sacuntala Spath, Subgrossouvria cf. evoluta (Neum.), S. eurypticha (Neum.), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.)., Grossouvria nikitinoensis (Sas.), G. variabilis (Lah.) Properisphinctes pseudobernensis Sas., Okaites pseudomosquensis (Siem.).

Корреляция. Биогоризонт имеет широкое вертикальное распространение в нижнем и верхнем келловее. Он соответствует стратиграфическуму интервалу, включающему верхнюю часть подзоны Enodatum (биогоризонты *enodatum enodatum* и *enodatum aeeta*), подзону Medea и нижнюю часть подзоны Jason среднего келловея Русской платформы.

<u>Распространение</u>. Европейская Россия (бассейн р. Сысолы, Ижмы и Усы, Рязанская, Ярославская, Костромская, Брянская, Московская и Саратовская области), Земли Франца-Иосифа, Северной Сибири (вероятно).

Средний келловей биогоризонт arcticoides (Knyazev et al., 2020) emend. herein

- = Rondiceras tscheffkini (слои с...), pars: Шульгина, Бурдыкина, 1992
- = Rondiceras milaschevici, Protolongaeviceras arcticoides (зона), pars: Князев и др., 2020

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) *arcticoides* Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, табл. 1, фиг. 1, 2, экз. ЯрГПУ № 2/52). Правый берег Волги, г. Рыбинск (район Переборы). Средний келловей, зона Jason.

<u>Стратотип</u> предложен Князевым и др. (2020) – о. Бол. Бегичев, обн. 503, слой 7, мощность 1 м. <u>Аммониты</u>: Северная Сибирь: вид-индекс, *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici* (Nik.). Восточная Гренландия: вид-индекс. Европейская Россия: вид-индекс, *C. (Rondiceras) milaschevici* (Nik.), *C. (Cadoceras) bryocostilatum* Kiselev, *C. (C.) vetulum* Kiselev, *C. cf. schumarovi* (Nik.), *Kosmoceras (Gulielmites) jason* (Rein.), *K. (G.) medea* Call., *K. (Kosmoceras) tschernischewi* (Teiss.), *Gulielmiceras*

jenceni Teiss., G. tschegemensis (Tschikh.), Indosphinctes mutatus (Traut.), Okaites pseudomosquensis (Siem.), Putealiceras ironense (Tchikh.), Putealiceras cf. punctatum (Stahl.).

Замечания. В Северной Сибири биогоризонт составляет часть основной инфразональной шкалы, в Европейской России — параллельной. В Восточной Гренландии вид-индекс известен по коллекции, собранной Дж. Калломоном в 1970 г. в разрезе 78 (Kosmocerasbjerg, Olympen). В коллекции GMC (Геологический музей Копенгагена) эти экземпляры не привязаны к определенному фаунистическому горизонту, но отнесены к среднему келловею со знаком вопроса. Вероятно, они собраны в самостоятельном стратиграфическом интервале в нижней части среднего келловея, ниже фауны 36 – Kosmoceras cf./aff. jason (по Callomon, 1993). Таким образом, в Восточной Гренландии биогоризонт arcticoides может быть установлен в основной инфразональной шкале.

<u>Распространение</u>. Северная Сибирь (о. Большой Бегичев; В. Таймыр, р. Чернохребетная); Восточная Гренландия (Земля Джеймсона); Земля Франца-Иосифа; Европейская Россия (Ярославско-Ивановское Поволжье, Рязанская обл., бассейн р. Сысолы); Западная Европа (Англия).

<u>Корреляция</u>. Средний келловей, нижняя часть. В Европейской России соответствует зоне Jason в полном объеме.

биогоризонт milaschevici pura Kiselev, 2005

= Cadoceras milaschevici pura (биогоризонт): Киселев, 2005

Категория. Биостратон альтернативной шкалы Европейской России.

Вид-индекс. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura* Voronetz, 1962 (голотип: Воронец, 1962, табл. XIII, фиг. 1, табл. XVI, фиг. 1. Новая Земля, из валунов; = *Cadoceras voronetzae* Frebold, 1964, pl. XV, fig. 1, pl. XVI, fig. 1).

<u>Стратотин:</u> разрез у д. Черменино (р. Унжа), слои 3/11-3/15, мощность 2,5 м (по [Киселев, 2013]).

Аммониты: Европейская Россия: вид-индекс, *C. arcticoides* Kiselev et Meledina, *C.* cf. postelatmae Sas., *C.* (Cadoceras) bryocostilatum Kiselev, Pseudocadoceras (Costacadoceras) nanseni (Pomp.), Ps. cuneatum Sas., Kosmoceras (Gulielmites) jason jason (Rein.), Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni (Teiss.), Indosphinctes mutatus (Trd.), Anaplanulites submutatus (Nik.). Новая Земля, Северный Юкон: вид-индекс. Земля Франца-Иосифа: вид-индекс, Cadoceras arcticoides Kiselev et Meledina, Ps. (Cos.) nanseni (Pomp.).

Распространение. Европейская Россия (бассейны р. Унжи и р. Сысолы); Земля Франца-Иосифа (о. Нортбрук); Арктическая Канада (Северный Юкон).

Корреляция. В Европейской России соответствует подзоне Jason, преимущественно верхней части (биогоризонт *jason jason*). Очень редко в биогоризонте *medea magnum* (в разрезе у д. Черменино) встречаются экземпляры *C. milaschevici*, не отличимые от *C. milaschevici pura*, но их принадлежность к данному подвиду нуждается в проверке. Не исключено, что это еще морфы изменчивости более раннего подвида.

СРЕДНИЙ КЕЛЛОВЕЙ

Зона JASON Orbigny, 1852 emend. Callomon 1964 **Подзона MEDEA** Callomon, 1955

- = Kosmoceras (Gulielmites) medea (Subzone): Callomon, 1955
- = Kosmoceras medea (sous-zone): Tintant, 1963; Cariou et al., 1967
- = Kosmoceras medea (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Thierry et al., 1997; Репин, Рашван, 1996; Киселев, 1999, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

<u>Вид-индекс.</u> *Kosmoceras (Gulielmites) medea* Callomon. Голотип изображен в работе Дж. Кэлломона [Callomon, 1955, табл. 2, фиг. 1]. Англия, Кидлингтон, слой 12.

<u>Стратотип</u>. Англия, разрез Кидлингтон, Оксфордшир (слои 9-14). Гипостратотип располагается в Питерборо (Peterborough, Cambridgeshire) (слои 5-9, 21-55 см [Callomon, 1964, 1968]).

Местонахождения. 1) г. Макарьев, р. Унжа; 2) д. Никитино, р. Ока (в отдельных конденсированных конкрециях); 3) пос. Алпатьево, р. Ока; 4) г. Елатьма, р. Ока, ; 5) д. Черменино, р. Унжа; 6) г. Михайлов.

Аммониты: в Англии преобладают в основном космоцератиды (Callomon, 1955, 1968) Kosmoceras (Gulielmites) medea Call., K. (Kosmoceras) nodosum Call., Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmi (Sow.). Реже встречаются Cadoceras s.str. (ibid.), а также (Page, 1994) Indosphinctes patina (Neumayr), Reineckeia (Reineckeia) anceps (Rein.) и Cadoceras (Rondiceras) milaschevici compressum (Nik.); в Западной Франции (Poitou) среди аммонитов преобладают вид-индекс, рейнекеиды и оппелииды, среди которых указываются (Cariou et al., 1967) Reineckeia tyranniformis Spath, R. substeinmanni Lemoin, R. cf. indosabauda Par. et Bon., R. gr. ravana Spath, R. (Reineckeites) aff. douvillei Steinm. Rossiensiceras mathayense (Kilian), R. rossiense (Teiss.), Zieteniceras cf. tuberculatum (de Tsyt.), Z. aff. regulare (Till), Orbignyiceras pseudopunctatum (Lah.), Eulunulites lunula (Rein.), ?E. cf. richei (Lem.), Phlycticeras polygonium (Zieten), Phlycticeras lachati Par. et Bon., Phl. pustulatum (Rein.), Phl. cristagalli (Orb.), Oecotraustes (Thraxites) conjugens (Waagen). Реже встречаются Оесортусніиз refractus (Rein.), Pleurocephalites, Indosphinctes и Choffatia; в Европейской России космоцератиды и псеудоперисфинктины доминируют в центральных районах (Рязанская, Московская, Брянская обл.), в то время как в более северных районах (Костромская обл., респ. Коми) преобладают, иногда до 100%, кадоцератины. Оппелииды (Rossiensiceras uhligi) встречаются очень редко.

Объем. 2 биогоризонта medea medea и medea magnum.

Распространение. Европейская Россия, Англия, Франция, Германия.

биогоризонт medea medea Callomon, Dietl, Page, 1988 emend. Kiselev, 2001

- = Kosmoceras medea a (faunal horizon, biohorizonte): Callomon, Dietl, Page, 1988; Mönnig et al., 2018
- = Kosmoceras medea (horizon):Courville, 1989
- = Kosmoceras medea medea (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. Ранний хроноподвид вида-индекса подзоны.

Стратотип. Кидлингтон (слои 11, 12), Оксфордшир, Англия.

<u>Аммониты</u>. Kosmoceras (Gulielmites) medea medea Call., K.(Kosmoceras) nodosum Call., Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmi (Sow.), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Trd.), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria variabilis (Lah.), Rossiensiceras uhligi (Neum.).

Местонахождения. 1) р. Унжа, г. Макарьев (слой 4); 2) р. Унжа, с. Черменино (слой 3/9); 3) р. Ока, д. Алпатьево (пески и песчаники слоя 6); 4) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 3; Михайловцемент II, слой 2, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 7-8); 5) р. Ока, п. Елатьма (слой 6); 6) Сухая Песчанка (слой 1).

Распространение. Центральная Россия, Англия, Франция (Бургундия).

Корреляция. Эквивалент биогоризонта bannense Cariou, 1974 субсредиземноморской шкалы.

биогоризонт medea magnum Kiselev, 2001

- = Kosmoceras medea magnum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Kosmoceras medea b (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

Стратотип. Правый берег р. Унжи, г. Макарьев (слой 5).

<u>Вид-индекс</u>. *Коѕтосетаѕ (Gulielmiteѕ) medea magnum* Kiselev. Поздний хроноподвид вида-индекса подзоны. Голотип изображен в работе Γ . Тентана (Tintant, 1963, табл. XXV, фиг. 1). Англия, Питерборо.

<u>Аммониты</u>. Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum Kiselev, K. (Kosmoceras) baylei Tint., Gulielmiceras (Gulielmiceras) gulielmii (Sow.), G.(Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), C. (Cadoceras) sp., Pseudocadoceras cuneatum Sas., Ps. (Percacosticeras) sp., Indosphinctes mutatus (Traut.), Homoeoplanulites (Anapanulites) submutatus (Nik.), Grossouvria cf. variabilis Lah.

Местонахождения. 1) стратотип; 2) р. Унжа, с. Черменино (слой 3/10); 3) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно, слой 7); 4) г. Михайлов (предположительно), 5) р. Ока, д. Никитино (в отдельных конденсированных конкрециях).

Корреляция. Точное сопоставление с западноевропейской шкалой невозможно. Вероятно, горизонт отвечает слоям 13, 14 голостратотипа подзоны.

Подзона JASON Callomon, 1955

- = Kosmoceras (Gulielmites) jason (Subzone): Callomon, 1955
- = Kosmoceras jason (sous-zone): Tintant, 1963; Cariou et al., 1967
- = Kosmoceras jason (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

<u>**Номенклатура**</u>. Кидлингтон (слои 15-26), Oxfordshire, Англия. Гипостратотип расположен в Питерборо (Peterborough, Cambridgeshire) (слои 10-13, 56-135 см по [Callomon, 1964, 1968]).

Вид-индекс. Коѕтосегаѕ (Gulielmites) jason (Reinecke, 1818). К настоящему времени предложено два неотипа вида. Первый неотип выбран Р. Бринкманном (Brinkman, 1929а, р. 44) из оригиналов С. Бакмэна (Buckman, 1924, V, табл. DIII, Германия, Вюртемберг). Он представлен внутренними оборотами Коѕтосегаѕ (Gulielmites) и, по мнению Дж. Калломона (Callomon, 1955, р. 229), практически не отличается от других видов К. (Gulielmites), т.е. является неудачным. Другой неотип был выбран Г. Тентаном (Tintant, 1963, р. 250) из коллекции А. Орбиньи (IPM-R.7164 [coll. d'Orbigny, № 3169-II-1], Fischer, 1994, рl. 60, fig. 3). Он представлен взрослыми оборотами и соответствует общепринятому представлению о диагнозе данного вида, поэтому, согласно Тентану, он должен считаться истинным типом вида. Выбор обоих неотипов не вполне соответствует правилам ICZN (Zeiss, 1972), поскольку они собраны не из типовой местности, откуда происходят оригиналы Рейнеке. Согласно Э. Мённигу, который нашел и изучил оригинальную коллекцию Reinecke (Mönnig, 1995, р. 16), тип Nautilus jason Reinecke является микроконхом Catasigaloceras enodatum (Nik.), т.е. Gulielmiceras anterior (Brinkmann). Тем не менее до опубликования описаний этого материала мы придерживаемся в данной работе трактовки вида, которая принята у французских специалистов.

Аммониты: В Англии из аммонитов превалируют космоцератиды, в основном вид-индекс. Остальные семейства представлены редкими Indosphinctes patina (Neum.) (Page, 1994, pl. 22, fig. 4-6), Cadoceras (Rondiceras) cf. milaschevici (Nik.), C. cf. arcticoides Kiselev et Meledina (ibid., pl. 17, фиг. 3), Reineckeia aff. anceps (Rein.). В Восточной Франции (Бургундия) (Tintant, Thierry, 1967) аммониты в основном представлены макроцефалитидами, перисфинктидами и рейнеккеидами: Pleurocephalites cuenoti (Corroy), P. jacobi (Corroy), P. aff. paronai (Basse), Kosmoceras jason (Rein), Kosmoceras baylei Tint., Choffatia, Grossouvria, Binatisphinctes mosquensis (Fisch.), Reineckeia liffolensis Steinm., Reineckeites paronai (Petit.), R. douvillei (Steinm.). В Юре (Mangold, 1967) в комплексе аммонитов преобладают перисфинктиды Choffatia neumayri (Siem.), C. cf. perdagata (Waag.), C. prorsocostata (Siem.), Grossouvria kontkiewiczi (Siem.), G. anomala (Loczy), G. variabilifera (Loczy), G. leptoides (Loczy), Binatisphinctes scopinensis (Neum.), a также присутствуют Kosmoceras jason (Rein.), Reineckeidae. На Центральном Массиве (Cariou, 1967) характерными для подзоны являются рейнеккеиды и оппелииды: Reineckeia (Kellawaysites) multicostata Petitcl., R. (Reineckeia) grossouvrei Petitcl., R. (R.) reissi Steinm., Reineckeites aff. stuebeli Steinm., Rossiensiceras metomphalum (Bon.), Rossien-

siceras sp., Orbignyiceras (?) didieri (Petitcl.), Brightia (B.) aff. submatheyi (Lee), Phlycticeras gr. pustulatum (Orbigny), Oecoptychius refractus (Rein.), Kosmoceras jason (Rein.), Choffatia sp., Grossouvria sp. В Европейской России среди аммонитов преобладают космо- и кардиоцератиды, иногда с перевесом в численности последних (в разрезах бассейна р. Унжи и более северных районов); оппелииды встречаются очень редко.

Объем. 2 биогоризонта jason sedgwickii и jason jason.

Распространение. В России: Центральная Россия, бассейн р. Сысолы, Нижнее Поволжье. За пределами России: Англия (Йоркшир), Шотландия, Франция (Парижский бассейн, р. Рона), Германия (Франкония), Польша, Литва., Казахстан (Мангышлак), Грузия (Голотль).

биогоризонт jason sedgwickii Buckman emend. Kiselev, Meledina, 2004

- = Gulielmites conlaxatum (hemera): Buckman, 1923, pl. 418; 1928, p. 29
- = $Kosmoceras\ jason\ \alpha$ (horizon, biohorizonte): Courville, 1989; Dietl., in: Thierry et al., 1997, p. 70; Mönnig et al., 2018
 - = Kosmoceras jason sedgwickii (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Меледина, 2004; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

<u>Вид-индекс</u>. *Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii* (Pratt) (Голотип: Buckman, 1925, pl. 598). Ранний хроно-подвид вида-индекса подзоны.

<u>Стратотип</u>. Биогоризонт впервые обозначен в Peterborough (Англия), в гипостратотипе зоны Jason, в интервале 56-79 см (ниже границы резкого повышения диаметра раковины у *Kosmoceras* (*Gulielmites*) (Brinkmann, 1929b, Abb. 30). В разрезе Kidlington (Oxfordshire), в голостратотипе зоны, нижний биогоризонт подзоны Jason занимает около 30 см глин, приблизительно соответствующих слоям 16-19 (Callomon, 1964, 1968).

<u>Аммониты</u>. Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii (Pratt), K. (Kosmoceras) tschernischevi Nik., Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni Teiss., Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschichatschev), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.), С. (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina, С. (Bryocadoceras) bryocostilatum Kiselev, С. postelatmae Sas., Pseudocadoceras cuneatum Sas., Indosphinctes mutatus (Traut.), ?Indosphinctes mokschaensis (Sas.), Subgrossouvria eurypticha (Neum.), Properisphinctes pseudobernensis Sas., Okaites pseudomosquensis (Siem.).

Местонахождения. 1) р. Ока, п. Елатьма (слой 7), 2) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно слой 8); 3) г. Рыбинск (Переборы); 4) р. Черемуха (Конюшино, Иода); 5) пос. Ужовка (кровля слоя глинистых алевритов ниже первого конкреционного уровня); 6) р. Унжа, с. Черменино (слои 3/12 - 3/15).

Распространение. Англия (Oxford Clay), С.-В. Франция (Sarthe), Швабия (Ornatenton), Попеляны, Польша, Европейская Россия.

биогоризонт jason jason Courville, 1989 emend. Kiselev, Meledina, 2004

- = $Kosmoceras\ jason\ \beta$ (horizon, biohorizonte): Courville, 1989; Dietl, in: Thierry et al., 1997, p. 70; Mönnig et al., 2018
 - = Kosmoceras jason jason (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Меледина, 2004; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

<u>Вид-индекс</u>. *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.) sensu Orbigny. Поздний хроноподвид вида-индекса подзоны. Соответствует французскому неотипу вида (Fischer, 1994, pl. 60, fig. 3).

<u>Стратотип</u>. Kidlington, Oxfordshire, Англия. Биогоризонт приблизительно соответствует слоям 20-26 (Callomon, 1964, 1968). В оксфордских глинах Peterborough (Англия) он находится в интервале 80-135 см (интервал ступенчатого повышения диаметра раковины у *Kosmoceras (Gulielmites)* до границы скачкообразного его понижения (Brinkmann, 1929b, Abb. 30).

<u>Аммониты</u>. Подвид-индекс, *K.* (Kosmoceras) tschernischevi Nik., Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni Teiss., Gul. (Spinikosmoceras) tschegemensis (Tschikhatschev), Cadoceras (Rondiceras) milaschevici pura Vor., C. (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina, C. cf. postelatmae Sas., C. (Cadoceras) bryocostilatum Kiselev, Pseudocadoceras cuneatum Sas., Ps. (Costacadoceras) nanseni (Pomp.), Anaplanulites cf. evolutus (Mangold), Grossouvria cf. kontkiewiczi (Siem.), Putealiceras ironense (Tschikhachev).

Местонахождения. 1) р. Сысола, с. Вотча (слой 6); 2) р. Ока, пос. Алпатьево (слой 9, предположительно); 3) г. Рыбинск (Переборы); 4) пос. Ужовка (кровля слоя глинистых алевритов ниже первого конкреционного уровня); 5) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, предположительно, слой 4).

<u>Распространение</u>. Англия (Oxford Clay), Франция (Sarthe, Blya, Champagne, Bourgogne), Швабия (Ornatenton), Попеляны, Европейская Россия.

Зона CORONATUM Orbigny, 1852 emend. Callomon, 1964 **Подзона OBDUCTUM** Brinkmann, 1929 emend. Callomon, 1955

- = Kosmoceras obductum (Zone): Brinkmann, 1929b, p. 36 (pars)
- = Kosmoceras (Zugokosmoceras) obductum (Subzone): Callomon, 1955, p. 256, 257
- = Kosmoceras obductum (sous-zone): Tintant, 1963, p. 54, 55
- = Kosmoceras obductum (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Cariou et al., 1967; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

Вид-индекс. *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckman, 1925). Голотип изображен в работе С. Бакмэна (Buckman, 1925, V, табл. DLIX).

<u>Стратотип.</u> Питерборо (Peterborough) (слои 14-16b, 136-560 см по [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

<u>Объем</u>. 2 биогоризонта *obductum* и *crassum*, хорошо различающиеся по составу аммонитовых комплексов только в Европейской России и Франции (см. ниже). В Англии оба биогоризонта охарактеризованы в основном видами-индексами.

<u>Распространение</u>. В России: Центральная Россия, Нижнее Поволжье. За пределами России: Англия (Йоркшир), Франция, Германия (Франкония), Польша, Казахстан (Мангышлак), Грузия, Литва.

биогоризонт obductum Buckman, 1925

- = Gulielmites obductus (hemera): Buckman, 1925, 1928
- = Kosmoceras obductum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Kosmoceras obductum anterior (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

Вид-индекс. Тот же, что и для подзоны в целом.

Стратотип. Первоначально биогоризонт был выделен Д.Н. Киселевым в разрезе у п. Елатьма в нижней части слоя 8, где проходит горизонт сконденсированных конкреций с аммонитами биогоризонта *obductum*. Поскольку конкреции являются переотложенными внутри биогоризонта *crassum*, такой выбор стратотипа является неудачным. Предлагаемый новый стратотип — Peterborough, Англия (интервал 136-460 см). Кровля биогоризонта совпадает с резким скачком среднестатистического диаметра раковины *Kosmoceras* (*Gulielmites*) со 101 до 112 мм на отметке 460 см разреза (Brinkmann, 1929b, abh. 28). Гипостратотип — разрез Михаловцемент II, слой 3.

Аммониты: В Европейской России среди аммонитов преобладают космо- и кардиоцератиды: Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.), K. (Kosmoceras) bigoti Douv., Gulielmiceras (Gulielmiceras) complanatum Tint., G. (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Cadoceras aff. proniense Sas., C. cf. wosnessenski (Grew.), C. (Eichwaldiceras) carinatiforme Kiselev, C. schumarovi (Nik.), Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. Nik., Pseudocadoceras macellum Kiselev, Ps. (Novocadoceras) cf. suraense (Sas.). Ps. (Costacadoceras) laminatum Buckm., встречены также Erymnoceras coronatum (Brug.), Indosphinctes abichi (Neum.), Choffatia pseudofunata (Teiss.), Orbignyiceras orbignyi (Tsytovitch), Brightia (Brightia) eccentrica Rogov, Alcidia nurrhaensis (Waagen), Zieteniceras cf. rarecostatum Rogov. Bo Франции (Бургундия) космоцератиды представлены аналогичным набором видов и находятся приблизительно в равном соотношении с тетическими группами аммонитов (Tintant, Thierry, 1967, р. 678): Kosmoceras obductum (Buck.), Gulielmiceras complanatum (Tint.), G. ventricosum (Tint.), Spinikosmoceras castor (Rein), S. pollux (Rein.), Subgrossouvria coronaeformis (Loczy), Erymnoceras coronatum (Brug.), E. coronoides (Quenst.), E. baylei (Jean.), Rollierites minuendum (Roll.), Reineckeia spp., Hecticoceratinae (Lunuloceras, Brightia, Rossiensiceras).

Местонахождения. 1) р. Ока, г. Елатьма (слой 8, конденсированные конкреции песчаника); 2) р. Ока, пос. Алпатьево (слой 10); 3) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, слой 5; Михайловцемент II, слой 3); 4) р. Унжа, деревни Половчиново и Васильково (глины серые с конкрециями); 5) пос. Ужовка, Нижегородская обл. (нижний слой оолитового мергеля до 0,3 м); 7) р. Сысола, с. Вотча, (слои 7, 8); 8) Москва-Сити (слой 2, средняя часть).

биогоризонт crassum Kiselev, 2001

- ? = Anakosmokeras stutchburii (hemera): Buckman, 1924, 1928
- = Kosmoceras crassum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы среднего келловея Европейской России.

Вид-индекс. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *crassum* Tintant. Голотип изображен в Tintant, 1963, табл. XXIX, фиг. 2.

<u>Стратотип</u>. Ранее (Киселев, 2001) в качестве стратотипа предлагался разрез у г. Елатьмы (Рязанская обл.), слой 8, мергельно-оолитовый матрикс. Поскольку средний келловей в этом разрезе многократно сконденсирован и находится далеко от стратотипа подзоны, предлагается новый стратотип – Peterborough, Англия (интервал 460-560 см, Brinkmann, 1929b, abh. 28). Гипостратотип – Михайловцемент I, слой 6.

Ammohutbi: Erymnoceras cf. coronatum (Brug.), Rollierites sp., Rollierites renardi (Nik.), Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum Tint., K. (Z.) effulgens (Buckm.), K. (Kosmoceras) pollucinum Teis., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), G. (S.) pollux (Rein.), G. (S.) fuchsi (Neum.), G. (Gulielmiceras) cf. robustum Tint., Okaites mosquensis (Fisch.), Grossouvria nikitini (Par. et Bon.), Zieteniceras aff. rarecostatum Rogov, Brightia (Brightia) eccentrica Rogov, B. (B.) davitashvilii Lominadze, B. (B.) subinvoluta (Bonarelli), B. (B.) aff. brightii (Pratt), Orbignyiceras orbignyi (Tsyt.), O. cf. lonsdalii (Pratt), Lunuloceras fallax (Zeiss), Rossiensiceras rossiense (Teiss.), Alcidia cf. nurrhaensis (Waagen), Putealiceras cf. punctatum (Stahl), Rehmannia (Loczyceras) crassicostata (Lóczy).

Местонахождения. 1) г. Елатьма; 2) г. Михайлов (карьер Михайловцемент I, слой 6); 3) Москва -Сити (слой 2, вероятно верхняя часть).

Замечания. Г. Тинтан при описании вида указал (Tintant, 1963, с. 269-276), что его стратиграфическое положение выше, чем у *Коѕтосетаѕ obductum*, поэтому «со стратиграфической точки зрения эти формы, по-видимому, характеризуют высокий уровень среднего келловея, соответствующий подзоне Grossouvrei: «Au point de vue stratigraphique, ces formes semblent caractériser un niveau élevé du Callovien moyen, correspondant sensiblement à la sous-zone à Grossouvrei (partie supérieure de la zone à Coronatum), alors que le vrai K. obductum caractérise au contraire la sous-zone inférieure de la zone à Coronatum» (ibid., р. 276). Вывод о стратиграфическом возрасте вида им сделан неуверенно, вероятно, потому, что вид во многом больше напоминает *К. obductum*, нежели *К. grossouvrei*. В описательной части Тинтан проводит сравнение нового вида в основном с *К. obductum* (упоминается 18 раз, в то время как *К. grossouvrei* не упомянут ни разу).

Специфичность аммонитового комплекса биогоризонта crassum показана Тентаном при описании разрезов в Бургундии (Côte Chalonnaise), где отмечаются (Tintant, Thierry, 1967, р. 676) следующие аммониты: Kosmoceras crassum (Tint.), K. pollucinum (Teiss.), Spinikosmoceras aff. pollux (Rein.), Phlycticeras pustulatum (Rein.), Choffatia aff. cardoti (Petit.), Choffatia waageni (Teis.), Grossouvria subtilis (Neum.), Erymnoceras doliforme (Roman), E. cf. ajax (Orb.), E. coronatum (Brug.), Reineckeia cf. fehlmanni (Jean.), R. aff. crassicosta (Loc.), R. groussouvrei (Petit.), Reineckeites plana (Lee), R. stubeli (Steinm), Kellawaysites aff. greppini (Opp.), K. aff. multicostata (Petit.), Rossiensiceras rossiense (Teiss.).

В аммонитовом комплексе биогоризонта *crassum* в разрезах Елатьмы и Михайлова не обнаружены виды-индексы ни одной из стандартных подзон (*K. obductum* и *K. grossouvrei*). Принадлежность горизонта к подзоне obductum определяется по его положению в разрезах Елатьмы и Михайлова: ниже биогоризонта *posterior* подзоны Grossouvrei. Автор биогоризонта *posterior* Дж. Калломон (Callomon, 1964) проводил нижнюю границу подзоны Grossouvrei в разрезе под Питерборо по нахождению первого экземпляра *K.* (*Z.*) *posterior* (Brinkmann, 1929b; taf. 2, fig. 4; taf. 3, fig. 3; Callomon, 1963, pl. 1, fig. N), поэтому любой биостратон зоны Coronatum, располагающийся ниже первого появления указанного вида, не должен входить в подзону Grossouvrei.

Подзона GROSSOUVREI Callomon, 1955

- = Kosmoceras obductum (Zone): Brinkmann, 1929b (pars)
- = Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei (Subzone): Callomon, 1955
- = Kosmoceras grossouvrei (sous-zone): Tintant, 1963
- = Kosmoceras grossouvrei (Subzone, подзона): Callomon, 1964; Cariou et al., 1967; Callomon, 1968; Mangold, 1971; Lange, 1973; Callomon et al., 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989, 1993; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

<u>Вид-индекс.</u> *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douville, 1915. Лектотип изображен в работе Ф. Дувийе (Douville, 1915, табл. 12, фиг. 1).

<u>Стратотип</u>. Peterborough (слои 17а-22с, 561-1093 см. [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

Объем. 2 биогоризонта posterior и grossouvrei.

<u>Распространение</u>. В России: Центральная Россия, бассейн р. Печоры. За пределами России: Англия (Йоркшир), Франция, Швейцария (Herznach), Польша, Грузия.

биогоризонт posterior Callomon, 1964

- = Kosmoceras obductum-Posterior (horizon): Callomon, 1964, p. 280; Thierry et al., 1997, p. 70
- = Kosmoceras posterior (биогоризонт; biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Kosmoceras obductum posterior (biohorizont): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

Стратотип. Peterborough (561-864 см [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

<u>Вид-индекс</u>. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *posterior* Brinkmann, 1929. Голотип изображен в работе Р. Бринкманна (Brinkmann, 1929b, табл. 2, фиг. 4). Англия, Питерборо, 560 см.

<u>Аммониты.</u> Erymnoceras doliforme (Roman), Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brinkmann, K. (Kosmoceras) pseudogrossouvrei Tint., K. (K.) cf. bigoti Douv., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), G. (S.) pollux (Rein.), G. (Gulielmiceras) robustum (Tint.), G. (G.) fasciculatum (Tint.), Longaeviceras alpha Kiselev, C. (Eichwaldiceras) sp., Ps.(Novocadoceras) diffusum Kiselev, Platylongoceras tribulatum Kiselev, Percacosticeras callomoni Kiselev, Binatisphinctes fluctuosus (Pratt), Okaites comptoni rossicus (Siem.), O. mosquensis (Fisch.), Alcidia sp., Zieteniceras rarecostatum Rogov, Brightia (Brightia) eccentrica Rogov, B. (B.) progzhellensis Rogov, B. (B.) mangoldi (Lom.), Orbignyiceras orbignyi (Tsyt.), O. lonsdalii (Pratt), Lunuloceras fallax (Zeiss), Rossiensiceras rossiense (Teiss.).

Местонахождения. 1) р. Унжа, д. Бурдово (слой 2); 2) р. Ока у г. Елатьмы (слой 9); 3) г. Михайлов (разрезы Михайловцемент I, слой 7а, Михаловцемент II, слой 4а; Михайлов-Горенка, слой 9); 4) Нижегородская обл., с. Ужовка (предположительно); 5) р. Ока, пос. Алпатьево (предположительно в кровле слоя 10); 6) Москва-Сити (слой 3).

биогоризонт grossouvrei Callomon, 1964

- = Kosmoceras zugium (hemera): Buckman, 1923
- = Kosmoceras grossouvrei (horizon): Callomon, 1964; Thierry et al., 1997
- = Kosmoceras grossouvrei (биогоризонт, biohorizon): Киселев, 2001; Kiselev, Rogov, 2018
- = Kosmoceras zugium (biohorizonte): Mönnig et al., 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. Тот же, что и для подзоны в целом.

Стратотип. Peterborough (864-1093 см [Callomon, 1964, 1968]), Cambridgeshire, Англия.

Ammohutel. Erymnoceras doliforme (Roman), Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei (Buckm.), K. (Kosmoceras) aff. pollucinum (Teiss.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum (Eichw.), Funiferites allae Kiselev, Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev, Pseudocadoceras sp., Binatisphinctes fluctuosus (Pratt), Rossiensiceras cf. rossiense (Teiss), Putealiceras virile (Zeiss), P. mangoldi (Lominadze), Brightia (B.) pseudocracoviense (Tsytovitch), B. (B.) aff. progzhellensis Rogov, B. (B.) cf. subinvoluta (Bonar.), Zieteniceras rarecostatum Rogov, Orbignyiceras orbignyi (Tsyt.), O. cf. michailowense (Zeiss), O. lonsdalii (Pratt), Brightia (B.) brightii (Pratt), B. (B.) rectocostata (Buckm.), B. (B.) salvadori (Par. et Bon.), Lunuloceras fallax (Zeiss), L. sinuicostatum (Zeiss).

Местонахождения. 1) р. Ока у г. Елатьмы (слой 10); 2) г. Михайлов (разрез Михайловцемент I, слой 7b, Михайловцемент II, слой 4, 40-80 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10b); 3) р. Ока, пос. Алпатьево (верхние 0,05 м слоя 10); 4) Москва-Сити (слой 3); 5) р. Ижма, д. Одесдино.

Зона STENOLOBUM Zakharov et al., 2005; Repin, 2005

- = Cadoceras milaschevici (Zone, зона), pars: Sachs, 1962; Сакс и др., 1970
- = Rondiceras milashevici и Erymnoceras sp. (слои с...), pars: Меледина, 1973, 1976, 1977, 1994
- = Longaeviceras stenolobum (зона): Захаров и др., 2005; Zakharov, Rogov, 2014
- = Rondiceras stenolobum (зона): Репин, 2005; 2007; Репин и др., 2006
- = Longaeviceras? stenolobum и Stenocadoceras ex gr. multicostatum (слои с...): Князев и др., 2011
- = Rondiceras (?) stenolobum и Stenocadoceras (слои с...): Шурыгин и др., 2011
- = Rondiceras? stenolobum (зона): Никитенко и др., 2013
- = Rondiceras nikolaevi, Stenocadoceras stenoloboide (зона): Князев и др., 2020
- ?= Eboraciceras subordinarium (слои с...) pars.: Сакс и др., 1972; Князев и др., 1973
- ?= Eboraciceras subordinarium (зона) pars.: Меледина, 1976, 1977, 1994; Князев и др., 2002; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013
 - ?= Dolganites sibiricum (зона): Репин, 2005; Репин и др., 2006

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.) (лектотип: Keyserling, 1846, табл. 22, фиг. 13, 14; Киселев, 2006, табл. 4, фиг. 1, 2; здесь: **табл. 60, фиг. 1**, экз. № 343/46, Горный Музей). Республика Коми, р. Сысола, с. Вотча. Средний келловей.

<u>Стратотип.</u> Единого стратотипа зоны не существует. В Северной Сибири предложен разрез на о. Бол. Бегичев – обн. 503, слой 8 (Князев и др., 2020). В Европейской России выделение зоны Stenolobum избыточно, тем не менее разрез, подходящий на роль стратотипа, может быть установлен на р. Сысола у с. Вотча. В настоящее время он рассматривается как стратотип только биогоризонтов praestenolobum и stenolobum.

<u>Объем:</u> в Северной Сибири три биогоризонта: *Longaeviceras stenolobum* и *Cadoceras innocentii*; в остальных регионах Арктической области можно установить только один биогоризонт *stenolobum*.

В Европейской России выделено три биогоризонта: Longaeviceras praestenolobum, Longaeviceras stenolobum и Longaeviceras alpha.

Замечания. 1. Возможность выделения в Северной Сибири зоны или слоев с Longaeviceras stenolobum предполагалась давно (Месежников, Шульгина, 1972, с. 318): «Недостаточно изучены и верхнекелловейские отложения (возможно, нижняя их часть с Cadoceras stenolobum заслуживает выделения в самостоятельную зону, сопоставимую с зоной Peltoceras athleta).» Интервал с L. stenolobum первоначально был выявлен в разрезах побережья Восточного Таймыра (Басов и др., 1963; Каплан и др., 1974), но первоначально эти слои относились к верхнему келловею. Зона Stenolobum была выделена в верхней части среднего келловея одновременно и независимо в одном и том же сборнике в различных статьях, где были предложены новые версии Бореального (Арктического) зонального стандарта (Захаров и др., 2005; Репин, 2005). Соответственно, первоначально зона Stenolobum рассматривалась как зона стандартной шкалы палеобиогеографической области, и только в последнее время она стала использоваться как зона региональной шкалы среднего келловея Северной Сибири. Авторство зоны Stenolobum принадлежит авторам обеих статей (что и отражено в названии).

2. За последнее время было предложено несколько вариантов зонального деления среднего келловея в Сибири, при этом в разных работах для одних и тех же слоев или стратиграфических интервалов были выделены три эквивалентных биостратона с различными названиями (рис. 2.4.1-2.4.3). В первых двух вариантах *L. stenolobum* еще являлся их видом-индексом, но впоследствии он был заменен другими видами (в последнем варианте — зона R. nikolaevi, S. stenoloboide). Как показано выше, неустойчивость номенклатуры сибирских зон обусловлена трудностью диагностики келловейских кардиоцератид, вследствие чего один и тот же экземпляр может определяться по-разному в различных работах. Несмотря на редкую встречаемость, *L. stenolobum* действительно присутствует в разрезах о. Большой Бегичев и Восточного Таймыра (см. выше, гл. 2.4). Его широкое географическое распространение и надежная привязка к стандартным европейским зонам делают этот вид наилучшим маркером возраста по сравнению с другими видами, предложенными в качестве зональных индексов.

<u>Распространение</u>. Зона установлена в Северной Сибири (Большой Бегичев, Восточный Таймыр [р. Чернохребетная] и Оленекская протока), Земле Франца-Иосифа и бассейне р. Печоры (Репин, 2005, 2006, 2007). Как зона альтернативной шкалы может быть установлена в центральной части Европейской России.

Корреляция. Эквивалент зоны Coronatum Европейской России и зоны Stenoloboide Южной Аляски и Британской Колумбии.

биогоризонт praestenolobum Kiselev, 2005

= Longaeviceras praestenolobum (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Стратотип. Разрез на р. Сысола у с. Вотча (1), слои 7, 8.

<u>Вид-индекс</u>. *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina (голотип: Киселев, Меледина, 2004, табл. 2, фиг. 1-4; здесь: **табл. 63, фиг. 1**. Разрез у с. Вотча (1), слой 8. Средний келловей, зона Согопаtum, биогоризонт *praestenolobum*).

Местонахождения. 1) стратотип; 2) Михайловцемент I, слой 5; 3) г. Елатьма, р. Ока, слой 8а (сконденсированные песчанистые конкреции); 4) пос. Ужовка; 5) р. Сухая Песчанка (Оренбургская обл.); 6) р. Бердянка, Ханская Гора (слой 2).

<u>Аммониты</u>. вид-индекс, *Pseudocadoceras (Platylongoceras) macellum* Kiselev, *Erymnoceras coronatum* (Brug.), *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.), *K. (Kosmoceras) tschernischevi* Nik., *Gulielmiceras (Gulielmiceras)* cf. *complanatum* (Tint.), *Gul. (Spinikosmoceras) castor* (Rein.), *Choffatia pseudofunata* (Teiss.), *Indosphinctes abichi* (Neum.).

Корреляция. Соответствует нижней части биогоризонта Obductum Центральной России.

Распространение. Европейская Россия (бассейн р. Сысолы, Рязанская и Оренбургская области).

биогоризонт stenolobum Kiselev, 2005, 2006

= Longaeviceras stenolobum (биогоризонт): Киселев, 2005, 2006

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири, альтернативной шкалы среднего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс, как и для зоны в целом.

Стратотип. Разрез на р. Сысола у с. Вотча, слой 5 (южный разрез) и слой 9 (северный).

Аммониты: Европейская Россия: вид-индекс, Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme Kiselev, C. cf. schumarovi (Nik.), Pseudocadoceras (Platylongoceras) macellum Kiselev, Ps. (Costacadoceras) laminatum Buckm, Ps. (Novocadoceras) cf. suraense (Sas.), Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.), K. (Zugokosmoceras) effulgens (Buckm.), K. (Z.) crassum Tint., K. (Kosmoceras) pollucinum Teis., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Gul. (S.) pollux (Rein.), Gul. (S.) fuchsi (Neum.), Gul. (Gulielmiceras) cf. robustum Tint., Erymnoceras coronatum (Brug.), Rollierites renardi (Nik.), Okaites mosquensis (Fisch.), Grossouvria nikitini (Par. et Bon.), Brightia cf. gzhellensis Rogov, Orbignyiceras cf. lunuloides (Kilian).

Северная Сибирь: вид-индекс, Cadoceras nikolaevi Bodyl., C. taimyrense (Meledina), C. cf./aff. taimyrense (Meledina), C. cf. kialagvikense Imlay, Stenocadoceras multicostatum (Imlay), ?Dolganites cf. sibiricus Repin, Pseudocadoceras parvulum (Meledina), Ps. sp., aff. chinitnense Imlay, Percacosticeras ex gr. novosemelicum (Bodyl.).

Франция (Безансон): вид-индекс, Hecticoceratidae, *Erymnoceras*, Reineckeidae и др. (Borquin, Contini, 1969).

Местонахождения. В Европейской России: 1) р. Сысола, разрез Вотча (1), слой 9; разрез Вотча (2), слой 5; 2) р. Ока, г. Елатьма, слой 8б (мергельный матрикс конкреций); 3) р. Унжа, с. Половчиново (Костромская обл.); 4) р. Унжа, разрезы сс. Бурдово-Илешево (Костромская обл.). В Северной Сибири: 1) о. Большой Бегичев, слой 8; 2) В. Таймыр, р. Чернохребетная - обн. 1, слои 1-2; обн. 4, слой 2; обн. 5, слой 2;) Оленекская протока, кровля слоя 5.

<u>Распространение</u>. Северная Сибирь, Европейская Россия, Западная Европа (Франция), Мангышлак.

Корреляция. Средний келловей, соответствует верхней части биогоризонта *obductum* и биогоризонту *crassum*, выделенным в Центральной России в подзоне Obductum (Киселев, 2001).

биогоризонт alpha Kiselev, 2005

= Longaeviceras alpha (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон альтернативной шкалы среднего келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. Longaeviceras alpha Kiselev (голотип: Киселев 2001, табл. 10, фиг. 1, 2, здесь: **табл. 72, фиг. 1**. Костромская область, Кологривский район, правый берег р.Унжи у д. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, горизонт *posterior*).

Стратотип. Разрез на р. Унжа у д. Бурдово, слой 2.

Аммониты. Европейская Россия: вид-индекс, Platylongoceras tribulatum Kiselev, Percacosticeras callomoni Kiselev, Pseudocadoceras (Novocadoceras) diffusum Kiselev, Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv., Kos. (Z.) posterior Brink., Kos. (Kos.) pseudogrossouvrei Tint., Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor (Rein.), Gul. (Sp.) pollux (Rein.), Gul. (Gul.) robustum (Tint.), Gul. (Gul.) fasciculatum (Tint.), Erymnoceras doliforme (Roman), Bin. fluctuosus (Pratt), O. comptoni rossicus (Siem.), O. ex gr. mosquensis (Fisch.); Новая Земля (из валунов, предположительно): Percacosticeras callomoni Kiselev, Pseudocadoceras (Novocadoceras) novosemelicum (Bodyl.).

Местонахождения. 1) стратотип, 2) р. Сысола, разрез Вотча (1), слой 10 (в переотложенных конкрециях); 3) р. Ижма, д. Одесдино.

Корреляция. В Европейской России соответствует подзоне Grossouvrei в полном объеме.

биогоризонт innocentii, nov.

Категория. Биостратон основной шкалы среднего келловея Северной Сибири.

<u>Вид-индекс.</u> Cadoceras (Protolongaeviceras) innocentii (Bodyl.) (голотип: Бодылевский, 1960, табл. V, фиг. 2. Оленекская протока, средний келловей).

<u>Стратотип</u>. Северная Сибирь, Оленекская протока, слой 6.

<u>Аммониты</u>: вид-индекс, *Cadoceras* cf. *innocentii* Bodyl., *Longaeviceras* spp. juv., *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.), *?Percacosticeras* aff. *parvulum* Meled.

Распространение. Биогоризонт выделяется только на Оленекской протоке.

Замечания. В стратотипическом разрезе биогоризонт *innocentii* залегает непосредственно на биогоризонте *stenolobum*. Бодылевский, автор вида-индекса, полагал, что *C. innocentii* происходит из верхнего келловея, поскольку найден в тех же слоях, что и *Percacosticeras novosemelicum* (Bodyl.) (=*Longaeviceras novosemelicum* Bodyl., Бодылевский, 1960, табл. X, фиг. 5). Возраст последнего он считал заведомо верхнекелловейским. Между тем выше показано, что этот вид характерен и для биогоризонта *stenolobum*, поэтому не может рассматриваться как присущий только верхнему келловею. В комплексе кардиоцератид биогоризонта не встречено типичных представителей зоны Nikitini, поэтому он рассматривается в объеме зоны Stenolobum.

Корреляция. По положению соответствует верхней части зоны Coronatum, подзоне Grossouvrei Европейской России.

ВЕРХНИЙ КЕЛЛОВЕЙ Зона ATHLETA Orbigny, 1852 **Подзона PHAEINUM** Callomon 1968

- = Elizabethae Zone: Neaverson, 1925
- = Lower P. athleta Zone : Callomon, 1968
- = Phaeinum (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980; Меледина, 1987; Cox, 1988; Callomon, Wright; 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 1999, 2001; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *phaeinum* (Buckman, 1924) (голотип: Buckman, 1924, табл. CDXC. Англия, Wiltshire, Christian Malford. Свита Oxford Clay).

<u>Стратотин.</u> Calvert (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои 10-12 (Callomon, Sykes, 1980).

<u>Объем</u>. В Европейской России подзона включает 2 биогоризонта *phaeinum* (основной шкалы) и allae allae (параллельной шкалы). В Англии в подзоне установлен единственный биогоризонт *phaeinum*. В Южной Германии (Швабии) выделено два биогоризонта aculeatum/balticum и berkhemeri, виды-индексы которых принадлежат к родам разных семейств (Kosmoceras и Peltoceras).

<u>Распространение</u>. Центральная Россия, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия (Callomon, 1993).

биогоризонт phaeinum Callomon 1968

- = Hoplikosmokeras hoplistes (hemera): Buckman, 1924
- = Spinikosmokeras acutistriatum (hemera): Buckman, 1924
- = Kosmoceras zugium interpositum (horizon): Tintant, 1963
- = Kosmoceras phaeinum (biohorizon): Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс, стратотип, распространение, как и у всей подзоны.

<u>Аммониты:</u> В Европейской России Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckman), K. (Z.) cf. zugium (Buckm.), K. (K.) fibuliferum (Buckm.), K. (K.) gemmatum (Phill.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) acutistriatum (Buckm.), G. (S.) rimosum (Quenst.), G. (S.) aculeatum (Eichw.), G. (S.)

cf. ornatum (Schlot.) emend. (Brinkm.), Funiferites allae allae (Kiselev), Longaeviceras lahuseni Bodyl., Pseudopeltoceras chauvinianum (Orb.), Binatisphinctes fluctuosus (Pratt), Okaites comptoni comptoni (Pratt), Okaites mosquensis (Fisch.), Brightia (Brightia) progzhellensis Rogov, Brightia (Brightia) subinvoluta (Bonar.), B. (B.) brightii (Pratt), Brightia (Brightia) lominadzei Rogov, Orbignyiceras pseudopunctatum (Lahusen), O. lonsdalii (Pratt), O. cf. michailowense (Zeiss).

В Англии (Callomon, Sykes, 1980, р. 46) по обилию космоцератид комплекс аммонитов во многом близок среднерусскому: *K. phaeinum* (Buckman), *K. gemmatum* (Phillips), *G. (G.) rimosum* (Quenstedt), *G. (S.) acutistriatum* (Buckman), *G. (S.). aculeatum* (Eichwald), *G. (S.) ornatum* (Reinecke), *Binatisphinctes comptoni* (Pratt), *B. fluctuosus* (Pratt), *Orbignyiceras lonsdalii* (Pratt), *Brightia* (B.) brightii (Pratt), *B. (B.) rectocostata* (Buckm.).

Местонахождения. 1) р. Унжа, д. Бурдово (слой 3); 2) р. Ока, г. Елатьмы (слой 11); 3) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 7с; Михайловцемент II, слой 4, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10b[кровля], 10c[подошва]); 4) р. Ока, с. Алпатьево (в переотложенных конкрециях); 5) р. Ока, д. Дядьково, кровля слоя 4; 6) р. Сысола, с. Вотча (в переотложенных конкрециях).

Замечания. Несмотря на то что биогоризонт phaeinum является младшим синонимом ранее выделенных стратиграфически эквивалентных горизонтов (см. синонимику), его название используется как единственное валидное. Это связано со следующими причинами: 1) Вид-индекс Hoplikosmokeras hoplistes Buckman, 1924 (pl. 488) рассматривается как младший синоним К. (К.) gemmatum (Phill.) (неотип No. J. 4822, Arkell, 1939, p. 189, fig. 4), поэтому является невалидным. Замена названия биогоризонта hoplistes на gemmatum с сохранением первоначального авторства также невозможно, поскольку стратиграфическое распространение вида K. gemmatum существенно шире (см. выше), чем биогоризонта phaeinum. 2) Использование названия acutistriatum проблематично, поскольку видовой комплекс аммонитов гемеры acutistriatum, приведенный Бакменом (Buckman, 1928, р. 28) отличается от такового биогоризонта phaeinum и скорее соответствует биогоризонту obductum. 3) Горизонт K. zugium interpositum, выделенный Тентаном, не применим по множеству причин. С одной стороны, виды Zugokosmokeras zugium Buckm. (голотип: Buckman, 1923, pl. 389) и Z. interpositum Вискт. (голотип: Buckman, 1923, pl. 419), по нашему мнению, являются младшими синонимами вида K. grossouvrei Douv. (голотип: Douville, 1915, p. 37, pl. XII, fig. 3,3a). С другой стороны, сам Г. Тентан поместил этот горизонт в подзону Grossouvrei, поэтому скорее всего она должна соответствовать биогоризонту grossouvrei. Тем не менее в видовом комплексе горизонта K. zugium interpositum Тентаном указывается вид Kosmoceras phaeinum, экземпляры которого так и не были изображены в его работе. Столь противоречивая характеристика этого горизонта не позволяет использовать его вместо биогоризонта phaeinum.

биогоризонт allae allae Kiselev et al., 2003

= Funiferites allae allae (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

<u>Вид-индекс.</u> Funiferites allae allae (Kiselev) (голотип: Киселев, 1999, табл. 3, фиг. 1-3, средний келловей (верхняя часть подзоны Grossouvrei) разреза у г. Михайлов [Михайловцемент I, нижняя часть слоя 7]).

Стратотип. Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 7, 100-400 см выше подошвы. Аммониты: вид-индекс, Longaeviceras lahuseni Bodyl., Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv., K. (Z.) phaeinum (Buckm.) K. (Kosmoceras) fibuliferum Buckm., K. (K.) cf. gemmatum (Phill.), Gulielmiceras (Spinikosmoceras) aculeatum (Eichw.), G. (S.) cf. ornatum (Schlot.) emend. (Brinkm.), Binatisphinctes fluctuosus Buckm., Okaites comptoni comptoni (Pratt), Rossiensiceras cf. rossiense (Teiss), Putealiceras virile (Zeiss), P. mangoldi (Lominadze), Brightia (B.) progzhellensis Rogov, B. (B.) lominadzei Rogov, B. (B.) pseudocracoviense (Tsytovitch), B. (B.) subinvoluta (Bonar.), B. (B.) brightii (Pratt), Zieteniceras rarecostatum Rogov, Orbignyiceras orbignyi (Tsyt.), O. lonsdalii (Pratt), O. michailowense (Zeiss), L. fallax (Zeiss), L. sinuicostatum (Zeiss).

Корреляция. Верхняя часть биогоризонта *Grossouvrei* – подзона Phaeinum стандартной шкалы. Местонахождения. 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 7, 100-400 см выше подошвы; Михайловцемент II, слой 4, интервал 350-400 см выше подошвы; Михайлов-Горенка, слой 10а-с[0-270 см выше подошвы]); 4) р. Сысола, с. Вотча (в переотложенных конкрециях).

Распространение. Центральная Россия (Рязанская и Московская обл.), респ. Коми (бассейны р. Сысолы и р. Уса), (?)Прибалтика (Литва, Попеляны).

Подзона PRONIAE Brinkmann, 1929 emend. Callomon 1968

- = Kosmoceras duncani-zone: Neaverson, 1925
- = Kosmoceras proniae (Zone): Brinkmann, 1929b
- = Middle P. athleta (Zone): Callomon, 1968
- = Kosmoceras proniae (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980; Меледина, 1987; Cox, 1988; Callomon, Wright, 1989; Mönnig, 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997; Киселев, 2001; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

<u>Вид-индекс.</u> *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teisseyre (лектотип (Brinkmann, 1929a): Teisseyre, 1884, табл. III, фиг. 15, верхний келловей бассейна р. Прони, Рязанская обл.).

<u>Стратотин.</u> Calvert (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои 13 a-b (Callomon, Sykes, 1980).

<u>Объем</u>. 5 биогоризонтов в Европейской России, из которых два выделено по распространению видов космоцератид – *proniae u rowlstonense*, три – по кардиоцератидам – *allae compressum*, *patruus*, *funiferus*. Из космоцерасовых биогоризонтов первый выделен в Англии. Биогоризонт *rowlstonense* установлен впервые по виду-индексу, принадлежащему той же филогенетической линии, что и *Kosmoceras proniae*. В Юго-Западной Германии в подзоне намечена последовательность из 3 биогоризонтов *complanatoides*, "*evexa*" α , "*evexa*" β , выделенных Г. Дитлом (Thierry et al., 1997 – биогоризонты упомянуты в работе на основании неопубликованных данных Дитля, но формально не описаны) по оппелиидам (*Distichoceras*) и перисфинктацеям (*Grossouvria*).

Замечания. Впервые возможность выделения нескольких космоцерасовых биогоризонтов в подзоне Proniae наметил Бринкманн (Brinkmann, 1923, 1927, 1929), который привел последовательность космоцератид разрезов Попелян, показав, в частности, что виды *К. proniae* и *К. rowlstonense* совместно не встречаются. Аналогичные результаты приведены в статье Калломона и Райта (Callomon, Wright, 1989, с. 802). Ими описана последовательность аммонитовых комплексов в нижней части свиты Hackness Rock, которая представлена двумя пачками железистооолитовых пород, соответствующих верхней части подзоны Phaeinum, подзоне Proniae и нижней части подзоны Spinosum. Нижняя пачка отделена от верхней перерывом, который проходит в средней части подзоны Proniae. Нижняя пачка содержит *К. gemmatum*, *К. proniae*, *К. duncani*, *Р. athleta*, верхняя – *К. rowlstonense*, *К. rimosum*, *К. spinosum*. На основании этой последовательности Калломоном и Райтом предполагалась возможность выделения двух биогоризонтов, но было отмечено, что «в настоящее время отделить эти два горизонта в поле не представляется возможным».

В разрезах Центральной России достаточно отчетливо прослежено дискретное по вертикали распространение видов *К. proniae* и *К. rowlstonense* – двух сегментов эволюционной последовательности «грацильных космоцерасов». На основании этого в подзоне выделяются два соответствующих биогоризонта *proniae* и *rowlstonense*, из которых первый выделен в Англии, а второй выделяется впервые.

Распространение. Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Северный Кавказ, Мангышлак.

биогоризонт *proniae* Buckman, 1923

- = Lobokosmokeras proniae (hemera): Buckman, 1923, 1928
- = Kosmoceras proniae (horizon): Thierry et al., 1997

= Kosmoceras proniae (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты, Северного Кавказа и Мангышлака.

Вид-индекс тот же, что и у подзоны.

Стратотип. Тот же, что и для подзоны.

Аммониты: В Европейской России – Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae Teiss., K. (Kosmoceras) gemmatum Phill., K. (K.) gracile Kopik, Gulielmiceras cf. ornatum (Rein.), Funiferites patruus (Eichw.) emend. (Nik.), F. allae compressum Kiselev, Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev, Longaeviceras lahuseni Bodyl., Pseudocadoceras sp., nov., Pseudopeltoceras sp., Peltoceras athleta (Phillips), Binatisphinctes ex gr. binatus (Leckenby), B. welschi Gerard et Contaut), Okaites comptoni rossicus (Siem.), Orbignyiceras lonsdalii (Pratt), O. diversicostatum (Ger. et Cont.), Brightia (Brightia) progzhellensis Rogov, B. (B.) cf. subinvoluta (Bonar.), B. (B.) lominadzei Rogov, B. (B.) pseudocracoviense (Tsytovitch), B. (Glyptia) tenuicostata Rogov. В Англии (Callomon, Sykes, 1980, p. 46) преобладают бореальные таксоны – K. (L.) proniae Teisseyre, K. (L.) rowlstonense (Young & Bird), K. duncani (Sowerby), K. (K). bigoti (Douville), K. (K.) aff. spinosum (Sow.), Gulielmiceras, (G.) rimosum (Quenstedt), Longaeviceras placenta (Leckenby), Longaeviceras spp., Peltoceras athleta (Phillips), Peltoceras spp. Во Франции (Юра) данному биогоризонту соответствует фауна 6 (Mangold, 1967, p. 685), характеризующаяся преобладанием тетических таксонов -K. (L.) proniae (Teiss.), K. (K.) spp., Orbignyiceras trezeense (Ger. et Cont.), Alcidia cf. diversicostata (Gér. et Cont.), Taramelliceras ex gr. suevicum (Opp.), Collotia angustilobata (Brasil), Collatia sp., Collotites sp., Choffatia gr. evoluta (Neum.), Subgrossouvria arion (Opp.), Orionoides indicus Spath, O. lanquinei Gér. et Cont., O. termieri Gér. et Cont., Grossouvria cf. variabilis (Lah.), G. sulcitera (Opp.), Binatisphinctes sp., Peltoceras athleta (Phill.), P. trifidum (Qu.), Pseudopeltoceras cf. chauvinianum (Orb.), Ps. rollieri (Jeannet), Ps. cf. retrorsum Spath, Ps. leckenbyi (Bean), Euaspidoceras sp., Rursiceras sp.

биогоризонт rowlstonense Kiselev & Rogov, 2005

= Kosmoceras rowlstonense (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird). (неотип: Callomon, Wright, 1989, табл. 96, фиг. 4. Castle Hill, Scaborough (Англия), свита Hackness Rock).

<u>Стратотип.</u> Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 8, 180-280 см выше подошвы. Гипостратотип: Scaborough (Yorkshire), Hackness Rock.

Аммониты: вид-индекс, К. (Kosmoceras) cf. rotundum (Quenst.), Funiferites funiferus (Phill.), F. patruus (Eichw.), Longaeviceras placenta (Leckenby), Pseudopeltoceras aff. leckenbyi (Bean), Brightia (Brightia) nodosa (Quenstedt), B. (B.) nodosiformis Rogov, B. (B.) glypta (Buckman), B. (B.) gzhellensis Rogov, B. salvadori (Parona et Bonar.), B. (Glyptia) tenuicostata Rogov.

Местонахождения. 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 8, 180-280 см выше подошвы; Михайловцемент II, слой 5а; Михайлов-Горенка, слой 10с [кровля]-11А,); 2) пос. Пески (слой 1); 3) д. Гурьево (Тульская область, Веневский район), предположительно; 4) р. Уса, пос. Адзьвавом.

Корреляция. Эквивалент биогоризонта *quenevexa* Германии, верхней части биогоризонта *proniae* Английской шкалы, биогоризонта *athleta* Субсредиземноморской шкалы (**рис. 2.7.2 –2.7.3**).

Распространение. Европейская Россия, Англия, Прибалтика (Попеляны), Восточная Гренландия (Milne Land).

биогоризонт allae compressus Kiselev & Rogov, 2005

- = Funiferites allae subsp. (биогоризонт): Kiselev et al., 2002; Киселев и др., 2003
- = Funiferites allae compressum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

Вид-индекс. Funiferites allae compressus Kiselev, 2018 (голотип: Kiselev, Rogov, 2018, pl. 5, fig. 4. Карьер Михайловцемент-1, слой 7d, зона Athleta, подзона Proniae).

<u>Стратотип.</u> Михайлов (Рязанская обл.), Михайловцемент I, слой 7d, 400-620 см выше подошвы.

<u>Аммониты:</u> вид-индекс, Kosmoceras proniae Teiss., K. gemmatum (Phill.), Gulielmiceras cf. ornatum (Rein.), G. aculeatum (Eichw.), Pseudopeltoceras aff. chauvinianum (Orb.), Binatisphinctes fluctuosus Buckm.

Распространение. Центральная Россия (Михайлов).

Корреляция. Соответствует нижней части подзоны Proniae стандартной шкалы.

биогоризонт patruus Kiselev et al., 2003

= *Funiferites patruus* (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003, с. 222; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы келловея Европейской России.

<u>Вид-индекс.</u> *Funiferites patruus* (Eichw.) emend. (Nik.) (голотип: Eichwald, 1868, табл. 34, фиг. 6. Верхний келловей с. Кольцово, Тверская обл.).

Стратотип. Михайловцемент I, слои 7-8, 520-1020 см выше подошвы слоя 7.

<u>Аммониты:</u> вид-индекс, Kosmoceras proniae Teiss., K. rowlstonense (Young et Bird), K. gemmatum Phill., Gulielmiceras cf. ornatum (Rein.), G. aculeatum (Eichw.), Binatisphinctes fluctuosus Buckm., Okaites mosquensis (Fischer), Peltoceras athleta (Phill.), Orbignyiceras kaspiense (Repin et Rashvan), O. diversicostatum (Gerard et Contaut), Brightia (Brightia) nodosiformis Rogov, Sublunuloceras sp.

<u>Корреляция</u>. Соответствует верхней части подзоны Proniae – нижней части подзоны Spinosum стандартной шкалы.

Местонахождения. 1) г. Михайлов (карьер «Михайловцемент»); 2) р. Ока, с. Алпатьево, слой 11 (горизонт конкреций оолитового мергеля); 3) д. Пески (слой 1); 3) р. Унжа, д. Бурдово (слой 4).

<u>Распространение.</u> Центральная Россия (Рязанская, Московская, Тверская и Костромская области).

биогоризонт funiferus Kiselev et al, 2003

= Funiferites funiferus (биогоризонт, biohorizon): Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

<u>Вид-индекс.</u> Funiferites funiferus (Phillips) (голотип: Phillips, 1829, табл. 6, фиг. 23; Callomon, Wright, 1989, pl. 92, fig. 4. Верхний келловей, зона Athleta Англии, Hackness Rock, Иоркшир).

<u>Стратотин.</u> Михайловцемент I, слой 8 (220 см выше подошвы) и слой 9 (нижний горизонт конкреций).

<u>Аммониты:</u> Funiferites funiferus (Phillips), K. rotundum (Quenst.), K. rowlstonense (Young et Bird), Gulielmiceras ornatum (Rein.), Okaites mosquensis (Fischer), Peltoceras athleta (Phill.), Longaeviceras lahuseni (Bodyl.), Brightia (Brightia) nodosa (Quen.), В. (В.) glypta (Buckm.), В. (В.) gzhellensis Rogov.

<u>Корреляция</u>. Верхняя часть подзоны Proniae и нижняя часть подзоны Spinosum(=Kuklikum) стандартной шкалы.

Местонахождения. 1) г. Михайлов (Михайловцемент І, слой 8 [кровля] и слой 9 [подошва]; Михайловцемент ІІ, слой 5а; Михайлов-Горенка, слой 10 [кровля] и слой 11 [подошва]; 2) д. Пески (слой 1); 3) карьер у ст. Гжель (Московская область).

<u>Распространение.</u> Центральная Россия (Рязанская и Московская области), Англия (Иоркшир), Франция (Нормандия, провинция Кальвадос).

Подзона KUKLIKUM (Brinkmann, 1929) emend. (Callomon 1968)

- = Kosmoceras spinosum (Subzone): Brinkmann, 1929b
- = Upper P. athleta Zone: Callomon, 1968
- = Kosmoceras spinosum (Subzone, подзона): Callomon, Sykes, 1980, Меледина, 1987; Cox, 1988; Mönnig, 1989; Callomon, Wright; 1989; Mönnig, 1993; Репин, Рашван, 1996; Thierry et al., 1997
 - = "Spinosum" (Subzone): Киселев, Рогов, 2005
 - = Kosmoceras kuklikum (Subzone): Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы и Европейской России.

Вид-индекс. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman) (голотип: Buckman, 1926, табл. DCXXVIa, b. Верхний келловей Англии (Оксфорд, свита Oxford Clay).

Стратотип. Woodham (Buckinghamshire, Англия). Свита Oxford Clay, слои E-D1.

<u>Объем</u>. В Европейской России подзона включает биогоризонт *kuklikum* основной шкалы и биогоризонт *funiferus* альтернативной шкалы. Трехчленное деление подзоны (с названием Spinosum) предложено в Южной Германии (Dietl, 1993), где выделено три биогоризонта по тетическим группам аммонитов: *Collotia* (биогоризонт *Fraasi*), *Taramelliceras* (биогоризонты *Prorsosinuatum* и *Punctulatum*).

<u>Замечания</u>. Подзона Kuklikum представлена специфическими комплексами аммонитов как в России, так и в Западной Европе, поэтому самостоятельность этого стратиграфического подразделения не вызывает сомнения. Тем не менее определение границ подзоны осложнено рядом вопросов, связанных с неоднозначностью ее вида-индекса.

Представляется неоправданным использование в качестве индекса этой подзоны вида *Коsmoceras spinosum*. По данным английских авторов (см. синонимику), этот вид в английских разрезах имеет широкое распространение, встречаясь как в верхней части зоны Athleta, так и в нижней части зоны Lamberti. В стратотипическом разрезе Woodham этому интервалу соответствует литостратиграфическое подразделение Spinosum Clay, представленное глинами и алевролитами. Его нижняя часть (Lower Spinosum Clay, слой E) целиком относится к подзоне Spinosum британской шкалы. Данный интервал охарактеризован многочисленными находками небольших пиритизированных раковин *Коsmoceras* (Arkell, 1939; Callomon 1968; Hollingworth, Wignall, 1992), среди которых преобладают *К. spinosum* (Sow.) и *К. tidmoorense* Arkell. Верхняя часть глин (Upper Spinosum Clay, слой D(2)) относится к подзоне Henrici зоны Lamberti (Callomon 1968), однако в ней *К. spinosum* также отмечается. Распространение вида также захватывает и вышележащий интервал, представленный мергелями и известняками Lamberti Limestone (зона Lamberti), откуда, по В. Аркеллу (Arkell, 1939), происходит типовой экземпляр *К. spinosum*.

Таким образом, индексация подзоны Spinosum не соответствует реальному распространению вида-индекса и представляется формальным действием. Его смысл, очевидно, состоял в том, чтобы закрепить за Spinosum Clay его литостратиграфические особенности – обилие мелких пиритизированных аммонитов рода Kosmoceras. Это действие не является биостратиграфической процедурой и не должно применяться для наименования биостратиграфических подразделений. По этой причине нами название «Spinosum» заменено названием «Kuklikum» (что было предложено еще в Киселев, Рогов, 2005, с. 128) по виду Kosmoceras, который, с одной стороны, распространен исключительно в пределах стратиграфического интервала, присущего только Lower Spinosum Clay, и с другой – продолжает филему Kosmoceras (Lobokosmoceras), на чьей основе разработана инфразональная шкала предшествующей подзоны Proniae (см. разд. «Ammonite stratigraphy»).

Распространение. Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Северный Кавказ, Восточная Гренландия (Callomon, Birkelund, 1980).

<u>Корреляция</u>. Соответствует подзоне Spinosum бореальной шкалы Западной Европы и подзоне Collotiformis субсредиземноморской шкалы в полном объеме.

биогоризонт *kuklikum* Buckman, 1926

- = dunkani (hemera): Buckman, 1920, 1928
- = kuklikum (hemera): Buckman, 1926, 1928
- = kuklikum (биогоризонт, biohorizon): Киселев, Рогов, 2005; Kiselev, Rogov, 2018

Категория. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

Вид-индекс. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman) (голотип: Buckman, 1926, табл. DCXXVIa, b. Верхний келловей Англии (Оксфорд, свита Oxford Clay).

Стратотип. Михайловцемент I (Рязанская обл.), слой 9.

<u>Аммониты.</u> Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckman), K. (Kosmoceras) rotundum morpha rotundum (Quenst.), K. (Kosmoceras) rotundum morpha subspinosum Nikolaeva et Rozhd., Longaeviceras placenta (Leck.), Peltoceras ex gr. athleta (Phillips), Rursiceras sp., Sublunuloceras cf. dynastes (Waagen), Brightia (Glyptia) canaliculata canaliculata (Quenstedt).

Местонахождения. 1) г. Михайлов (Михайловцемент I, слой 9; Михайловцемент II, слой 5[b/с интервал]; Михайлов-Горенка, слой 11b-с); 2) д. Пески (слой 2); 3) д. Гурьево (Тульская область, Веневский район); 4) р. Бердянка, Ханская Гора (основание слоя 4); 5) г. Рыбинск, район Переборы; р. Иода (Рыбинский район).

Распространение. Европейская Россия (Рязанская, Московская и Тульская области), Англия.

Зона NIKITINI (Sachs, 1962 emend. Bodylevsky, 1963)

- = Longaeviceras keyserlingi (Zone), pars: Sachs, 1962
- = Longaeviceras keyserlingi (зона): Бодылевский, 1963; Сакс и др., 1963, 1970; Басов и др., 1967; Князев и др., 1973, 2002; Меледина, 1976, 1977, 1982, 1987, 1994; Захаров и др., 1997, 2005; Репин, 1999; Шурыгин и др., 2011; Никитенко и др., 2013; Zakharov, Rogov, 2014
 - = Longaeviceras keyserlingi (слои с...): Сакс и др., 1972
 - = Longoceras nikitini (зона): Репин, 2002, 2005, 2007; Репин и др., 2006
 - ?= Dolganites adzvensis (зона): Репин, 2002, 2005, 2007; Репин и др., 2006
 - = Longaeviceras nikitini (зона): Алифиров, Князев, 2020

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Северной и Восточной Сибири, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Восточной Гренландии, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс</u>. *Longaeviceras nikitini* (Sokolov) (голотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 3; табл. 3, фиг. 12. Республика Коми, р. Вишера. Верхний келловей).

<u>Стратотип</u> предварительно может быть выделен в басс. р. Усы, в стратотипе адьвавомской свиты и типовом местонахождении большинства реперных видов зоны и инфразональных подразделений – в разрезе у пос. Адзьвавом (обн. 8, слои 2-4 по Репин и др., 2006). Также пригоден другой разрез – обн. 109 (слои 46-47) на восточном берегу Анабарского залива (Меледина, 1977; Алифиров, Князев, 2020).

Объем: Два биогоризонта: Longaeviceras lahuseni и Longaeviceras nikitini.

Аммониты. В Европейской России: вид-индекс, Longaeviceras lahuseni Bodylevsky, Dolganites adzvensis Repin, Pseudolongaeviceras raricostatum (Repin), Platylongoceras holtedahli (Salfeld et Frebold), Percacosticeras polonicum (Callomon et Wright), Per. cf. callomoni (Kiselev), Per. cf. staffinense (Sykes), Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckm.), K. (Lobokosmoceras) proniae Teiss., K. (L.) rowlstonense (Y. & B.), K. (L.) kuklikum Buckman, K. (Kosmoceras) cf. rotundum (Quenstedt). В Северной Сибири: вид-индекс, Longaeviceras lahuseni Bodyl., Pseudolongaeviceras densicostatum Alifirov et Knyazev, Ps. bodylevskyi (Meled.), Platylongoceras holtedahli (Salfeld et Frebold), Percacosticeras cf. polonicum (Callomon et Wright). В Восточной Гренландии (по Callomon 1993): вид-индекс, L. lahuseni Bodyl., (=L. cf./aff. stenolobum (Keys.)), K. (K.) cf. fibuliferum (Buckm.), K. (Z.) cf. phaeinum (Buckm.), Gulielmiceras aculeatum (Eichw.).

Замечания. 1. Изучение двух видов рода Longaeviceras, описанных Соколовым (1912) – L. nikitini и L. keyserlingi, показало их полную идентичность на средних (по голотипам) и поздних оборотах (по голотипам и паратипу), поэтому их следует считать синонимами. В связи с этим L. keyserlingi рассматривается как младший синоним (Kiselev, Rogov, 2018; Алифиров, Князев, 2020), поскольку L. nikitini был описан первым. На этом основании должна быть проведена замена вида-индекса зоны. Новое название зоны впервые было предложено Репиным (2002), однако причины такого решения не указаны. Вероятно, они не связаны с синонимикой указанных видов, поскольку оба вида во всех работах Репина признаются валидными.

2. При первоначальном выделении автор зоны В.Н. Сакс (Sachs, 1962) рассматривал ее в объеме всего верхнего келловея. Позднее, В.И. Бодылевский (1963) показал, что род Longaeviceras встречается только в нижней половине верхнего келловея, эквивалентной зоне Athleta, в результате чего стратиграфический объем зоны был сокращен вдвое. Такое понимание зоны в целом сохраняется до сих пор в большинстве работ. Исключение составляет концепция Ю.С. Репина (2002), который выше зоны Nikitini выделил новую зону Adzvensis, эквивалентную верхней части зоны Athleta. Соответственно, объем зоны Nikitini уменьшился и стал соответствовать нижней и средней части зоны Athleta. Обе зоны были разделены на подзоны, которые впоследствии (Репин, 2005, 2007; Репин и др., 2006) самим автором не использовались. Такое стратиграфическое деление разработано на основе изучения Репиным разрезов в бассейне р. Уса, в первую очередь у пос. Адзьвавом.

Выделение зоны Adzvensis в бассейне р. Уса вызывает сомнение по нескольким причинам. Вопервых, автор новой зональной шкалы не привел убедительных доказательств смены аммонитовых комплексов при описании разрезов. В статье 2002 г., где впервые предлагается новая концепция, описания разрезов отсутствуют, а в последующих работах (Репин и др., 2006; Репин, 2007) разрезы характеризуются схематично, без указания мощностей зон и точных привязок аммонитов к слою.

Во-вторых, переизучение разреза у пос. Адзьвавом автором (в 2008 г.) показало, что его строение и распределение аммонитов в нем существенно отличаются от описаний в статьях Репина. С одной стороны, разрез дислоцирован и слои располагаются под наклоном к береговой линии, поэтому его описание по вертикали дает неправильную картину. Между тем в описаниях Репина указывается, что их залегание близко к горизонтальному. С другой стороны, сам разрез верхнего келловея представляет пологий бечевник, состоящий из развалов коренных пород. Его качественное описание невозможно без серьезных вскрышных работ, которые никем не проводились. Поэтому последовательность конкреционных горизонтов, которая описывается в статьях, является реконструкцией и во многом условна. Разновозрастные конкреции хорошо различаются литологически и палеонтологически, но они в основном перемешаны на бечевнике и привязываются к слою с трудом.

В-третьих, во всех разновозрастных конкрециях верхнего келловея, содержащих *Longaeviceras*, были найдены также и *Dolganites*. Таким образом, самостоятельного интервала с *Dolganites* в разрезе у пос. Адзьвавом, по-видимому, не существует.

<u>Распространение</u>. Север Европейской России (Респ. Коми: бассейны р. Печоры, Сысолы, Вычегды), Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-в Урюнг Тумус, Восточный Таймыр, низовья р. Лены), Западная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген, Восточная Гренландия, Северная Аляска.

Корреляция. Эквивалент подзоны Athleta Европейской России в полном объеме.

биогоризонт lahuseni (Callomon, 1984)

- = Longaeviceras stenolobum (fauna): Callomon, 1984b
- = Longaeviceras keyserlingi (fauna): Callomon, 1993
- = Longaeviceras lahuseni (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Северной и Восточной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Восточной Гренландии, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> *Longaeviceras lahuseni* Bodylevsky (лектотип: Соколов, 1912, табл. 1, фиг. 4. Республика Коми, бассейн р. Печоры. Верхний келловей).

<u>Стратотии</u> предварительно может быть выделен в нижней части разреза верхнего келловея у пос. Адзьвавом на р. Уса (обн. 8, по Репин и др., 2006).

Аммониты: Европейская Россия: вид-индекс, *Dolganites* spp., *Platylongoceras holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras* cf. *callomoni* (Kiselev), *Kosmoceras* (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckm.), *K.* (*Kosmoceras*) cf. *rotundum* (Quenstedt). Северная Сибирь: вид-индекс, *Platylongoceras holtedahli* (Salf. et Freb.). Восточная Гренландия (по Callomon 1993): вид-индекс (=L. cf./aff. *stenolobum*

(Keys.)), К. (К.) cf. fibuliferum (Buckm.), К. (Z.) cf. phaeinum (Buckm.), Gulielmiceras aculeatum (Eichw.). Северная Аляска: вид-индекс (=Cardioceras (Scarburgiceras) dettermani [Imlay, 1981, pl. 10, fig. 1-4, 7, 8], = Arcticoceras ishmae, Arcticoceras sp. [Imlay, 1976, pl. 3, fig. 1-4, 7-10, 17-19]), Platylongoceras cf. holtedahli (Salf. et Freb.) (=Arcticoceras ishmae [Imlay, 1976, pl. 3, fig. 14, 20]).

Распространение, как и для зоны в целом.

Корреляция. Соответствует нижней части зоны Athleta – подзоне Phaeinum и части подзоны Proniae (биогоризонт *proniae*) Европейской России.

биогоризонт nikitini (Kiselev, 2005)

= Longaeviceras keyserlingi (биогоризонт): Киселев, 2005

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Северной и Восточной Сибири, Шпицбергена, Земли Франца-Иосифа, Арктической Канады, Северной Аляски; альтернативной шкалы келловея Европейской России и Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс, как и для зоны в целом.

<u>Стратотии</u> предварительно может быть выделен в средней части разреза верхнего келловея у пос. Адзьвавом на р. Уса (обн. 8, по Репин и др., 2006).

<u>Аммониты</u>: В Европейской России: вид-индекс, *Dolganites adzvensis* Repin, *Pseudolongaeviceras raricostatum* (Repin), *Percacosticeras polonicum* (Callomon et Wright), *Per.* cf. *staffinense* (Sykes), *K.* (*Lobokosmoceras*) *proniae* Teiss., *K.* (*L.*) *rowlstonense* (Y. & B.), *K.* (*L.*) *kuklikum* Buckman. В Северной Сибири: вид-индекс, *Pseudolongaeviceras densicostatum* Alifirov et Knyazev, *Ps. bodylevskyi* (Meled.), *Platylongoceras* aff. *holtedahli* (Salfeld et Frebold), *Percacosticeras* cf. *polonicum* (Callomon et Wright).

Замечания. Несмотря на то что впервые инфразональное подразделение с видом-индексом *L. keyserlingi* (или *L. nikitini* в нашем понимании) было впервые выделено в Восточной Гренландии Дж. Калломоном (Callomon 1993), он рассматривается как синоним биогоризонта *lahuseni*. К такому выводу привело изучение выборки лонгаевицерасов и космоцератид из коллекции в Геологическом музее Копенгагена, среди которых не обнаружилось ни одного экземпляра *L. nikitini* или *K.* (*L.*) *proniae* (см. выше). Соответственно и стратотип из Восточной Гренландии (Kosmocerasbjerg 78) для биогоризонта *nikitini* не является пригодным.

<u>Распространение</u>. Север Европейской России (Респ. Коми: бассейны р. Печоры, Сысолы, Вычегды), Северная Сибирь (Анабарский залив, о. Большой Бегичев, п-в Урюнг Тумус, Восточный Таймыр, низовья р. Лены), Западная Сибирь, Земля Франца-Иосифа, Шпицберген. Как параллельный биогоризонт может быть установлен в Центральной России (Рязанская обл., г. Михайлов).

Корреляция. Соответствует верхней части зоны Athleta – подзоне Proniae (биогоризонт *rowlstonense*) и подзоне Kuklikum Европейской России.

Зона LAMBERTI Hebert, 1857, 1860

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России, Британской Колумбии, Скалистых гор и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. *Quenstedtoceras lamberti* (Sowerby) (голотип: Sowerby, 1821, табл. 242, фиг. 1-3. Верхний келловей Англии).

Подзона HENRICI Sayn, 1930 emend. Callomon, 1964

- = Peltoceras athletoides et Quenstedtoceras henrici (Zone): Sayn, 1930
- = Quenstedtoceras intermissum (Sous-zone): Maire, 1937
- = Henrici (Subzone): Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980; Marchand, 1986; Cox, 1988; Callomon, Wright; 1989; Courville, 1989; Mönnig, 1989; Page 1991, 1994, 2004; Dietl 1993; Mönnig, 1993; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

Вид-индекс. Quenstedtoceras henrici Douville (голотип: Douville, 1912, табл. 4, фиг. 32, 33. Верхний келловей Франции [Нормандия]).

<u>Стратотии</u> предложен Дж. Калломоном (Callomon, 1964) в разрезе Woodham (графство Бакингемшир, Англия), формация Охford Clay, слой D2. Существование заметных перерывов в разрезе потребовало выделения гипостратотипа, в качестве которого был предложен разрез Brora estuary в Шотландии для подзон Henrici и Lamberti (Callomon, Sykes, 1980).

<u>Объем</u>. В Западной Европе (Англии, Северо-Западная Франции) по распространению ранних *Quenstedtoceras* в подзоне выделено 2 биогоризонта *messiaeni* и *henrici*. В Европейской России установлен только верхний биогоризонт *henrici*. В Германии подзона включает три биогоризонта *megaloglobulus*, *entospina*, *flexispinatum*, выделенных по представителям тетических семейств: оппелиид (*Taramelliceras*) и рейнеккиид (*Collotia*).

<u>Распространение.</u> Европейская Россия (Рязанская, Московская, Ярославская, Тульская, Саратовская области), Англия (Йоркшир), Франция (Нормандия, Юго-Восток), Германия, Швейцария, Польша (Лукув), Прибалтика (Папиле), Казахстан (Туаркыр).

биогоризонт henrici Callomon, 1964

- = sutherlandiae (hemera): Buckman, 1925, 1927
- = ordinarium (hemera): Buckman, 1925, 1927
- = ?subtense (hemera): Buckman, 1927
- = henrici (horizon): Callomon, 1964; Marchand, 1986; Courville, 1989; Cariou et al., 1997
- = henrici (biohorizon): Page, 2004; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс, стратотип, как и у подзоны.

Местонахождения. 1) г. Михайлов (карьер «Михайлов-Цемент», слой 10); 2) д. Пески (слой 2); 3) пос. Дубки (слой 1а); 4) Малиновый овраг; 5) г. Рыбинск, разрез «Переборы»; 6) р. Ока, г. Елатьма (слой 15); 7) карьер у д. Гурьево (предположительно).

<u>Корреляция</u>. Эквивалент зоны Poculum субсредиземноморской шкалы (рис. 2.7.2). Биогоризонт *henrici* французской шкалы только верхней части этой зоны в объеме биогоризонтов *subtense* и *schroederi*.

Аммониты	Евр. Россия	A нглия 1	Германия ²	В.Франция ³
Lamberticeras henrici Douville				
Lamberticeras subflexicostatum Sintzow				İ
Eboraciceras dissimile (Brown)				
Quenstedtoceras macer (Quenstedt)				
Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.)				
Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman)				
Kosmoceras annulare (Quenst.)				
Kosmoceras spoliatum (Quenst.)				
Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.)				J
Peltoceras subtense (Leck.)				
Peltoceras schroderi Prieser				
Peltoceras acanthophorum Prieser				
Parapeltoceras pratti (Spath)				
Rursiceras cf. caprinum (Quenst.)				
Euaspidoceras hirsutum (Bayle)				
Euaspidoceras faustum (Bayle)				
Euaspidoceras aff. subbabeanum (Sintzow)				
Euaspidoceras ferrugineum Jeannet				
Choffatia poculum (Leck.)				
Choffatia trina (Buckm.)		·		
Subgrossouvria sp				

		 	ı
Grossouvria sulcifera (Oppel)			
Grossouvria dilatata (Quenst.)			
Alligaticeras rotifer (Brown)			
Orionoides sp.			
Sublunuloceras nodosulcatum (Lahusen)			
Brightia (Glyptia) canaliculata stankevitchae Rogov			
Berniceras sp.		J	
Distichoceras bipartitum (Zieten)			
Distichoceras paronai (Jeannet)			
Distichoceras nodulosum (Quenst.)			
Horioceras bidentatus (Quenst.)			
Proscaphites flexispinatum (Oppel)			
Lorioliceras inerme (Quenst.)			
Lorioliceras "canaliculatum" (Quenst.)			
Lorioliceras kormosi (Loczi)			
Lunuloceras lunuloides (Kilian)			
Putealiceras puteale (Leck.)			
Hecticoceras fallax Zeiss			
Hecticoceras frederici Zeiss			
Hecticoceras pseudopunctatum lahuseni (Tsit.)			
Hecticoceras submatheyi (Lee)			
Hecticoceras inaequifurcatum Zeiss			
Hecticoceras matheyense (Kilian)			
Hecticoceras metomphalum (Bonarelli)			
Hecticoceras metomphalum acuticosta (Tsit.)			
Hecticoceras inflatum (Tsit.)			
Hecticoceras zieteni (Tsit.)			
Hecticoceras pompeckji (Parona et Bonarelli)			

¹ Page, 1991.

Подзона LAMBERTI Callomon, 1964

- = Quenstedtoceras lamberti (Zone): Sayn, 1930
- = proper a Q. lamberti (Zone): Maire, 1937
- = Lamberti (Subzone): Callomon, 1964; Debrand-Passard et al., 1978; Callomon, Sykes, 1980; Gigi, Marchand, 1982; Marchand, 1986; Cox, 1988; Callomon, Wright; 1989; Courville 1989; Mönnig, 1989, 1993; Page 1991, 1994, 2004; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы, Европейской России, северной части Туранской плиты и Северного Кавказа.

Вид-индекс. Тот же, что и для всей зоны.

<u>Стратотип</u> предложен Дж. Калломоном (Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980). Woodham (графство Бакингемшир, Англия), формация Lamberti Limestone, слой С (по Arkell, 1939). Гипостратотип: Brora estuary, Шотландия (Callomon, Sykes, 1980).

<u>Объем</u>. Три биогоризонта основной последовательности *praelamberti*, *lamberti* и *paucicostatum*, первоначально предложенные для Франции Маршаном (Marchand, 1986) и позднее – для Суббореальной и Бореальной Европы (Fortwengler et al., 1997; Cariou et al., 1997). В настоящее время этот вариант деления используется в стандартной шкале (Page, 2004).

В Европейской России установлены все три вышеупомянутых биогоризонта и выделяется новый биогоризонт *mojarowskii* альтернативной последовательности.

<u>Распространение.</u> Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша, Прибалтика, Казахстан (Мангышлак), Туркмения (Туаркыр, Кугитанг-Тау).

² Hahn, Koerner, 1971.

³ Courville, Bonnot, 1998.

биогоризонт praelamberti Marchand, 1986

- = praelamberti (horizon): Marchand, 1986; Courville 1989; Cariou et al., 1997
- = praelamberti (biohorizon): Page 2004; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы келловея Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> *Quenstedtoceras praelamberti* Douville (голотип: Douville, 1912, табл. 4, фиг. 35. Верхний келловей Франции [Нормандия]).

Статус. Биогоризонт основной последовательности.

<u>Стратотин.</u> Гипостратотип предложен К.Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии – Redcliff Point/ Ham Cliff, Weymouth (Дорсет), формация Oxford Clay, нижние 1,5 м слоя 1.

Местонахождения. 1) г. Михайлов (карьер «Михайлов-Цемент», слой 11); 2) д. Пески (слой 3, предположительно); 3) пос. Дубки (слой 1b); 4) Малиновый овраг; 5) карьер у д. Гурьево (предположительно).

Распространение. Европейская Россия, Англия, Франция, Германия, Польша (Лукув).

Аммониты	Евр. Россия	В.Франция ¹	$3.\Phi$ ранция 2	Германия ³
Lamberticeras praelamberti Douville				
Quenstedtoceras subflexicostatum Sintzow				
Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichw.)				
Eboraciceras dissimile (Brown)/ordinarium (Brown)				
Quenstedtoceras flexicostatum (Phill.)				
Quenstedtoceras intermissum (Buckm.)				
Quenstedtoceras leachi (Sow.)				
Quenstedtoceras macrum (Quenst.)				
Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.)				?
Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman)				?
Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.)				
Peltoceras subtense (Leck.)				
Peltoceras aff. athletoides Lahusen (sensu Cariou)				
Peltoceras schroderi Prieser				
Peltoceras cf. broilii Prieser				
Rursiceras cf. caprinum (Quenst.)				
Parapeltoceras cf. baylei Prieser				
Parapeltoceras cf. sintzovi Prieser				
Euaspidoceras hirsutum Bayle				
Euaspidoceras subbabeanum (Sintzow)				
Euaspidoceras cf. acanthodes Spath				
Euaspidoceras sp. nov.				
Choffatia poculum (Leck.)				
Reineckeia (Reineckeites) britannica Zeiss				
Putealiceras ex gr. puteale (Jeannet)				
Putealiceras intermedium (Spath)				
Putealiceras punctatum (Stahl)				
Sublunuloceras bonarellii (Loriol)				
Hecticoceras mathayense (Killian)				
Hecticoceras pseudopunctatum villerense (Douv.)				
Hecticoceras nodosulcatum Lah.				
Hecticoceras arkelli Zeiss				
Hecticoceras paulowi Tsyt.				
Hecticoceras nodulosum Bonarelli in Corroy				
Distichoceras bicostatum (Stahl)				
Horioceras baugieri (Orb.)				

¹ Bonnot, Marchand, 1994; Courville, Bonnot 1998.

² Cariou, 1969.

³ Zeiss, 1956; Pappler et al., 1982.

биогоризонт lamberti Buckman, 1925 emend. Callomon, 1964

- = Bourkelamberticeras lamberti (hemera): Buckman, 1925, 1927
- = Prorsiceras gregarium (hemera): Buckman, 1925, 1927
- = *Quenstedtoceras lamberti* (horizon, biohorizon, biohorizonte): Callomon, 1964; Marchand, 1986; Courville 1989; Fortwengler et al., 1997, 2012; Cariou et al., 1997; Page 2004; Mönnig, 1993; Mönnig et al., 2018; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. Тот же, что и для всей зоны.

<u>Стратотип.</u> Разрезы Thuoux и Savournon (слой 5) Юго-Восточной Франции (Fortwengler et al., 1997). Гипостратотип предложен К.Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии – Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth (Дорсет), формация Oxford Clay, верхние 0,4 м слоя 1 и нижние 0,4 м слоя 2.

Аммониты	Евр. Россия	В. Франция ¹	А нглия ²	Германия ³
	Esp. 1 occus	Э. Транция		Тормания
Lamberticeras lamberti (Sowerby) Lamberticeras subflexicostatum Sintzow			h	<u> </u>
Eboraciceras dissimile (Brown)/ordinarium (Brown)				?
Cadoceras (Eichwaldiceras) williamsoni (Buckman)				?
Quenstedtoceras intermissum (Buckm.) var. armatum (Maire)				
Quenstedtoceras flexicostatum (Phill.)			?h	
Quenstedtoceras leachi (Sow.)				
Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.)				?
Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman)				?
Kosmoceras duncani (Sow.) in Badaluta				
Gulielmiceras ex gr. arkelli (Mak.)			J	
Binatisphinctes binatus (Leck.)				
Peltoceras subtense (Leck.)				
Peltoceras athletoides Lahusen				
Peltoceras schroderi Prieser				
Parapeltoceras cf. baylei Prieser				
Rursiceras cf. caprinum (Quenst.)				
Euaspidoceras sp.				
Euaspidoceras aff. subbabeanum (Sintzow)				
Euaspidoceras cf. kobyi (Rollier)				
Euaspidoceras hirsutum Bayle				
Choffatia poculum (Leck.)				
Orionoides cf. orion (Opp.)				
Alligaticeras cf. alligatum Buckm.				
Sublunuloceras discoides Spath				
Sublunuloceras nodosulcatum (Lahusen)				
Lunuloceras lunuloides Kilian in Jeannet				
Lunuloceras pseudopunctatum (Lah.)				
Distichoceras bipartitum (Zieten)				
Distichoceras bicostatum (Stahl)				
Berniceras inconspicuum (Loriol) in Jeannet				
Hecticoceras paulowi Tsyt.				
Hecticoceras arkelli Zeiss				
Hecticoceras douvillei (Jeannet)				
Putealiceras puteale (Leck.)				
Rollieria sp.				
Pachyceras lalandeanum (Orb.)				
Reineckeia (Collotia) sp.				
Holcophylloceras mediterraneum (Neum.)				
Calliphylloceras disputabile Zitt.				
Sowerbiceras tortisulcatum Orb.			•	

¹ Bonnot, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Scouflaire et al., 1997; Courville, Bonnot 1998; Bonnot, Courville 1999. ² Arkell, 1939; Callomon, 1968; Page, 2004. ³ Pappler et al., 1982.

Местонахождения. 1) пос. Дубки (слой 1с); 2) Малиновый овраг (Саратовская обл.); 3) р. Волга, Тархановская пристань; 4) карьер у д. Гурьево (предположительно); 5) р. Ока (с. Новоселки, д. Костино, с. Никитино); 6) пос. Пески (слой 3, предположительно).

<u>Распространение.</u> Европейская Россия (Саратовская, Рязанская, Московская, Тульская области, Татарстан), Англия (Йоркшир, Скай), Франция (Нормандия, Юго-Восток), Германия, Польша (Czatkowice).

биогоризонт mojarowskii Kiselev, Rogov 2004

= Gulielmiceras mojarowskii (biohorizon, биогоризонт): Kiselev, Rogov, 2004, 2018; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Европейской России.

<u>Вид-индекс.</u> Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii (Nikolaeva et Rozhdestvenskaya) (голотип: Камышова-Елпатьевская и др., 1956, табл. 17, фиг. 9, 10. Верхний келловей Саратовской области [д. Разбойщина]).

Стратотип. Дубки, слой 1d (интервал 360-475 см).

Аммониты	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)
Lamberticeras lamberti (Sowerby) / pseudolamberti Sintzow		
Eboraciceras cf. dissimile (Brown)		
Cadoceras (Eichwaldiceras) williamsoni (Buckman)		
Quenstedtoceras flexicostatum (Phill.)		
Quenstedtoceras angulatum (Troizk.)		
Gulielmiceras (Mojarowskia) mojarowskii (Nikol. et Rozhd.)	h	
Kosmoceras (Kosmoceras) transitionis (Nik.)		
Kosmoceras (Kosmoceras) cf. mrazeci Simionescu)	
Grossouvria sulcifera (Opp.)		
Euaspidoceras cf. douvillei (Collot)		
Putealiceras douvillei (Jeannet)		
Put. jeanneti sp.nov.		
Sublunuloceras cf. nodosulcatum (Lahusen)		
Sublunuloceras cf. discoides Spath		
Brightia ex gr. socium (Haas)		
Br. aff. socini (Noetling)		
Br. cf./aff. thouxensis (Fortwengler, Marchand, Bonnot)		
Br. aff. sveva (Bonar.)		
Sowerbiceras sp.		

Местонахождения. 1) пос. Дубки; 2) р. Волга, Тархановская пристань; 3) р. Белая, д. Даховская.

Распространение. Европейская Россия (Саратовское и Ульяновское Поволжье), Северный Кавказ (Адыгея), Западная Сибирь, Западная и Южная Европа. За пределами России представители подрода *G. (Mojarowskia)* найдены в Западной Европе во Франции в Haut-Saone (=*G. authoisonense* (Маіге, 1938) и в северной части Испании, откуда были описаны экземпляры, обозначенные как "*Kosmoceras spinosum*" (Conze et al.,1984, pl. III: 5а–с). К данному подроду также может быть отнесен и *Kosmoceras tidmoorense* Arkell (голотип: Arkell, 1939, fig. 3, Англия). Это позволяет полагать, что биогоризонт распространен не только в Европейской России, но и достаточно широко в Западной и Юго-Западной Европе.

биогоризонт paucicostatum Marchand, 1978

= Quenstedtoceras paucicostatum (horizon, горизонт): Marchand (в Debrand-Passard et al., 1978); Marchand, 1979, 1984, 1986; Gigi, Marchand, 1982; Contini et al., 1989; Courville, 1989; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997, 2012; Cariou et al., 1997; Митта, 2001, 2003

= Quenstedtoceras paucicostatum (biohorizon, biohorizonte): Page, 2004; Kiselev et al., 2013; Mönnig et al., 2018; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы верхнего келловея Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

<u>Вид-индекс.</u> *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange) (голотип: Lange, 1973, taf. 20, fig. 4. Верхний келловей Северной Германии [Wiehengebirge]).

<u>Стратотип.</u> Первоначально биогоризонт был обнаружен в Центральной Франции в разрезах Guerche (слои 18, 19) (Debrand-Passard et. al., 1978). После выделения лимитотипа келловея/ оксфорда Юго-Восточной Франции (Fortwengler et al., 1997) с полной последовательностью биостратонов в интервале подзон Lamberti и Scarburgense, в качестве стратотипа биогоризонта *paucicostatum* следует считать разрезы Thuoux и Savournon (слой 6). Гипостратотип предложен К.Н. Пэйджем (Page, 2004) в Англии – Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth (Дорсет), формация Охford Clay, верхние 3,2 м слоя 4.

Аммониты	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)	В. Франция ¹
Quenstedtoceras paucicostatum (Lange)			
Quenstedtoceras orbis (Maire)			
Quenstedtoceras mariae (Orb.)			
Lamberticeras pseudolamberti Sintzow			
Kosmoceras (Kosmoceras) sp.		?h	
Orionoides sp.			
Orionoides cf. orion (Opp.)			
Choffatia poculum (Bean. in Leck.)			
Alligaticeras cf. alligatum Buckm.			
Peltoceras constanti (Orb.)			
Peltoceras hoplophorus (Buckm.)			
Peltoceras schroderi Prieser		ĺ	
Peltoceratoides eugenii Raspail			
Parapeltoceras borissjaki (Amanniasov)			
Euaspidoceras cf. douvillei (Collot)			
Euaspidoceras subbabeanum (Sintzow)			
Paraspidoceras ? billodensis (Loriol)			
Klematosphinctes perisphinctoides (Sintzov)]
Sublunuloceras cf. deperditum (Rollier)			
Sublunuloceras pseudopunctatum (Lah.)			
?Sublunuloceras aff. bonarellii (Loriol)			
Brightia aff. sveva (Bonar.)			
Putealiceras cf. schumacheri (Noetling)]		
Hecticoceras paulowi Tsyt.		ĺ	
Hecticoceras punctatum (Stahl.)			
Lissoceratoides erato (Orb.)			
Distichoceras bipartitum (Zieten)			
Fehlmanites hersilia (Orb.) in Loriol			
Eochetoceras coelatum (Coq)			
?Putealiceras cf. lugeoni (Tsytovitch)			
Holcophylloceras cf. kunthi (Neum.)			
Holcophylloceras mediterraneum (Neum.)			
Calliphylloceras disputabile Zitt.			
Sowerbiceras tortisulcatum Orb.			
Thysanolytoceras adeloides Kudern.			

¹ Debrand-Passard et. al., 1978; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997; Scouflaire et al., 1997; Courville, Bonnot 1998; Bonnot, Courville 1999.

Замечания. В Саратовской области биогоризонт *paucicostatum*, кроме опорного разреза пос. Дубки, широко встречается и в других местонахождениях в бассейне р. Курдюм. Это было установлено после ознакомления с коллекциями аммонитов, собранных саратовскими специалистами в 1950-е годы. Вид-индекс биогоризонта неоднократно изображался в их работах (Камышева-Елпатьевская и др., 1956, 1959) и относился к различным видам *Cardioceras* (табл. 90, фиг. 6-9). Со-

ответственно содержащие их слои (в первую очередь, в овраге Косолаповский) ошибочно датировались нижним оксфордом.

Местонахождения. 1) Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки (слой 1е); 2) р. Волга, Тархановская пристань; 3) г. Михайлов, Михайловцемент I (слой 12а), Михайловцемент II (слой 5, кровля), Михайлов-Горенка (слой 12); 4) р. Ока, пос. Алпатьево (слой 15); 5) пос. Пески (слой 3б); 6) р. Белая, д. Даховская (слой 2).

<u>Распространение.</u> Европейская Россия (Саратовская, Рязанская области, Татарстан), Северный Кавказ (Адыгея), Англия, Центральная и Юго-Восточная Франция, Северная Германия, Швейцария.

НИЖНИЙ ОКСФОРД Зона MARIAE Douville, 1881 **Подзона SCARBURGENSE** Buckman, 1913

- = Scarburgense (Zone): Buckman, 1913; Morley Davies 1916; Zeiss 1957
- = Mariae Subzone (Lower): Spath 1939 (в таблице)
- = Scarburgense (Subzone): Spath 1939 (в тексте); Arkell 1941; Callomon 1964; Enay, 1966; Mouterde et al., 1971; Callomon 1968; Courville, 1989; Page 1991, 1994; Mönnig, 1993; Riegraf, 1994; Cariou et al., 1997; Scouflaire et al., 1997; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы оксфорда Западной Европы, Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс. Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird 1828) (голотип: Buckman, 1924, pl. DVIII; Arkell, 1939, pl. 10, fig. 1. Англия, Скарборо. Формация Oxford Clay).

<u>Стратотип</u>. Разрез Woodham (графство Бакингемшир) (Arkell, 1941), формация Oxford Clay, пачка Weymouth. Подзона включает слои A (Selenitic Mariae Clays) и В (Blue Mariae Clays) (по Arkell, 1939; Callomon 1968). В стратотипе зоны Mariae – разрезе Villers-sur-Mer (Нормандия) подзона соответствует слою H6 (Buckman, 1920) или слоям H4-6 (Arkell, 1939).

Позднее Дж. Калломоном (Callomon, 1990) в качестве стратотипа подзоны был предложен разрез Osgodby Nab (Скарборо, северный Иоркшир) — слои формации Upper Oxford Clay, расположенные выше пачки Hackness Rock (формация Osgodby).

<u>Объем</u>. Во Франции подзона включает 4 биогоризонта *thuouxensis*, *elisabethae*, *scarburgense* и *woodhamense* (Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997). Трехчленный вариант такого деления использован в шкале нижнего оксфорда Бореальной надобласти (Cariou et al., 1997).

В Англии трехчленное деление подзоны в объеме биогоризонтов woodhamense (non Fortwengler, Marchand, 1994), scarburgense и aff. scarburgense предложено К.Н. Пэйджем (Page, 2004). Последним указывается, что понимание морфотипа вида Cardioceras woodhamense (Young et Bird) французскими авторами не соответствует таковому из типового местонахождения. В связи с этим Пэйдж обозначил соответствующий биогоризонт во французской шкале как "woodhamense".

В Европейской России в подзоне Scarburgense достоверно установлен единственный биогоризонт scarburgense.

Распространение. Европейская Россия, Северный Кавказ, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия.

биогоризонт scarburgense Buckman 1913 emend. Fortwengler & Marchand 1994

- = pre-cordatum (hemera): Buckman, 1911
- = scarburgense (hemera): Buckman, 1913
- = Cardioceras scarburgense (faunal horizon): Buckman, 1920
- = Scarburgiceras scarburgense (hemera): Buckman, 1928
- = *Cardioceras scarburgense* (horizon): Courville, 1989; Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997, 2012; Cariou et al., 1997; Scouflaire et al., 1997
- = Cardioceras scarburgense (biohorizon, biohorizonte): Page, 2004; Kiselev et al., 2013; Mönnig et al., 2018; Kiselev, Rogov, 2018

Аммониты	Евр. Россия	Северный Кавказ (р. Белая)	Англия ¹	Ю-В. Франция ²
Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird)			h	
Quenstedtoceras luppovi (Amannijazov)				
Quenstedtoceras paucicostatum (Lange)				?
Quenstedtoceras mariae (Orb.)				
Pavloviceras omphaloides (Sowerby)				
Pavloviceras pavlovi (Douville)				
Protocardioceras sp.				
Subvertebriceras stantoni (Reeside)				
Alligaticeras bernensis (Loriol)	_			
Alligaticeras pseudograciosus (Arkell)				
Klematosphinctes cf. vernoni (Young et Bird)				
Grossouvria miranda Loriol				
Grossouvria petitclerci (Loriol)				
Poculisphinctes sp.				
Peltoceras williamsoni (Phillips)				
Peltoceras hoplophorus (Buckm.)				
Peltoceras elisabethae Jeannet				
Peltoceras cf. stephanovi Sapunov				
Peltoceras athletoïdes Lah. In Loriol				1
Rursiceras cf. torosus (Oppel)				
Euaspidoceras depereti (Collot)				
Euaspidoceras cf. douvillei (Collot) Euaspidoceras cf. babeanum (Orb.)				
Sublunuloceras cf. deperditum (Rollier)				
Putealiceras bonarellii (Loriol)				
, ,				
Putealiceras sarasini (Tsytovitch) Brightia matheyi (Loriol)				
Brightia sveva (Bonar.)				
Brightia aff. sveva (Bonar.)				
Brightia socini (Noetling)				
Brightia thuoxensis (Fortwengler, Marchand et Bonnot)				
Lunuloceras lunuloides (Kilian)/L. chatillonense (Loriol)			2	
Eochetoceras coelatum (Coquand)				
Eochetoceras hersilia (Orb. in de Lor.)				
Fehlmanites jurense Jeannet				
?Metajeanneticeras sp. indet.				
Creniceras renggeri (Oppel)				
Creniceras renggeri (opper) Creniceras cf. petitclerci Maire				
Taramelliceras langi (Loriol)				
Taramelliceras richei (Loriol)				
Taramelliceras rener (Eoriol) Taramelliceras episcopalis (Loriol)				
"Oppelia" mayeri de (Loriol)	+			
"Oekotraustes" kobyi (Loriol)	+			
"Oekotraustes" scaphitoïdes (Coquand)				
Lissoceratoides erato (Orb.)				
Scaphitoides navicula (Buckman)]		
Sowerbiceras tortisulcatum (Orb.)				
Sowerbiceras cf. tietzei (Till)				
Holcophylloceras mediterraneum (Neum.)				
Partschiceras sp.				
Calliphylloceras disputabile Zitt.				
Calliphylloceras demidoffi (Rousseau)				

¹ Arkell 1939; Callomon, 1968; Page, 1991.

² Fortwengler, Marchand, 1994; Fortwengler et al., 1997.

<u>Категория</u>. Биостратон основной шкалы оксфорда Западной Европы и Европейской России и аммонитовой шкалы Бореального (Арктического) стандарта.

Вид-индекс, как и у всей подзоны.

<u>Стратотип</u> – разрезы Thuoux и Savournon в Юго-Восточной Франции (слои 8-10), предложенные ранее как стратотипы границы келловея-оксфорда (Fortwengler et al., 1997).

Гипостратотип указан в работе К.Н. Пэйджа (Page, 2004) без выделения конкретного разреза: пачка Weymouth, формация Oxford Clay. Это указание приемлемо для разреза Woodham (стратотипа подзоны Scarburgense), однако точный интервал биогоризонта в разрезе определить можно только приблизительно в объеме слоев А и В.

В гиполимитотипе келловея/оксфорда (Redcliff Point/Ham Cliff, Weymouth, Дорсет) биогоризонт занимает интервал 0,6 м слоя 5 выше 1,2 м от подошвы (Page, 2004).

Местонахождения. 1) г. Михайлов, Михайловцемент I (слой 12, нижние 0,3 м), Михайловцемент II (слой 6, подошва), Михайлов-Горенка (слой 13); 2) п. Дубки, слой 1f (520-620 см); 3) п. Пески (слой 3b); 4) р. Ока, г. Елатьма (слой 14); 5) р. Ока, д. Никитино; 6) р. Бердянка, Ханская Гора (слой 6); 7) р. Белая, д. Даховская, (слой 3).

<u>Распространение</u>. Европейская Россия, Северный Кавказ, Литва, Англия, Франция, Германия, Восточная Гренландия (Callomon, Birkelund, 1980).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В работе приведены результаты изучения батских и келловейских аммонитов и инфразональной биостратиграфии Европейской России и других регионов, относящихся к Панбореальной биогеографической надобласти (Восточная Гренландия, Земля Франца-Иосифа, Северная Сибирь, Южная Аляска и др.).

- 1. На родовом уровне ревизована система стратиграфически наиболее значимых бореальных аммоноидей батского, келловейского ярусов и нижнеоксфордского подъяруса Европейской России. Уточнены географическое и стратиграфическое распространение этих аммонитов, для некоторых из них уточнены филогенетические связи. Изучены представители семейств Cardioceratidae и Kosmoceratidae, чьи представители встречаются в батском и келловейском ярусах Панбореальной надобласти и являются видами-индексами зон, подзон и биогоризонтов. Наиболее полно восстановлена эволюция аммонитов семейства Cardioceratidae, у которых, с одной стороны, происходило независимое появление близких морфотипов в разных филолиниях, развивавшихся в различных бассейнах и временных интервалах, с другой стороны дивергенция первоначально близких морфогрупп, развивавшихся в пределах одного и того же бассейна.
- 2. Существенно уточнены, а для большинства регионов развития батского и келловейского ярусов в пределах Европейской России и отдельных регионов Арктики (Северной Сибири и Южной Аляски) впервые разработаны инфразональные шкалы по аммонитам. Всего для рассматриваемых регионов установлено 29 зон, 19 подзон и 80 биогоризонтов. Корреляция этих шкал внутри Бореально-Атлантической области осуществляется по аммонитам различных семейств, а в Панбореальной надобласти в целом и Арктической области в основном по кардиоцератидам.

Несмотря на высокую детальность инфразональных шкал батского и келловейского ярусов Европейской России, значительно превышающую таковую зональных шкал (в среднем в 3,5 раз), ее использование для решения задач внутрирегиональной и межрегиональной корреляции ограничено вследствие ряда причин. Это связано, с одной стороны, с недостаточной изученностью некоторых регионов внутри Русской плиты, для которых не разработаны местные шкалы. К ним относятся ряд областей на территории или вблизи Воронежской и Волго-Уральской антеклиз (Орловская, Липецкая, Тамбовская, Воронежская, Кировская области и др.). С другой стороны, детальность аммонитовых шкал большинства регионов Арктики (шельф Баренцева моря, Шпицберген, Земля Франца-Иосифа, Арктическая Канада, Северная Аляска) существенно уступает инфразональной шкале Европейской России, что позволяет проводить их сопоставление, в лучшем случае с точностью до зоны. Однако и расчленение лучше изученных областей развития батского и келловейского ярусов, для которых предложены инфразональные шкалы (Северная Сибирь, Южная Аляска и Британская Колумбия), может быть существенно уточнено и детализировано после дополнительных исследований. В первую очередь, это касается важнейшего в стратиграфическом отношении региона Южная Аляска, характеризующегося наиболее острым дефицитом детальных стратиграфических описаний.

3. Внутренние причины долговременных непериодических миграций (инвазий) аммонитов определялись в основном эволюцией центров происхождения и диверсификации таксонов и имели не меньшее значение для расширения ареалов аммонитов, чем палеогеографические факторы. На протяжении бата и келловея главными источниками инвазий кардиоцератид являлись Гренландский (в бате), Среднерусский, Северо-Сибирский центры (в келловее) и гораздо реже Бореально-Тихоокеанский и Северо-Тихоокеанский центры. Инвазионная активность основных центров видообразования бореальных аммонитов постоянно менялась в различных фазах бата и келловея, что приводило к перестройке инвазионной структуры Панбореальной надобласти. Структура инвазионных магистралей для каждого стратиграфического интервала должна учитываться при разработке схем межрегиональной корреляции и вторичных географических стандартов, в том числе и Бореального стандарта.

Литература

- Алексеев С.Н., Репин Ю.С. (1989) Проблемы зонального расчленения нижнего келловея Русской платформы // Методические аспекты стратиграфических исследований в нефтегазоносных бассейнах (Сборник научных трудов). Л.: ВНИГРИ. С. 122-134.
- Алифиров А.С. (2009) Новый вид аммонитов Costacadoceras postpisciculus из келловея Анабарского района (север Сибири) // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу "Геология и геофизика". Т. 50, вып. 12. С. 81 –87.
- Алифиров А.С., Бейзель А.Л. (2017) О возможности выделения аналогов английских формаций Cornbrash и Kellaways (средняя юра, келловей) в Сибири // Интегративная палеонтология: перспективы развития для геологических целей: Материалы LXIII сессии Палеонтологического общества при РАН (г. Санкт-Петербург, 3-7 апреля 2017 г.). С. 15-17.
- Алифиров А.С., Меледина С.В. (2010) Келловейские аммониты Западной Сибири: хронология и хорология // Новости палеонтологии и стратиграфии: Приложение к журналу "Геология и геофизика". Т. 51. № 14. С. 61-84.
- Алифиров А.С., Меледина С.В. (2013) Западно-Сибирский морской бассейн в системе биохорий в келловее поздней юре // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещании 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы (В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Б.Н. Шурыгин (редколлегия)). Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис", С. 26-27.
- Алифиров А.С., Князев В.Г., Меледина С.В., Никитенко Б.Л. (2017) Опорный разрез среднего келловея севера Сибири // Интерэкспо ГЕО-Сибирь-2017. XIII Междунар. науч. конгр. (г. Новосибирск, 17-21 апреля 2017): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Экономика. Геоэкология": Сборник материалов в 4 т. Т. 1. С. 75-79.
- Алифиров А.С., Князев В.Г., Меледина С.В. (2018) Онтогенез формы раковины и скульптуры позднебатских и келловейских аммонитов семейства Cardioceratidae Севера Сибири // Интерэкспо ГЕО-Сибирь: XIV Международный научный конгресс (г. Новосибирск, 23-27 апреля 2018 г.): Междунар. науч. конф. "Недропользование. Горное дело. Направления и технологии поиска, разведки и разработки месторождений полезных ископаемых. Экономика. Геоэкология": Сборник материалов в 6 т. Т. 2. С. 128-135.
- Алифиров А.С., Князев В.Г. (2020) Аммониты семейства Cardioceratidae из зоны Keyserlingi (верхний келловей) на Севере Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 5. С. 78-100.
- Аманниязов К.Н. (1962) Стратиграфия и аммониты верхнеюрских отложений Туаркыра. Ашхабад: Изд. АН Туркм. ССР. 110 с.
- Атлас моллюсков и фораминифер морских отложений верхней юры и неокома Западно-Сибирской нефтегазоносной области. (1990). Т. І. Стратиграфический очерк, Моллюски. М.: Недра. 286 с.
- Басов В.А., Бурдыкина М.Д., Вороховская А.И., Эпов Е.Г., Юдовный Е.Г. (1977) К стратиграфии мезозойских отложений Полоусного кряжа и прилегающих районов // Мезозойские отложения Северо-Востока СССР. Ленинград: НИИГА. С.5-15.
- Басов В.А., Великжанина Л.С., Джиноридзе Н.М., Меледина С.В., Нальняева Т.И. (1967) Новые данные по стратиграфии юры Лено-Анабарского района // Проблемы палеонтологического обоснования детальной стратиграфии мезозоя Сибири и Дальнего Востока. Л.: Наука. С. 74-94.
- Басов В.А., Захаров В.А., Месежников М.С., Юдовный Е.Г. (1963) Новые данные по стратиграфии юрских отложений Восточного Таймыра // Ученые записки НИИГА. Региональная геология. Вып. 1. С. 157-164.
- Барсков И.С. (1989) Морфогенез и экогенез палеозойских цефалопод. М. 161 с.
- Белоусов В.В., Трошихин Б.М. (1937) Краткий геологический очерк района рек Пшехи и Белой в Северо-Западном Кавказе // Зап. Всеросс. мин. об-ва., II серия, часть 66, вып. 4. С. 796-827.
- *Берг Л.С.* (1940) Рыбы // Жизнь пресных вод СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. С. 44-78.
- *Биджиев Р.А.* (1965) О зональном расчленении юрских отложений севера Приверхоянского краевого прогиба // Геология и геофизика. № 4. С. 49-57.
- Бодылевский В.И. (1925) Развитие Cadoceras elatmae (Nik.). Ежег. Русск. Палеонт. Общ. Т. V. Ч. 1. С. 61-94.
- Бодылевский В.И. (1960) Келловейские аммониты Северной Сибири // Зап. Ленингр. Горн. ин-та. Т. 37. С. 49-82.
- *Бодылевский В.И.* (1963) Юрская система // Геология СССР, Т. II: Архангельская, Вологодская области и Коми АССР. М.: ГНТИ. С. 631-665.
- *Бодылевский В.И., Крымгольц Г.Я., Соколова Е.И.* (1949) Верхнеюрские отложения в СССР // Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Т. IX. Верхний отдел юрской системы. Гос. Изд. Геол. Лит. С. 5-74.
- Богословский Б.И., Либрович Л.С., Руженцев В.Е. (1962) Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Систематическая часть. Моллюски головоногие. І. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. С. 334-399.

- Водолазская В.П., Опаренкова Л.И., Берляно Н.Г. (2013) Тектоника и особенности глубинного строения // Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Серия Уральская. Лист Q-40 Печора. Объяснительная записка. СПб.: Картографическая фабрика ВСЕГЕИ. С. 136-165.
- Воронец Н.С. (1962) Стратиграфия и головоногие моллюски юрских и нижнемеловых отложений Лено-Анабарского района. Л.: Госгеолтехиздат. 236 с.
- Воронец Н.С., Ершова Е.С. (1963) Аммониты и некоторые двустворчатые моллюски верхней юры и нижнего валанжина Лено-Оленекского района. Ленинград: НИИГА. 155 с.
- Герасимов П.А. (1971) Юрская система. // Геология СССР. Т. IV: Центр Европейской Части СССР. М.: Недра. С. 373-416.
- Герасимов П.А., Мигачева Е.Е., Найдин Д.П., Стерлин Б.П. (1962) Юрские и меловые отложения Русской платформы // Очерки региональной геологии СССР. Вып. 5. М.: Изд-во МГУ. 195 с.
- *Герасимов П.А., Митта В.В., Кочанова М.Д., Тесакова Е.М.* (1996) Ископаемые келловейского яруса Центральной России. М., . 126 с.
- Гриненко В.С., Князев В.Г., Девятов В.П., Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л. (2009) Палеогеография Восточно-Сибирского осадочного бассейна в конце позднего триаса и юре // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Третье Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.). Саратов: Издательский центр «Наука» . С. 46-48.
- *Гуляев Д.Б.* (1997) Новые аммониты семейства Cardioceratidae из нижнего келловея Русской платформы // Палеонтологический журнал . № 1. С. 37-41.
- Гуляев Д.Б. (1999) Макроцефалитины и говерицератины (Ammonoidea) зоны Elatmae и стратиграфия нижнего келловея центральных районов Русской платформы // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. Научные чтения, посвященные М.С. Месежникову. СПб.: ВНИГРИ . С. 63-85.
- *Гуляев Д.Б.* (2001) Инфразональная аммонитовая шкала верхнего бата-нижнего келловея Центральной России // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 9, № 1. С. 68-96.
- *Гуляев Д.Б.* (2002) Аммонитовые инфразональные стратоны в стратиграфии юры (определение и номенклатура) // Мат. молодежн. конф. «2-е Яншинские чтения». Современные вопросы геологии. Сборник научных трудов. М.: Научный мир. С. 271-274.
- Гуляев Д.Б. (2005) Инфразональное расчленение верхнего бата и нижнего келловея Восточно-Европейской платформы по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Первое Всероссийское совещание: научные материалы. М.: ГИН РАН . С. 64-70.
- Гуляев Д.Б. (2007) Новые данные по биостратиграфии отложений верхнего бата и нижнего келловея опорного разреза Чуркинская Щелья (р. Пижма, бассейн Печоры) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание: научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 49-58.
- Гуляев Д.Б. (2011) Эволюция аммонитов рода *Paracadoceras* и инфразональная корреляция пограничных отложений бата и келловея бореальных районов / Шурыгин Б.Н., Лебедева Н.К., Горячева А.А. (ред.) Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы науч. сессии (18–22 апр. 2011 г.): в 2 т. Т. І. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН . С. 74-78.
- Гуляев Д.Б. (2012) К ревизии аммонитов рода *Paracadocera*s (Cardioceratidae) из верхнего бата и нижнего келловея Восточной Гренландии // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 3. М.: ПИН РАН . С. 69-72.
- Гуляев Д.Б. (2013) Новые данные по стратиграфии келловея классического разреза у пос. Алпатьево (р. Ока, Московская область) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы. Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис". С. 53-57.
- Гуляев Д.Б. (2014) Особенности эволюции аммонитов бореального семейства Cardioceratidae в средней юре Северного полушария // Диверсификация и этапность эволюции органического мира в свете палеонтологической летописи. Материалы LX сессии Палеонтологического общества при РАН (7-11 апреля 2014 г., Санкт-Петербург). СПб.: ВСЕГЕИ. С. 58-59.
- Гуляев Д.Б. (2013) О зональной аммонитовой шкале верхов байоса, бата и низов келловея Восточно-Европейской платформы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. V Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия). Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис". С. 58-64.
- *Гуляев Д.Б.* (2015а) О келловее верхнего течения р. Унжи (Костромская область, Кологривский район) // В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ . С. 84–93.
- Гуляев Д.Б. (20156) Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. VI Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ. С. 94–100.
- Гуляев Д.Б. (2015в) Неоэндемичная раннекелловейская Восточно-Европейская филолиния аммонитов подсемейства Масгоcephalitinae (Sphaeroceratidae) и ревизия ее представителя *Macrocephalites multicostatus* (Paryshev) // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2-4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 36-39.
- *Гуляев Д.Б.* (2019) Аммониты и инфразональная стратиграфия зоны Besnosovi нижнего бата Русской плиты // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 27, № 1. С. 103-125.
- *Гуляев Д.Б., Киселев Д.Н.* (1999а) Бореальный морской верхний бат Сред-него Поволжья (аммониты и стратиграфия) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 7, № 3. С. 79-94.

- *Гуляев Д.Б., Киселев Д. Н.* (1999б) О морском бореальном верхнем бате в центре Русской равнины // Доклады Академии наук. Отдел геологии. Т. 3. С. 34-37.
- Гуляев Д.Б., Рогов М.А. (2009) Макроцефалиды (Sphaeroceratidae, Ammonoidea) в раннем келловее Восточно-Европейского суббореального морского бассейна // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. М.: ПИН РАН. С. 72-74.
- Гуляев Д.Б., Рогов М.А. (2015) Бореальные аммониты нижнего келловея Крыма // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 2-4 апреля 2015 г.) Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 97-99.
- Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. (2013) Детальная биостратиграфия нижнего келловея района Каневских дислокаций (Черкасская обл., Украина) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. Научн. мат-лы. Екатеринбург: "ИздатНаукаСервис". С. 65-72.
- Гуляев Д.Б., Ипполитов А.П. (2016) Пограничные отложения бата и келловея в опорных разрезах севера Европейской России (Республика Коми) // Золотой век российской малакологии. Сборник трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения профессора Виктора Николаевича Шиманского / Редколлегия: И.С. Барсков, А.В. Иванов, Т.Б. Леонова, С.В. Николаева, И.А. Яшков. Москва; Саратов: ПИН РАН им. А.А. Борисяка СГТУ им. Ю.А. Гагарина ООО «Кузница рекламы» . С. 235-248.
- Джиноридзе Н.М., Меледина С.В. (1965) К стратиграфии средне- и верхнеюрских отложений низовьев р. Лены // Геология и геофизика. № 3. С. 137-142.
- Дибнер В.Д. (1961) Стратиграфия юрских отложений Земли Франца-Иосифа // Юрская система // Тр. Всесоюз. совещ. по уточнению унифицир. схемы стратигр. мезозойских отлож. Русской платф. Т. 2. Тр. ВНИГНИ. Л.: Гостоптехиздат. Вып. 29. С. 167-171.
- Дибнер В.Д., Шульгина Н.И. (1960) Результаты стратиграфических исследований морских среднеюрских и верхнеюрских отложений Земли Франца-Иосифа в 1953-1957 гг. // Труды НИИГА. Т. 114. С. 65-76.
- Дибнер В.Д., Шульгина Н.И. (1972) Земля Франца-Иосифа // Юрская сис-тема. Стратиграфия СССР. М.: Недра . С. 129-131. Друциц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. (1976) Строение протоконха и фрагмокона у трех келловейских родов аммонитов (*Pseudocadoceras, Cadoceras, Kosmoceras*) // Сообщ. АН ГрузССР . Т. 81, № 2. С. 497-500.
- Друщиц В.В., Догужаева Л.А., Ломинадзе Т.А. (1977) Особенности внутреннего строения раковины среднекелловейских аммонитов // Палеонтол журн. № 3. С. 16-29.
- *Друщиц В.В., Догужаева Л.А.* (1981) Аммониты под электронным микроскопом (внутреннее строение раковины и систематика мезозойских филлоцератид, литоцератид и 6 семейств раннемеловых аммонитид). М.: Изд-во Моск. ун-та . 237 с
- *Ершова Е.С.* (1983) Объяснительная записка к биостратиграфической схеме юрских и нижнемеловых отложений архипелага Шпицберген. Л.: ПГО Севморгеология . 88 с.
- *Ершова Е.С., Корчинская М.В.* (1980) Атлас мезозойской фауны Свальбарда (текстовое приложение к отчету "Биостратиграфия мезозойских отложений Свальбарда"). Книга 2. Л. . Таблицы 28-76.
- Ефимова А.Ф., Кинасов В.П., Паракецов К.В., Полуботко И.В., Репин Ю.С., Дагис А.С. Полевой атлас юрской фауны и флоры Северо-Востока СССР. Магадан: Магаданское кн. изд-во, 1968. 382 с.
- Ефремова В.И., Меледина С.В., Нальняева Т.И. (1983) Юрские головоногие с острова Чамп (Земля Франца-Иосифа) // Мезозой Советской Арктики. Тр. ин-та геологии и геофизики. Вып. 555. С. 125-137.
- Захаров В.А. (2005) Палеобиогеография, палеогеография и палеогеодинамика // Гладенков Ю.Б., Кузнецова К.И. (ред.). Биосфера экосистемы биоты в прошлом Земли: палеобиогеографические аспекты. М.: Наука. (Тр. ГИН РАН, вып. 516). С. 46-72.
- Захаров В.А., Богомолов Ю.И., Ильина В.И., Константинов А.Г., Курушин Н.И., Лебедева Н.К., Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Соболев Е.С., Шурыгин Б.Н. (1997) Бореальный зональный стандарт и биостратиграфия мезозоя Сибири // Геология и геофизика. Т. 38, № 5. С. 927-956.
- Захаров В.А., Ипполитов А.П., Зверьков Н.Г., Безносов П.А., Киселев Д.Н. (2020) Ретроцерамы и униониды из байоса и нижнего бата (средняя юра) севера Европейской России (басс. р. Ижмы, Тимано-Печорская плита) // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 4. С. 73-95.
- Захаров В.А., Меледина С.В., Шурыгин Б.Н. (2003) Палеобиохории юрских бореальных бассейнов // Геология и геофизика. Т. 44, № 7. С. 664-675.
- Захаров В.А., Рогов М.А., Киселев Д.Н. (2007) Корреляционный потенциал зональной и инфразональной стратиграфии (на примере юрской системы) // Палеонтология, палеобиогеография и палеоэкология. Материалы LIII сессии Палеонтологического общества при РАН, 2-6 апреля 2007. Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ. С. 55-57.
- Захаров В.А., Рогов М.А. (2008) Юрская система // Состояние изученности стратиграфии докембрия и фанерозоя России. Задачи дальнейших исследований. Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий. Вып. 38. СПб.: Изд-во ВСЕГЕИ. С. 86-92.
- Захаров В.А., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В., Рогов М.А., Киселев Д.Н., Никитенко Б.Л., Дзюба О.С., Ильина В.И. (2005) Бореальный зональный стандарт юры: обсуждение новой версии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы Первого Всероссийского совещания. М.: ГИН РАН. С. 89-96.
- Зонов Н.Т. (1937) Стратиграфия юрских и низов неокомских отложений центральных областей Восточноевропейской платформы // Гиммельфарб Б.М., Казаков А.В., Курман И.М. (ред.) Геологические исследования агрономических руд СССР. Труды Научного института по удобрениям им. Я.В. Самойлова. Вып. 142. С. 34-45.
- *Иванов А.Н.* (1945а) К вопросу о так называемой "профетической фазе" в эволюции Коsmoce-ratidae // Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геологии. Т. XX. С. 11-32.

- Иванов А.Н. (1945б) Изменчивость скорости онтогенеза у аммонитов и общее значение этого явления // Палеонтол. обозрение. Изд. АН СССР. № 5. С. 3-7.
- *Иванов А.Н.* (1960) О неотеническом происхождении келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* // Сб. тр. по геол. и палеонтол. Коми филиала АН СССР. Сыктывкар. С. 378-392.
- *Иванов А.Н.* (1969) Значение неотении и других видов задержек развития в эволюции мезозойских аммонитов // Пути и закономерности исторического развития животных и расти-тельных организмов. Тез. докл. М.: ПИН. С. 31–33.
- *Иванов А.Н.* (1971) Вопросы периодизации онтогенеза у аммонитов // Ученые записки ЯПИ. Геология и палеонтология. Ярославль. Вып. 87. С. 76-119.
- *Иванов А.Н.* (1975) Поздний онтогенез аммонитов и его особенности у микро-, макро- и мегаконхов // Вопросы эволюции, экологии и тафономии позднемезозойских аммонитов. Сб. науч. тр. Ярославль: Изд. ЯПУ. С. 5-57.
- Иванов А.Н. (1976) О колебаниях скорости онтогенеза у аммонитов в связи с систематикой и филогенетикой // Пятидесятилетие советской палеонтологии и вопросы систематики древних организмов. Тр. XIII и XIV сессий ВПО. Л.: Наука. С. 25-36.
- Иловайский Д.И., Флоренский К.П. (1941) Верхнеюрские аммониты бассейнов рек Урала и Илека. М.: Изд. МОИП. 195 с.
- *Ипполитов А.П.* (2019) Новые находки белемнитов в среднеюрских отложениях юго-запада республики Татарстан и возраст докелловейской части разреза // ПАЛЕОСТРаТ-2019. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН, Москва, 28-30 января 2019 г. Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С., Назарова В.М. М.: ПИН РАН. С. 31-32.
- Ипполитов А.П. (2020) Уточнение стратиграфического положения типовых экземпляров аммонитов и белемнитов, описанных из батских отложений на р. Ижма // ПАЛЕОСТРАТ-2020. Годичное собрание (научная конференция) секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества при РАН. Москва, 27−29 января 2020 г. Программа и тезисы докладов. Алексеев А.С. и Назарова В.М. (ред.). М.: Палеонтологический ин-т им. А.А. Борисяка РАН . 64 с.
- *Ипполитов А.П., Гуляев Д.Б.* (2017) Новые данные о белемнитах нижнего бата Русской плиты // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Седьмое Всероссийское совещание: научные материалы. М.: ГИН РАН . С. 78-81.
- *Ипполитов А.П., Гуляев Д.Б.* (2019) О возрасте докелловейской толщи на юго-западе республики Татарстан (разрез Тархановская пристань–Долиновка) и "слоях с *Garantiana*" унифицированной схемы // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 27. № 6. С. 29-40.
- *Ипполитов А.П., Киселев Д.Н.* (2021) Об условиях залегания юрских отложений в опорном разрезе байоса-бата бассейна р. Ижма (Север Европейской России) и последовательности аммонитов подсемейства Arctocephalitinae Meledina // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 29, № 6. С. 96-110.
- *Камышева-Елпатьевская В.Г., Николаева В.П., Троицкая Е.А.* (1959) Стратиграфия юрских отложений Саратовского правобережья по аммонитам // Стратиграфия и фауна юрских и меловых отложений Саратовского Поволжья. Тр. ВНИГРИ. Вып. 137. С. 1-227.
- *Камышева-Елпатьевская В.Г.* (ред.) (1969) Атлас мезозойской фауны и спорово-пыльцевых комплексов Нижнего Поволжья и сопредельных областей. Вып. II. Головоногие моллюски. Саратов: Изд-во СГУ . 274 с.
- Каплан М.Е., Князев В.Г., Меледина С.В., Месежников М.С. (1974) Юрские отложения мыса Цветкова и р. Чернохребетной (Восточный Таймыр) // Биостратиграфия бореального мезозоя. Тр. ИиГГ СО АН СССР. Вып. 136. С. 66-83.
- Карицкий А.Д. (1884) Геологические исследования, произведенные в 1882-1883 гг. в Каневском уезде Киевской губернии. Предварительное сообщение // Изв. Геол. ком. Т. 1, вып. 4. С. 139-155.
- *Карицкий А.Д.* (1890) Следы юрского периода по правому берегу р. Днепра в Каневском уезде Киевской губернии // Мат. для геол. России. Т. 14, вып. 2. С. 97-197.
- *Киселев Д.Н.* (1996а) Онтогенез и систематическое положение келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* Buckman // Бюлл. МОИП. Т. 71, вып. 3. С. 82-97.
- Киселев Д.Н. (1996б) Морфогенез и систематика рода *Pseudocadoceras* (Ammonoidea) // Палеонтологический журнал. № 3. С. 15-27.
- Киселев Д.Н. (1997) Новый вид аммонитов рода Cadoceras из келловея бассейна р. Унжи // Палеонтологический журнал. № 6. С. 19-22.
- *Киселев Д.Н.* (1998) Относительные палеотемпературные изменения в Среднерусском море келловей-оксфордского времени // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: Изд. ПИН РАН. Вып. 3. С. 96-105.
- Киселев Д.Н. (1999) Зональные и подзональные аммонитовые комплексы среднего келловея центральной России // Проблемы стратиграфии и палеонтологии мезозоя. Научные чтения, посвященные М.С. Месежникову. СПб. С. 87-115.
- Киселев Д.Н. (2001a) Зоны, подзоны и биогоризонты среднего келловея Центральной России: Спец. вып. трудов ЕГФ ЯГ-ПУ. № 1. 38 с.
- Киселев Д.Н. (2001б) О возможности прямой корреляции келловейских отложений бореальной и суббореальной провинций по общим видам кардиоцератид // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя: Материалы науч. сес. 23-25 апр. 2001 г. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». С. 11-13.
- Киселев Д.Н. (2001в) Значение однолинейной и «кустистой» моделей филогенеза аммонитов семейства Cardioceratidae для детальной корреляции келловея бореальной и суббореальной провинций // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя: Материалы науч. сес. 23-25 апр. 2001 г. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». С. 66-68.
- *Киселев Д.Н.* (2004) Динамика термического режима келловей-оксфордских морей Северо-Западной Евразии по относительным палеотемпературным данным // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 12, № 4. С. 32-53.

- Киселев Д.Н. (2005) Параллельные биогоризонты келловея Европейской России по кардиоцератидам и их роль в корреляции келловейских шкал Бореальной и Суббореальной провинций // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Москва: ГИН РАН. С. 119-127.
- Киселев Д.Н. (2006а) Биостратиграфическое расчленение келловейских отложений в разрезах на р. Сысоле у с Вотча // Новости стратиграфии и палеонтологии, Приложение к журн. «Геология и геофизика». Т. 46, вып. 6-7. С. 160-186.
- Киселев Д.Н. (2006б) Количественное описание формы поперечного сечения раковины аммонитов на основе морфофункционального подхода // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, биостратиграфия. М. С. 92-95.
- Киселев Д.Н. (2009а) Параллельная эволюция арктических и среднерусских Paracadoceras Cadoceratinae, Ammonoidea) // Материалы конференции «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков». ПИН РАН . Вып. 2. С. 41-49
- Киселев Д.Н. (2009б) Оценка сложности лопастной линии и функциональные аспекты формы перегородки раковин аммонитов // Материалы конференции «Современные проблемы изучения головоногих моллюсков». ПИН РАН . Вып. 2. С. 131-136.
- Киселев Д.Н. (2009в) К вопросу о возможности установления зоны Cadoceras elatmae в келловее Северной Сибири // Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: Третье Всероссийское совещание: научные материалы. Саратов: Издательский центр «Наука». Вып. 2. С. 91-94.
- Киселев Д.Н. (2011) К вопросу о параллельном развитии раннекелловейских кадоцератин в суббореальных и бореальных регионах // Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. Научные материалы. СПб. С. 95-98.
- Киселев Д.Н. (2013) Новые данные о биостратиграфии келловея в опорном разрезе у д. Черменино (р. Унжа, Кологривский район) // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Пятое Всероссийское совещание. 23-27 сентября 2013 г., Тюмень. Научные материалы. Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис". С. 102-108.
- Киселев Д.Н. (2015) Таксономическое значение признаков конечного роста в морфогенезе аммонитов подсемейства Dorsoplanitinae Arkell, 1950 и вопросы систематики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология, биостратиграфия. Материалы научной конф. М.: ПИН РАН . С. 57-58.
- Киселев Д.Н. (2017) Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 1. Поздний морфогенез и систематика Dorsoplanitinae // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 25, № 2. С. 72–114.
- Киселев Д.Н. (2018) Вариабельность и таксономическое значение длины жилой камеры у юрских аммонитов // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Вып. 5. Материалы совещания (Москва, 29-31 октября 2018 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 104-108.
- Киселев Д.Н. (2020a) Род Arcticoceras Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бореальной области // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 2. С. 1-26.
- Киселев Д.Н. (2020б) Изменчивость скорости морфогенеза и проявление модулярности развития у юрских аммонитов рода *Arcticoceras* Spath, 1924 // Палеонтологический журнал, Т. 20, № 1. С. 20–32.
- Киселев Д.Н. (2020в) Новая версия Бореального (Арктического) стандарта бата и келловея по аммонитам и принципы его построения // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов (ред.). Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 94-101.
- Киселев Д.Н. (2020) Инфразональный объем ярусов средней юры Европейской России и его пространственное изменение // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов (ред.). Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 102-106.
- Киселев Д.Н. (2021) Морфы внутривидовой изменчивости у аммонитов и их значение для систематики // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания (Москва, 25-27 октября 2021 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой и В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 77-81.
- Киселев Д.Н., Гуляев Д.Б., Рогов М.А. (2003) Систематическое положение Funiferites нового рода келловейских кардиоцератид (Ammonoidea) // Материалы науч. сес. 2003 г. М.: Изд. ГИН РАН. С. 78-83.
- Киселев Д.Н., Баранов В.Н., Муравин Е.С., Сенников А.Г., Новиков И.В. (2003) Атлас геологических памятников природы Ярославской области. Ярославль. 120 с.
- Киселев Д.Н., Ипполитов А.П. (2011) Новые данные о биостратиграфии келловея каневских дислокаций // Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. Научные материалы. СПб. С. 99-103.
- Киселев Д.Н., Ипполитов, А.П. (2020) О последовательности арктоцефалитин (Ammonoidea) в верхнем байосе и нижнем бате Тимано-Печорского региона // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Материалы VIII Всероссийского совещания с международным участием. Онлайн-конференция, 7–10 сентября 2020 г. / В.А. Захаров (отв. ред.), М.А. Рогов, Е.В. Щепетова, А.П. Ипполитов (ред.). Сыктывкар: ИГ Коми НЦ УрО РАН. С. 107-112.
- Киселев Д.Н., Меледина С.В. (2004) Аммонитовые комплексы и биогоризонты подзоны Kosmoceras jason (средний келло-

- вей) на русской платформе // Новости стратиграфии и палеонтологии, вып. 6-7. Приложение к журн. «Геология и геофизика». Т. 45. С. 157-175.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2005) Зоны, подзоны и биогоризонты верхнего келловея и нижнего оксфорда Европейской России // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: ГИН РАН. С. 128-134.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2007а) Стратиграфия пограничных отложений бата и келловея в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная стратиграфия // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 15, № 5. С. 74-106.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2007б) Последовательность аммонитов в пограничных горизонтах бата и келловея в Среднем Поволжье // Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание. Научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 102-120.
- Киселев Д.Н. и др. (2012) Объекты геологического наследия Ярославской области: стратиграфия, палеонтология и палео-география. М.: ЗАО «Издательский Дом «Юстицинформ». 304 с.
- Киселев Д.Н., Рогов М.А. (2018) Аммониты и стратиграфия терминальной части средневолжского подъяруса верхней юры (зона Epivirgatites nikitini и её аналоги) Панбореальной надобласти. Статья 2. *Titanites* и *Glaucolithites* // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 26. № 1. С. 34-82.
- *Князев В.Г.* (1975) Аммониты и зональная стратиграфия нижнего оксфорда севера Сибири: Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 275. 139 с.
- Князев В.Г., Гриненко В.С., Девятов В.П., Шурыгин Б.Н., Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Дзюба О.С. (2002) Региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточной Якутии // Отечественная геология. Т. 4. С. 73-80.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2007) Зональная шкала верхнего бата и нижнего келловея Северной Сибири по аммонитам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание [текст]: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.), О.С. Дзюба, Д.Н. Киселев, М.А. Рогов (редколлегия). Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 124-131.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2009а) Кадоцератины и зональная стратиграфия нижнего келловея Севера Сибири // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия (Москва, 2–4 апреля 2009 г.). Российская академия наук, Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН; под ред. Т.Б. Леоновой, И.С. Барскова, В.В. Митта. М.: ПИН РАН. С. 110-117.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (20096) Зональная шкала верхнего бата Восточной Сибири по аммонитам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 17, № 2. С. 86-97.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2009в) Зональное деление нижнего келловея севера Сибири // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Третье Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.). Саратов: Издательский центр «Наука». С. 101-103.
- Князев В.Г. Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2010) Новая аммонитовая зональная шкала нижнего келловея севера Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 18, № 4. С. 45-64.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011a) Зональное расчленение нижнего и среднего келловея севера Сибири по аммонитам (Cardioceratidae) // Отечественная геология. № 5. С. 33-37.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011б) О делении среднего келловея севера Сибири по кардиоцератидам // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Четвертое Всероссийское совещание. 26-30 сентября 2011г., Санкт- Петербург. Научн. матер. СПБ.: ООО «Издательство ЛЕМА» С. 110–112.
- Князев В.Г., Кутыгин Р.В., Меледина С.В. (2011в) Среднекелловейские аммониты рода Cadoceras севера Сибири // Палеонтология, стратиграфия и палеогеография мезозоя и кайнозоя бореальных районов: Материалы научной сессии. Т. І. Мезозой. Новосибирск: ИНГГ СО РАН. С. 134-139.
- Князев В.Г., Меледина С.В., Месежников М.С., Сакс В.И. (1973) О зональном расчленении пограничных слоев келловея и оксфорда на Севере СССР // Докл. АН СССР. Т. 209, № 3. С. 655-658.
- Князев В.Г., Меледина С.В., Кутыгин Р.В., Довгополик Д.А. (2006) Зональная последовательность верхнего бата и нижнего келловея Арктической Якутии // Ред. Каныгин А.В. и др. Палеонтология, биостратиграфия и палеобиогеография бореального мезозоя: Материалы науч. сес. Новосибирск: АИ "Гео". С. 104-107.
- *Князев В.Г., Меледина С.В.* (2011) Новые находки верхнебатских аммонитов на севере Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19, № 3. С. 121-125.
- Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С., Кутыгин Р.В. (2015) Среднекелловейский этап эволюции сибирских кардиоцератид // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия: Материалы совещания (г. Москва, 2-4 апреля 2015 г.). Вып. 4. С. 40-45.
- Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С., Никитенко Б.Л. (2017) Раннекелловейский род Cadochamoussetia (Ammonoidea, Cardioceratidae) в низовьях р. Анабар, север Средней Сибири // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 25, № 4. С. 26-41.
- Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С. (2018) Protolongaeviceras новый среднекелловейский род аммонитов семейства Cardioceratidae // Фундаментальная и прикладная палеонтология: Материалы LXIV сессии Палеонтологического общества при РАН (г. Санкт-Петербург, 2-6 апреля 2018 г.). С. 59-60
- Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С. (2019) Монографическое описание среднекелловейского рода *Protolon-* gaeviceras // Геология и минерально-сырьевые ресурсы Сибири. № 2(38). С. 16-23.
- *Князев В.Г., Меледина С.В., Алифиров А.С.* (2020) Средний келловей Сибири: аммониты и зональное деление // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 3. С. 63-81.
- Конторович А.Э., Конторович В.А., Рыжкова С.В., Шурыгин Б.Н., Вакуленко Л.Г., Гайдебурова Е.А., Данилова В.П., Казаненков В.А., Ким Н.С., Костырева Е.А., Москвин В.И., Ян П.А. (2013) Палеогеография Западно-Сибирского осадочного бассейна в юрском периоде // Геология и геофизика. Т. 54, № 8. С. 972-1012.

Кошелкина З.В. (1958) Стратиграфия юрских отложений Вилюйской впадины и Приверхоянского краевого прогиба // Тр. Московского геологоразведочного института им. С. Орджоникидзе. Т. XXXIII. С. 89-100.

Кошелкина З.В. (1963) Стратиграфия и двустворчатые моллюски юрских отложений Вилюйской синеклизы и Приверхоянского краевого прогиба: Тр. СВКНИИ. Вып. 5. 219 с.

Красилов В.А. (1977) Эволюция и биостратиграфия. М.: Наука. 255 с.

Крымгольц Г.Я. (ред.) (1949) Атлас руководящих форм ископаемых фаун СССР. Том IX. Верхняя юра. М.: Гос. Изд-во Геол. лит-ры . 332 с.

Крымгольц Г.Я., Сазонов Н.Т., Камышева-Елпатьевская В.Г. (1958). Надсемейство Stephanoceratacea // Основы палеонтологии. Моллюски – головоногие. II. С. 75-79.

Крымгольц Г.Я. (1960) Методика определения мезозойских головоногих. Л.: Изд. ЛГУ. 88 с.

Крымгольц Г.Я. и др. (1968) Юрский период. Атлас литолого-полеогеографических карт СССР. Том 3. Триасовый, юрский и меловой период. Аэрогеологический трест. М. 80 с.

Лагузен И.И. (1883) Фауны юрских образований Рязанской губернии. Тр. Геол. Ком. Т. 1, № 1. 94 с.

Леонова Т.Б. (2012) Онтофилогенетические исследования палеозойских аммоноидей // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 237-248.

Ломинадзе Т.А. (1967) Келловейские макроцефалитиды Грузии и Северного Кавказа. Тбилиси: Мецниереба . 208 с.

Ломинадзе Т.А. (1975) Кардиоцератиды Кавказа и их палеобиологическая история. Фонды Института палеобиологии АН Грузии. 201 с.

Ломинадзе Т.А. (1977). К изучению онтогенетического развития перегородочной линии кадоцератин // Известия академии наук ГССР. Сер. биол. Т. 3, № 4. С. 326-330.

Ломинадзе Т.А. (1982) Келловейские аммониты Кавказа. Тбилиси: Мецниереба. 140 с.

Ломинадзе Т.А. (2004) Келловейские кадоцератины Кавказа // Тр. ГИН АН Грузии. Нов. Сер. Вып. 119. С. 347-369.

Луппов Н.П., Друщиц В.В. (отв. ред.) (1958) Моллюски – головоногие. П. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. 359 с.

Майр Э. (1974) Популяции, виды и эволюция. Перевод с английского М. В. Мины. Под редакцией и с предисловием проф. В.Г. Гептнера. М.: Мир. 460 с.

Макридин В.П., Мигачева Е.Е., Стерлин Б.П. (1972) Украинская синеклиза и северо-западная окраина Донецкого складчатого сооружения // Стратиграфия СССР. Юрская система. М.: Недра. С. 97-112.

Маленкина С.Ю. (2014) Юрские микробиальные постройки Русской плиты: органоминерализация и породообразующие организмы // Водоросли в эволюции биосферы. Серия «Геобиологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 170–186.

Малёнкина С.Ю., Школин А.А., Пекин А.А. (2007) Новые данные о строении юрских отложений г. Москвы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии: науч. мат. Ярославль: Издательство ЯГПУ. С. 143-146.

Малёнкина С.Ю., Школин А.А. (2009) Новые данные о келловейских и оксфордских отложениях г. Москвы // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии.Третье Всероссийское совещание: научные материалы / В.А. Захаров (отв. ред.). Саратов: Издательский центр «Наука». С. 133-136.

Международный стратиграфический справочник. Сокращенная версия. (Ред. Гладенков Ю.Б.). (2002) М.: Геос. 38 с.

Мейен С.В. (1978) Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39, № 4. С. 495-508.

Меледина С.В. (1973) Аммониты и зональная стратиграфия байоса-бата Сибири: Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 153. 152 с.

Меледина С.В. (1987) Аммониты и зональная стратиграфия келловея суббореальных районов СССР: Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691. 182 с.

Меледина С.В. (1976) Келловейский ярус // Стратиграфия юрской системы Севера СССР. М.: Наука. С. 209-227.

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

Меледина С.В. (1982) Келловейский ярус // Зоны юрской системы СССР. М.: Наука. С. 81-95.

Меледина С.В. (1983) Особенности дифференциации бореальных аммонитов в келловее // Мезозой советской Арктики. Новосибирск: Наука. С. 38-60.

Меледина С.В. (1984) Неправомерность использования вида *Kosmoceras enodatum* Nikitin в качестве подзонального индекса нижнего келловея // Геология и геофизика. № 5. С. 55-61.

Меледина С.В. (1986) Зональное деление нижнего келловея Русской платформы // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 7. С. 66-74. Меледина С.В. (1987) Аммониты и зональная стратиграфия келловея суббореальных районов СССР // Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 691. 182 с.

Меледина С.В. (1991) Зональная схема «бореального бата» - нижнего келловея Сибири // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 769. С. 125-154.

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

Меледина С.В. (1998) Особенности развития семейства Cardioceratidae (аммониты) и его роль в зональной стратиграфии бореальной юры // Актуальные вопросы геологии и географии Сибири. Материалы научной конференции, посвященной 120-летию основания Томского Государственного Университета, 1-4 апреля 1998 года. Том 1. Томск. С. 268-272.

Меледина С.В. (1999) Аммониты из бореального верхнего бата острова Котельный // Геол. и геофизика. Т. 40. № 10. С. 1397-1404.

Меледина С.В. (2001) История расселения и развития аммоноидей в бореальных морях юрского периода и палеобиогеографическое районирование // Проблемы стратиграфии и палеогеографии бореального мезозоя: Материалы науч. сес. 23-25 апр. 2001 г. Новосибирск: Изд. СО РАН, филиал «Гео». С. 55-57.

Меледина С.В. (2013) Зональная шкала байоса и бата Сибири в свете новых палеонтологических данных // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. V Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров

- (отв. ред.), М.А.Рогов, Б.Н.Шурыгин (редколлегия). Екатеринбург: ООО "Издательский дом "ИздатНаукаСервис". С. 140-142.
- *Меледина С.В.* (2014) О корреляции зон байоса и бата Сибири в свете новых палеонтологических данных // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 22, № 6. С. 45–5.
- Меледина С.В., Алифиров А.С. (2007) Хронология и биогеография келловея Западной Сибири по аммонитам // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я.Крымгольца). Санкт-Петербург, 2007. С. 92-102.
- Меледина С.В., Князев В.Г., Маринов В.А., Алифиров А.С., Игольников А.Е. (2015) Новое в аммонитовой стратиграфии юры полуострова Юрюнг-Тумус // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии.VI Всероссийское совещание: научные материалы / В.А.Захаров (отв. ред.), М.А.Рогов, А.П. Ипполитов (редколлегия). Махачкала: АЛЕФ. С. 188-190.
- *Меледина С.В., Михайлов Ю. А., Шульгина Н.И.* (1979) Новые данные о стратиграфии и аммонитах верхней юры (келловея и оксфорда) Севера СССР // Геология и геофизика, № 12. С. 29-40.
- Меледина С.В., Нальняева Т.И., Шурыгин Б.Н. (1987) Юра Енисей-Хатангского прогиба. Нордвикская зона, типовой разрез. Новосибирск: ИГиГ СО АН СССР. 128 с.
- Меледина С.В., Никитенко Б.Л., Шурыгин Б.Н., Дзюба О.С., Князев В.Г. (2011) Современная комплексная зональная шкала юры Сибири и бореальный стандарт // Новости палеонтологии и стратиграфии. Вып. 16—17: Прил. к журналу "Геология и геофизика", т. 52. С. 17-40.
- Меледина С.В., Шурыгин Б.Н., Злобина О.Н., Левчук М.А., Нальняева Т.И., Никитенко Б.Л. (1991) Чекуровская свита (баткелловей) в стратотипе // Детальная стратиграфия и палеонтология юры и мела Сибири. Тр. ИГиГ СО АН СССР. Вып. 769. С. 5-37.
- *Месежников М.С.* (1992) Зональные стратиграфические подразделения (назначение, содержание, виды) // Известия АН СССР. Серия геологическая. № 6. С. 515.
- *Месежников М.С., Шульгина Н.И.* (1972) Северная часть Сибирской платформы и Таймыро-Североземельская складчатая область (Северная Сибирь) // Стратиграфия СССР. Юрская система. М.: Недра. С. 308-328.
- *Месежников М.С., Калачева Е.Д., Ротките Л.М.* (1989) Зональное деление среднего и верхнего оксфорда Русской платформы по аммонитам // в: Средний и верхний оксфорд Русской платформы. Труды МСК. Т.19. С. 35-43.
- Митта В.В. В. А. (2000а) Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края (Среднее Поволжье) // VM-Novitates. № 5. 20 с.
- Митта В.В. (2000б) Аммониты и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // Бюлл. КФ ВНИГНИ. № 3. 144 с.
- Митта В.В. (2003) О пограничных отложениях келловея и оксфорда бассейна Волги // VM-Novitates. Новости из Геологического музея В.И. Вернадского. № 11. С. 1—21.
- *Митта В.В.* (2004а) О проблемах биостратиграфии средней юры Европейской России // Недра Поволжья и Прикаспия. Вып. 39. С. 28-33.
- Митта В.В. (2004б) К эволюции аммонитов и стратиграфии пограничных отложений бата и келловея в бассейне Волги // Экосистемные перестройки и эволюция биосферы. М.: ПИН РАН, Вып. 6. С. 125-136.
- Митта В.В. (2005) Зона Paracadoceras keuppi новая зона верхнего бата Русской платформы // Материалы первого Всерос. совещания "Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии". М.: ГИН РАН. С. 158–160.
- *Митта В.В.* (2006) Первая находка *Arctocephalites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в средней юре бассейна Печоры // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Матер. Всеросс. совещ., Москва, 8-10 ноября 2006 г. М.: ПИН РАН. С. 82-84.
- Митта В.В. (2007) Граница байоса-бата в Европейской России // в: Захаров В.А. (отв. ред.) Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Второе Всероссийское совещание. Научные материалы. Ярославль: Изд-во ЯГПУ. С. 161-163.
- *Mumma B.B.* (2008) Род *Kepplerites* Neumayr et Uhlig (Kosmoceratidae, Ammonoidea) в пограничных отложениях бата и келловея (средняя юра) Русской платформы // Палеонтологический журнал. № 1. С. 7-14.
- Митта В.В. (2009а) Верхний байос и нижний бат бассейна Печоры и бореально-тетическая корреляция // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 17. № 1. С. 77-87.
- *Mumma В.В.* (2009б) Род *Eckhardites* (Cardioceratidae, Ammonoidea) в нижнем келловее суббореальной юры // Палеонтологический журнал. № 1. С.47-53.
- Митта В.В. (2010) Верхний байос в Среднем Поволжье (Татарстан) // ПАЛЕОСТРАТ-2010. Годичное собрание секции палеонтологии МОИП и Московского отделения Палеонтологического общества, Москва, 25—26 января 2010 г. Программа и тезисы докладов. Ред. Алексеев А.С. М.: ПИН РАН. С. 33—34.
- *Митта В.В.* (2011) Аммониты рода *Cadoceras* (Cardioceratidae) из верхов бата низов келловея Северного Кавказа (Ингушетия) // Палеонтологический журнал. № 6. С. 17-25.
- *Митта В.В.* (2015) Род *Oraniceras* (Parkinsoniidae, Ammonoidea) в нижнем бате юга Европейской части России // Палеонтологический журнал. № 6, С. 38–42.
- *Митта В.В.* (2016) О филогении ранних Cardioceratidae (Ammonoidea) и среднерусских представителях Cadoceratinae на рубеже бата и келловея // Палеонтологический журнал. № 4. С. 42–51.
- *Митта В.В., Алсен П.* (2013) Аммониты и зональная шкала батского яруса Гренландии // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. Екатеринбург. С. 149-151.
- Митта В.В., Дитль Г. (2012) Слои с Garantiana в верхнем байосе Среднего Поволжья // Современные проблемы изучения головоногих моллюсков. Морфология, систематика, эволюция, экология и биостратиграфия. Материалы совещания, Москва, 9—11 апреля 2012 г. Ред. Леонова Т.Б., Барсков И.С., Митта В.В. М.: ПИН РАН. С. 91—94.

- Митта В.В., Захаров В.А., Барсков И.С., Сельцер В.Б., Иванов А.В. (2011) Верхний байос и нижний бат окрестностей Саратова: малакологическая характеристика и биостратиграфия // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 19. № 5, С. 32–45.
- Митта В.В., Костылева В.В., Глинских Л.А. (2013) О байосе и бате (средняя юра) бассейна р. Ижма // Иванов А.В. (ред.) Проблемы геологии Европейской России. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 130-летию со дня рождения профессора Бориса Александровича Можаровского. Саратов. С. 93-103.
- *Митта В.В., Костылева В.В., Глинских л.А., Шурыгин Б.Н., Стародубцева И.А.* (2014) Стратиграфия средней юры югозапада Республики Татарстан // Стратиграфия. Геологическая корреляция.. Т. 22. № 1. С. 31—46.
- Митта В.В., Сельцер В.Б. (2002) Первые находки Arctocephalitinae (Ammonoidea) в юре юго-востока Русской платформы и корреляция бореального батского яруса со стандартной шкалой // Тр. НИИЯГеологии СГУ. Нов. сер. Т.Х. Саратов: Научная книга. С. 12-39.
- *Митта В.В., Стародубцева И.А.* (1998) Полевые работы 1998 г. и биостратиграфия нижнего келловея Русской платформы // VM-Novitates. Новости из Геологического музея им. В.И. Вернадского РАН. № 2. 20 с.
- *Митта В.В., Стародубцева И.А.* (2000) В.А. Щировский и изучение мезозоя алатырско-курмышского края (Среднее Поволжье) // VM-Novitates. № 5. 20 с.
- *Мина М.В.*, *Клевезаль Г.А.* (1976) Рост животных. М.: Наука. 255 с.
- Михайлов Н.П. (1966) Бореальные юрские аммониты (Dorsoplanitinae) и зональное расчленение волжского яруса // Тр. ГИН АН СССР. Вып. 151. С. 5-116.
- Михальский А. (1890) Аммониты нижнего волжского яруса // Труды геологического комитета. Т. VIII. № 2. 330 с.
- Никитин С. Н. (1878) Аммониты группы Amaltheus funuferus Phill. // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. T. LIII. Pt. 2. C. 81-159.
- Никитин С.Н. (1881) Юрские образования между Рыбинском, Мологой и Мышкиным: Матер. Геол. ком. Т.1, № 2. 131 с.
- Никитин С.Н. (1884) Общая геологическая карта России. Лист 56: Тр. Геол. ком. Т. 1, № 2. 135 с.
- Никитин С.Н. (1885) Общая геологическая карта России. Лист 71: Тр. Ге-ол. ком. Т. II, № 1. 218 с.
- Никитин С.Н. (1889) Заметки о юре окрестностей Сызрани и Саратова // Изв. Геол. Ком. Т. 7. С. 289-327.
- Никитенко Б.Л., Шурыгин Б.Н., Князев В.Г., Меледина С.В., Дзюба О.С., Лебедева Н.К., Пещевицкая Е.Б., Глинских Л.А., Горячева А.А., Хафаева С.Н. (2013) Стратиграфия юры и мела Анабарского района (Арктическая Сибирь, побережье моря Лаптевых) и бореальный зональный стандарт // Геология и геофизика, т. 54, № 8, С. 1047-1082.
- *Никшич И. И.* (1915) Юрские отложения бассейна р. Белой на северном склоне Кавказа.-Изв. Геол. Ком., т. XXXIV, № 4. С. 509—538.
- *Огнев В.Н.* (1933) Верхнеюрские окаменелости с острова Гукера (Земля Франца-Иосифа) // Тр. Аркт. ин-та. Т. 12. Л. С. 217-233.
- Олферьев А.Г. (1986) Стратиграфия юрских отложений Московской си-неклизы. // Юрские отложения Русской платформы. Л: Сб. ВНИГРИ. С. 48-61.
- *Павлов А.П.* (1886) Аммониты зоны Aspidoceras acanthicum Восточной России // Труды Геологического Комитета. Т. II. № 3. 91 с.
- *Парышев А.В.* (1968) Про новий вид представника роду Quenstedticeras з келловею району Канивських дислокаций// Геол. журн. № 1, С. 22-25.
- *Парышев А.В.* (1969) Келловейские аммониты района Каневских дислокаций. Дисс. на соискание уч. ст. канд. геол.-мин. наук. Киев. 256 с.
- *Парышев А.В.* (1977) О новых нижнекелловейских аммонитах Среднего Приднестровья // Палеонтологический сборник. № 14. С. 70-75.
- *Парышев А.В., Никитин И.И.* (1981) Головоногие моллюски юры Украины. Палеонтологический справочник. Киев: Наукова Думка. 142 с.
- Б. В. Петров, К. Н. Мазуркевич, К. Э. Якобсон. (2015) Тектоника // Государственная геологическая карта Российской Федерации. Масштаб 1:1 000 000 (третье поколение). Мезенская серия Лист Q-39 (Нарьян-Мар). Объяснительная записка. СПб.: Изд-во СПб картфабрики ВСЕГЕИ. С. 244-258.
- *Пригоровский М.М.* (1911) Из геологических наблюдений в западной части Рязанской губернии // Изв. Геол. Ком. Т. 30. № 9. С. 725-790.
- Репин Ю.С. (1999) Аммонитовые зоны юры о. Гукера (земля Франца-Иосифа) // Докл. РАН. Т. 367. №3. С. 389-393.
- Репин Ю.С. (2002) Новые аммониты из Печорского верхнего келловея // Палеонтологический журнал. № 5. С. 33-38.
- Репин Ю.С. (2005а) Новые данные по стратиграфии юры Печорской синеклизы // Бюл. МОИП. Отд. геол. Т. 80. Вып. 3. С. 17-25.
- Репин Ю.С. (2005б) Аммонитовые шкалы циркумарктической средней юры // Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. М.: Изд-во ГИН РАН. С. 203-205.
- Репин Ю.С. (2007) Аммонитовая шкала Печорской юры // Бюлл. МОИП., отд. геол. Вып. 2. С. 24-31.
- Репин Ю.С., Захаров В.А., Меледина С.В., Нальняева Т.И. (2006) Атлас моллюсков Печорской юры // Бюлл. ВНИГРИ. №3. СПб: Недра. 262 с.
- Репин Ю.С., Полуботко И.В., Киричкова А.И., Куликова Н.К. (2007а) Осадочный мезозой архипелага Земля Франца-Иосифа // Вопросы стратиграфии, палеонтологии и палеогеографии (посвящается 100-летию со дня рождения Г.Я.Крымгольца). Санкт-Петербург. С. 56-76.
- Репин Ю.С., Рашван Н.Х. (1996) Келловейские аммониты Саратовского Поволжья и Мангышлака. СП б.: НПО "Мир и семья-95". 256 с.
- Репин Ю.С., Федорова А.А., Быстрова В.В., Куликова Н.К., Полуботко И.В. (2007б) Мезозой Баренцевоморского седиментационного бассейна // в: Киричкова А.В., Дмитриева Т.В. Стратиграфия и её роль в развитии нефтегазового ком-

- плекса России. СПб: ВНИГРИ. С. 112-161.
- Решения Всесоюзного совещания по разработке унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений Русской платформы. Л. Гостоптехиздат. 1955.
- Робинсон В. Н. (1937) Через Главный Кавказский хребет и Кавказский государственный заповедник (геологическая экскурсия от с. Красной Поляны до ст. Каменномостской). В кн. «Экскурсия по Кавказу» под ред. А. П. Герасимова, ОНТИ НКТП СССР, глав. ред. геол.-разв. и геодез. лит-ры.
- Рогов М.А. (2001) Юрские гаплоцератины (Ammonoidea) Европейской части России. Неопубл. канд. дисс. Москва, МГУ. 475 с.
- Рогов М.А., Гуляев Д.Б., Киселев Д.Н. (2009а) Палеобиогеография и корреляционный потенциал инфразональных биостратиграфических подразделений // Палеонтология и совершенствование стратиграфической основы геологического картографирования. Материалы LV сессии Палеонтологического общества при РАН (6 -10 апреля 2009 г. Санкт-Петербург). Санкт-Петербург: ВСЕГЕИ. С. 127-129.
- Рогов М.А., Гуляев Д.Б., Киселев Д.Н. (2012а) Биогоризонты инфразональные биостратиграфические подразделения: опыт совершенствования стратиграфии юрской системы по аммонитам // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 20. № 2. С. 101-121.
- Рогов М.А., Егоров Е.Ю. (2003) Полиморфизм у некоторых раннеоксфордских оппелиид (Ammonoidea) Русской платформы // в: Богданов Н.А., Васильева Т.И., Вержбицкий В.Е. и др. (ред.) Современные вопросы геологии. Мат. Конф. 3-и Яншинские чтения, 26-28 марта 2003 г. М.: Научный мир. С. 245-248.
- Рогов М.А., Киселёв Д.Н., Захаров В.А., Тесакова Е.М., Пименов М.В., Гужиков А.Ю., Маникин А.В., Малёнкина С.Ю., Глинских Л.А. (2009б) Разрезы юрских отложений ВосточноЕвропейской платформы как возможные кандидаты в глобальные стратотипы границ келловейского, оксфордского и титонского ярусов // Бюллетень Региональной Межведомственной Комиссии по Центру и Югу Русской платформы. Вып.4. М.: РАЕН. С. 6066.
- Рогов М.А., Киселев Д.Н., Щепетова Е.В. (2012б) Стратиграфия келловея и верхней юры Оренбургской области: новые биостратиграфические результаты и предложения по свитному делению // Бюллетень Региональной межведомственной стратиграфической комиссии по центру и югу Русской платформы. Выпуск 5. М.: РАЕН. С.129-137.
- Романович В.В. (1980) О систематическом положении некоторых келловейских кардиоцератид // Тр. Ин. Геол. Коми фил. АН СССР. Вып. 33. С. 67-80.
- Ронов А.Б., Хаин В.Е, Балуховский А.Н. (1989) Атлас литолого-палеографических карт мира. Мезозой и кайнозой континентов и океанов. Л.: МинГео СССР. 89 с.
- Ромките Л. (1987) Аммониты и зональная стратиграфия верхнеюрских отложений Прибалтики. Вильнюс: Мокслас. 118 с. Руженцев В.Е. (1962) Надотряд Ammonoidea. Аммоноидеи. Общая часть / Моллюски – головоногие. І. Основы палеонтологии. М.: Изд-во АН СССР. С. 243-333.
- Сазонов Н.Т. (1953) Стратиграфия юрских и нижнемеловых отложений Русской платформы, Днепрово-Донецкой и Прикаспйской впадин //Бюлл.МОИП, Отд. геологии. Т. 28. 5. С. 71-100.
- Сазонов Н.Т. (1957) Юрские отложения центральных областей Русской платформы. Л.: Гостоптехиздат. 154 с.
- *Сазонов Н. Т.* и др. (1961) Батский век. Келловейский век. Атлас литолого-палеогеографических карт Русской платформы и ее геосинклинального обрамления. Часть 2. Мезозой и кайнозой. М-Л: ГНТИ. Листы 55,56.
- Сазонов Н.Т. (1965) Новые данные о келловейских, оксфордских и кимериджских аммонитах // Фауна мезозоя и кайнозоя европейской части СССР и Средней Азии. Тр. ВНИГНИ, Т.ХLIХ. М.: Недра. С. 3-99.
- Сазонова И.Г. (1977) Аммониты пограничных слоев юрской и меловой систем Русской платформы // Тр. ВНИГНИ. Вып. 185. 128 с.
- Сазонова И.Г., Сазонов Н.Т. (1967) Палеогеография Русской платформы в юрское и раннемеловое время. Издательство "Недра". Ленинград. 440 с.
- Сакс В.Н., Месежников М.С., Шульгина Н.И. (1964) О связях юрских и меловых бассейнов на севере и юге Евразии // Международн. Геол. Конгр., XXII сессия. Доклады советских геологов. М.: Наука. С. 163-174.
- Сакс В.Н., Меледина С.В., Месежников М.С., Шульгина Н.И. (1970) Об объеме и положении келловейского яруса в Арктике // Геология и геофизика. № 1. С. 31-38.
- Сакс В.Н., Дагис А.С., Дагис А.А. и др. (1972) Совещание по биостратиграфии морского мезозоя Сибири и Дальнего Востока// Геологии и геофизика. № 7. С. 136-147.
- Сакс В.Н. (ред.) (1976) Стратиграфия юрской системы севера СССР. М.: Наука. 436 с.
- Сапунов И., Начев И. (1959) Амонитна фауна от юрата от южната част на Западна Стара планина // Трудове върху геолсгията на България, серия палеонтология, кн. 1. София. С. 51—73.
- Сахаров А.С. (1987) Зоогеографическое районирование Северо-Восточного Кавказа по позднеюрским аммоноидеям // Палеонтология и реконструкция геологической истории палеобассейнов. Труды XXIX сессии ВПО. Л.: Наука. С. 110-116.
- Северцов А.Н. (1921) Этюды по теории эволюции. Берлин. 312 с.
- Северцов А.Н. (1939) Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 610 с.
- Сей И.И., Калачева Е.Д. (1983) Об инвазиях тетических аммонитов в бореальные позднеюрские бассейны востока СССР // в: Захаров В.А., Нальняева Т.И. (ред.) Мезозой Советской Арктики. Новосибирск: Наука. С. 61-72.
- Сей И.И., Калачева Е.Д., Полуботко И.В., Вукс В.Я. (2006) Юрская система // Зональная стратиграфия фанерозоя России. СПб., Изд-во ВСЕГЕИ. С. 121—140.
- Сельцер В.Б. (1999) Новое местонахождение келловей-нижнеоксфордской аммонитовой фауны на территории Саратовского Поволжья // Проблемы геоэкологии Саратова и области. Вып.З. Саратов: ГУНЦ «Колледж». С. 102-107.
- Сельцер В.Б. (2005) Инфразональные биостратоны келловея Саратовского Поволжья // Материалы первого Всероссийско-

- го совещания «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» / Захаров В.А., Рогов М.А., Дзюба О.С. (ред.) М.: ГИН РАН. С. 230-232.
- Сибириев Н.М. (1886) Заметка о юрских образованиях в северной части Нижегородской губернии (Макарьевском, Семеновском и Балахнинском уездах) // Зап. СПб Минер. О-ва. Сер. 2. Ч. XXIII. С. 72-81.
- Смирнова С.Б., Шубин С.В., Барсков И.С. (1999) Палинокомплексы пограничных отложений средней и верхней юры в центральных и южных районах Московской синеклизы // Вестн. Моск. Унив. Сер. 4. Геол. №5. С. 28-32.
- Смородина Н. (1926) О генетических взаимоотношениях аммонитов сем. Cardioceratidae // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ І. Т.1, Вып. 1-2. С. 97-114.
- *Смородина Н.* (1928) О систематическом положении рода *Chamoussetia* Douv. // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ І. №. 3-4. С. 418-426.
- Соколов Д. Н. (1906) Геологические исследования в юго-западной части 130-го листа десятиверстной карты Европейской России. Изв. Геолкома. Т. 25. С-Пб. С. 495-520.
- Соколов Д. Н. (1912) К аммонитовой фауне Печорской юры // Тр. Геол. Ком. Нов. сер. Вып. 76. 65 с.
- Соколов М. И. (1929) Геологические исследования по р.Унже в 1925 г. // НИИ при физ.-мат. ф-те МГУ І. Т. 2. № 2. С. 5-31.
- Стародубцева И.А. (2012) Келловей окрестностей Елатьмы: история изучения, музейные коллекции // Проблемы палеоэкологии и исторической геоэкологии. Сборник научных трудов Всероссийской научной конференции, посвященной 80-летию со дня рождения профессора Виталия Георгиевича Очева. Саратов, 2012. С. 213-220.
- Степанов Д.Л., Месежников М.С. (1979) Общая стратиграфия (принципы и методы стратиграфических исследований). Л.: Недра. 423 с.
- Столярова Л.Р. (2007) Новый род кардиоцератид (Ammonoidea) из верхнего келловея нижнего оксфорда Севера Сибири // Палеонтологический журнал. № 3. С. 10 15.
- Стратиграфический кодекс России. Издание третье, утвержден бюро МСК 18 октября 2005 г. СПб: изд-во ВСЕГЕИ. 2019. 96 с.
- *Тазихин Н. Н., Крымгольц Г. Я., Сакс В. Н., Сазонов Н. Т., Месежников М. С.* (1975) Палеогеография. Юрский период // Объяснительная записка к Атласу литолого-палеогеографических карт СССР. Том 3. Триасовый, юрский и меловой период. М.: Недра. С. 81-113.
- *Топчишвили М.В., Ломинадзе Т.А., Церетели И.Д., Тодриа В.А., Надареишвили Г.Ш.* (2006) Стратиграфия юрских отложений Грузии // Тр. Геологического Института им. А.И.Джанелидзе, Нов. сер. Вып. 122. 453 с.
- *Троицкая Е.А.* (1956) Род *Rondiceras* Troizkaya gen. nov. // Материалы по палеонтологии. Новые семейства и роды. Сб. ВСЕГЕИ. Вып. 12, С. 79-80.
- *Тучков И.И.* (1954) Юрские аммониты и белемниты Северо-Востока СССР // Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР. Вып. 8. Магадан. С. 96-125.
- *Тучков И.И.* (1960) Новые данные по стратиграфии верхнетриасовых и юрских отложений Западного Приохотья (Тором-Тугурский район) // Докл. АН СССР. Т.134, № 3. С. 658-661.
- *Тучков И.И.* (1967) Новые данные по стратиграфии среднеюрских отложений низовьев реки Лены // Докл. АН СССР. Т. 175. № 6. С. 1355-1358.
- *Тучков И.И.* (1972) Новые данные по стратиграфии и верхней границе средней юры в Бореальной и Арктической областях // Изв. АН СССР. Сер. геол. № 2. С. 111-125.
- Тучков И.И. (1973) Палеогеография и история развития Якутии в позднем палеозое и мезозое. М.: Наука. 206 с.
- Унифицированная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы. (1993) СПб.: Роскомнедра (ВНИГРИ). 27 листов.
- Унифицированная региональная стратиграфическая схема юрских отложений Восточно-Европейской платформы (Утв. МСК 5 апреля 2012 г.) Объяснительная записка Отв.ред.: В.В. Митта. Редкол.: А.С.Алексеев, С.М.Шик // Москва: ПИН РАН-ФГУП «ВНИГНИ», 2012, 64 с., схемы на 14 листах.
- Феофилактов К.М. (1851) О юрских и меловых осадках Киевской губернии // Тр. Комиссии учрежд. при ун-те Св. Владимира. Киев. 56 с.
- *Химииашвили Н.Г.* (1961) Связь верхнеюрской фауны моллюсков Грузии с таковой Северного Кавказа // Тр. Ин-та палеобиологии АН Груз. ССР. Т VI. С. 123-212.
- *Худяев И.* (1927а) Заметка о юрских отложениях Кологривского уезда, Костромской губ. // Труды Ленингр. Обш. Естеств. Т.LVII, Вып.1. С. 97-100.
- Худяев И.Е. (1927б) Мезозойские осадки в районе р. Сысолы // Изв. Ге-ол.Ком. Т. 46. № 5. С. 497-522.
- *Цитович К.А.* (1928) Новые данные к стратиграфии келловея в районе каневских дислокаций. Київ: Друкарня Київської Філії Книгоспілки. 12 с.
- Шевырев А.А. (1960) Онтогенетическое развитие некоторых верхнеюрских аммонитов // Бюл. МОИП, Отд. Геол. Т. XXXV. № 1. С. 69-78.
- Шмальгаузен И.И. (1935) Рост и дифференцировка // Рост животных. М.. С. 74-84.
- *Шмальгаузен И. И.* (1938) Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л.: Изд-во академии наук СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. (1939) М.: Из-во АН СССР. 232 с.
- *Шульгина Н.И.* (1986) Юрские отложения Земли Франца-Иосифа // Юрские отложения Русской платформы. Сб. науч. тр. Л., ВНИГРИ. С. 111-118.
- *Шульгина Н.И. Бурдыкина М.Д.* (1992) Биостратиграфические схемы юры и нижнего мела шельфов Баренцева, Норвежского и Северного морей // Геологическая история Арктики в мезозое и кайнозое. Под ред. И. С. Грамберга. СПб.: ВНИИОкеанология. С. 106-114.

- Шурыгин Б.Н., Никитенко Б.Л., Меледина С.В., Дзюба О.С., Князев В.Г. (2011) Комплексные зональные шкалы юры Сибири и их значение для циркумарктических корреляций // Геология и геофизика, т. 52. № 8. С. 1051-1074.
- Alifirov A.S., Beisel A.L., Meledina S.V. (2016) The Callovian and Late Jurassic ammonite-based chronostratigraphy of West Siberia: important findings, biostratigraphic review, and basin correlation West Siberia-South England // Swiss Journal of Palaeontology. T. 135. № 1. C. 11-21
- Arkell W. J. (1933) The Jurassic system in Great Britain. Oxford: Clarendon press. 681 p.
- Arkell W. J. (1939) The ammonite succession at the Woodham Brick Company's Pit, Akeman Street Station, Buckinghamshire, and its bearing on the classification of the Oxford Clay // Quarterly Journal of the Geological Society, 95. P. 135-222.
- Arkell W.J. (1941) The Upper Oxford Clay at Purton, Wilts, and the Zones of the Lower Oxfordian // Geological Magazine. V. LXXVIII. no.3. P.161-172.
- Arkell W. J. (1944) A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part X. // Monographs of the Palaeontographical Society. V. 98. Is. 431. P. 269–296.
- Arkell W. J. (1946a) A Monograph on the Ammonites of the English Corallian Beds. Part XI. // Monographs of the Palaeonto-graphical Society. V. 99. Is. 435. P. 297–332.
- Arkell, W. J. (1946b) Standard of the European Jurassic // Geological Society of America Bulletin 57. P. 1-34.
- Arkell W.J. (1951) Proposed addition to the "Official list of generic names in zoology" of the names of twenty one genera of Jurassic ammonites (Class Cephalopoda, order Ammonoidea) and matters incidental thereto // Bulletin of Zoological Nomenclature, 2(6/8). P. 224-233.
- Arkell W.J. (1956). Jurassic Geology of the World. Edinburgh & London (Oliver & Boyd). 806 pp.
- Arkell W. J. et al. (1957) In Moore, R. C. (Editor): Treatise on Invertebrate Paleontology. Part L. Mollusca 4, Cephalopoda, Ammonoidea. Geol. Soc. Am. and Univ. Kansas Press. 490 p.
- Arthur A.J. (1987) Mesozoic stratigraphy and Jurassic paleontology west of Harrison Lake, southwestern British Columbia. Thesis Univ. of British Columbia. Vancouver. 171 p. [unpubl.]
- Arthur A.J., Smith P.L., Monger J.W.H., Tipper H.W. (1993) Mesozoic stratigraphy and Jurassic paleontology west of Harrison Lake, southwestern British Columbia // Bulletin of the Geological Survey of Canada, no. 441. 62 p.
- De Baets K., Bert D., Hofmann R., Monnet C., Yacobucci M.M., Klug C. (2015) Ammonoid intraspecific Variability / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. // Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. P. 359-426.
- Bardhan S., Dutta R., Chanda P., Mallick S. (2012) Systematic revision and sexual dimorphism in Choffatia (Ammonoidea: Perisphinctoidea) from the Callovian of Kutch, India // Palaeoworld. № 21. P. 29–49.
- Bardhan S.,, Sardar S.K., Jana S.K. (2002) The Middle Jurassic Kheraiceras Spath 1924 from the Indian Subcontinent // Abh. Geol. B.-A. Band 57. S. 265–277.
- De Beer G.R. (1930) Embryology and evolution. Clarendon Press edit., Oxford. 116 p.
- De Beer G.R. (1940) Embryos and ancestors. Clarendon Press edit., Oxford. 108 p.
- Benecke E.W. (1907) Über einem neuen Juraaufschluß im Unter-Elsaß. Mitteilungen der Geologischen Landesanstalt von Elsaß-Lothringen, VI, no. 1. P. 401-460.
- Blake J. F. (1905-1907) A monograph of the fauna of the Cornbrash // Palaeontographical Society Monographs. V. 59, no. 61. 106 pp.
- Bonnot A. (1993) Les Peltoceratinae (Ammonoidea) de la sous-zone à Trezeense (Zone à Athleta, Callovien supérieur) en Côte d'Or (France) // Géobios. V. 26, no. 2. P. 135-160.
- Bonnot A. (1995) Les Aspidoceratidae d'Europe occidentale au Callovien supérieur et à l'Oxfordien inférieur. Thèse Université, Inédit, Dijon. 487 p.
- Bonnot A., Cariou É. (1999) Réinterprétation de *Peltoceratoides athletoides* (Lahusen), 1883 (Ammonitina, Aspidoceratidae). Conséquences sur la biozonation du Callovien supérieur et de l'Oxfordien inférieur // Annales de Paléontologie. V. 85, no. 2. P. 155-171.
- Bonnot A., Courville Ph., Marchand D. (2002) Parallel biozonation in the Upper Callovian and the Lower Oxfordian based on the Peltoceratinae subfamily (Ammonitina, Aspidoceratidae) // Abhandlungen der Geologischen Bundesanstalt in Wien, V. 57. P. 501-507
- Bonnot A., Marchand D. & Garcia J.-P. (1992) Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France). II. La coupe type de Saulx-le-Duc. Interprétation biostratigraphique // Bulletin scientifique de Bourgogne. V. 45. P. 49-60.
- Bonnot A. & Marchand D. (1994) Le contact Dogger-Malm en Côte-d'Or (France). III. La coupe de Chaignay. Interprétations sédimentologique et biostratigraphique // Bull. sci. Bourg. V. 46. P. 43-50
- Bonnot A., Marchand D., Neige P. (1999) Les Oppeliidae (Ammonitina) de l'horizon à Collotiformis (Callovien supérieur, zone à Athleta) de la région dijonajse (Côte-d'Or, France) // Annales de Paléontologie. V. 85, no. 4. P. 241-263.
- Bonnot A., Marchand D., Pascal A. & Marquet J.-B. (1984) Le contact Dogger-Malm en Côte d'Or (France). I. La coupe type de la Pérouse. Réinterprétations sédimentologique et stratigraphique // Bulletin scientifique de Bourgogne. V. 37, no. 2. P. 71-84.
- Brinkmann R. (1923) Der Dogger und Oxford des Südbaltikums // Jahrbuch der Preußischen Geologischen Landesanstalt. V. 44. P. 1-477
- Brinkmann R. (1927) Der ostpreußisch-litauische Dogger und Unteroxford // Schriften der Physikalisch-Ökonomischen Gesellschaft zu Königsberg. V. 65. P. 1-49.
- Brinkmann R. (1929a) Monographie der gattung Kosmoceras // Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, matematisch-physikalische Klasse, Neue Folge XIII, no. 4. P. 1-123.
- Brinkmann R. (1929b) Statistisch-biostratigraphische Untersuchungen an Mitteljurassischen Ammoniten Über Artbegriff und Stammesentwicklung // Abhandlungen der Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen, matematisch-physikalische Klasse, Neue Folge, XIII, no. 3. P. 1-241.

- Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z. (1975) Peristomal modifications of Upper Jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // Bull. Acad. Pol. Sci., Ser. Sci. Terre. 22. P. 53-58.
- Brochwicz-Lewinski W., Rozak Z. (1976) Some difficulties in recognition of sexual dimorphism in jurassic perisphinctids (Ammonoidea) // Acta geol. Polon. V. 21. no.1. P. 116-127.
- Brown T. (1849) Illustrations of the Fossil Conchology of Great Britain and Ireland. London. 275 p.
- Buch L.von. (1840) Beitrage zur Bestimmung der Gebirgformationen in Russland. Berlin. 128 p.
- Buckman S.S. (1881) A descriptive Catalogue of some of the Species of Ammonites from the Inferior Oolite of Dorset // Quarterly Journal of the Geological Society. V. 37. P. 588-608
- Buckman S.S. (1893) The Bajocian of the Sherborne district: its relation to subjacent and superjacent strata // Quarterly Journal of the Geological Society. V. 49. P. 479-522.
- Buckman S.S. (1898) 'Jurassic' Time on the grouping of some divisions of so-called // Quarterly Journal of the Geological Society. V. 54. P. 442-462.
- Buckman S.S. (1902) The term 'hemera' // Geological Magazine. V. IX. № XII. P. 554-557.
- Buckman S.S. (1909-1930) Yorkshire Type Ammonites. London: Wesley. V. 1, no. 7. 790 p.
- Buckman S. S. (1929) Jurassic Ammonoidea. In: Mesozoic Palaeontology of Blairmore Region, Alberta // National Museum of Canada, Bulletin no. 58, Geol. Series No. 50. P. 1-27.
- Callomon J.H. (1955) The ammonite succession in the Lower Oxford Clay and Kelloways Beds of Kidlington, Oxfordshire and the zones of the Callovian stage // Philos. Trans. Roy. Soc. London. Ser. Biol. Sci. V. 239. P. 215-264.
- Callomon J.H. (1959) The Ammonite Zones of the Middle Jurassic Beds of East Greenland // Geological Magazine. V. XCVI. no. 6. P. 505-513.
- Callomon J.H. (1961) The Jurassic system in East Greenland, in Raasch, G. O. (ed.) Geology of the Arctic 1. Toronto U.P. P. 258-268
- Callomon J.H. (1964) Notes on the Callovian and Oxfordian Stages // Colloque du Juras-sique a Luxembourg, 1962. Luxembourg. P. 262-292.
- Callomon J.H. (1963a) The jurassic ammonite-faunas of East Greenland // Experientia. V. 19. P. 289-294.
- Callomon J.H. (1963b) Sexual dimorphism in Jurassic ammonites // Trans. Leicester Liter., Philos. Soc. V. LVII. P. 21-56.
- Callomon J.H. (1968) The Kellaways Beds and the Oxford Clay // Sylvester-Bradley P.C. and Ford T.D. The Geology of the East Midlands. Leicester Univ. Press. P. 264-290.
- Callomon J.H. (1972) Jurassic system // An annotated map of the Permian and Mesozoic formations of East Greenland. Meddelelser om Grønland, bd. 168, no. 3. P. 15-20.
- Callomon, J. H. (1975) Jurassic ammonites from the northern North Sea // Norsk Geologisk Tidsskrift. Oslo.V. 55. P. 373-386.
- Callomon J.H. (1979) Marine boreal Bathonian fossils from the northern North Sea and their palaeogeographical significance // Proc. Geol. Ass. V. 90, no. 4. P. 163-169.
- Callomon J.H. (1984a) Biostratigraphy, chronostratigraphy and all that-again // Int. Symp. Jurassic Stratigr., Erlanger, Sept. 1–8, 1984a. V. III. Copenhagen: Geol. Surv. Denmark. P. 611–624.
- Callomon J.H. (1984b) A review of the biostratigraphy of the post-Lower Bajocian Jurassic ammonites of the western and northern North America // Geol. Assoc. Canada. Spec. Pap. 27. P. 143–174.
- Callomon J.H. (1985) The evolution of the Jurassic ammonite family Cardioceratidae // Palaeontology. Spec. Papers. no. 35. P. 49-90.
- Callomon J. H. (1990) On the definition of the basal boundary stratotype of the Jurassic Oxfordian stage. In: Melendez G. (Ed.), 1st Oxfordian Meeting, Zaragoza 1988. Publ. Sem. Pal. Zaragoza, 2. P. 119-127.
- Callomon J.H. (1993). The ammonite succession in the Middle Jurassic of East Greenland // Bulletin of the Geological Society of Denmark. V. 40. P. 83-113.
- Callomon J.H. (1994) Jurassic ammonite biochronology of Greenland and the Arctic // Bulletin of the Geological Society of Denmark. V. 41. P. 128-137.
- Callomon J.H. (1995) Time from fossils: S.S. Buckman and Jurassic high-resolution geochronology // Le Bas M.J. (ed.). Milestones in geology. Mem. Geol. Soc. London. Mem. No. 16. P. 127-150.
- Callomon J.H. (2001a) Fossils as geological clocks // The age of the Earth: from 4004 BC to AD 2002. Eds. Lewis C.L.E., Knell S.L. // Geol. Soc. London. Spec. Publ. V. 190. P. 237–252.
- Callomon J.H. (2001b) Jurassic ammonites of East Greenland and other collections in the Geologisk Museum, Copenhagen. A guide to the arrangement of the collections. 34 p. (Unpubl.)
- Callomon J.H. (2003a) Essay review (on Stratigraphical Procedure by Rawson et al., 2002) // Proc. Geol. Assoc. V.114. P. 263-269.
- Callomon J.H. (2003b) The Middle Jurassic of western and northern Europe: its subdivisions, geochronology and correlations // Bull. Geol. Surv. Denmark and Greenland. V. 1. P. 61-73.
- Callomon J. H., Birkelund T. (1980) The Jurassic transgression and the mid-late Jurassic succession in Milne Land, central East Greenland // Geological Magazine. V. 117. P. 211-226.
- Callomon J.H., Chandler R.B. (1990) A review of the ammonite horizons of the Aalenian-Lower Bajocian Stages in the Middle Jurassic of southern England // Mem. Descr. della Carta Geol. d'Ital. V. 40. P. 85-112.
- Callomon J. H., Dietl G., Page K. N. (1988) On the Ammonite faunal horizons standart zonations of the Lower Callovian stage in Europe. In: 2-nd Internat. Symposium Jurassic Stratigraphy. Lisboa. P. 359-376.
- Callomon J.H., Dietl G., Niederhöfer H. (1989) Die Ammonitenfaunen-Horizonte im Grenzbereich Bathonium / Callovium des Schwabischen Juras und deren Korrelation mit W-Frankreich und England. Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Ser. B, 148. 13 s.
- Callomon J.H., Dietl G. (2000) On the Proposed Basal Boundary Stratotype (GSSP) of the Middle Jurassic Callovian Stage // In:

- Hall R.I., Smith P.L. (eds). Advances in Jurassic Research. GeoResearch Forum. V. 6. Uetikon-Zurich: Trans Tech Publ. P. 41-54.
- Callomon J.H., Dietl G., Galácz A., Gradl H., Niederhöfer H., Zeiss A. (1987) On the stratigraphy of the Middle and early Upper Jurassic at Sengethal, near Neumarkt / Opf (Franconian Alb) // Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde. Serie B, no. 132. P. 1-53.
- Callomon J.H., Donovan D. T., Trumpy R. (1972) An annotated map of the Permian and Mesozoic formations of East Greenland, Meddelelser om Grønland. bd. 168, N3. 36 p.
- Callomon J. H., Sykes R. M. (1980) Subzones of the Callovian Stage. In: Cope J.C.W. et al. A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic. Geological Society of London Special Report. V. 15. P. 46-48.
- Callomon J. H., Wright J. K. (1989) Cardioceratid and kosmoceratid ammonites from the Callovian of Yorkshire // Palaeontology. V. 32, no. 4. P. 799-836.
- Cariou E. (1967) Les zones d'Ammonites dans le Callovien du Centre-Est de la France // La succession des faunes dans le Callovien français. Ileme Coll. inter. du Jurassique. Luxemburg. P. 3-16.
- Cariou E. (1971) Caractères de la faune et subdivisions du Callovien supérieur en Poitou (France). Annales Instituti geologici publici hungarici LIV(2). P. 451-463.
- Cariou E. (1974) Unités biochronologiques nouvelles dans le Callovien du Sud-Ouest de l'Europe (province subtéthysienne) // Comptes rendu du Académie des Sciences, Paris, Série D 279. P. 381-384.
- Cariou E. (1985) Biostratigraphic subdivision of the Callovian Stage in the Subtethyan Province. *In*: International Symposium on Jurassic Stratigraphy, Erlangen 1984. P. 315-326.
- Cariou E., Elmi S., Mangold C., Thierry J., Tintant H. (1967) La succession des faunes dans le Callovien français. In: Ileme Coll. inter. du Jurassique. Luxemburg. P. 665-692.
- Cariou E., Enay R., Atrops F., Hantzpergue P., Marchand D., Rioult M. (1997) Oxfordien. In: Cariou E. & Hantzpergue P. (Eds.), Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P.79-86.
- Cariou E., Hantzpergue P., et al., Biostratigraphie du Jurassique Ouest-Européen et Méditerranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P. 440.
- Cave R., Cox B M. (1975) The Kellaways Beds of the area between Chippenham and Malmesbury, Wiltshire // Bulletin of the Geological Survey of Great Britain. No. 54. P. 41-46.
- Charpy N., Thierry J. (1977) Dimorphisme et polymorphisme chez Pachyceras Bayle (Ammonitina, Stephanocerataceae) du Callovien Superieur (Jurassique Moyen) // Haliotis. V. 6. P. 185-218.
- Collignon M. (1958) Atlas des fossiles caractéristiques de Madagascar. Fasc. 2. (Bathonien-Callovien) // Rép. Malgache Serv. Géol. Tananarive. pl. VII-XXXIII.
- Contini D., Bonnot A., Marchand D. (1989) Le passage Dogger-Malm en bordure de la chaîne de l'Heute (Jura français) // Ann. Sc. Univ. Besançon. V. 4, no. 9. P. 17-25.
- Cope E. D. (1868) On the Origin of Genera // Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia. 20 (106). P. 242–300.
- Cope J.C.W. (1996) The role of the Secondary Standard in stratigraphy // Geological Magazine. V. 133. P. 107-110.
- Corroy G. (1932) Le Callovien de la bordure orientale du bassin de Paris // Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détailée de la France. V. 3. P. 1-263.
- Courville Ph. (1989) Stratigraphie et paléontologie du Châtillonnais. Association Geologique Auboise // Extrait du Bulletin annuel. No. 11. 17 p.
- Courville, P., Bonnot, A. (1998) Faunes ammonitiques et biochronologie de la zone à Athleta et de la base de la zone à Lamberti (Callovien supérieur) de la Côte de Meuse (France). Intérêts des faunes nouvelles d'Aspidoceratidae // Revue de Paléobioligie. V. 17, no. 2. P. 307-346.
- Courville Ph., Bonnot A., Collin P-Y., Contini D., Marchand D. (1998) Coupures morphologiques et biochronologie chez les Kosmoceratinae de l'Est de la France (Callovien inferieur pp. a Callovien superieur pp.) // C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la terre et des planetes. 327. P. 685-691.
- Courville Ph., Bonnot A. (2011) Cardioceratinae (Ammonitina) de la Sous-zone à Cordatum (Zone à Cordatum, Oxfordien inférieur) Neuvizy-Villers le Tourneur (Ardennes, France). In: Cardioceratidae oxfordiens de la Cote de Meuse. Fossiles, revue française de paléontologie Hors-Série II Editions du Piat. P. 63-74.
- Cox B.M. (1988) English Callovian (Middle Jurassic) perisphinctid ammonites. Part.1. Monogr. Paleontogr. Soc. P. 1-54.
- Crickmay, C.H. (1925) The geology and paleontology of the Harrison Lake District, British Columbia, together with a general review of the Jurassic faunas and stratigraphy of western North America; Ph.D. thesis, Stanford University, Stanford, California. 140 p.
- *Crickmay, C.H.* (1930) Fossils from Harrison Lake area, British Columbia // National Museum of Canada, Bulletin 63. P. 33-66. *De Beer G.R.* (1940) Embryos and ancestors. Clarendon Press edit., Oxford. 197 p.
- Damborenea S.E. (2000) Hispanic Corridor: Its evolution and the biogeography of bivalve molluscs // GeoResearch Forum Vol. 6. P. 169-380.
- Debrand-Passard S., Delance J.-H., Lorenz J., Marchand D. (1978) Le Callovien supérieur et l'Oxfordien inférieur dans les départements du Cher et de la Nièvre. Précisions stratigraphiques, paléogéographiques et paléobiogéographiques Bull. B.R.G.M. // Bull. Bur. Rech. Géol. Min. V. 2(1), no. 4. P. 317-331
- Dercourt J., Gaetani M. et al. (2000) Atlas peri-Tethys palaeogeographical maps. Gauthier-Villars, Paris. 24 maps.
- Detterman R.L., Hartsock J.K. (1966) Geology of the Iniskin-Tuxedni region, Alaska // U.S. Geol. Surv. Prof. Paper 512. 78 p.
- Dietl G. (1993) Der punctulatum-Horizont ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornaten-Ton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura) // Geologische Blätter für Nordost-Bayern. V. 43, no.1-3. P. 15-32.

- Dietl G. (1994) Der hochstetteri-Horizont ein Ammonitenfaunen-Horizont (Discus-Zone, Ober-Bathonium, Dogger) aus dem Schwäbischen Jura // Stuttg. Beitr. Naturk. No.202. 39 S.
- Dietl G. (2011) Der flexispinatum-Horizont ein neuer Ammonitenfaunen-Horizont aus dem schwäbischen Ornatenton (Ober-Callovium, Mittlerer Jura) // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. V. 167. P. 29–42.
- Dietl G. (2015) Eine reiche Ammonitenfauna aus der Grossouvrei-Subzone (Coronatum-Zone, Mittel-Callovium) im Ornatenoolith vom Breitenstein bei Bissingen a. d. Teck (Schwäbische Alb) // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. V. 171. P. 173–190.
- Dietl G., Gygi R. (1998) Die Basis des Callovian (Mittlerer Jura) bei Liesberg BL, Nordchweiz // Eclogae geol. Helv. 91. P. 247-260.
- Dietl G., Rosswog E., Schatz R. (2012) Die Ammoniten-Fauna des calloviense-Horizonts (Calloviense-Zone, Unter-Callovium, Mitteljura) von Kandern (Südbaden, SW-Deutschland) // Jh. Ges. Naturkde. Württemberg. 168 S. P. 5–28.
- Dietl G., Mönnig E. (2016) Die Ammonitenfauna des oberen "Goldschneckentons" (Enodatum-Subzone, Calloviense-Zone, Unter-Callovium) von Bad Staffelstein Uetzing/Oberfranken // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg, 172. P. 81–107.
- Dietl G., Mönnig E., Schweigert G. (2021) The ammonites of the keppleri Horizon (basal Callovian, Middle Jurassic) of Albstadt-Pfeffingen (Swabian Alb, Germany) biostratigraphy and correlation // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen Band 302 Heft 1. P. 1 33.
- Dietze V., Dietl G. (2006) Feinstratigraphie und Ammoniten-Faunenhorizonte im Ober Bajocium und Bathonium des Ipf-Gebietes (Schwäbische Alb, Südwestdeutschland) // Stuttg. Beitr. Naturk. Ser.B. No. 360. 51 s.
- Doguzhaeva L.A., Mapes R.H. (2015) The Body Chamber Length Variations and Muscle and Mantle Attachments in Ammonoids // Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. P. 545-584.
- Donovan D.T. (1953) The Jurassic and Cretaceous stratigraphy and palaeontology of Traill Ø, East Greenland // Meddl. om Grønland. Bd. 111. No. 4. 150 p.
- Donovan, D.T. (1957) The Jurassic and Cretaceous system in East Greenland // Meddl. om Grønland. 155 p.
- Douvillé R. (1912) Etude sur les cardiocératidés de Dives, Villers-sur-Mer et quelques autres gisements // Mémoires de la Société géologique de France. V. 45. P. 1-77.
- Douville R. (1913) Sur deus représentants de l'espèce Quenstedticeras praecordatum R.D. // Bulletin de la Société géologique de France, Série 4, 13. P. 364-366.
- Douville R. (1915) Études sur les cosmocératidés des collections de l'École Nationale Supérieure des Mines et de quelques autres collections publiques ou privées // Mémoires pour servir à l'explication de la carte géologique détailée de la France. P. 1-75.
- Dzik J. (1994) Sexual dimorphism in the virgatitid ammonites // Proc. 3rd Pergola Int. Symp., Pergola, 25-30 october 1990. Paleopelagos Spec. Publ.1. P.129-141.
- Dzyuba O.S., Guzhikov A.Yu., Manikin A.G., Shurygin B.N., Grishchenko V.A., Kosenko I.N., Surinskii A.M., Seltzer V.B., Urman O.S. (2017) Magneto- and carbon-isotope stratigraphy of the Lower–Middle Bathonian in the Sokur section (Saratov, Central Russia): implications for global correlation // Russian Geology and Geophysics. V. 58. P. 206–224.
- Ebel K. (1990) Swimming abilities of ammonites and limitations // Palaeontologische Zeitschrift. 64. P. 25-37.
- Ebel K. (1992) Mode of life and soft body shape of heteromorph ammonites // Lethaia. 25. P. 179–193.
- Ebel K. (1993) Negative buoyancy of ammonoids—reply // Lethaia. 26. P. 260.
- Eichwald E. (1865-1868) Lethaea rossica ou paléontologie de la Russie. Second volume. Période moyenne. Texte. Stuttgart: E. Schweizbart (E. Koch). xxxvi+1304 pp., 1 fig. [V. 2, sect. 1, 1865: p. 1-832; V. 2, sect. 2, 1868, p. i-xxxvi, 833-1304].
- Eichwald E. (1871) Geognostisch-palaeontologische Bemerkungen über die Halbinsel Mangischlak und die Aleutischen Inseln. St. Patersburg: Kaiserlischen Akademie der Wissenschaften. 200 s.
- Elmi S. (1967) Le Lias supérieur et le Jurassique moyen de l'Ardèche. Documents des Laboratoires de Géologie de la Faculté des Sciences de Lyon, 19. P. 1-845.
- Enay R. (1977) A propos du dimorphisme ches les ammonites jurassiques. Quelques reflexions // Haliotis. V. 6. P. 97-118.
- Evenchick, C. A., Poulton, T. P., & McNicoll, V. J. (2010). Nature and significance of the diachronous contact between the Hazelton and Bowser Lake groups (Jurassic), north-central British Columbia // Bulletin of Canadian Petroleum Geology. V. 58, no. 3. P. 235–267.
- Fenton C.L., Fenton M.A. (1928) Ecologic interpretation of some biostratigraphic terms // American Midland Naturalist. V. IX. No.1. P.1-23.
- Fernández-López S. R., Pavia G., Erba E., Guiomar M., Henriques M. H., Lanza R., Mangold C., Morton N., Olivero D., Tiraboschi D. (2008) The base of the Zigzag Zone in the Ravin du Bès Section (Bas-Auran, Subalpine Basin, SE France) as the GSSP for the base of the Bathonian Stage. In International Subcommission on Jurassic Stratigraphy, Bathonian Ballot 2007-2008. P. 1-44.
- Fischer P. (1882) Manuel de Conchyliologie et de Paleontologie Conchyliolique. F. IV. Paris. P. 303-416.
- Fischer J.-C. (Ed.) (1994) Révision critique de la Paléontologie française d'Alcide d'Orbigny, V. 1. Céphalopodes jurassiques, Paris: Masson, 340 pp.
- Fortwengler, D., Marchand, D. (1991) Nouvelles unites biochronologiques de l'Oxfordien inférieur (zone à Mariae). In: 3rd International Symposium on Jurassic Stratigraphy; Poitiers, France, September 22–29, 1991. Résumés-Abstracts. P. 203–209.
- Fortwengler D., Marchand D. (1994) Nouvelles unités biochronologiques de la zone à Mariae (Oxfordien inférieur). In.: 3rd Int. Symp. Jurassic Stratigr., Poiters, 1991 // Géobios. MS. 17. P. 203-209.
- Fortwengler, D., Marchand, D. & Bonnot A. (1997) Les coupes de Thuoux et de Savournon (SE de la France) et la limite Callovien -Oxfordien // Geobios. V. 30. P. 519-540.

- Fortwengler, D., Marchand, D., Bonnot A., Jardat R., Raynaud D. (2012) Proposal for the Thuoux section as a candidate for the GSSP of the base of the Oxfordian stage // Carnets de Géologie (Notebooks on Geology), Brest, CG2012A06. P. 117–136.
- Frau C., Boursicot P.-Y. (2021) Another lesson from beautiful monsters: the case of 'sex reversals' in the Ammonoidea and their significance // BMC Ecology and Evolution. V. 21. No. 133 . P. 3-13.
- Frebold H. (1961) The Jurassic fauna of the Canadian Arctic. Middle and Up-per Jurassic ammonites // Bull. Geol. Surv. Can. No. 74. P. 1-43.
- Frebold H. (1964a) Illustrations of Canadian Fossils. Jurassic of Western and Arctic Canada. // Bull. Geol. Surv. Can. Paper 63-4. 106 pp.
- Frebold H. (1964b) The Jurassic faunas of the Canadian Arctic. Cadoceratinae // Bull. Geol. Surv. of Can. No 119. 27 p.
- Frebold H., Tipper H.W. (1967) Middle Callovian sedimentary rocks and guide ammonites from southwestern British Columbia // Bull. Geol. Surv. Can. V. 67-21. P. 29.
- Frebold H., Tipper H.W. (1975) Upper Callovian and Lower Oxfordian Ammonites from Southeastern Bowser Basin, British Columbia // Canadian Journal of Earth Sciences. V. 12. P. 145-157.
- Garetskii R. G., Aisberg R. E., and Starchik T. A. (2004) Pripyat Trough: Tectonics, geodynamics, and evolution // Russian Journal of Earth Sciences. V. 6, no. 3. P. 217–250.
- Garstang W. (1922) The theory of recapitulation: A critical restatement of the biogenetic law // J. Linn. Soc. Zoo1. 35. P. 81-101. George, T. N. (1933) Palingenesis and palaeontology // Biol. Rev. V. 8. P. 107-135.
- Gérard Ch., Contaut H. (1936) Les Ammonites de la Zone a Peltoceras athleta du centreouest de la France // Mém. Soc. Geol. France. N.S. T. XIII. Mém. No. 9. Fasc. 2/3. P. 1-79.
- Golonka J., Bocharova N.Y., Ford D.W., Edrich M.E., Bednarczyk J., Wildharber J. (2003) Paleogeographic reconstructions and basins development of the Arctic // Marine and Petroleum Geology. V. 20. P. 211–248.
- Golonka J., Edrich M.E., Ford D.W., Pauken R.J., Bocharova N.Y. and Scotese C.R. (1996) Jurassic Paleogeographic Maps of the World / The Continental Jurassic, Michael Morales, ed. // Museum of Northern Arizona Bulletin. V. 60. P. 1-6.
- Gould S.J. (1977) Ontogeny and phylogeny. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press. 487 p.
- Grewingk C. (1850) Beitrag zur Kenntniss der orographischen und geognostischen Beschaffenheit der Nord-West-Kuste Amerikas mit den angliegenden Inseln // Verhandlungen der Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petersburg, für die Jahre 1848-1849. P. 76-366.
- Gulyaev D.B., Kiselev D.N., Rogov M.A. (2002) Biostratigraphy of the Upper Boreal Bathonian end Callovian of European Russia // in: Martire L. (ed.). 6th International Symposium on the Jurassic System, September 12-22 2002, Palermo. Abstracts and program. P. 81-82.
- Gulyaev D.B., Rogov M.A., Kiselev D.N. (2010) Nomenclature problems of ammonite biohorizons (faunal horizons) in Jurassic and Cretaceous stratigraphy // Earth Science Frontiers. V. 17, Special Issue. P. 91-93.
- Hahn W., Koerner U., Malz H. (1971) Die Aufsphlüsse imn oberen Dogger (Bathonium-Callovium) im Albstollen der Bodenseewasserversorgung unter der Zollernalb (SW-Deutschland) // Jh. geol. Landesamt. Baden-Württemberg. V. 13. P. 123-144.
- Hallam A. (1988) A re-evaluation of Jurassic eustasy in the light of new data and the revised Exxon curve. In: Wilgus, C.K., Hastings, B.S., Kendall, C.G.St.C., Posamatir, H.W., Ron, C.A., van Wagner, J.C. (Eds.), Sea-Level Changes. An Integrated Approach. SEPM Special Publication. V. 42. P. 261-73.
- Hallam, A. (2001) A review of the broad pattern of Jurassic sea-level changes and their possible causes in the light of current knowledge // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 167. P. 23–37.
- Hall R.L. (1984) Lithostratigraphy and biostratigraphy of the Fernie Formation (Jurassic) in the southern Canadian Rocky Mountains. In: The Mesozoic of Middle North America // Canadian Society of Petroleum Geologist, Memoir 9. P. 233-248.
- Hall R.L. (1988) Ammonite faunas of the Fernie formation, Southern Canadian Rocky Mountains. 2-nd International Symposium on Jurassic Stratigraphy Lisboa, 1988. P. 1067-1080.
- Hall R.L., Poulton T.P. (2012) Callovian (Middle Jurassic) ammonite faunas from the Bowser Lake Group, Northern Bowser Basin, British Columbia // Revue de Paléobiologie, Genève. V. spéc. 11. P. 379-397.
- Hammer Ø., Bucher H. (2006) Generalized ammonoid hydrostatics modelling, with application to Internites and intraspecific variation in Amaltheus // Paleontol Res. V. 10. P. 91–96.
- Hebert E. (1857) Les mers anciennes et leurs rivages dans le bassin de Paris ou classification des terrains par les oscillations du sol. Premiere Partie. Terrain Jurassique. Paris. 87 p.
- Haq B. U. (2017) Jurassic Sea-Level Variations: A Reappraisal // GSA Today, no. 1, doi: 10.1130/GSATG359A.1.
- Haug E. (1898) Études sur les goniatites // Mém. Soc. Geol. France, Paléont.. V. 7(4). Mém. 18. P. 1–112.
- Hollingworth N.T.J., Wignall P.B. (1992) The Callovian-Oxfordian boundary in Oxfordshire and Wiltshire based on two new temporary sections // Proceedings of the Geologists' Association. V. 103, no. 1. P. 15-30.
- Howarth M.K. (2013) Psiloceratoidea, Eodoceratoidea, Hildoceratoidea // Treatise Online. N 57: Part L, Revised, V. 3B, Chapter 4.
- Howarth M.K. (2017) Systematic Description of the Stephanoceratoidea and Spiroceratoidea // Treatise Online. N 84: Part L, Revised, V. 3B, Chapter 6. P. 1-101.
- Hyatt A. (1877) Genetic Relations of Stephanoceras. Proceedings of the Boston Society of Natural History. V. 18. P. 360-400.
- Hyatt A. (1900) Cephalopodes. In Zittel K.A. Texbook of palaeontology. V. 1. Translated and edited by C.R. Eastman. L.-N.Y.: Macmillan & Co, Ltd. P. 502-604.
- ICZN (International Commission on Zoological Nomenclature), 1955 Opinion 324. Addition to the Official List of Generic Names in Zoology of the names of twenty-one nominal genera of Ammonites (Class Cephalopoda, Order Ammonidea) and matters incidental thereto. Opinions and Declarations Rendered by The International Commission on Zoological Nomenclature, 9, 15. P. 227–250.

- Imlay R. W. (1948) Characteristic marine Jurassic fossils from the western interior of the United States // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 214-B. P. 13-33.
- Imlay R. W. (1953a) Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska, Part 1. Western Interior United States // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 249-A, p. 1-39,
- Imlay R.W. (1953b) Callovian (Jurassic) ammonites from the United States and Alaska. Pt. 2. Alaska Peninsula and Cook Inlet regions // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 249-B. P. 41-108.
- Imlay R.W. (1961) Late Jurassic Ammonites From the Western Sierra Nevada, California // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 374-D. 30 p.
- Imlay R.W. (1962) Jurassic (Bathonian) or Early Callovian Ammonites From Alaska and Montana // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 374-C. 32 p.
- Imlay R.W. (1975) Stratigraphic Distribution and Zonation of Jurassic (Callovian) Ammonites in Southern Alaska // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. N 836. 27 p.
- Imlay R.W. (1980) Middle Jurassic (Bathonian) Ammonites from Southern Alaska // U.S. Geol. Survey Prof. Paper. V. 1091. P. 1-42.
- Jardat R. (2010) L'évolution des peuplements d'ammonites au cours de l'Oxfordien inférieur (Zone à Mariae et Zone à Cordatum) du Jura (Est de la France) // Carnets de Geologie / Notebooks on Geology. V. 07. P. 1-15.
- Jeannet A. (1951) Stratigraphie und Paleontologie des oolithischen Eisenerzlagers von Herznach und seiner Umgebung. Teil 1.
 Beiträge zur Geologie der Schweiz. Geotechnische Serie, XIII. V. 5. P. 1-240.
- Judkins H., Vecchione M., Cook A., Sutton T. (2017) Diversity of midwater cephalopods in the northern Gulf of Mexico: comparison of two collecting methods // Marine Biodiversity. V. 47. P. 647–657.
- Karitzky A. (1886) Der paläontologische Charakter der Jura-Ablagerungen der Umgegend von Traktomirow und Grigorowka im Gouvernement Kiew // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaentologie. Bd. I. S. 195-204.
- Karitzky A. (1887) Ueber die verticale Vertheilung der Ammonitiden im Kiewer Jura // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Palaentologie. Bd. II. S. 57-63.
- Keupp H., Mitta V.V. (2004) Septenbildung bei Quenstedtoceras (Ammonoidea) von Saratov (Russland) unter anomalen Kammerdruckbedingungen. Mitteilungen aus dem Geologish-Paläontologishen Institut de Universität Hamburg. V. 88. P. 51-62.
- Keupp H., Mitta V.V. (2013) Cephalopod jaws from the Middle Jurassic of central Russia // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie. V. 270(1). P. 23-5
- Keyserling A. (1846) Wissenschaftliche Beobachtungen auf einer Riese in der Pechora Land im Jahre 1843. St. Petersburg. 465 p.
- Kiselev D.N. (2002) About a direct correlation possibility of the callovian between the boreal and subboreal provinces by Cardioceratidae // in: Martire L. (ed.). 6th International Symposium on the Jurassic System, September 12-22 2002, Palermo. Abstracts and program. P. 81-82.
- Kiselev D.N. (2018) Variability of Relative Body Chamber Length in Jurassic Ammonites of the Family Cardioceratidae Siemiradzki, 1891, and Its Taxonomic Significance // Paleontological Journal. V. 52, No. 13. P. 1503–1530.
- Kiselev D.N., Rogov M.A. (2004) Preliminary report on the Callovian/Oxfordian boundary in the Central Russia. In: 32nd International Geological Congress, electronic version posted on-line on July 20, 2004, Abs., pt. 1, abs. 177-19. P. 824.
- Kiselev D.N., Rogov, M. A., Guzhikov A. M., Pimenov M. N., Tesakova E.P., Dzyuba O.S. (2006) Dubki (Saratov region, Russia), the reference section for the Callovian/Oxfordian boundary // Abstracts of Talks and Posters presented during the 7th International Congress on the Jurassic System September 6-18, 2006, Krakow, Poland. P.178-180.
- Kiselev D., Rogov M., Glinskikh L., Guzhikov A., Pimenov M., Mikhailov A., Dzyuba O., Matveev A., Tesakova E. (2013) Integrated stratigraphy of the reference sections for the Callovian/Oxfordian boundary in European Russia // Volumina Jurassica. V. XI. P. 59-96.
- Kiselev D.N., Rogov M.A. (2018) Detailed biostratigraphy of the Middle Callovian lowest Oxfordian in the Mikhaylov reference section (Ryazan region, European part of Russia) by ammonites // Volumina Jurassica. V. XVI. P. 73–186.
- Klug C. (2001) Life-cycles of Emsian and Eifelian ammonoids (Devonian) // Lethaia. 34. P. 215–233.
- Klug C., Korn D., Landman N.H., Tanabe K., De Baets K., Bert D., Naglik C. (2015) Describing ammonoid Conchs / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. P. 3-24.
- Klug C., Korn D. (2004) The origin of ammonoid locomotion // Acta Palaeont. Pol.. 49. P. 235-242.
- Kopik J. & Wierzbowski A. (1988) Ammonites and Stratigraphy of the Bathonian and Callovian at Janusfjellet and Wimanfjellet, Sassenfjorden, Spitsbergen // Acta Palaeontologica Polonica. V. 33 (2). P. 145-168.
- Krishna J., Thierry J. (1987) Discovery of the genus Erymnoceras from the Middle Callovian of Kachchh, Western India: Paleontological, stratigraphical and paleobiogeographical implications // Newsletters on Stratigraphy. V. 17, no. 2. P. 71-78.
- Kröger B. (2002) On the ability of withdrawing of some Jurassic ammonoids // Abh. Geol.. B-A. V. 57. P. 199–204
- Kuhn O. (1938) Die Ammoniten des frankischen Calloviums // Nova Acta Leopoldina. N.F. Bd. 6. No. 43. S. 451-533.
- *Kulicki C.* (1974) Remarks on the embriogeny and postembryonal development of ammonites // Acta Palaeontologica Polonica. V. 19, no. 2. P. 201-224.
- Kulicki C., Mutvei H. (1982) Ultrastructure of the siphonal tube in Quenstedtoceras (Ammonitina) // Stockholm Contributions in Geology. V. 37. P. 129–138.
- Landman N.H. (1987) Ontogeny of Upper Cretaceous (Turonian-Santonian) scaphitid ammonites from the western interior of North America: systematics, developmental patterns, and life history // Bull. Am. Mus. Nat. Hist. V. 185. P. 117–241.
- Landman N.H, Waage K.M. (1993) Scaphitid ammonites of the Upper Cretaceous (Maastrichtian) Fox Hills formation in South Dakota and Wyoming // Bull. Am. Mus. Nat. Hist.. V. 215. P. 1–257.
- Lange W. (1973) Ammoniten und Ostreen (Biostratigraphie, Ökologie, Zoogeographie) des Callovium/Oxfordium grenzbereichs im Wiehengebirge // Münstersche Forschungen zur Geologie und Paläontologie. V. 27. P. 1-209.

- Leckenby J. (1859) On the Kalloway rock of the Yorkshire Coast // The quarterly journal of the Geological Society of London. V. 15, no. 1. P. 4-15.
- Lemoine E. (1932) Essai sur l'évolution du Genre Hecticoceras dans le Callovien de la Chaine du Mont-du-Chat. Deux nouvelles espéces d'Horioceras // Travaux du Laboratoire de Géologie de la Faculté des. Sciences de Lyon, XIX. V. 16. P. 1-527.
- Lukeneder A. (2015) Ammonoid Habitats and Life History / Ammonoid Paleobiology: From Anatomy to Ecology. Topics in Geobiology, V. 43. Springer US. P. 689-791.
- Madsen V. (1904) On Jurassic fossils from East-Greenland // Meddelelser om Grønland. V. 29. P. 157-211.
- Maire V. (1932) Étude sur les espèces d'ammonites de l'Oxfordien infèrieur de France-Comté appartenant aux genres Perisphinctes, Aspidoceras, Peltoceras // Bulletin de la Société Géologique de France. S. 5, t. 2, v.1. P. 21-51.
- Maire V. (1937) Contribution à la connaissance des Cardioceratidés. Etude sur les espèces des genres Pseudocadoceras, Quenstedtoceras et Cardioceras de Franche-Comté et de Bourgogne // Mémoires de la Société géologique de France, Nouvelle Série. V. 34. P. 5-134.
- Maire V. (1938) Sur quelques especes oxfordinnes rares ou nouvelles // Mém. Soc. Géol. France. V. 8/1-2, 5. P. 43-61.
- Makowski H. (1962) Problem of sexual dimorphism in ammonites // Palaeontologia Polonica. V. 12. P. 1-92.
- Mangold C. (1967) Le Callovien du Jura meridional // La succession des faunes dans le Callovien français. In: Ileme Colloque international du Jurassique. Luxemburg. P. 37-44.
- Mangold C. (1970) Les Perisphinctidae (Ammonitina) du Jura meridional au Bathonien et au Callovien. Documents des Laboratoires de géologie de la Faculté des sciences de Lyon. V. 41. P. 1–246.
- Mangold C. (1971) Stratigraphie des Etages Bathonien et Callovien du Jura meridional. Fascicule 2. Thèse Université, Inédit. Lyon. 369 p.
- Marchand D. (1977) Quelques precisions sur le polymorphisme dans la famille des Cardioceratidae Douville (Ammonoidea) // Haliotis. V. 6. P. 119-140.
- Marchand D. (1979) Un nouvel horizon paléontologique: 1'horizon à Paucicostatum (Oxfordien inférieur, zone à Mariae, base de la sous-zone à Scarburgense) // C. R. Soc. Géol. France. 3. P. 122-124.
- Marchand D. (1984) Découverte de l'horizon à Paucicostatum (Oxfordien inférieur, zone à Mariae, sous-zone à Scarburgense) dans les environs de Fabrègues (Sète à 1/50000). Conséquences paléogéographiques et paléobiogéographiques // Bull. sci. Bourg. V. 37(2). P. 61-69
- Marchand D. (1986) L'évolution des Cardioceratinae d'Europe occidentale dans leur contexte paléobiogéographique (Callovien supérieur Oxfordien moyen). Thèse Univ. de Bourgogne. Dijon. 601 pp. [unpubl.]
- Marchand D., Dommergues J.L. (1988) Rythmes évolutifs et hétérochronies du developpement: Exemples pris parmi les Ammonites Jurassiques. (Evolutionary Tempos and Ontogenetic Heterochronies: Examples in Jurassic Ammonites). In: Wiedmann J., Kullmann J. (Eds.) Cephalopods Present and Past, Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, Stuttgart. P. 67-78.
- Matyja B.A. (1986) Developmental polymorphism in Oxfordian ammonites // Acta geologica Polonica. V. 36. P. 37-68.
- Matyja B.A. (1994) Developmental polymorphism in the Oxfordian ammonite subfamily Peltoceratinae // Paleopelagos Special Publication. V. 1. P. 277-286.
- McKinney M.L. (1984) Allometry and heterochrony in an Eocene echinoid lineage: morphological change as a by-product of size selection // Paleobiology. V. 10. P. 407–419.
- McKinney M.L., McNamara K.J. (1991) Heterochrony: the evolution of ontogeny. New York: Plenum Press. 437 p.
- McNamara K.J. (1986) A guide to the nomenclature of heterochrony // Journal of Paleontology. V. 60, No.1. P. 4–13.
- McNamara K.J. (2012) Heterochrony: the Evolution of Development // Evo Edu Outreach. No. 5. P. 203–218.
- Meek F. B. (1859) Remarks on the Cretaceous fossils collected by Professor Henry Y. Hind, on the Assiniboine and Saskatchewan Exploring Expedition, with descriptions of some new species; Northwest Territory. Repts. Prog.; together with a preliminary and general report on the Assiniboine and Saskatchewan Exploring Expedition, by Henry Youle Hind. Toronto. P. 182 -185.
- Mignot Y. Un probleme de paleobiologie chez les ammonoides (Cephalopoda): croissance et miniaturisation en liaison avec les environnements. PhD thesis, unpublished. 1992. 98 p.
- Mironenko A.A. (2015) Wrinkle layer and supracephalic attachment area: implications for ammonoid paleobiology // Bulletin of Geosciences, V. 90. No.2. P. 389–416.
- Mitta V.V. (1999) The genus Cadochamoussetia in the phylogeny of the Jurassic Cardioceratidae (Ammonoidea) // in: Olóriz F.&Rodriguez-Tovar F.J. (Eds.): Advancing Research on Living and Fossil Cephalopods: Development and Evolution: Form, Construction, and Function: Taphonomy, Palaeoecology, Palaeobiogeography, Biostratigraphy, and Basin Analysis. N.-Y.: Kluwer Academic/Plenum Publishers. P. 125-136.
- Mitta V.V. (2005) Late Bathonian Cardioceratidae (Ammonoidea) from the Middle Reaches of the Volga River // Paleontological Journ. V. 39. Suppl. 5. P. 629-644.
- Mitta, V.V., Dietl, G., Callomon J.H.,, Schweigert, G. & Dietze, V. (2015) The ammonite genus Cadoceras (Cardioceratidae) in the Lower Callovian (Middler Jurassic) of the Swabian Alb and the Wutach area (Southern Germany) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. B. 278. H. 3. P. 303-321.
- Mitta V., Glinskikh L, Kostyleva V., Dzyuba O., Shurygin B., Nikitenko B. (2015) Biostratigraphy and sedimentary settings of the Bajocian-Bathonian beds of the Izhma River basin (European North of Russia) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. B. 277, H. 3. P. 307–335.
- Mitta V., Kostyleva V., Dzyuba O., Glinskikh L., Shurygin B., Seltzer V., Ivanov A., Urman O. (2014) Biostratigraphy and sedimentary settings of the Upper Bajocian-Lower Bathonian in the vicinity of Saratov (Central Russia) // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie-Abhandlungen. V. 271, no. 1. P. 95-121.
- Monks N, Young J.R. (1998) Body position and the functional morphology of Cretaceous heteromorphy ammonites // Palaeontol Electronica 1.1.1A.

- Mönnig E. (1989) Stratigraphie und Fazies des Galloviums im Raum Porta-Hannover-Hildesheim. Clausthaler Geowissenschaftliche Dissertationen 37. P. 1–183.
- Mönnig E. (1993) Die Ornatenton-Formation in Nordwestdeutschland. Eine stratigraphische Revision // Newsletters on Stratigraphy. V. 28, no. 2/3. P. 131-150.
- Mönnig E. (1995) Der Macrocephalen-Oolith von Hildesheim // Mitteilungen des Roemer-Museums Hildesheim, neue Folge, 5. P. 1-77
- Mönnig E. (2010) On the Systematic of the Ammonite genus Kepplerites and its occurrence in the Koenigi Zone (Callovian, Middle Jurassic) of Central Europe and England // Earth Science Frontiers. V. 17, Special Issue. P. 117–119.
- Mönnig E. (2017) The evolution of Oppel's 'Macrocephalusbett' (Callovian, Middle Jurassic) // Lethaia. V. 50, Iss. 3. Special Issue. P. 356-368.
- Mönnig E., Dietl G. (2017) The systematics of the ammonite genus Kepplerites (Upper Bathonian and basal Callovian, Middle Jurassic) and the proposed basal boundary stratotype (GSSP) of the Callovian Stage // Neues Jahrbuch für Geologie und Paläontologie, Abhandlungen. B. 286. H. 3. P. 235–287.
- Mönnig E., Franz M., Schweigert G. (2018) Der Jura in der Stratigraphischen Tabelle von Deutschland (STD 2016) // Zeitschrift der Deutschen Gesellschaft für Geowissenschaften. B. 169. H. 2. P. 225–246.
- Morley-Davies A. (1916) The zones of the Oxford and Amphtill Clays in Buckingamshire and Bed-ford-shire // Geological Magazine. V. 6, no. 3. 395 p.
- Müller S. WM. (1941) Standard of the Jurassic System // GSA Bulletin. V. 52, no. 9. P. 1427–1444.
- Müller R. D., Zahirovic S., Williams S. E., Cannon J., Seton M., Bower D. J., Tetley M. G., Heine C., Le Breton E., Liu S., Russell S. H. J., Yang T., Leonard J., and Gurnis M. (2019) A global plate model including lithospheric deformation along major rifts and orogens since the Triassic // Tectonics. V. 38, Iss. 6. P. 1884-1907.
- Murphy M.A., Salvador A. (1999) International Stratigraphic Guide An abridged version // Episodes. V. 22, no. 4. P. 255-271.
- Navarro N., Neige P., Marchand D. (2005) Faunal invasions as a source of morphological constraints and innovations? The diversification of the early Cardioceratidae (Ammonoidea; Middle Jurassic) // Paleobiology. V. 31, no. 1. P. 98–116.
- Neaverson E. (1925) The Zones of the Oxford Clay near Peterborough // Proceedings of the Geologists' Association. V. 36. P. 27-35
- Neumayr M. (1871) Jurastudien. 3. Die Phylloceraten des Dogger und Malm // Jahrbuch der Kaiserlich Königlichen Geologischen Reichsanstalt. Bd. XXI. Hft. III. S. 297-354.
- Neumayr M. (1876) Die Ornatenthone von Tschulkowo und des stelling des Russischen Jura // Geognostishe-paläontologishe Beitrage. V. II. P. 321-368.
- Neumayr M. (1885) Die geographische Verbreitung der Juraformation // Akademie der Wissenschaften, Vienna. Mathematischnaturwissenschaftliche Klasse. Denkschriften, Bd. 50, 1. Abth. S. 57-144.
- Newton E., Teall J. (1897) Notes on a collection of Rocks and Fossils from Franz-Josef Land // Quart. Geol. Soc. London. V. 53. 95 p.
- Niederhöfer H.-J., Dietl G. (2014) Zur Stratigraphie und Ammonitenfauna des Ornatenooliths (Ornatenton-Formation, Callovium) in der südwestlichen Schwäbischen Alb // Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg. B. 170, h. 1. S. 245 –272.
- Nikishin A.M., Petrov E.I., Cloetingh S., et al. (2019) Geological structure and history of the Arctic Ocean based on new geophysical data: Implications for paleoenvironment and paleoclimate. Part 2. Mesozoic to Cenozoic geological evolution // Earth-Science Reviews, https://doi.org/10.1016/j.earscirev.2019.103034
- Nikitin S.N. (1885) Der Jura der umgegend von Elatma. 2 Lief. Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. V. XV, no. 2. P. 42-67.
- Nokleberg W.J., Parfenov L.M., Monger J.W.H., Norton I.O., Khanchuk A.I., Stone D.B., Scotese C.R., Scholl D.W., and Fujita K. (2001) Phanerozoic Tectonic Evolution of the Circum-North Pacific. USGS Professional Paper, 1626. 122 p.
- Norris M.S., Hallam A. (1995) Facies variations across the Middle--Upper Jurassic boundary in Western Europe and the relationship to sea-level changes // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 116. P. 189-245.
- Okamoto T. (1996) Theoretical modeling of ammonoid morphology / Landman NH, Tanabe K, Davis RA (eds) Ammonoid Paleobiology, Topics in Geobiology, 13. Plenum, New York.. P. 225-251.
- Oppel A. (1862-1863). Über jurassische Cephalopoden // Paläont. Mitt. Mus. klg. Bayer. Staat. Bd.1. S. 127-266.
- Oppel A. (1856-1858) Die Juraformation Englands, Frankreichs und des südwestlichen Deutschlands // Jahreshefte des Vereins für vaterländische Naturkunde in Württemberg. Bd.12-14. 857 s.
- d'Orbigny A. (1842-1851) Paleontologie française. Terrains jurassiques. I. Céphalopodes. Paris: Masson. 642 p.
- d'Orbigny A. (1845) Mollusques. Systeme Jurassique (Etage Oxfordien). Terrain secondaire. In.: Murchison, Vemeuil, Keyserling. Geologie de la Russie de l'Oural, V. II. Paleontologie. P. 419-511.
- d'Orbigny A. (1852) Cours elementaire de paleontologie et de geologie stra-tigraphiques. Paris. V. II. 231 p.
- Page K.N. (1988) The stratigraphy and ammonites of the British Lower Callovian. Thesis unpublished. 463 p.
- Page K.N. (1989) A stratigraphical revision for the English Lower Callovian // Proceedings of the Geologists' Association. V. 100, no. 3. P. 363-382.
- Page K.N. (1991) Ammonites. In: Martill D.M., Hudson J.D. Fossil of the Oxford Clay // Palaeontological Association. London. P. 87-143.
- Page K.N. (1994) A review of the suitability of key British Callovian-Oxfordian and Oxfordian Kimmeridgian sites as Global Stratotype sections and Points (GSSPs) for stage boundaries (Abstract). In F. Atrops (Ed.), Guide book and abstracts, 4th Oxfordian and Kimmerdgian Working Groups Meeting, Lyon, France, June Lyon. P. 15-16.
- Page K.N. (1995) Biohorizons and zonules: infra-subzonal units in Jurassic ammonite stratigraphy // Palaeontology. V. 38. Pt. 4. P. 801-814.

- Page K.N. (2004) The Callovian-Oxfordian boundary in Britain: a review of key sections and their correlation with the proposed global stratotype section and point for the Oxfordian in Haute Provence, France // Rivista Italiana di Paleontologia e Stratigrafia. V. 110, no. 1. P. 201-208.
- Page K.N., Melendez G., Wright J.K. (2009a) The ammonite faunas of the Callovian-Oxfordian boundary interval in Europe and their relevance to the establishment of an Oxfordian GSSP // Volumina Jurassica. V. VII, no. 1. P. 89–99.
- Page K.N., Melendez G., Hart M. B., Price G. D., Wright J.K., Bown P., Bello J. (2009b) Integrated stratigraphical study of the candidate Oxfordian Global Stratotype Section and Point (GSSP) at Redcliff Point, Weymouth, Dorset, UK // Volumina Jurassica. V. VII, no. 1. P. 101–111.
- Pakuckas Č. (1932) Die Ammoniten Fauna des Oxford und Kelloway von Papilé // Mémoire de la Faculte des Sciences de l'Universite de Vytautas le Grand, Section de Géologie. V. VI. P. 3-87.
- Palframan D.F.B. (1969) Taxonomy of sexual dimorphism in ammonites: morphogenetic evidence in Hecticoceras brightii (Pratt) // International Union of Geological Sciences. Ser. A. no.1. P. 126-154.
- Parent H., Scherzinger A., Schweigert G. (2008) Sexual phenomena in Late Jurassic Aspidoceratidae. Dimorphic correspondence between Physodoceras hermanni (Berckhemer) and Sutneria subeumela Schneid, and first record of possible hermaphroditism // Palaeodiversity. No 1. P. 181–187.
- Parona C. F., Bonarelli G. (1897) Sur la faune du Callovien inf. (Chanasien) de Savoie // Mem. Acad. Sci. Belles-Lettres et Arts Savoie. V. 4, no. 6. P. 35.
- Pavlow A. (1901) La Cretacé inférieur de la Russie et sa faune // Nouveaux Mémoires de la Société Impériale des Naturalistes de Moscou. T.XVI. Livr. 3. P. 1-87.
- Pavlow A., Lamplugh G. (1892) Argiles de Speeton et leurs équivalents // Bull. Soc. Natur. Moscou. No. 3-4. 212 p.
- Pellenard P., Fortwengler D., Marchand D., Thierry J., Bartolini A., Boulila S., Collin P., Enay R., Galbrun B., Gardin S., Huault V., Huret E., Martinez M., Chateau-Smith C. (2014) Integrated stratigraphy of the Oxfordian global stratotype section and point (GSSP) candidate in the Subalpine Basin (SE France) // Volumina Jurassica. V. XII, no. 1. P. 1–44.
- Phelps M.C. (1985) A refined ammonite biostratigraphy for the Middle and Upper Carixian (Ibex and Davoei Zones, Lower Jurassic) in North-West Europe and stratigraphic details of the Carixian-Domerian boundary // Geobios. No.18, fasc. 3. P. 321-362
- Phillips J. (1829) Illustrations of the geology of Yorkshire; or, A description of the strata and organic remains of the Yorkshire coast: accompanied by a geological map, sections, and plates of the fossil plants and animals. Second edition, 1835. Thomas Wilson, York and London. 192 p.
- Pompeckj J.F. (1893-1896) Beiträge zu einer Revision der Ammoniten des schwäbischen Jura. Lieferung II. (IV. Lytoceras. V. Ectocentrites). Stuttgart. P. 96-178.
- Pompeckj J. F. (1894) Uber Ammonoideen mit "anormaler wohnkammer" // J. Ver. Waterl. Naturk. Württ.. 49. S. 220–290.
- Pompeckj J. F. (1899) Marines Mesozoicum von König-Karls-Land. (Vorläufiger Bericht). Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens forhandlingar, 5. P. 499-464.
- Pompeckj J. (1900) Jura-Fossilien aus Alaska // Verhrandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petenburg. Zweite Serie, XXXVIII, 1. P. 239-278.
- Pompeckj J. (1898-1900) Jurassic fauna of Cape Flora. The Norvegian North Polar Expedition 1893-1894. Scientific results. V. 1. Christiana. 95 p.
- Poulton, T.P. (1987) Zonation and correlation of middle Bathonian to lower Callovian (Jurassic) ammonites, Salmon Cache Canyon, Porcupine river, northern Yukon // Geol. Surv. Can. Bull. 358. 155 p.
- Poulton, T.P., Detterman, R.L., Hall, R.L., Jones, D.L., Peterson, J.A., Smith, P., Taylor, D.G., Tipper, H.W., Westermann, G.E.G. (1993) Western Canada and United States. In: The Jurassic of the Circum-Pacific. Cambridge University Press. P. 29–92.
- Poulton, T.P., Hall, R.L. (1993) Western interior Canada. In: Westermann, G.E.G. (Ed.), The Jurassic of the Circum-Pacific. Cambridge University Press. P. 38–44.
- Poulton, T.P., Hall, R.L., Tipper, H.W., Cameron, B.E.B., Carter, E.S. (1991) Current Status of Middle Jurassic Biostratigraphy of the Queen Charlotte Islands, British Columbia // Geological Survey of Canada Paper, 90-10. P. 237–252.
- Poulton, T.P., Hall, R.L., & Callomon J.H. (1994) Ammonite and Bivalve assemblages in Bathonian through Oxfordian strata of Northern Bowser Basin, Northwestern British Columbia, Canada // Geobios, M.S. V. 17. P. 415-421.
- Poulton, T.P., Hall, R.L. (2019) Probable Early Callovian ammonite horizons from northwestern British Columbia, Canada // Journal of South American Earth Sciences. V. 95. 102214. P. 1-15.
- Ramajo J., Aurell M. (2008) Long-term Callovian-Oxfordian sea-level hanges and sedimentation in the Iberian carbonate platform (Jurassic, Spain): possible eustatic implications // Basin Research. V. 20. P. 163–184.
- Rawson, P.F. (1982) New Arctocephalitinae (Ammonoidea) from the Middle Jurassic of Kong Karls Land, Svalbard // Geological Magazine. V. 119. P. 95-100.
- Reeside J. B., Jr., (1919) Some American Jurassic ammonites of the genera Quenstedticeras, Cardioceras, and Amoeboceras, family Cardioceratidae // U.S. Geological Survey Professional Paper. V. 118. 64 p.
- Reinecke J. C. M. Maris protogaei Nautilos et Argonautas vulgo Cornua Ammonis in Agro Coburgico et vicino reperiundos. Coburg. 1818. 90 S.
- Rogov M.A. (2020) Infrazonal ammonite biostratigraphy, paleobiogeography and evolution of Volgian craspeditid ammonites // Paleontological Journal, V. 54, No. 10. P. 1189-1219.
- Rogov M., Zakharov V., Kiselev D. (2009) Molluscan immigrations via biogeographical ecotone of the Middle Russian Sea during the Jurassic // Volumina Jurassica. V. VI. P. 143–152.
- Rogov M., Zakharov V. (2014) Russian GSSP Candidate Sections for the Jurassic System // STRATI 2013. First International Congress on Stratigraphy. At the Cutting Edge of Stratigraphy. Springer Geology. P. 277-281.
- Rollier L. (1922) Phylogeny des ammonoïdes // Eclogae geological Helvetiae. V. XVII, no. 3. P. 358-360.

- Roy A., Banerjee S., Bardhan S. (2019) Peltoceratinae (Ammonoidea) from the Upper Callovian–Lower Oxfordian of Kutch, India: Systematic revision and biostratigraphic implication // Geobios. V. 56. P. 1-30.
- Quenstedt F.A. (1858) Der Jura. Tubingen: Berlag der Laupp'tchen Buchhandlung. 842 S.
- Quenstedt F.A. (1886-1887) Die Ammoniten des Schwäbischen Jura. Band II. Der Braune Jura. Stuttgart: Schweizerbart. S. 441-815.
- Quereilhac Ph., Marchand D., Jardat R., Bonnot A., Fortwengler D., Courville Ph. (2009) La faune ammonitique des marnes à fossiles ferrugineux de la région de Niort, France (Oxfordien inférieur, Zone à Cordatum, Sous-Zone à Cordatum) // Notebooks on Geology, Brest, Article 05. P. 1-21.
- Sachs W.N. (1962) Uber die Anwendungsmoglichkeit der allgemeinen Juragliederung auf die Juraablagerungen Sibiriens // Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1962. C. R. et Mém. Inst. grandducal, Sect. Sci. Nat., Phys. et Math. Luxembourg. P. 763-781.
- Sahagian D., Pinous O., Olferiev A., Zakharov V. (1996) Eustatic curve for the Middle Jurassic-Cretaceous based on Russian platform and Siberian stratigraphy: zonal resolution // Bull. A.A.P.G. V.80. P. 1433-1458.
- Salfeld H., Frebold H. (1924) Jura- und Kreidefossilien von Nowaja Semlja // Reports of the Scientific Results of the Norwegian Expedition to Novaya Zemlya. 1921. No. 23. 12 S.
- Sasonov N.T. (1962) Stratigraphie des dépôts jurassiques de la Plate-forme Russe // Colloque du Jurassique, Luxembourg, 1962. C. R. et Mém. Inst. grandducal, Sect. Sci. Nat., Phys. et Math. Luxembourg. P. 787-805.
- Saunders W.B, Shapiro E.A. (1986) Calculation and simulation of ammonoid hydrostatics // Paleobiology. 12. P. 64-79
- Schairer G. (1990) Einige Ammoniten aus dem "Orbis-Oolith" (Oberbathon, Mittlerer Jura) von Sengenthal. Mitteilungen der Bayerischen Staatssammlung für Paläontologie und Historische Geologie. H. 30. P. 15-26.
- Schindewolf O. (1925) Entwurf einer Systematik der Perisphincten // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, LII. Beilage-Band. Abteilung B. Geologie und Paläontologie. Abt. B. S. 309-343.
- Schindewolf O. (1965) Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. IV // Akademie der Wissenchaften und der Literatur, Abhandlungen der matematisch-naturwissenschaftlichen Klasse. Nr. 6. S. 409(139)-508(238).
- Schmidt H. (1925) Neotenie und beschleunigte Entwicklung bei Ammoneen // Palaeontologische Zeitschrift. V. 7, Iss. 1. P. 197–205
- Scotese C.R. (2014) Atlas of Jurassic Paleogeographic Maps, PALEOMAP Atlas for ArcGIS, V. 4, The Jurassic and Triassic, Maps 32-42, Mollweide Projection, PALEOMAP Project, Evanston, IL.
- Seton M., Müller R.D., Zahirovic S., Gaina C., Torsvik T., Shephard G., Talsma A., Gurnis M., Turner M., Chandler M. (2012), Global continental and ocean basin reconstructions since 200 Ma // Earth-Science Reviews. V. 113, no. 3-4. P. 212-270.
- Sey I.I., Repin Y.S., Kalacheva E.D., Okuneva T.M., Paraketsov K.V., Polubotko I.V. (1993) Eastern Russia. In: The Jurassic of the Circum-Pacific. Cambridge University Press. P. 225-246.
- Siemiradzki J. (1891) Fauna kopalna warstw oxfordzkich i kimerydzkich w okręgu krakowskim i przyległych częściach Królestwa Polskiego. Cz. 1, Głowonogi. Kraków: Akad. Umiejętności. 2. 92 s.
- Siemiradzki J. (1894) Neue Beiträge zur Kenntniss der Ammoniten-Fauna der polnischen Eisenoolithe // Zeitschrift der Deutschen Geologischen Gesellschaft. B. 46, H. 3. P. 501 536.
- Siemiradzki J. (1899) Monographische Beschreibung der Ammoniten-Gattung Perisphinctes // Palaeontographica. V. 46. P. 352.
- Sinzow I.F. (1899) Notizen über die Jura-, Kreide- und Neogen-Ablagerungen der Gouvernements Saratow, Simbirsk, Samara und Orenburg // Odessa Universitet Zapiski. V. 77. P. 1-106.
- Smith P. L. (1983) The Pliensbachian ammonite Dayiceras dayiceroides and Early Jurassic paleogeography // Canadian Journal of Earth Sciences. V. 20. P. 86-91.
- Smith D.G., Harland W.B., Hughes N.F., Pickton C.A.G. (1976) The geology of Kong Karls Land, Svalbard // Geological Magazine. V. 113. no. 3. P. 193-232.
- Sokolov D., Bodylevsky W. (1931) Jura- und Kreideformationen von Spitzbergen // Skrifter om Svalbard og Ishavet. Nr.35. 151 S.
- Sowerby J. (1812-1846) The mineral conchology of Great Britain. 7 vols. London.
- Spath L.F. (1924) On the Blake collection of ammonites from Kachh, India // Paleontologia Indica. N.S. V. IX. Mem. N1. Calcutta. 29 p.
- Spath L.F.S. (1928a) Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Kutch). Pt. II // Palaeontologia Indica, new series IX(2). P. 73-161.
- Spath L.F.S. (1928b) Revision of the Jurassic Cephalopod Fauna of Kachh (Kutch). Pt. III // Palaeontologia Indica, new series IX (2). P. 73-161.
- Spath L.F.S. (1931) Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of the Kachh (Cutch). Pt. IV // Palaeontologia Indica, new series IX(2). P. 279-550.
- Spath L.F.S. (1932) The invertebrate faunas of the Bathonian-Callovian deposits of Jameson Land (East Greenland) // Meddelelser om Grønland. V.87, 7. P. 1-158.
- Spath L.F. (1933) Revision of the Jurassic Cephalopod fauna of Kachh (Cutch). Pt. VI. // Mem. Geol. Surv. India. Palaeontologia Indica. N. S. V. IX. Mem. 2. P. 659-945.
- Spath L.F.S. (1939) The ammonite zones of the Upper Oxford Clay of Warboys, Huntingdonshire // Bull. Geol. Surv. G. B., 1. London. P. 82-98.
- Suess E. (1865) Über Ammoniten. Sitzungsber kaiserl Akad Wiss. Wien. 52. P. 3–19.
- Surlyk F., Callomon J.H., Bromley R.G., Birkelund T. (1973) Stratigraphy of the Jurassic-Lower Cretaceous sediments of Jameson Land and Scoresby Land, East Greenland // Grønl. Geol. Unders. Bull. no.105. 76 p.
- Sykes M. The stratigraphy of the Callovian and Oxfordian stages (Middle-Upper Jurassic) in northern Scotland // Scott. J. Geol. 1975. V. II, N.1, P. 51-78.

- Teisseyre L. (1883) Ein Beitrag zur Kenntniss der Ceph. Fauna der Ornatentone im Gouv. Rjäsan (Russland). Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse, 88. P. 538-628.
- Teisseyre L. (1887) Notiz uber einige seltenere Ammoniten der Baliner Oolithe, Verh. Geol. Reichsanst. Wien. V. 21. 48 p.
- Teisseyre L. (1888) Studya paleontologiczne, I. Proplanulites novum genus. Rzecz o faunie ammonitowej krakowskich oolitów // Pamiętnik Akademii Umiejętności w Krakowie. Wydział Matematyczno-Przyrodniczy. T. XIV. P. 75-100.
- Teisseyre L. (1889) Über die systematische Bedeutung der sogenannten Parabeln der Perisphincten // Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie. 6. Beil.-Bd. 3. P. 570–643.
- Tesakova E.M. (2003) Callovian and Oxfordian Ostracodes from the Central Region of the Russian Plate // Paleontol. Journ. V. 37. Suppl. 2. P.107-227
- Thierry J. (1976) Paleobiogeographie quelques Stephanocerataceae (Ammonitina) du jurassique moyen et superieur; une conformation avec la theorie mobiliste // Geobios. N. 9. fasc. 3. P. 291-331.
- Thierry J., Cariou E., Elmi S., Mangold Ch., Marchand D., Rioult M. (1997) Callovien. In: In: Cariou E. & Hantzpergue P. (Eds.), Biostratigraphie du Jurassique quest-European et Mediterranéen // Bulletin des Centres de recherches exploration-production Elf-Aquitaine. Mémoire, 17. P. 63-78.
- Tintant H. (1963) Les Kosmoceratides du Callovien iferieur et moyen d, Europe Occidentale. Univ. France. Paris. N 29. 58p.
- Tintant H. (1977) Le polymorphisme intraspecifique en paleontologie (exemples pris ches les ammonites) // Haliotis. V. 6. P. 49-69.
- Tintant H., Thierry J. (1967) Repartition stratigraphique des macrocephalitides dans le callovien du versant meridional de la Bourgogne. In.: Ileme Colloque international du Jurassique. Luxemburg. P. 672-686.
- Tintant H., Thierry J. (1967) Repartition stratigraphique des macrocephalitides dans le callovien du versant meridional de la Bourgogne // La succession des faunes dans le callovien Français. Ileme Colloque international du Jurassique.Luxemburg. P. 17-36
- Tipper, H.W. (1993) British Columbia and adjacent areas in Canada. In: The Jurassic of the Circum-Pacific. G.E.G. Westermann (ed.). Cambridge University Press. P. 57–66
- Trautschold H. (1877) Erganzung zur Fauna der russischen Jura // Verhrandlungen der Kaiserlichen Russischen Mineralogischen Gesellschaft zu St. Petenburg. Zweite Serie, 12. P. 79-116.
- Trueman A.E. (1923) Some theoretical aspects of correlation // Proc. Geol. Assoc. V. 34. Iss. 3. P. 193–206.
- Trueman A.E. (1941) The ammonite body-chamber, with special reference to the buoyancy and mode of life of the living ammonite // Q. J. Geol. Soc.. 384. P. 339–383.
- Vančata V., Vančatová M. A., Chalyan V. G., Meishvili N. (2000) Longitudinal study of growth and body mass changes in ontogeny in captive rhesus macaques (Macaca mulatta) from the Institute of Medical Primatology, Sochi // Variability and Evolution. V. 8. P. 51 – 81
- Vischniakoff N. (1878) Observations sur la dernière loge de quelques Ammonitides de la Russie // Bulletin de la Société impériale des naturalistes de Moscou. T. LIII. Pt.1. P. 39-55.
- Vischniakoff N.P. (1882) Description des Planulati (Perisphinctes) jurassiques de Moscou. Pt. 1 (Atlas), Moscou. 8 pl.
- Waagen W. (1869) Die Formenreiche des Ammonites subradiatus // Geogn.- Paläont. Beitr. B. II. H. II. S. 179-256.
- Waagen W. (1875) Jurassic fauna of Kutch, the Cephalopoda // Palaeontologia Indica, Geological Survey of India. Series 9, Memoir, 1. P. 1–247.
- Weissermel W. (1895) Beitrag zur Kenntniss der Gattung Quenstedticeras // Z. Deutsh. Geol. Gesell. B. XLVII. S. 307-330.
- Wermbter H. (1891) Der Gebirgsbau des Leinetals zwischen Greene und Banteln // Neues Jahrb. f. Miner., Geol. und Paläont., Beil.-Bd., 7. S. 246-294.
- West G. B., Brown J. H., Enquist B. J. (2001) A general model for ontogenetic growth // Nature. V. 413. P. 628-631.
- Westermann G.E.G. (1966) Covariation and taxonomy of the Jurassic ammonite Sonninia adicra (Waagen) // N. Jb. Geol. Paläont. Abhandl. Bd.124. Hft.3. S. 289-312.
- Westermann G. E. G. (1993) Global bio-events in mid-Jurassic ammonites controlled by seaways // House M. R. (Ed.), The Ammonoidea: Environment, Ecology, and Evolutionary Change, (ed. M. R. House). Systematics Association Special. V. 47. Clarendon Press, Oxford. P. 187-226.
- Westermann G.E.G. (1996) Ammonoid life and habitat // Landman NH, Tanabe K, Davis RA (eds). Ammonoid Paleobiology. Topics in Geobiology 13. Springer US. P. 607–707.
- Westermann Gerd E.G. (2000a) Biochore classification and nomenclature in paleobiogeography: an attempt at order // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 158. P. 1–13.
- Westermann Gerd E.G. (2000b) Marine faunal realms of the Mesozoic: review and revision under the new guidelines for biogeographic classification and nomenclature // Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology. V. 163. P. 49–68.
- Whittaker A., Cope J.C.W., Cowie J.W., Gibbons W., Hailwood E.A., House M.R., Jenkins D.G., Rawson P.F., Rushton A.W.A., Smith D.G., Thomas A.T., Wimbledon W.A. (1991) A guide to stratigraphical procedure // Journal of the Geological Society London. V.148. P. 813-824.
- Wilhem C. (2014) Notes on Maps of the Callovian and Tithonian Paleogeography of the Caribbean, Atlantic, and Tethyan Realms: Facies and Environments. The Geological Society of America. Digital Map and Chart. Series 17. P. 1-12.
- Witfield R.P. (1906) Notes on some Jurassic fossils from Franz Josef Land, brought by a member of the Ziegler Exploring Expedition // Bulletin of the AMNH. V. 22, article 7. P. 131-134.
- Wright C.W., Calloman J.H., Howarth M.K. et al. (1996) Treatise on invertebrate paleontology. Part L, Mollusca 4: revised. V. 4, Cretaceous ammonoidea // Geological Society of America: University of Kansas Press. 1996. 362 p.
- Wright J. K. (1980) Oxfordian Correlation Chart. In: Cope J.C.W. et al. A correlation of Jurassic rocks in the British Isles. Part Two: Middle and Upper Jurassic // Geological Society of London Special Report. V. 15. P. 61-76.
- Wright J.K. (1983) The Lower Oxfordian (Upper Jurassic) of north Yorkshire // Proc. Yorks. Geol. Soc. V. 44. Hull. P. 249-281.

Аммониты и инфразональная стратиграфия бореального и суббореального бата и келловея

- Wright J. K. (2013) Speciation in the cardioceratinid ammonites of the Costicardia Subzone (Cordatum Zone) of the Oxfordian of Skye // Scottish Journal of Geology. V.48. P. 61-72.
- Wright N., S. Zahirovic R., Müller R.D, Seton M. (2013) Towards community-driven, open-access paleogeographic reconstructions: integrating open-access paleogeographic and paleobiology data with plate tectonics // Biogeosciences. No. 10. P. 1529-1541.
- Zakharov V., Rogov M. (2014) Review of the Jurassic System of Russia: Stages, Boundaries, and Perspectives // STRATI 2013. First International Congress on Stratigraphy. At the Cutting Edge of Stratigraphy. Springer Geology, P. 629-634.
- Zeiss A. (1956) Hecticoceras und Reineckeia im Mittel- und Ober-Callovien von Blumberg (Südbaden) // Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, mathematisch-naturwissenschaftlische Klasse, Neue Folge. V. 80. P. 1-102.
- Zeiss A. (1972) Diskussion der Beschreibungen Reinecke's von Ammoniten, Ceratiten und Nautiloideen aus dem Mesozoikum des nördlichen Bayern // Erlanger geologische Abhandlungen. V. 90. P. 31-40.
- Zieten C.H. (1830) Les pétrifications de Wurtemberg. Livr. 1. Stoutgart: Chez l'expedition de l'historie de notre temps. 102 S.
- Ziegler P. (1988) Evolution of the Arctic-North Atlantic and the Western Tethys // American Association of Petroleum Geologists. 43 Edition. 198 p.

Подписи к фототаблицам

Обозначения: ВЖК – временная жилая камера; КЖК – конечная жилая камера. Звездочкой обозначено начало жилой камеры, крестиком – устье, стрелкой – предустьевой пережим. Цифровым значением вблизи знака тире обозначена относительная толщина умбиликального перегиба (УП) вблизи устья, в процентах от максимальной толщины УП на КЖК. Цена деления линейки 10 мм.

Местонахождения коллекций: ГМ ИГАБМ – Геологический музей ИГАБМ СО РАН (Якутск); МРОКМ – Мордовский республиканский объединенный краеведческий музей им. И.Д. Воронина; ПИН – Палеонтологический музей им. Ю.А. Орлова РАН (Москва); РМЗ – Региональный музей землеведения при геологическом факультете Саратовского государственного университета им. Н.Г. Чернышевского; СПбГУ – палеонтологический музей Санкт-Петербургского государственного университета; ЦСГМ – Центральный Сибирский геологический музей при Институте геологии и геофизики (Новосибирск); ЦНИГР – Центральный научно-исследовательский геологоразведочный музей им. академика Ф.Н. Чернышева (ЦНИГР МУЗЕЙ); ЯрГПУ – геологический музей им. А.Н. Иванова (Ярославский государственный педагогический университет); В.М. – Британский музей естественной истории, Лондон; GMC – геологический музей Копенгагена; JHC – коллекция Дж. Калломона; IGW – Геологический институт, Варшава (Państwowy Instytut Geologiczny); РМО – Палеонтологический музей Осло (Paleontologisk Museum, Oslo).

Фотографии аммонитов из В.М., GMC и IGW сделаны М.А. Роговым.

Все изображения приведены в натуральную величину, если не указано иначе.

Таблица 1

Фиг. 1a, б. *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek). **Фиг. 1a, б**. КЖК, экз. № ЯрГПУ ЗФИ/ М-1. Земля Франца-Иосифа, о. Гукера, мыс Медвежий. Верхний бат, зона Barnstoni (сборы В.Д. Дибнера, 1957 г.).

Фиг. 2-4. *Cadoceras sokolovi* Kiselev. Фиг. 2a, б. КЖК (Д=193 мм), ЯрГПУ № 3/19; Фиг. 3a, б. КЖК (Д=165 мм), ЯрГПУ № 3/37. Фиг. 4a, б. ВЖК взрослых оборотов (Д=126 мм), ЯрГПУ № 3/39. Фиг. 2,3 — разрез у д. Черменино (Кологривский р-н, р. Унжа), слой 2/1; фиг. 4 — разрез у д. Колохта (Кологривский р-н, р. Унжа). Все: нижний келловей, зона Коепіді, подзона Curtilobus. Все фигуры даны с уменьшением (\times 0,44).

Таблица 2 (из [Kiselev, 2018])

Фиг. 1a, б. *Chamoussetia hyperbolicus* (Buckm.). ВЖК, экз. № ЯрГПУ 6/32. Костромская обл., р. Унжа, д. Колохта. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

Фиг. 2, 3. *Chamoussetia buckmani* Callomon et Wright, Фиг. 2а, б. ВЖК, экз. № ЯрГПУ 6/34. Фиг. 3а, б. КЖК, экз. № ЯрГПУ 6/33. Костромская обл., р. Унжа, д. Колохта. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus. Все фигуры даны в едином масштабе.

Таблица 3 (из [Kiselev, 2018], с изменениями)

Фиг. 1-5. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.). Фиг. 1а, б. тахигеронтный брадиморф, КЖК, экз. № ЯрГПУ Е/К-46. Ранее изображен в работе (Иванов, 1975, рис. 2,3). Рязанская обл., г. Елатьма, средний келловей, зона и подзона Jason. Фиг. 2а, б. КЖК, экз. № ПИН 4839/8. Фиг. 3а, б — КЖК, экз. № ЯрГПУ 3/56. Фиг. 4а, б. ВЖК на предкадоцерасовой стадии, экз. № ЯрГПУ 3/12. Костромская обл., р. Унжа, д. Черменино, слой 3/9. Средний келловей, зона Jason, подзона Меdea, биогоризонт medea medea. Фиг. 5. КЖК, экз. № МНС-NC 27, колл. А.А. Мироненко. Рязанская обл., с. Никитино, зона Jason, подзона Меdea. Фигуры 1-3 даны с уменьшением (×0,6) в едином масштабе.

Таблица 4 (из [Kiselev, 2018])

- Фиг. 1, 2. Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nik.). Фиг. 1. Нормогеронтный брадиморф, КЖК, экз. № ЯрГПУ ВП-1896/10. Фиг. 2. Нормогеронтный нормоморф, КЖК (боковая часть устьевого края частично обломана). Экз. № ЯрГПУ ВП-1896/9. Нижегородская обл., пос. Просек, нижний келловей, зона и подзона Elatmae.
- Фиг. 3-6. *Cadochamoussetia tschernyschewi* (Sok.). Фиг. 3a, б КЖК, экз. № ЯрГПУ 5/4; Фиг. 4a, б КЖК, экз. № ЯрГПУ 5/2; Фиг. 5a, б ВЖК, предпоследний оборот, экз. № ЯрГПУ 5/9; Фиг. 6a, б ВЖК на предкадоцерасовой стадии, экз. № ЯрГПУ 5/11. Костромская обл., р. Унжа, устье р. Пеженга, нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонт *tschernyschewi*.

Таблица 5 (из [Kiselev, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1-3. Cadochamoussetia surensis (Nik.). Фиг. 1. КЖК, экз. № ЯрГПУ U-10. Нижегородская обл., пос. Ужовка. Фиг. 2. Тахигеронтный брадиморф, КЖК. Экз. № ЯрГПУ ВП-1896/12. Нижегородская обл., с. Исады, слой 1. Фиг. 3 ВЖК, экз. № ЯрГПУ ВП-1896/13. Нижегородская обл., с. Исады, слой 1. Все: нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонт surensis.
- **Фиг. 4**. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici* (Nik.). КЖК, экз. № ЯрГПУ Ч1/4-2. Костромская обл., р. Унжа, д. Черменино, слой 3/9. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea medea*.

Все фигуры даны с уменьшением: фиг. 1-3 $- \times 0.8$; фиг. 4 $- \times 0.6$.

Таблица 6

- Фиг. 1-7. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.).
- Фиг. 1, 2, 7. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Фиг. 1а, б. экз. № GMC, RGB 146401 RB (ящик 30). Фиг. 2а, б. экз. № GMC, JHC 1773 (ящик 31). Район Mikael-Trefiord Bjerg (разрез Centralbjerg N 36, слой 21). Фиг. 7. экз. № GMC, RGB (номер экз. не виден) (ящик 30). Все: биогоризонт 14.
- Фиг. **3**, **4**. *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.) (=A. *ishmae* α sensu Callomon, 1993). Фиг. **3**. экз. № GMC, DHS 2223 (ящик 32). Район Mikael-Trefiord Bjerg (разрез Mikael Bjerg N 33?). Фиг. **4a**, **6**. экз. № GMC 137081 (ящик 31). Все: биогоризонт 15.
- Фиг. **5**, **6**. *Arcticoceras ishmae kochi* Spath (=A. *ishmae* β sensu Callomon, 1993). Фиг. **5**. экз. № GMC, JHC 981 (ящик 34). Район Hurry Inlet (разрез Astartekløft N 6, слой 11), биогоризонт 16 (в каталоге ошибочно указан 14). Фиг. **6**. экз. № GMC, JHC 3042 (ящик 35). Район Olympen (разрез Olympen E 60, слой 10), биогоризонт 16.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением (×0,62).

Таблица 7

- Фиг. 1-6. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov.
- Фиг. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Фиг. 1а, б. экз. № GMC, JHC 4237. Фиг. 2а, б экз. № GMC, JHC 4236. Район Mikael-Trefiord Bjerg (разрез Mikael Bjerg N 33, слой 23). Все: биогоризонт 14.
- Фиг. **3-5**. *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.) (=A. *ishmae* α sensu Callomon, 1993). Фиг. **3a,б**. экз. № GMC 101105 (ящик 31). Фиг. **4a, б**. экз. № GMC, DHS 2224 (ящик 32). Район Mikael-Trefiord Bjerg (разрез Mikael Bjerg N 33?), биогоризонт 15. Фиг. **5**. номер экз. не виден (ящик 31). Район Olympen (разрез Olympelven W-III 70, слой 6), биогоризонт 15.
- Фиг. 6. Arcticoceras ishmae kochi Spath (=A. ishmae β sensu Callomon, 1993). Экз. № GMC, JHC 3010 (ящик 35). Район Olympen (разрез Olympen E 60, слой 10), биогоризонт 16.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением ($\times 0,62$).

- Фиг. 1-4. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha pseudishmae (Spath).
- Фиг. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon,

- 1993). **Фиг. 1a, б**. экз. № GMC, HA 2100 (ящик 30). **Фиг. 2a, б**. номер экз. не виден (ящик 28). Все: биогоризонт 14.
- Фиг. 3. Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (=A. ishmae α sensu Callomon, 1993) экз. № GMC, JHC 1079 (ящик 33). Район Hurry Inlet (разрез Moskusoksekløft S 7, слой 16), биогоризонт 15.
- **Фиг. 4**. *Arcticoceras ishmae kochi* Spath (=A. *ishmae* β sensu Callomon, 1993). Номер экз. не виден (ящик 36), биогоризонт 16.
- **Фиг. 5a, б**. *Arcticoceras crassiplicatum* Callomon morpha 'pseudishmae' (Spath) экз. № GMC, RGB 146454 RB (ящик 38), биогоризонт 17.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением (×0,48).

Таблица 9

Фиг. 1, 2. *Arcticoceras crassiplicatum* Callomon. **Фиг. 1a, б**. Брадиморф, экз. № GMC 101087 (ящик 37). **Фиг. 2a, б**. нормоморф, экз. № GMC 101099 (ящик 37).

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт 17.

Таблина 10

- **Фиг. 1, 2**. *Arcticoceras crassiplicatum* Callomon. **Фиг. 1a, б**. Лектотип, экз. № GMC, RGB 146455 RB (ящик 38). Фигура дана с уменьшением (×0,87). **Фиг. 2a, б**. экз. № GMC, JHC 3072 (ящик 38). Район Olympen (разрез Pamas S 57). Фигура дана с уменьшением (х 0,53). Оба: биогоризонт 17.
- Фиг. 3. Arcticoceras ishmae kochi Spath morpha 'crassiplicatum' Callomon. Брадиморф, экз. № GMC, JHC 3005 (ящик 35). Фигура дана с уменьшением (х 0,62). Район Olympen (разрез Olympen E 60, слой 10), биогоризонт 16.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением (×0,48).

Таблица 11

- **Фиг. 1, 2**. Arcticoceras ishmae (Keys.) тахиморфы.
- **Фиг. 1**. *Arcticoceras ishmae* cf. *excentricum* Voronetz (=*A. harlandi* Rawson sensu Callomon, 1993) экз. № GMC 144207 (ящик 29), биогоризонт 14.
- **Фиг. 2a, б**. *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.) (A. *ishmae* α sensu Callomon, 1993) экз. № GMC, DHS 2223 (ящик 32). Район Mikael-Trefiord Bjerg (разрез Mikael Bjerg N 33?). биогоризонт 15. Этот же экз. с другой стороны см. на табл. 1, фиг. 3.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением (×0,8).

Таблица 12

Фиг. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Фиг. 1а, б. Брадиморфный тахигеронт, экз. № GMC, RGB 146417 RB (ящик 30). Фиг. 2а, б. Нормоморфный брадигеронт, экз. № GMC, HB 2041 (ящик 33). Район Hurry Inlet (разрез Vardekløft В 3, уровень 530 м). Экземпляр наиболее соответствует лектотипу подвида.

Все: Восточная Гренландия, нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт 14. Фигуры даны с уменьшением ($\times 0.67$).

Таблица 13

Фиг. 1, 2. Arcticoceras cranocephaloide Callomon et Birkelund. Фиг. 1а, б. Нормоморф, экз. № GMC 185602v (ящик 39). Фиг. 2а, б. Тахигеронтный брадиморф, экз. № GMC 185602l (ящик 39). Восточная Гренландия, разрез Fossilbjerget SW 43, средний бат, зона Cranocephaloide, биогоризонт 18.

Таблица 14

Фиг. 1, 2. *Arctocephalites greenlandicus* Spath. **Фиг. 1а, б**. Экз. № ЦНИГР 19/274, ×0,7. **Фиг. 2а, б**. Экз. № ЦНИГР 20/274, ×0,9. Колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, р. Ижма, порог Разливной. Нижний бат, зона Greenlandicus.

Фиг. 1, 2. *Arctocephalites greenlandicus* Spath. **Фиг. 1а, б**. Экз. № ЦНИГР 4/274, ×0,9. **Фиг. 2а, б**. Экз. № ЦНИГР 19/274, ×0,9 (тот же, что и на табл. 14, фиг. 1). Колл. А.Н. Замятина. Респ. Коми, р. Ижма, порог Разливной. Нижний бат, зона Greenlandicus.

Таблица 16

- Фиг. 1a, б. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha 'harlandi'. Экз. № ЯрГПУ Dr/1-25.
- Фиг. 2a, б. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha tenuicostatum. Экз. № ЯрГПУ Dr/1-26. Все: Респ. Коми, р. Дрещанка, разрез А, слой 10, нижняя часть. Нижний бат, зона Ishmae, биогоризонт ishmae ishmae.

Таблица 17

- Фиг. 1, 2. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.). Фиг. 1. экз. № ЯрГПУ U3-2. Фиг. 2. экз. № ЯрГПУ U3-9. Респ. Коми, р. Уса (Цилемская), обн. 3, слой 9а. Фиг. 3а, б. Экз. № ЯрГПУ U3-1. Респ. Коми, р. Уса (Цилемская), обн. 3, слой 10.
- Фиг. 4а-г. *Arcticoceras ishmae* (Keys.) morpha *pseudishmae* Spath. Экз. № ЯрГПУ U3-5. Респ. Коми, р. Уса (Цилемская), обн. 3, слой 10.

Все: Нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением ($\times 0.8$).

Фототаблица 18

- Фиг. 1a, б. Arcticoceras cranocephaloide Callomon et Birkelund. Экз. № ЯрГПУ LRJ4/1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, южный разрез, пачка 7 (по Меледина и др., 1991), кровля (26 м ниже подошвы оксфорда). Средний бат, зона Cranocephaloide. Сборы М.А. Рогова, 2009 г. Фигуры даны с уменьшением (×0,8).
- Фиг. 2, 3. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.). Фиг. 2. Экз. № ЯрГПУ U3-11. Респ. Коми, р. Уса (Цилемская), обн. 3, слой 10. Фиг. 3. Экз. № ЯрГПУ U3-3. Респ. Коми, р. Уса (Цилемская), обн. 3, слой 11. Нижний бат, зона Ishmae. Фигуры даны с уменьшением (×0,8).
- **Фиг. 4, 5**. *Arctocephalites arcticus* (Newton) morpha *arcticus* (Newton). **Фиг. 4**. Экз. № ЯрГПУ Dr/1-1. Респ. Коми, р. Дрещанка, обн. 14, слой 1, из осыпи. **Фиг. 5**. Экз. № ЯрГПУ Dr/1-3. Респ. Коми, р. Дрещанка, обн. 26, слой 1, из осыпи. Верхний байос, зона Arcticus.

Таблица 19

Фиг. 1-6. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *infimum* Gulyaev et Kiselev. Фиг. 1a-e. Экз. № ЯрГПУ 6/59; Фиг. 2a, б. Экз. № ЯрГПУ Пр2-53; Фиг. 3a, б. Экз. № ЯрГПУ Пр2-52; Фиг. 4a, б. Экз. № ЯрГПУ Пр2-50; Фиг. 5a, б. Экз. № ЯрГПУ Пр2-54; Фиг. 6a, б. Экз. № ЯрГПУ Пр2-55. Фиг. 1 — разрез Большая Пестровка-2, слой 2, конкреционный горизонт "a"; фиг. 2-6 — разрез Просек, конкреции слоя 7 (все экземпляры происходят из одной конкреции).

Все: верхний бат, зона Calyx, биогоризонт infimum.

- **Фиг. 1a, б**. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *infimum* morpha *ognevi* Bodyl. Экз. № ЯрГПУ 6/59, брадиморф. Разрез Большая Пестровка-2, слой 2, конкреционный горизонт "а". Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum*.
- Фиг. 2, 3. Cadoceras cf. calyx Spath. Фиг. 2a, б. Экз. № ЯрГПУ 6/61. 3a, б. Экз. № ЯрГПУ 6/62. Разрез Большая Пестровка-2, слой 2 конкреционный горизонт "b". Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт calyx calyx.
- **Фиг. 4**. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *nageli* (Mitta). Экз. № ЯрГПУ БП 1 1-5. Разрез Большая Пестровка-1 (Репьевка), слой 1. Верхний бат, биогоризонт *nageli*.
- Фиг. 5a, б. *C.* (*Cat.*) *infimum* morpha '*perrarum*' Voronetz. Экз. № ЯрГПУ Пр2-49. Разрез Просек, слой 8. Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *infimum*.
- **Фиг. 6-8**. *Macrocephalites jacquoti* (Douville). **Фиг. 6**. Экз. № ЯрГПУ Пр6-2. Просек, слой 11, в 0,25 м выше подошвы. **Фиг. 7**. Экз. №. ЯрГПУ Пр6-6. Просек, слой 11, в 0,23 м выше подошвы.

Фиг. 8. Экз. №. ЯрГПУ Пр6-14. Просек, слой 11, в 0,05 м выше подошвы. Все: нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *breve*.

Таблица 21

- Фиг. 1а-г. *Cadoceras calyx calyx* Spath. Экз. № МРОКМ ФХФЗК 1315/2. Разрез Большая Пестровка-2, слой 2, нижняя часть, конкреционный горизонт "b" (сборы И.А. Мелешина, 2021 г.). Верхний бат, зона Calyx.
- **Фиг. 3, 4**. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) cf. *infimum* Gulyaev et Kiselev. Экз. № MPOKM ФХФЗК 1315/3. Возраст и местонахождение те же.

Таблина 22

- Фиг. 1, 2. Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha subcalyx Voronetz. Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ 6/63. Низовья р. Лены, левый берег, колл. Е.С. Ершовой (сборы 1958-1959 г. в районе Чекуровской антиклинали и мыса Чуча, обозначено в этикетке под номером 4 как Cadoceras (Catacadoceras) laptievi Bodyl.), передан из колл. ин-та ВНИИОкеангеология. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ L266. Низовья р. Лены, мыс Чуча, сборы М.А. Рогова. Все: верхний бат, зона Variabile.
- Фиг. 3, 4. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *infimum* Gulyaev et Kiselev. Фиг. 3а-в. Экз. № ЯрГПУ 6/64. Низовья р. Лены, левый берег, колл. Е.С. Ершовой (сборы 1958-1959 г. в районе Чекуровской антиклинали и мыса Чуча, обозначено в этикетке под номером 47), передан из колл. ин-та ВНИИОкеан-геология. Фиг. 4а, б. Экз. № 18б, оригинал *Cadoceras catostoma* Imlay из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 9, фиг. 1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез мыса Чуча, обн. 18. Верхний бат.

Таблица 23

Фиг. 1а-г. *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek) morpha *subcatostoma* Voronetz. Фиг. 1а, **б**. Экз. № ЯрГПУ 6/65. Фиг. 2а, **б**. Экз. № ЯрГПУ 6/66. Остров Котельный, р. Средняя, колл. Э.Н. Преображенской (сборы 1973 г., обозначено в этикетке под номером 2043/1221), передан из колл. ин -та ВНИИОкеангеология.

Таблица 24

- Фиг. 1а-в. *Cadoceras* cf. *variabile* Spath. Экз. № ЯрГПУ 6/67. Остров Котельный, р. Средняя, колл. Э.Н. Преображенской (сборы 1973 г., обозначено в этикетке под номером 2043/1221), передан из колл. ин-та ВНИИОкеангеология.
- Фиг. 2, 3. *Cadoceras* cf. *calyx involutum* subsp. nov. Фиг. 2. Экз. № ЯрГПУ 6/69. Передан из колл. ин-та ВНИИОкеангеология. (колл. В.А. Басова [сборы 1971 г.]), Оригинал *Cadoceras* cf. *bodylevskyi* Freb., изображенный в работе (Басов и др., 1977, табл. 4, фиг. 1). Селенняхский хр., обн. 374, р. Уоном. Фиг. 3. Экз. № РМО A2816. Оригинал *Cadoceras* cf. *crassum* Madsen, описанный в работе Соколова и Бодылевского (Sokolov, Bodylevsky, 1931, р. 78). Шпицберген, южный берег зал. Эйсфиорд, мыс Дельта. Верхний бат, слои с *Kepplerites svalbardensis*. Фото оригинала фиг. 3 для цифрового напыления сделаны М.А. Роговым.

Таблица 25

- Фиг. 1-4. *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake. Фиг. 1-3. Оригиналы *Cadoceras (Paracadoceras)* cf./aff. *breve* Blake sensu Callomon, 1993. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона. Нижний келловей, зона Apertum, ФГ 28-cf./aff. *breve*. Фиг. 1. Экз. № JHC, GMC 3570. Разрез Fossilbjerget W-I 44, слой 11. Фиг. 2. Экз. № JHC, GMC 3522. Разрез Olympelven A66, слой 12. Фиг. 3. Экз. № JHC, GMC 2455. Разрез Olympen S-I 62, слой 29. Фиг. 4. Экз. № ЯрГПУ Пр6-15. Просек, слой 11. Нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *breve*.
- **Фиг. 5**. *Cadoceras* (*Paracadoceras*) cf. *breve* Blake._Экз. № ЯрГПУ Пр6-1. Слой 11, в 0,25 м выше подошвы. Нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *breve*.

Фото оригиналов фиг. 1-3 сделаны М.А. Роговым.

- Фиг. 1a, б. Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek). Экз. № ЯрГПУ L267.
- Фиг. 2a, б. Cadoceras variabile Spath. Экз. № ЯрГПУ L87.

Все: Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез мыса Чуча, слой 1 (по описанию М.А. Рогова). Верхний бат, зона Variabile. Сборы М.А. Рогова, 2011 г.

Таблица 27

- Фиг. 1-5. Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev. Фиг. 1. Экз. № JHC, GMC 4407. Paspes Fossilbjerget 42. Фиг. 2. Экз. № JHC, GMC 1821. Paspes Mikael Bjerg 33. Фиг. 3. Экз. № JHC, GMC 1820. Paspes Mikael Bjerg 33. Фиг. 4. Экз. № JHC, GMC 1828. Paspes Mikael Bjerg 33. Все: Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, верхний бат, зона Calyx, ФГ 22-peramplus.
- Фиг. **5.** *Cadoceras* cf. *calyx* Spath. Экз. № JHC, GMC 4389. Paspes Mikael Bjerg. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, верхний бат, зона Calyx, ФГ 22-*peramplus*.
- Фиг. 6-7. *Cadoceras variabile* Spath. Фиг. 6. Экз. № JHC, GMC 4444. Paзрез Fossilbjerget 43. Верхний бат, зона Variabile, ФГ 20-*inflatus*. Фиг. 7. Экз. № JHC, GMC 3237. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget 43. Верхний бат, зона Variabile, ФГ 21-*rozenkrantzi*.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

Таблица 28 (из [Киселев, Рогов, 2007б], с изменениями)

- **Фиг. 1**. *Cadoceras (Catacadoceras) nordenskjoeldi* Callomon et Birkelund. Экз. № JHC, GMC 189618. Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез Fossilbjerget 43, слой 18. Нижний келловей, зона Nordenskjoeldi, ФГ 29 nordenskjoeldi α.
- **Фиг. 2**. *Cadoceras* (*Catacadoceras*) cf. *bodylevskyi* Frebold. Экз. № ЯрГПУ Пр¹5-8. Просек, слой 10. Верхний бат, биогоризонт '*bodylevskyi*'.
- Фиг. 3-5. Cadoceras (Catacadoceras) aff. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund. Фиг. 3. Экз. № ЯрГПУ Пр 1 5-10. Фиг. 4. Экз. № ЯрГПУ Пр 1 5-9. Фиг. 5а-в. Экз. № ЯрГПУ Пр 1 5-7. Возраст и местонахождение те же.

Таблина 29

- **Фиг. 1**. *Kepplerites vardekloeftensis* Spath. Экз. № ЯрГПУ БП 2 1-16. Разрез Большая Пестровка-2, слой 2, конкреционный горизонт "d". Верхний бат, зона Calyx, биогоризонт *vardekloeftensis*.
- **Фиг. 2a, б**. *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin): Экз. № ЯрГПУ Пр11-4. Просек, слой 16, из конкреций. Все: нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*.
- Фиг. 3-6. *Cadoceras (Paracadoceras) breve* Blake: Фиг. 3. Голотип. Экз. № ВМ С11763 (фото М.А. Рогова). Англия, Дорсет, вблизи Weymouth, East Fleet. Нижний келловей, пачка Флит (Fleet Member). Фиг. 4. Экз. № 1158, колл. Т.А. Ломинадзе (=голотип *Cadoceras tschegemicum* Lominadze). Северный Кавказ, р. Чегем. Слой 3, нижний келловей (по Ломинадзе, 1982, с. 228). Фиг. 5. Экз. № 12/1528, колл. Д.Б. Гуляева. Респ. Чувашия, д. Хвадукасы. Нижний келловей, зона Elatmae. Фиг. 6. Экз. № 8/1353, колл. Д.Б. Гуляева. Респ. Коми, р. Пижма, д. Чуркино. Разрез Чуркинская Щелья, слой 3 (по Д.Б. Гуляеву, 2005). Нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *breve*.
- **Фиг. 7**. *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) aff. *mundum* (Sasonov). Экз. № ЯрГПУ Пр7-6. Слой 12, в 1,2 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт *frearsi*.

- Фиг. 1a, б. Cadoceras (Catacadoceras) cf. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund. Экз. № ЯрГПУ Пр6-3. Экземпляр с конечной апертурой (наполовину обломано) и пережимом (обозначено звездочкой): 5а. деформированное ядро с частью отпечатка; 5б. Отпечаток (изображение тонально инвертировано). Слой 11, в 0,05 м выше подошвы. Зона Elatmae, биогоризонт breve.
- Фиг. 2a, б. Cadoceras (Paracadoceras) rubrum Spath. Голотип, экз. № В.М. 33591. Англия, Scarborough, Yorks. Оригинал Cadoceras rubrum Spath, изображенный Дж. Калломоном (Callomon, 1963, табл. 1, фиг. D). Нижний келловей. По мнению К. Пэйджа (Page, 1988, р. 249), оригинал, предположительно, происходит из средней части пачки Redcliff Rock Member (формация Kellaways), соответствующей зоне Koenigi, подзоне Curtilobus (биогоризонт indigestus). Фото оригинала сделаны М.А. Роговым.

- Фиг. 1-3. *Cadoceras calyx* Spath. Фиг. 1a, б. Гипсовый слепок с голотипа (экз. № HMH 9263), изображен в Spath, 1932, pl. XX, fig. 1a,b. Vardekløft Formation, вблизи Point Constable, высота 460 m. Фиг. 2a, б. Экз. № JHC, GMC 1853. Разрез Mikael Bjerg 33. Фиг. 3a, б. Экз. № JHC, GMC 138124. Восточная Гренландия. Верхний бат, зона Calyx, ФГ 23 *vardekloeftensis*.
- **Фиг. 4, 5**. *Cadoceras (Paracadoceras) elatmae* (Nikitin). **Фиг. 4**. Экз. № IGW 564.11.55. Северо-Западная Польша, скважина Lędyczek II, глубина 265,2 м. **Фиг. 5а, б**. Экз. № IGW 564.11.41. Северо-Западная Польша, скважина Lędyczek II, глубина 264,5 м. Нижний келловей.

Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

Таблица 32

Фиг. 1-3. *Cadoceras calyx* Spath morpha *victor*. Фиг. 1. Экз. № JHC, GMC 1101, paspes Astartekløft S 5, слой 17. Фиг. 2a, б. Гипсовый слепок с голотипа, изображен в Spath, 1932, pl. XVI, fig. 6a-c. Vardekløft Formation, местонахождение D, высота 540 m. Фиг. 3a, б – экз. № JHC, GMC 4427. Разрез Zackenbjerg 12, слой 27.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Calyx, ФГ 23 – *vardekloeftensis*. Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

Таблина 33

Фиг. 1-3. *Cadoceras calyx* Spath morpha *victor*. **Фиг. 1**. Экз. № JHC, GMC 1101 (вид сбоку см. на табл. 15, фиг. 1), разрез Astartekløft S 5, слой 17. **Фиг. 2a, б**. Экз. № GMC 137987. **Фиг. 3a, б**. Экз. № JHC, GMC 10.

Все: Восточная Гренландия, верхний бат, зона Calyx, ФГ 23-vardekloeftensis. Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

Таблица 34

Фиг. 1, 2. Cadoceras lenaense Meledina. Фиг. 1а-г. Экз. № ЯрГПУ AN5/1. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ AN5/2. Северная Сибирь, восточный берег Анабарского залива, разрез 109, слой 42, кровля. Верхний бат, зона Variabile (сборы М.А. Рогова, 2008).

Таблица 35

- Фиг. 1a, б. Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense Bodyl. Экз. № ЯрГПУ LRJ1. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, южный разрез Чекуровской антиклинали, осыпь пачки 22 (по описанию М.А. Рогова). Нижний келловей, зона Anabarense (сборы М.А. Рогова, 2009).
- Фиг. 2a, б. *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *anabarense* Bodyl. morpha *subtenuicostatum* Voronetz. Экз. № ЯрГПУ AN5/3. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива. Нижний келловей, зона Anabarense, осыпь (сборы М.А. Рогова, 2008).

- Фиг. 1, 2. Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense Bodyl. Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ АN-5. Северная Сибирь, Анабарский залив (сборы Т.М. Емельянцева, 1941). Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ АN36-3. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива (сборы М.А. Рогова, 2008) (слой 3, по Князев и др., 2009б). Нижний келловей, зона Anabarense.
- **Фиг. 3a, б**. *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *elatmae* (Nik.). Экз. № ЯрГПУ ВП-1896/11. Правый берег р. Волги, пос. Просек, слой 16. Нижний келловей, зона Elatmae, биогоризонт *elatmae*.
- Фиг. 4-6. Cadoceras falsum Voronetz. Фиг. 4a, б. Экз. № ЯрГПУ AN36-1. Северная Сибирь, западный берег Анабарского залива (сборы М.А. Рогова, 2008) (слой 3, по Князев и др., 2009б). Нижний келловей, зона Anabarense. Фиг. 5a, б. Экз. № ЯрГПУ AN36-2. Местонахождение и возраст те же. Фиг. 6a, б. ЦНИГР Музей, экз. № 11a-12, колл. Н.С. Воронец. Северная Сибирь, Анабарский залив. нижний келловей.
- **Фиг. 7**. *Arcticoceras ishmae* (Keys.) morpha *ishmae*. Экз. № 2122, ВНИГРИ, колл. 38. Зап. Приверхоянье, р. Сынча, разрез 2, слой 15. Нижний бат, зона Ishmae. Фото М.А. Рогова.

- Фиг. 1, 2. *Cadoceras falsum* Voronetz. Фиг. 1а, б. Экз. ЯрГПУ А-6. Северная Сибирь, Анабарский залив, нижний келловей (сборы Т.М. Емельянцева, 1941). Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ АДЗ-22. Респ. Коми, р. Адзьва, разрез Никифорова Щелья, нижний келловей, осыпь.
- **Фиг. За-в.** *Pseudocadoceras catostoma* (Ромрескј). Лектотип. ЦНИГР Музей, экз. № 8/11065. Келловей Южной Аляски. Фиг. 3а, 6×1 , фиг. $3b \times 0$,3.
- Фиг. 4. Arctocephalites arcticus (Newton) morpha elegans Spath. Экз. № ЯрГПУ Dr/1-2. Респ. Коми, р. Дрещанка, обн. 25, слой 1. Нижний бат, зона Arcticus.
- **Фиг. 5а, б**. *Stenocadoceras stenoloboide* (Ромрескј). Лектотип. ЦНИГР Музей, экз. № 7/11065. Келловей Южной Аляски.

Таблица 38

Фиг. 1, 2. Cadoceras apertum β Callomon et Birkelund. Фиг. 1а, б. Экз. № GMC 3334. Восточная Гренландия, разрез Fossilbjerget-43, слой 11. Фиг. 2а, б. Экз. № GMC 3520. Восточная Гренландия, разрез Оlympen-66, слой 8. Верхний бат, зона Арегtum, ФГ 25 – apertum β . Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.

Таблица 39

- Фиг. 1, 2. Cadoceras apertum α Callomon et Birkelund. Фиг. 1а, 6. Экз. № GMC 3321, разрез Fossilbjerget-43, слой 9. Фиг. 2. Экз. № GMC 101075. Восточная Гренландия, верхний бат, зона Арегtum, ФГ 24 аpertum α . Фото оригиналов сделаны М.А. Роговым.
- Фиг. 3. Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum Buckm. Экз. № ЯрГПУ 8/1. Алпатьево, слой 11, из переотложенных конкреций верхнего келловея, зоны Athleta, подзоны Phaeinum.
- Фиг. **4**, **5**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. Фиг. **4**. Экз. № ЯрГПУ 8/2. Алпатьево, слой 11, матрикс. Фиг. **5**. Экз. № ЯрГПУ 8/3. Алпатьево, слой 11, конкреции. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *proniae*.

Таблица 40

Фиг. 1, 2. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby) morpha rugosum. Фиг. 1а-в. Экз. № ЯрГПУ L-47. Фиг. 2а-в. Экз. № ЯрГПУ L-48. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, северный разрез (р. Буотар). Нижний келловей, зона Sublaeve. Сборы Е.С. Ершовой, 1962, колл. быв. ЯФАН. На первоначальной этикетке написано рукой Н.С. Воронец "Cadoceras declinatum Vor. Средний келловей".

Таблица 41

Фиг. 1-3. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby). Фиг. 1а, б. Лектотип, экз. № В.М. 4388/а. Англия, Christian Malford, Wiltshire. Фиг. 2а, б. Паратип, экз. № В.М. С41710. Оригинал Cadoceras sublaeve (Sowerby) var. rugosa Spath. Англия, Wiltshire. Нижний келловей, формация Kellaways Rock. Фото оригиналов (фиг. 1-3) сделаны М.А. Роговым. Фиг. 3а, б. Без номера, частная коллекция. Англия, нижний келловей, формация Kellaways Rock. (из http://jsdfossiles.com).

Таблица 42

Фиг. 1, 2. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby). Экземпляры-топотипы (без номера) из частных коллекций. Фиг. 1а, б. Англия, Charlton Kings, Gloucestershire. Фиг. 2а, б. Англия, точное местонахождение не указано. Фиг. 3а, б. Англия, Buckinghamshire, точное местонахождение не известно. Фиг. 4а, б. Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Фиг. 5а, б. Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Фиг. 6а, б. Англия, Cirencester, Gloucestershire. Фиг. 7а, б. Англия, точное местонахождение не известно. Фиг. 8а, б. Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Фиг. 9а, б. Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Фиг. 10а, б. Англия, точное местонахождение не известно. Все: нижний келловей, формация Kellaways Rock.

Фигуры даны с уменьшением (длина линейки 2 см).

- Фиг. 1-3. Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum Kiselev. Фиг. 1а-в. Голотип, экз. № экз. ПИН 4839/35. Рыбинский район, правый берег Волги у д. Шумарово. Фиг. 2а-в. Частная колл., экз. № 1361. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Фиг. 3а-в. экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-29. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason.
- **Фиг. 4а-в.** *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex gr. *durum* Buckman. Оригинал *Cadoceras* ex gr. *durum* Buckman, 1922 из статьи (Князев и др., 2010, табл. VI, фиг. 2). ГМ ИГАБМ, колл. № 177, экз. № 177/642: о. Бол. Бегичев, обн. 503, кровля сл. 6.
- **Фиг. 5a, б**. *Cadoceras (Cadoceras) durum* (Buckman, 1922) sensu Page, 1988. Оригинал *Cadoceras durum* (Buckman) из (Page, 1988, pl. 19, fig. 9). Англия, Йоркшир, South Cave, Humberside (locality 17g). Нижний келловей, Cave Rock Member, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum* b.
- **Фиг. 6**. *Cadoceras durum* (Buckman, 1922). Голотип. Оригинал *Catacephalites durus* Buckman из (Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII). Англия, Йоркшир, South Cave. Нижний келловей, Kellaways Rock.

Таблица 44

- Фиг. 1-8. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Фиг. 1a, б. Голотип. Экз. № ПИН 4839/26. Фиг. 2a, б. Экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-13. Фиг. 3a, б. Экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-8. Фиг. 4a, б. Паратип. Экз. № ПИН 4839/26. Фиг. 5a, б. Экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-18. Фиг. 1-5: правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason, подзона Меdea. Фиг. 6a, б. Экз. № ЯрГПУ И1-1. Рыбинский р-н, левый берег р. Иода, слой 1 (0,5 м ниже кровли). Средний келловей, зона и подзона Jason. Фиг. 7a, б. Экз. № ЯрГПУ И1-2. Рыбинский р-н, левый берег р. Иода, слой 1 (1 м ниже кровли). Средний келловей, зона и подзона Jason.
- **Фиг. 8а, б**. Экз. № ЦСГМ 489-299. Восточный Таймыр, р. Чернохребетная, обн. 4, сл. 1. Оригинал *Rondiceras stenolobum* (Nikitin) из (Князев и др., 2015, табл. III. Фиг. 1-3).

Таблица 45

- Фиг. 1-5. *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. Фиг. 1a, б. Экз. № GMC 3679. Фиг. 2a, б. Экз. № GMC 3720. Фиг. 3a, б. Экз. № GMC 3718. Все: Восточная Гренландия, Земля Джеймсона, разрез 78 (Kosmocerasbjerg, Olympen). Средний келловей.
- Фиг. 4а, б. Экз. ЯрГПУ РЫБ/П-7. Фиг. 5а, б. Экз. № ЯрГПУ РЫБ/П-9. Правый берег Волги у г. Рыбинск, разрез Переборы. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea.

Фото оригиналов (фиг. 1-3) сделаны М.А. Роговым.

Таблица 46

- Фиг. 1a, б. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz. Экз. № ЯрГПУ LRJ/2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, северный разрез, 4,5 м ниже подошвы оксфорда. Нижний келловей, зона Sublaeve. Сборы М.А. Рогова, 2009 г.
- Фиг. 2-3. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *sublaeve rugosum* Spath. Фиг. 2a, б. Экз. № ЦНИГР 222/327д.І. Фиг. 3a-e. Экз. № ЦНИГР 222/327д. ІІ. На этикетке обозначен как *С. neglectum* sp. nov. Сборы В.Н. Скатарова, 1950 г., из колл. Н.С. Воронец. Северная Сибирь, Оленекская протока, нижний келловей, зона Sublaeve.
- Фиг. 4. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz. Экз. № 106ф, оригинал Cadoceras sp. nov. indet. из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 17, фиг. 3. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 6. Нижний келловей, зона Sublaeve.
- **Фиг. 5, 6**. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby). Экземпляры-топотипы (без номера) из частных коллекций. Все: Англия, Ashton Keynes, Wiltshire. Нижний келловей, формация Kellaways Rock, зона Calloviense.

Таблица 47

Фиг. 1, 2. Cadoceras (Paracadoceras) glabrum Imlay part. Фиг. 1а, б. Экз. № 106ф, оригинал Cadoceras glabroides Voronetz [MS] из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 13, фиг. 1.

Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 6. Нижний келловей, зона Sublaeve. **Фиг. 2a, б**. Экз. № ЯрГПУ Е/М-57. Рязанская область, г. Елатьма, пра-вый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогори-зонт *enodatum enodatum*.

- Фиг. 3. Cadoceras (Cadoceras) cf./aff. durum (Buckman) sensu Page. Экз. № 106х, оригинал Longaeviceras cf. nikitini (Sokolov) из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 8, фиг. 2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, разрез Северная Чекуровка, обн. 106 вблизи р. Атыркан, слой 7. Нижний келловей, зона Milaschevici.
- Фиг. 4a, б. *Cadoceras (Protostenocadoceras) doroschini* (Eichw.). ?Лектотип. Экз. № СПбГУ № 100/135. Часть оригинала, вероятно, утеряна. Изображен в (Eichwald, 1871, табл.8, фиг. 2). Келловей Аляски.

Таблица 48

- Фиг. 1а-в. *Cadoceras* cf. *taimyrense* (Meled.). Экз. № 1767-3, оригинал *C*. aff. *declinatum* Vor.=*C. diversus* Voronetz sp. nov. [MS] из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 15, фиг. 1а-в. Северная Сибирь, Оленекская протока, обн. 1767, слой 5/6. Средний келловей, зона Stenolobum, биогоризонт *stenolobum*.
- Фиг. 2. Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii (Grew.) sensu Imlay. Экз. № 2376-1, оригинал Cadoceras wosnessenskii (Grew.) из отчета Н.С. Воронец, Е.С. Ершовой, 1963, табл. 8, фиг. 1. Северная Сибирь, Оленекская протока, обн. 2376, слой 5 (подошва). Нижний келловей, зона Sublaeve.
- Фиг. **3a**, **6**. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *sublaeve declinatum* Voronetz. Экз. № ЯрГПУ LRJ/2. Северная Сибирь, левый берег р. Лена, пос. Чекуровка, северный разрез, 4,5 м ниже подошвы оксфорда. Нижний келловей, зона Sublaeve. Сборы М.А. Рогова, 2009 г.
- **Фиг. 4a, б**. *C.* (*P.*) wosnessenskii (Grew.). Экз. № 11/11065. Топотип. ЦНИГР Музей, экз. № 11/11065. Оригинал *Cadoceras wosnessenskii* (Grew.) из [Pompeckj, 1900, pl. 5, fig. 5a-c]. Келловей Южной Аляски.

Таблица 49

Фиг. 1-5. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tolype* Buckman. Фиг. 1a, б. Тахиморфный экз., № ЯрГПУ 6/30. Фиг. 2a, б. Нормоморфный экз, № ЯрГПУ 6/28. Фиг. 3a, б. Брадиморный экз. № ЯрГПУ 6/33. Все: Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

Таблица 50

Фиг. 1а-г. *Cadoceras* (*Cadoceras*) tolype Buckman. Брадиморный экз., № ЯрГПУ 6/33. Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

Таблица 51

Фиг. 1-5. *Cadoceras* (*Cadoceras*) tolype Buckman. Фиг. 1а-г. Экз. № ЯрГПУ 3/32. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ 6/65. Фиг. 3а, б. Экз. № ЯрГПУ 3/24. Фиг. 4а, б. Экз. № ЯрГПУ 6/66. Фиг. 5а, б. Экз. № ЯрГПУ 6/68. Фиг. 6. Экз. № ЯрГПУ 3/28.

Bce: Нижегородская обл., правый берег Волги у с. Исады. Нижний келловей, зона Koenigi, подзона Curtilobus.

Таблица 52

Фиг. 1a-е. *Cadochamoussetia tschernyschewi* (Sok.). Экз. № ЯрГПУ Т-15; Фиг. 1a, б. КЖК с конечной апертурой и пережимом. Фиг. 1в-е — внутренние обороты на кадиконической стадии. Респ. Коми, р. Цильма, д. Трусово, нижний келловей, зона Subpatruus, биогоризонт *tschernyschewi*.

Таблица 53

Фигуры даны с уменьшением (х0,9)

Фиг. 1, 2. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *geerzense* (Behrendsen). **Фиг. 1а-**д. Экз. № ЯрГПУ В/F-24. **Фиг. 2a, б**. Экз. № ЯрГПУ В/К-4.Вотча (1), слой 2, кровля. Вотча (1), слой 2, кровля. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Calloviense, биогоризонт *calloviense*.

Фиг. 1а-д. *Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini* (Orb.). Экз. № ЯрГПУ В/F-23. Вотча (1), слой 3. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *tscheffkini*.

Таблина 55

- **Фиг. 1а-м**. *Cadoceras (Cadoceras) proniense* Sasonov. Экз. № ЯрГПУ В/F-1. Вотча (1), осыпь слоя 3. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *tscheffkini*. Фиг. 1а, б дана с уменьшением (\times 0,7).
- **Фиг. 2a, б**. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici* (Nikitin). Экз. № ЯрГПУ № В/F-29. Вотча (1), слой 5. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *milaschevici milaschevici*.

Таблица 56

- Фиг. 1-4. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi Kiselev. Фиг. 1а, б. Голотип. Экз. № ЯрГПУ В/І-1. Фиг. 2а, б. Паратип. Экз. № ЯрГПУ В/І-5. Фиг. 3. Паратип. Экз. № ЯрГПУ В/І-11. Разрез Вотча (1), слой 4. Все: нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт milaschevici khudyaevi. Фиг. 4. Экз. № ЯрГПУ СО/5-5. Старый Оскол, карьер "Стойленский ГОК". Из из конденсированных слоев среднего-верхнего келловея.
- Фиг. 5. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Экз. № ЯрГПУ В/F-3. Вотча (1), слой 5. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт milaschevici milaschevici.

Таблина 57

- Фиг. 1-5. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Фиг. 1а, б. Оригинал Cadoceras sysolae Khudyaev, (голотип: Худяев, 1927, табл. 27, фиг. 1,2), ЦНИГР Музей, экз. № 1/2462 (колл. Л. И. Лутугина, 1891). Средний келловей, р. Визинга, Картиночная гора. Фиг. 2. Оригинал Cadoceras sysolae Khudyaev (паратип), ЦНИГР Музей, экз. № 2/2462 (колл. Л. И. Лутугина, 1891). Средний келловей, разрез у с. Вотча, р. Сысола. Фиг. 3. Оригинал Stephanoceras Milaschevici (Никитин, 1881, т. VII(III), ф. 25), ЦНИГР Музей, экз. № 60/1369 (лектотип). Средний келловей окрестностей Рыбинска, с. Льговец. Фиг. 4. Оригинал Stephanoceras compressum (Никитин, 1881, т. VII (III), ф. 27), ЦНИГР Музей (лектотип). Средний келловей окрестностей Рыбинска, д. Болобаново. Фиг. 5. Экз. № ЯрГПУ В/F-25, с. Вотча (1), слой 5. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Епоdatum, биогоризонт milaschevici milaschevici.
- **Фиг. 6**. *Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi* Kiselev. Экз. № ЯрГПУ Ч1/4-5. Правый берег р. Унжи у д. Черменино, слой 3/1. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *milaschevici khudyaevi*.

Таблица 58

- **Фиг. 1, 2**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) obductum* (Buckman). **Фиг. 1a, б**. Экз. № ЯрГПУ В/С-1; **Фиг. 2a, б**. Экз. № ЯрГПУ В/С-2, с. Вотча (1), слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- Фиг. 3a, б. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douville. Экз. № ЯрГПУ В/А-79, с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция среднего келловея, зоны Coronatum, подзо-ны Grossouvrei.
- **Фиг. 4a, б**. *Cadoceras (Eichwaldiceras)* sp. Экз. № ЯрГПУ Vt-47, с. Вотча (1), слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- Фиг. 5. Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum (Phillips). Экз. № ЯрГПУ М/Сб4-2. Москва, разрез Москва-Сити; слой 4. Верхний келловей, зона Athleta, ?подзона Phaeinum.

- Фиг. 1а-г. *Cadoceras postelatmae* Sasonov. Экз. № ЯрГПУ В/А-28, с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция с *Kosmoceras crassum* Tint. среднего келловея, зоны Coronatum, подзоны Obductum.
 - Фиг. 2-4. Longaeviceras alpha Kiselev. Фиг. 2a, б. Экз. № ЯрГПУ В/А-29. Фиг. 3a, б. Экз. №

ЯрГПУ В/А-61. **Фиг. 4a, б**. Экз. № ЯрГПУ В/А-62. Все: с. Вотча (1), слой 10. Переотложенная конкреция с *Kosmoceras crassum* Tint. среднего келловея, зоны Coronatum, подзо-ны Obductum.

Таблица 60 (из [Киселев, 2006])

Фиг. 1-4. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Фиг. 1а, б. Лектотип. Горный Музей № 343/46. Сысола, с. Вотча. Келловей. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ В/С-24. Вотча, (2), слой 5. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт stenolobum. Фиг. 3. Рисунок лопастной линии из работы Кейзерлинга (Keyserling, 1846, табл. 22, фиг. 13). Фиг. 4. Лопастная линия со внутренней части лектотипа. Инвертированная фотография с повышенным контрастом изображения. Первое наружное седло несколько сужено наклоном вентральной стороны раковины и несет следы привентральной скульптуры.

Таблица 61

- Фиг. 1a, б. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Топотип. Экз. № ЯрГПУ Vt-18. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт 'crassum'.
- **Фиг. 2a, б**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ Vt-50. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт '*crassum*'. Фиг. дана с уменьшением (\times 0,9).
- Фиг. За-в. *Pseudocadoceras catostoma* (Ромрескј). Лектотип. ЦНИГР Музей, экз. № 8/11065. Келловей Южной Аляски. Фиг. За, 6×1 , фиг. $3b \times 0$, 3.

Таблина 62

- Фиг. 1а-д. *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. Топотип: Экз. № ЯрГПУ № Vt-10. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- Фиг. 2a, б. *Kosmoceras (Gulielmites) jason jason* (Rein.). Экз. № ЯрГПУ В/Е-3, с. Вотча (1), слой б. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason, биогоризонт *jason jason*.

Таблица 63

- Фиг. 1, 2. Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina. Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ 4/3-1. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ 4/3-3. (из колл. С. В. Мелединой). Оренбургская обл., р. Сухая Песчанка, слой 3 (по Киселев, Меледина, 2004). Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт obductum.
- Фиг. 3-5. Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina. Фиг. 3a, б. Паратип: Экз. № ЯрГПУ В/С-3. Фиг. 4a, б. Паратип: Экз. № ЯрГПУ В/С-10. Фиг. 5a, б. Голотип: Экз. № ЯрГПУ В/С-5. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез А, слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт obductum.

- Фиг. 1a, б. *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.), груборебристая морфа. Топотип. Экз. № ЯрГПУ Vt-19. Респ. Коми, р. Сысола, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Согопаtum, подзона Obductum, биогоризонт *'crassum'*.
- **Фиг. 2a, б**. *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.), типичная морфа. Топотип. Экз. № ЯрГПУ В/С-24. Вотча, (2), слой 5. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *stenolobum*.
- **Фиг. 3-4**. *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina. **Фиг. 3a, б**. Паратип. Экз. № ЯрГПУ В/Е-5, с. Вотча (1), слой 6. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason, биогоризонт *jason jason*. **Фиг. 4a, б**. Экз. № ЯрГПУ Vt-4, с. Вотча, разрез Б, слой 9. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason, биогоризонт *jason jason*.

Таблица 65 (из [Киселев, 2001а], с дополнениями)

- **Фиг. 1, 2**. *Catasigaloceras enodatum enodatum* (Nik.). **Фиг. 1а-в**. Экз. № ЯрГПУ Е/М-56. Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 4. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*. **Фиг. 2**. Голотип. ЦНИГР Музей, экз. № 24-1344. Елатьма.
- Фиг. **3**, **4**. *Catasigaloceras enodatum aeeta* (Kiselev). Фиг. **3**а, **6**. Голотип: Экз. № ЯрГПУ Е/М-12. Фиг. **4**. Паратип: Экз. № ЯрГПУ Е/М-1. Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 5. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum aeeta*.
- Фиг. **5a**, **6**. *Catasigaloceras planicerclus* (Buckm.). Экз. № ЯрГПУ Н/А-10. Рязанская обл., р. Ока, с. Никитино. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.
- Фиг. 6, 7. Catasigaloceras enodatum crispatum (Buckm.). Фиг. 6. Экз. № ЯрГПУ М/D-1. Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 3б. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт enodatum crispatum. Фиг. 7. Экз. № ЯрГПУ Н/А-11. Рязанская обл., р. Ока, с. Никитино. Нижний келловей, подзона Enodatum, биогоризонт enodatum crispatum.
- **Фиг. 8**. *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* (Вискт.). Колл. А. В. Ступаченко (Москва), без номера. Костромская область, г. Макарьев, ?слой 4. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт *medea medea*.
- Фиг. 9, 10. Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum Kiselev. Фиг. 9. Экз. № ЯрГПУ М/В-4. Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой 5. Фиг. 10. Экз. № ЯрГПУ Е/К-47. Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, осыпь. Все: средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт medea magnum.

Таблица 66 (из [Киселев, 2001a])

- Фиг. 1, 2. *Kosmoceras* (*Gulielmites*) jason sedgwickii (Pratt). Фиг. 1. Экз. № ЯрГПУ Е/К-19. Фиг. 2. Экз. № ЯрГПУ Е/І-1. Все: Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 7, средний келловей, зона Jason, подзона Jason.
- Фиг. **3**, **6**. *Gulielmiceras* (*Gulielmiceras*) *robustum* (Tint.). Фиг. **3**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ 7/9. Фиг. **6**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ 7/10. Все: Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 2. Средний келловей, зона Coronatum, подзо-на Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 4a, б. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.). Экз. № ЯрГПУ 7/11. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 2. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 5a, б. Gulielmiceras (Gulielmiceras) fasciculatum (Tint.). Экз. № ЯрГПУ 7/10. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 2. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт posterior.
- Фиг. 7a, б. *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss. Экз. № ЯрГПУ Е/К-38; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 7. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason.
- **Фиг. 8a, б**. *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.). ЯрГПУ М/Сб2-1. Москва, разрез Москва-Сити; слой 2, средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.

Таблица 67 (из [Киселев, 2001а], с дополнениями)

- **Фиг. 1а-в.** *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) var. а. Экз. № ЯрГПУ Е/Н-52. Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 8, из внутренних песчанистых конкреций. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *obductum*.
- **Фиг. 2a, б**. *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.) var. b. Экз. № ЯрГПУ Е/Н-50. Возраст и местонахождение те же.
- Фиг. 3a, б. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) fuchsi* (Neum.). Экз. № ЯрГПУ Е/Н-80; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма; слой 8. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- **Фиг. 4a, б**. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux* (Rein.). Экз. № ЯрГПУ 7/12. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 2. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. 5a, б. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev). Экз. № ЯрГПУ 9/16, Нижегородская обл., с. Ужовка. Средний келловей, зона Jason, подзона Jason

Таблица 68 (из [Киселев, 2001a])

- Фиг. 1. Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum Tintant. Экз. № ЯрГПУ Е/Н-6; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 8, из мергельного матрикса. Средний келловей, зона coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. **2**, **3**. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *effulgens* (Buckman). Фиг. **2**а, **6**. Морфа со сглаженной скульптурой. Экз. № ЯрГПУ Е/Н-2. Фиг. **3**а, **6**. Морфа с рельефной скульптурой. Экз. № ЯрГПУ Е/Н-7. Возраст и местонахождение те же.
- Фиг. 4. Kosmoceras (Zugokosmoceras) pseudogrossouvrei Tint. Экз. № ЯрГПУ 7/2. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 2. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт posterior.

Таблица 69 (из [Киселев, 2001a])

- Фиг. 1-4. *Коѕтосегаѕ* (*Zugokoѕтосегаѕ*) *posterior* Brinkm. Фиг. 1а, б. Типичная морфа. Экз. № ЯрГПУ 7/1. Фиг. 2а, б. Редкоребристая морфа. Экз. № ЯрГПУ 7/3. Фиг. 3. Часторебристая морфа. Экз. № ЯрГПУ 7/4. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово. Фиг. 4. Часторебристая морфа. Экз. № ЯрГПУ МЦ-1/3. Михайловцемент I, слой 7. Все: средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- **Фиг. 5**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv. Экз. № ЯрГПУ Е/F-4; Рязанская обл., р. Ока, г. Елатьма, слой 10. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *grossouvrei*.

Таблица 70 (из [Киселев, 2001a], с изменениями)

- Фиг. 1, 2. *Proplanulites fracidus* Buckm. Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ М/D-148. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ М/D-149. Костромская обл, р.Унжа, г. Макарьев, слой 3а. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *fracidus*.
- Фиг. **5-6**. *Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis* (Buckm.). Фиг. **5а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ. Фиг. **6**. Экз. № ЯрГПУ М/D-7. Фиг. **7а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ. Костромская обл, р. Унжа, г. Макарьев, слой За. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum crispatum*.
- **Фиг. 3, 4**. *Grossouvria gracilis* (Siemiradzki). **Фиг. 3а, б**. Экз. № ЯрГПУ М/D-4. **Фиг. 4**. Экз. № ЯрГПУ М/D-4. Возраст и местонахождение те же.

Таблица 71 (из [Киселев, 2001a])

- Фиг. 1а-и. *Cadoceras (Paracadoceras) recidivum* Kiselev. Голотип. Экз. № ЯрГПУ Е/М-186. Рязанская область, г. Елатьма, правый берег р. Оки, слой. 4. Нижний келловей, зона Calloviense, подзона Enodatum, биогоризонт *enodatum enodatum*.
- **Фиг. 2a, б**. *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.), типичная морфа. Экз. № ЯрГПУ П-1. Костромская обл, р. Унжа, д. Половчиново. Средний келловей, зона Coronatum.

Таблица 72

Фиг. 1-3. *Longaeviceras alpha* sp. nov. **Фиг. 1a, б**. Голотип. Экз. № ПИН 4839/32; **Фиг. 2a, б**. ПИН, экз. 4839/31; **Фиг. 3a-в**. Экз. № ПИН 4839/33. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.

Таблица 73 (из [Киселев, 2001а], с изменениями)

- Фиг. 1-3. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv. Фиг. 1а-в. Экз. № ЯрГПУ М/76-12/Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ М/76-1. Фиг. 3. МК-23. Михайловцемент I, слой 7. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *grossouvrei*.
- Фиг. 4a, б. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) *posterior* Brinkmann. Экз. № ЯрГПУ М7а-9. Михайловцемент І. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *posterior*.
- Фиг. **5**, **6**. *Kosmoceras (Kosmoceras) pollucinum* Teiss. Фиг. **5**. Лектотип. Экз. № IPUW 1884-5-30 (оригинал *Cosmoceras pollucinum*, Teisseyre, 1883, taf. 5, fig. 30a,b). Рязанская область, г. Пронск –

- Ornatenton. **Фиг. 6**. Экз. № ЯрГПУ МК-312. Михайловцемент I, слой 6 зона Coronatum, подзона Obductum, биогоризонт *crassum*.
- Фиг. 7, 8. *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phillips). Фиг. 7. Экз. № ЯрГПУ МК-166. Фиг. 8а, б. Экз. № ЯрГПУ М7-53. Михайловцемент І. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 9. Kosmoceras subnodatum Teisseyre. Лектотип. Экз. № ЯрГПУ IPUW 1884-2-9 (оригинал Cosmoceras subnodatum, Teisseyre, 1883, taf. 2, fig. 9a-d). Рязанская область, р. Проня Ornatenton.
- Фиг. 10а-в. *Kosmoceras jenzeni* Teisseyre. Лектотип. Экз. № ЯрГПУ IPUW 1884-3-23 (оригинал *Cosmoceras jenzeni*, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 23a-c). Рязанская область, г. Пронск Ornatenton.
- Фиг. 11. Kosmoceras proniae Teisseyre. Лектотип. Экз. № ЯрГПУ IPUW 1884-3-15 (оригинал Cosmoceras proniae, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 15a-d). Рязанская область, р. Проня Ornatenton.

Таблица 74 (из [Kiselev, Rogov, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1a, б. Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae Teiss. Экз. № ЯрГПУ М/7д-1. Михайловцемент I, слой 8 (0,7 м выше подошвы). Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт proniae.
- Фиг. 2a, б. *Kosmoceras* (*Zugokosmoceras*) phaeinum (Buckman). Экз. № ЯрГПУ АМ-52. Михайловцемент I, слой 7. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. 3a, б. Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense (Young et Bird). Экз. № ЯрГПУ М7д-6. Михайловцемент I, слой 8, 1м ниже кровли. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт rowlstonense.
- Фиг. 4a, б. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ М8-6. Михайловцемент I, слой 9. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 5, 6. Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux (Rein.). Фиг. 5а-д. Экз. № ЯрГПУ М7а-1. Михайловцемент І, слой 7 (0,45 м выше кровли). Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт posterior. Фиг. 6а-в. Экз. № ЯрГПУ М7-7. Михайловцемент І, слой 7. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 7a, б. Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense (Young et Bird). Экз. № ЯрГПУ МК-27. Московская обл., карьер у д. Пески, слой 1. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт rowlstonense.
- Фиг. 8a, б. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ К-5. Правый берег р. Оки у д. Костино. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.

Таблица 75 (из [Kiselev, Rogov, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1, 2. *Коsmoceras (Kosmoceras) spinosum* (Sow.). Фиг. 1. Зрелый экземпляр с КЖК. Коллекция А.В. Ступаченко, без номера. Михайловцемент I, зона Lamberti. Фиг. 2а, б. Незрелый экземпляр. Экз. № ЯрГПУ М10-2. Михайловцемент I, слой 10. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- **Фиг. 3, 4**. *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* var. *rotundum* (Quenstedt). **Фиг. 3а-в**. Экз. № Яр-ГПУ К-4. Правый берег р. Оки у д. Костино. **Фиг. 4а, б**. Экз. № ЯрГПУ МГ/3-3. Михайлов-Горенка, слой 11с. Все: зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*;
- Фиг. **5a**, **6**. *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* var. *subspinosum* Nikolaeva et Rozhdestwenskaya. Экз. № ЯрГПУ Г-1. Карьер у г. Гжель. Зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.

Таблица 76 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- **Фиг. 1a, б**. *Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum* (Phillips). Экз. № ЯрГПУ М7-58. Михайловцемент І. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. 2. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ МG/2-29. Михайлов -Горенка, слой 11 (конкреционный горизонт D). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 3, 4. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Фиг. 3а, б. Экз. № ПИН 4839/25; фиг. 4а, б. Экз. № ЯрГПУ 3/47. Михайлов-Горенка. Средний келловей, зона Jason, подзона Меdea, биогоризонт medea medea.

Фиг. 5. *Kosmoceras (Kosmoceras) dunkani* (Sow.). Экз. № ЯрГПУ М7-58. Михайловцемент І. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae.

Таблица 77 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1-3. Funiferites allae allae (Kiselev). Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:7-6, Михайловцемент I, слой 7в. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ М7в-8 подзона Phaeinum. Фиг. 3а, б. Экз. № ЯрГПУ МК319. Слой 7 (0,75 м выше подошвы) биогоризонт grossouvrei.
- Фиг. 4-6. Funiferites allae compressum Kiselev. Фиг. 4а, б. Экз. № ЯрГПУ М7-1. Михайловцемент I, слой 7г. Фиг. 5а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:7-3. Михайловцемент II, слой 4. Фиг. 6а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:7-8. Михайловцемент I, слой 7г. Все: верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт allae compressum.
- Фиг. 7-10. Funiferites patruus (Eichwald). Фиг. 7а, б. Экз. № ЯрГПУ МГ/2-5. Михайлов-Горенка, слой 10с (80 см ниже кровли). Фиг. 8а, б. Экз. № ЯрГПУ В295. Михайловцемент І, слой 8. Фиг. 9а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:8-5. Михайловцемент ІІ, слой 4. Фиг. 10а, б. Экз. № ЯрГПУ М165. Михайловцемент І, слой 8. Фиг. 11а, б. Экз. № ЯрГПУ 7/15. Фиг. 12а, б. Экз. № ЯрГПУ 7/16. Костромская обл., р. Унжа, д. Бурдово, слой 5.

Все: верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт patruus.

Таблица 78 (из [Kiselev, Rogov, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1, 2. Funiferites allae (Kiselev). Фиг. 1а, б. Голотип. Экз. № ПИН 4839/19. Михайловцемент I, слой 7b. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei, биогоризонт *Grossouvrei*. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:7-5. Михайловцемент I, Слой 7б. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. **3**, **4**, **8**. *Funiferites funiferus* (Phillips). Фиг. **3**. Экз. № ЯрГПУ МК321. Фиг. **4а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ МК223. Михайловцемент I, слой 8 (кровля). Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae. Фиг. **8**. Экз. № ЯрГПУ П1-3. Карьер у пос. Пески. Слой 1. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *rowlstonense*.
- Фиг. 5-7. *Cadoceras proniense* Sasonov. Фиг. 5a, б. Экз. № ЯрГПУ 3/40. Рыбинск, разрез «Переборы». Фиг. 6a, б. Экз. № ЯрГПУ Н-13. Рязанская обл., д. Никитино. Фиг. 7a, б. Экз. № ЯрГПУ Н-8. Рязанская обл., д. Никитино. Все: средний келловей, зона Jason.
- Фиг. 9a, б. Funiferites patruus (Eichwald) emend. (Nik.). Экз. № ЯрГПУ 8/4. Алпатьево, слой 11. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт proniae.

Таблица 79 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1, 2. Longaeviceras placenta (Leckenby). Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:10-1. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ:10-2. Михайловцемент I, слой 10 (кровля). Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.
- Фиг. 3. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Экз. № ЯрГПУ МГ/1-18. Михайлов-Горенка, разрез 1, слой 8. Средний келловей, зона Jason, подзона Medea, биогоризонт medea medea.
- **Фиг. 4**. *Longaeviceras lahuseni* Bodyl. Коллекция А.В. Ступаченко, без номера. Михайловцемент I, верхний келловей, зона Athleta, ?подзона Proniae.

Таблица 80 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1a, б. Eboraciceras longilobatum (Buckman). Экз. № ЯрГПУ М11-1. Михайловцемент I, слой 10 (горизонт базальных конкреций). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 2а-г. Lamberticeras pseudolamberti (Sintzow). Экз. № ЯрГПУ МЦ(5)-31. Михайловцемент II, слой 5 (0,45 м ниже кровли). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт paucicostatum.
- Фиг. **3, 4**. *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Фиг. **3a, б**. Экз. № ЯрГПУ Д1-233. Дубки, слой 1f, 520 см выше подошвы. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense,

- биогоризонт *scarburgense*. **Фиг. 4a, б**. Экз. № ЯрГПУ Н-1. Правый берег р. Оки у д. Никитино. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense, биогоризонт *scarburgense*.
- **Фиг. 5**. *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). Экз. № ЯрГПУ МЦ(5)-21. Михайловцемент II, слой 5 (кровля). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 6-10. Cardioceras (Scarburgiceras) cf. scarburgense (Young et Bird). Фиг. 6. Экз. № ЯрГПУ М12-5. Фиг. 7. Экз. № ЯрГПУ М12-4. Михайловцемент I, слой 12, нижняя треть. Фиг. 8. Экз. № ЯрГПУ МК168. Михайлов-Змеинка. Фиг. 9. Экз. № ЯрГПУ RP7. Дубки, слой 1f, 600 см выше подошвы. Фиг. 10. Экз. № ЯрГПУ RP48. Дубки, слой 1f, 630 см выше подошвы. Фиг. 11. Экз. № ЯрГПУ Д1-135. Дубки, слой 1f, 590 см выше подошвы. Все: нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense, биогоризонт scarburgense.

Таблица 81 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1-8, 21-24. *Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev. Фиг. 1а-с. Экз. № ЯрГПУ М7-54. Голотип. Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ М7-55. Фиг. 3а-в. Экз. № ЯрГПУ М7-56; фиг. 4а, б. Экз. № ЯрГПУ М7-57; фиг. 5а, б. Экз. № ЯрГПУ М7-58. Михайловцемент I, слой 7. Фиг. 1, 3 средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei; фиг. 2, 4, 5 верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae.
- Фиг. 6a, б. *Longaeviceras placenta* (Leckenby). Экз. № ЯрГПУ М8-12. Михайловцемент I, слой 9. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*.
- Фиг. 7а, б. *Lamberticeras henrici* Douville. Экз. № ЯрГПУ М11-2. Михайловцемент I, слой 10 (горизонт базальных конкреций). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 8-9. *Lamberticeras praelamberti* Douville. Фиг. 8a, б. Экз. № ЯрГПУ М/з5-1. Фиг. 9a, б. Экз. № ЯрГПУ М11-7. Михайловцемент I, слой 11. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- **Фиг. 10a, б**. *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). Экз. № ЯрГПУ М11-18. Михайловцемент I, слой 11 (горизонт базальных конкреций). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- **Фиг. 11a, б**. *Quenstedtoceras damoni* (Nikitin). Экз. № ЯрГПУ М11-14. Михайловцемент I, слой 11 (горизонт базальных конкреций). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- **Фиг. 12a, б**. *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). Экз. № ЯрГПУ А-1. Михайловцемент I, слой 10. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 13a, б. *Cardioceras (Scoticardioceras) gallicum* Maire. Экз. № ЯрГПУ М13-2. Михайловцемент I, слой 12в. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 14-15. *Protocardioceras* cf. *praemartini* (Spath). Фиг. 14a, б. Экз. № ЯрГПУ М12-1. Михайловцемент I, слой, 12б. Фиг. 15. Экз. № ЯрГПУ МГ/3-17. Михайлов-Горенка, слой 13 (2 м выше подошвы). Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 16a, б. *Cardioceras (Scarburgiceras) transitorium* Spath. Экз. № ЯрГПУ М12-2. Михайловцемент I, слой ?12б. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum.
- Фиг. 17а, б. Cardioceras (Cardioceras) percaelatum Pavlow. Экз. № ЯрГПУ М282. Михайловцемент I, слой 13. Нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.
- **Фиг. 18a, б**. *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Экз. № ЯрГПУ Д1-233. Дубки, слой 1f, 520 см выше подошвы. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense, биогоризонт *scarburgense*.

Таблица 82 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- **Фиг. 1a, б**. *Goliathiceras goliathum* (Orbigny). Экз. № ЯрГПУ М14-15. Михайловцемент I, слой 13.
- **Фиг. 2a, б**. *Goliathiceras (Pachycardioceras) elatum* (Maire). Экз. № ЯрГПУ М14-5. Михайловцемент I. слой 13.
- Фиг. **3, 6**. *Cardioceras (Scoticardioceras) lahuseni* Maire. Фиг. **3a, 6**. Экз. № ЯрГПУ М14-16. Фиг. **6a, 6**. Экз. № ЯрГПУ МЦ12-5. Михайловцемент I, слой 13.
- Фиг. 4a, b. Vertebriceras quadrarium var. biplicatum Arkell. Экз. № ЯрГПУ М14-1. Михайловцемент I спой 13
 - Фиг. 5, 7, 9. Vertebriceras gracile Arkell. Фиг. 5a, б. Экз. № ЯрГПУ М14-13. Фиг. 7a, б. Экз. №

- ЯрГПУ МЦ12-2. Фиг. 9а, б. Экз. № ЯрГПУ МЦ12-1. Михайловцемент I, слой 13.
- **Фиг. 8, 10**. *Vertebriceras quadrarium* var. *quadrarium* (Buckman). **Фиг. 8a, б**. Экз. № ЯрГПУ М14-14. **Фиг. 10a, б**. Экз. № ЯрГПУ М14-12. Все: Михайловцемент I, слой 13 нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.
- **Фиг. 11, 12**. *Cardioceras (Cardioceras) costicardia* var. *vulgare* Arkell. **Фиг. 11a, б**. Экз. № ЯрГПУ МК306. Михайловцемент I, слой 13. **Фиг. 12a, б**. Экз. № ЯрГПУ МЦ(9)-2. Михайловцемент II, слой 9
- **Фиг. 13a, б**. *Vertebriceras quadrarium* var. *anglogallicum* Arkell. Экз. № ЯрГПУ МГ/3-21. Михайлов-Горенка, слой 13.
- **Фиг. 14a, б**. *Subvertebriceras* sp. aff. *stantoni* (Reeside). Экз. № ЯрГПУ Д1-134. Дубки, слой 1f, 600 см выше подошвы. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense, биогоризонт *scarburgense*.

Все: нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.

Таблица 83 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1, 5. Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum Spath. Фиг. 1а-г. Экз. № ЯрГПУ М13-1. Михайловцемент І, слой 12в. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт alphacordatum. Фиг. 5а, б. Экз. № ЯрГПУ СШ-1. Респ. Мордовия, пос. Старое Шайгово. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт alphacordatum.
- **Фиг. 2, 3**. *Protocardioceras praecordatum* (Douville). **Фиг. 2**. Экз. № ЯрГПУ МЦ12-7; **Фиг. 3**. Экз. № ЯрГПУ МЦ12-8. Михайловцемент I, слой 12г. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *praecordatum*.
- **Фиг. 4a, б**. *Rursiceras reversum* Висктап. Экз. № ЯрГПУ М/3:6-1. Михайлов-Змеинка. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. **5a**, **6**. *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. Экз. № ЯрГПУ МК270. Михайлов- Змеин-ка. Верхний келловей, верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum.

Таблица 84 (из [Kiselev, Rogov, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1a, б. *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. Экз. № ЯрГПУ МЦ(5)-32. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «с»). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 2a, б. *Okaites mosquensis* (Fischer). Экз. № ЯрГПУ М7в-5. Михайловцемент I, слой 7. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- Фиг. 3a, б. Okaites comptoni rossicus (Siem.). Экз. № ЯрГПУ М7б-6. Михайловцемент I, слой 7. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.
- **Фиг. 4a, б**. *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orbigny). Экз. № ЯрГПУ М7-19. Михайловцемент I, слой 7в. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Phaeinum.
- Фиг. **5**, **6**. *Binatisphinctes fluctuosus* (Pratt). Фиг. **5**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ М7а-4. Фиг. **6**а, **6**. ЯрГПУ М7б-3. Михайловцемент I, слой 7. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Grossouvrei.

Таблица 85 (из [Kiselev, Rogov, 2018], с изменениями)

- Фиг. 1, 2. *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. Фиг. 1. Экз. № ЯрГПУ М9-1. Михайловцемент I, слой 10 (средняя часть). Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*. Фиг. 2. Экз. № ЯрГПУ МЦ(5)-12. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «с»). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. **3, 4**. *Peltoceras athleta* (Phillips). Фиг. **3a, б**. Экз. № ЯрГПУ Г-2. Карьер у г. Гжель. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт *kuklikum*. Фиг. **4a, б**. Экз. № ЯрГПУ МК 161. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 3а.
- **Фиг. 5**. *Perisphinctes orbignyi* Tarkowski. **Фиг. 5а, б**. Экз. № ЯрГПУ МК1503. Михайловцемент I, слой 13. Нижний оксфорд, зона Cordatum, подзона Costicardia.

Таблица 86 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1a, б. *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. Экз. № ЯрГПУ МК257. Венев (Тульская обл.).
- **Фиг. 2a, б**. *Binatisphinctes binatus* (Leckenby). Экз. № ЯрГПУ М8-8. Михайловцемент I, слой 8 (базальный горизонт конкреций).
- **Фиг. 3a, б**. *Orionoides termieri* Gerard et Contaut. Экз. № ЯрГПУ МГ4-8. Михайлов-Горенка, слой 11 (конкреционный горизонт С).
- **Фиг. 4a, б**. *Choffatia* cf. *poculum* (Leckenby). Экз. № ЯрГПУ МГ1-16. Михайлов-Горенка, слой 11 (80 см выше конкреционного горизонта D).
- Фиг. **5a**, **6**. *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. Экз. № ЯрГПУ МК270. Михайлов-Змеинка.
- Фиг. 6, 7. *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum* (Eichwald). Фиг. 6а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-56. Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки, слой 1, в 30 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici. Фиг. 7а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-54. Слой 1, в 220 см выше подошвы. Зона Lamberti, подзона Lamberti.
- Фиг. 1-3, 5 верхний келловей, верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum; фиг. 4, 7 верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti; фиг. 6 верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.

Таблица 87 (из [Kiselev, Rogov, 2018])

- Фиг. 1, 3-6, 12. *Коѕтосетаѕ (Коѕтосетаѕ) transitionis* (Nikitin). Фиг. 1а, б. Экз. № ЯрГПУ МКЗЗ4. Слой 1, 175 см выше подошвы. Фиг. 3а, б. Экз. № ЯрГПУ МКЗ68. Слой 1, 440 см выше подошвы. Фиг. 4а, б. Экз. № ЯрГПУ МК429. Слой 1, 420 см выше подошвы. Фиг. 5а,б. Экз. № ЯрГПУ МКЗ85. Слой 1, 440 см выше подошвы. Фиг. 6а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-142. Слой 1, 70 см выше подошвы, подзона Henrici. Фиг. 12а, б. Экз. № ЯрГПУ МК414. Слой 1, 430 см выше подошвы. Фиг. 1 верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*; фиг. 3-5, 12 биогоризонт *тојагоwskii*; фиг. 6 подзона Henrici.
- Фиг. 2a, б. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ Д1-148. Слой 1, в 100 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 7, 10, 11, 13. *Коѕтосетаѕ (Коѕтосетаѕ) spinoѕит* (Sow.). Фиг. 7а, б. Экз. № ЯрГПУ МКЗ54. Слой 1, в 245 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, биогоризонт *lamberti*. Фиг. 10а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-136. Слой 1, в 50 см выше подошвы. Подзона *Henrici*. Фиг. 11а, б: ЯрГПУ МК451. Слой 1, в 240 см выше подошвы. Биогоризонт *lamberti*. Фиг. 13а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-232. Слой 1. Зона Lamberti.
- Фиг. **8**, **9**. *Gulielmiceras mojarowskii* (Nik. et Rozhd.). Фиг. **8а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-164. Фиг. **9**. Экз. № ЯрГПУ Д1-165. Слой 1, в 450 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *mojarowskii*.

Все: Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки.

- Фиг. 1. Quenstedtoceras aff. paucicostatum (Lange). Экз. № ЯрГПУ Д1-50. Слой 1, в 450 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *mojarovskii*.
- Фиг. 2, 7. *Quenstedtoceras mariae* (Orbigny). Фиг. 2а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-86. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense. Фиг. 7. Экз. № ЯрГПУ Д1-121. Слой 1d, 500 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. **3**, **4**. *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). Фиг. **3а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-24. Слой 1, в 140 см выше подошвы. Фиг. **4а**, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-33. Слой 1, в 180 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- **Фиг. 5a, б**. *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). Экз. № ЯрГПУ МК481. Слой 1, в 318 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *lamberti*.
- Фиг. 6a, б. Quenstedtoceras orbis (Maire). Экз. № ЯрГПУ МК494. Слой 1d. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт paucicostatum.
 - Фиг. 8a, б. Quenstedtoceras leachi (Sowerby) morpha angulatum Troizkaya. Экз. № ЯрГПУ ЯрГПУ

- Д1-45. Слой 1, в 130 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 9-10. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Фиг. 9a, б. Экз. № ЯрГПУ МК348. Фиг. 10a, б. Экз. № ЯрГПУ МК453. Слой 1d. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт paucicostatum.
- Фиг. 11-13. *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow). Фиг. 11а-в. Экз. № ЯрГПУ МКЗЗ6. Фиг. 12а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-122. Фиг. 13. Экз. № ЯрГПУ Д1-85. Слой 1d. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- **Фиг. 13a, б**. *Quenstedtoceras intermissum* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ Д1-231. Слой 1. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.

Все: Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки.

Таблица 89

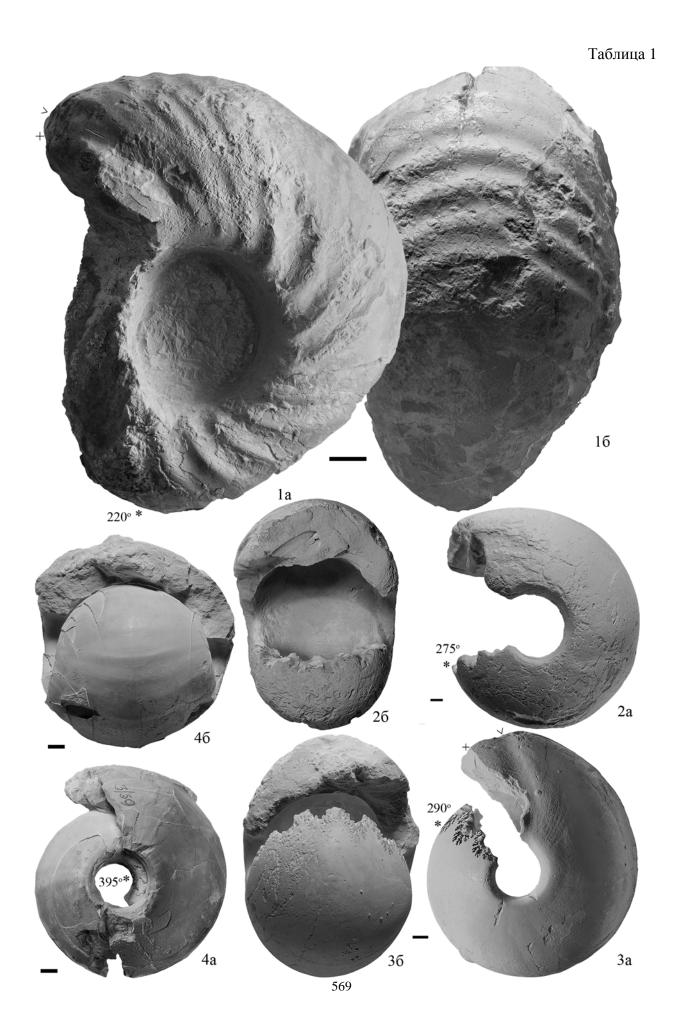
- Фиг. 1a, б. *Lamberticeras pseudolamberti* Sintzow. Экз. № ЯрГПУ МК407. Слой 1d. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. 2a, б. *Lamberticeras lamberti* (Sowerby). Экз. № ЯрГПУ МК408. Слой 1, 290 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *lamberti*.
- Фиг. **3**, **6**. *Lamberticeras henrici* Douville. Фиг. **3**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-4. Слой 1, в 130 см выше подошвы. Фиг. **6**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-7. Слой 1, в 120 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.
- Фиг. 7, 8. Lamberticeras praelamberti Douville. Фиг. 7а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-95. Слой 1, в 200 см выше подошвы. Фиг. 8а, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-8. Слой 1, в 140 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт praelamberti.
- Фиг. 9a, б. *Eboraciceras dissimile* (Brown). Экз. № ЯрГПУ Д1-51. Слой 1, в 110 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Henrici.

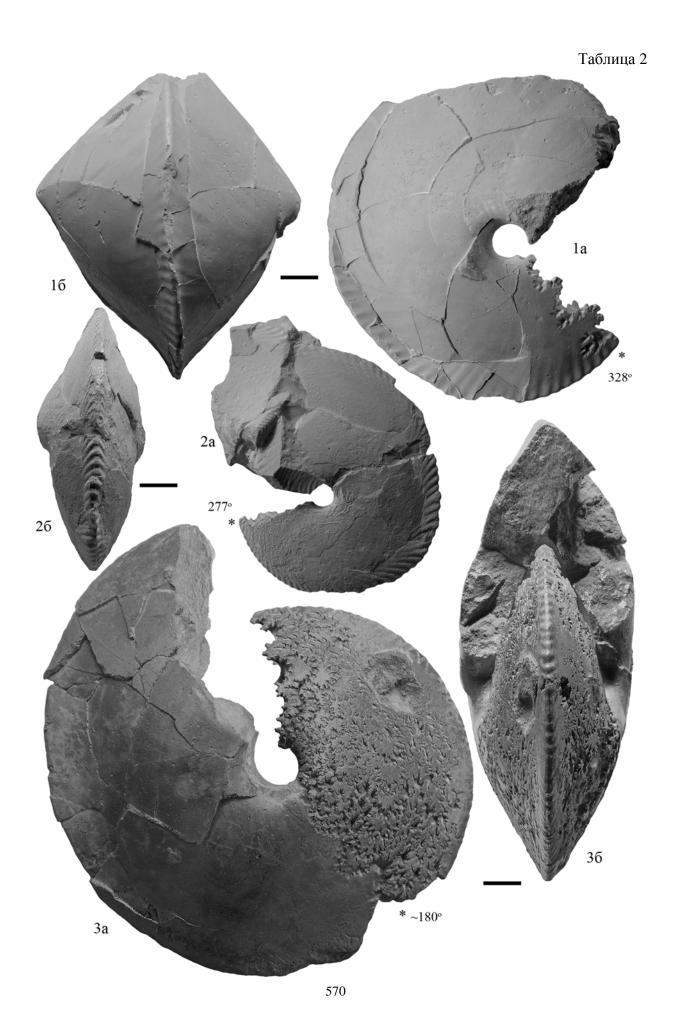
Все: Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки.

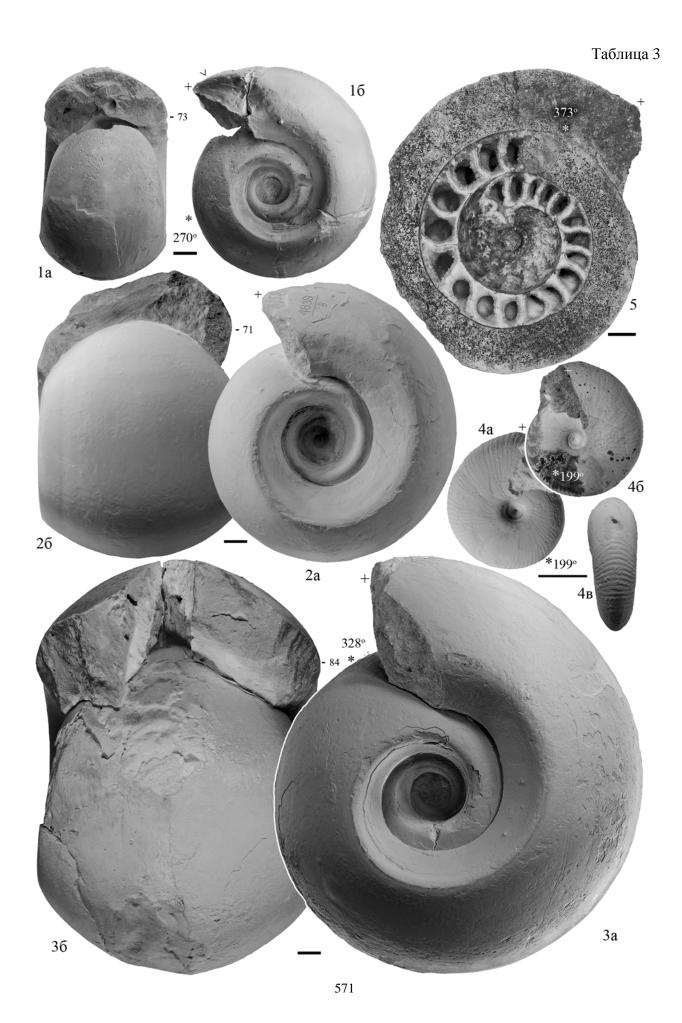
Таблица 90

- Фиг. 1а-в. *Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum* Spath. Экз. № ЯрГПУ Д1-125. Слой 1, в 635 см выше кровли. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. 2a, б. *Protocardioceras russiense* (Sasonov). Экз. № ЯрГПУ Д1-126. Слой 1, в 650 см выше кровли. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *alphacordatum*.
- Фиг. **3**, **4**. *Protocardioceras praecordatum* Douville. Фиг. **3**. Экз. № ЯрГПУ Д1-124. Слой 1, в 670 см выше кровли. Фиг. **4a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ Д1-127. Слой 1, 670 см выше кровли. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт *praecordatum*.
- Фиг. 5. Quenstedtoceras mariae (Orbigny). Экз. № ЯрГПУ МКЗЗ1. Слой 1, 620 см выше кровли. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Praecordatum, биогоризонт alphacordatum.
- Фиг. 6-9. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Фиг. 6. Экз. № PM3 101/3286. Обозначен на этикетке как Cardioceras cordatum (Sow.). Фиг. 7. Экз. № PM3 101/3306. Обозначен на этикетке как Cardioceras excavatum (Sow.). Фиг. 8. Экз. № PM3 101/2383. Изображен в [Камышева-Елпатьевская и др., 1956, табл. 20, фиг. 60] под названием Cardioceras nikitinianum (Lah.) и в [Камышева-Елпатьевская и др., 1959, табл. 17, фиг. 5] под названием С. сf. nikitinianum (Lah.). Фиг. 9. Экз. № PM3 101/3307. Обозначен на этикетке как Cardioceras cf. nikitinianum (Lah.). Все: Саратовская область, бассейн р. Курдюм. Фиг. 6: скважина (местонахождение и глубина не указаны); фиг. 7-9: овраг Косолаповский, мергельные конкреции верхнего келловея, зона Lamberti, биогоризонт paucicostatum.
- Фиг. 10a, б. *Rursiceras annulosum* (Quenstedt). Экз. № ЯрГПУ Д1-180. Слой 1, в 150 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 11, 12. *Peltoceras subtense* (Bean-Leckenby). Фиг. 11. Экз. № ЯрГПУ Д1-174. Слой 1, в 150 см выше подошвы. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*. Фиг. 12a, б. Экз. № ЯрГПУ Д1-173. Слой 1, в 100 см выше подошвы. Подзона Henrici.

Все, кроме фиг. 6-9: Саратовская обл., бассейн р. Курдюм, пос. Дубки.







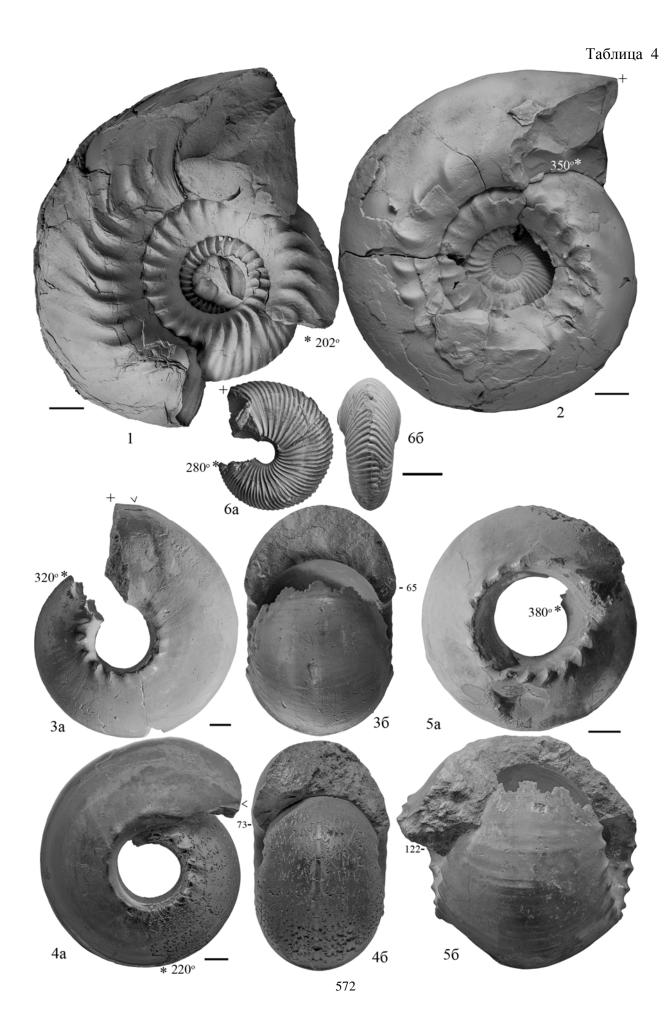
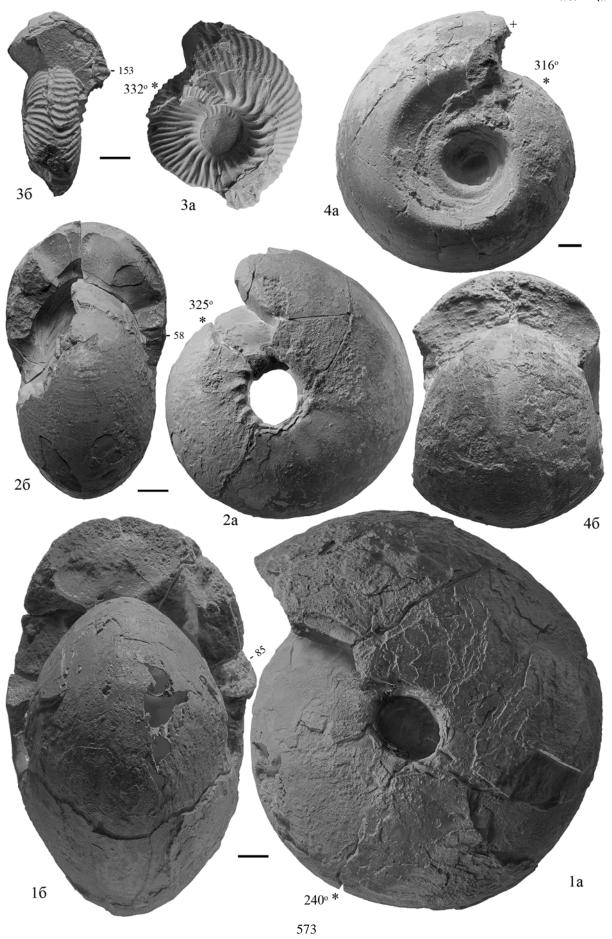
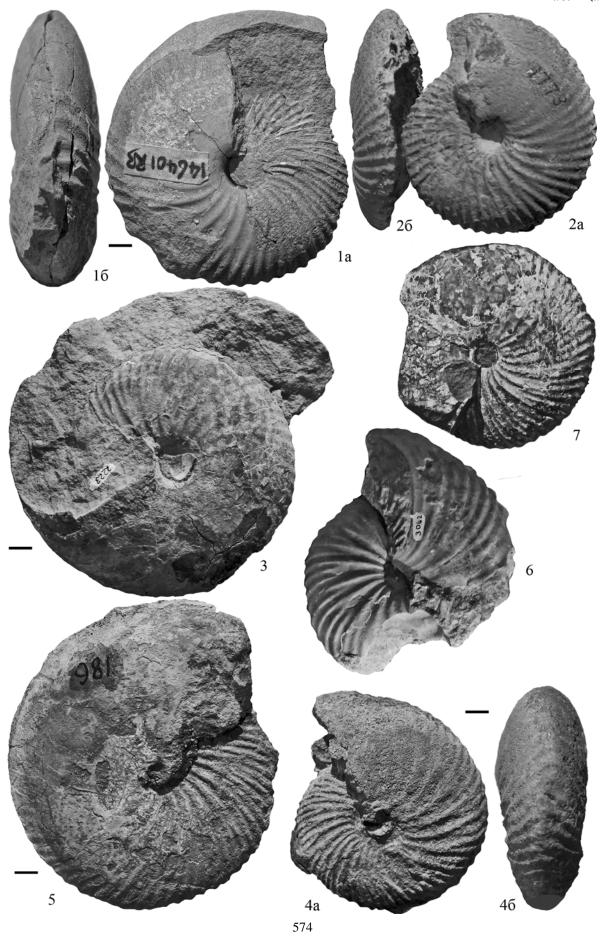


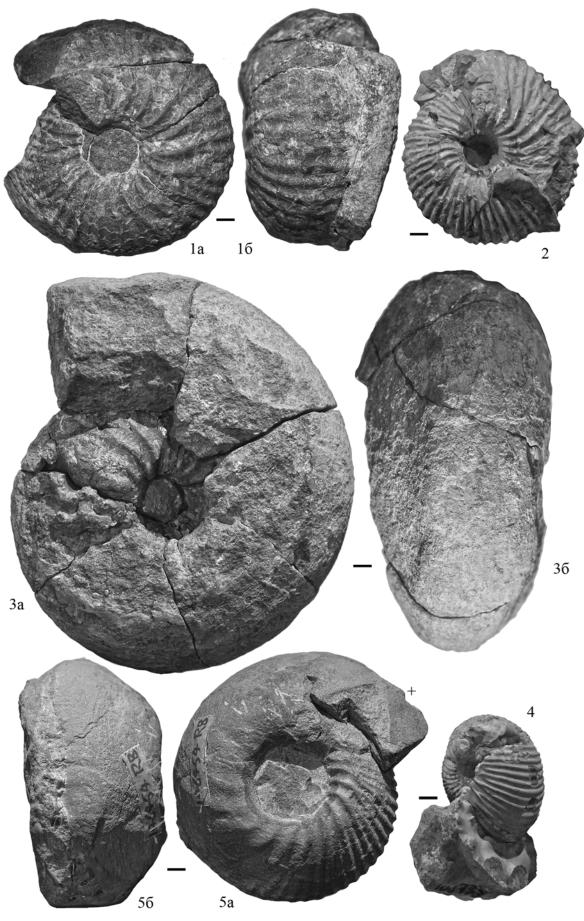
Таблица 5





575

6б





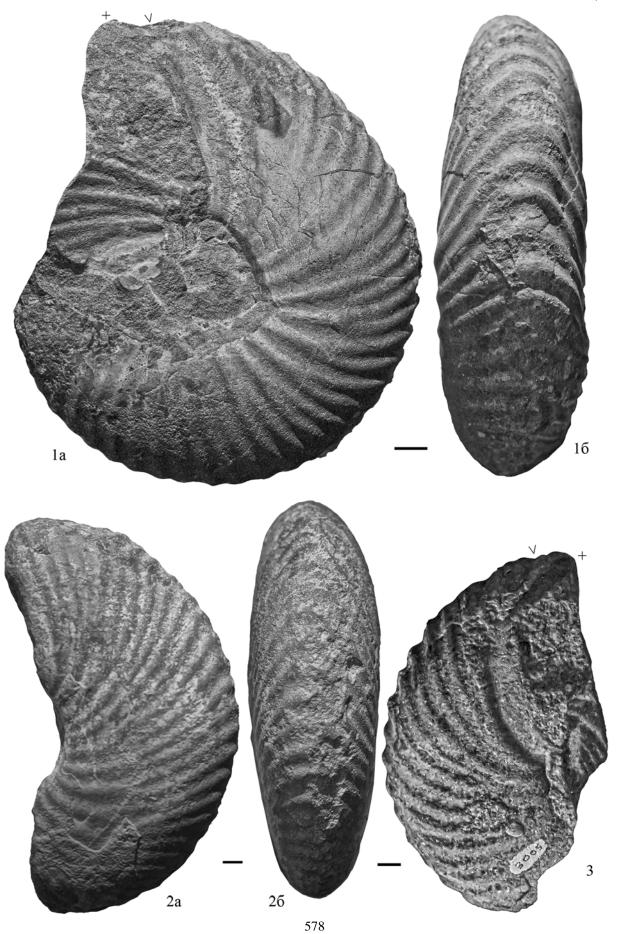
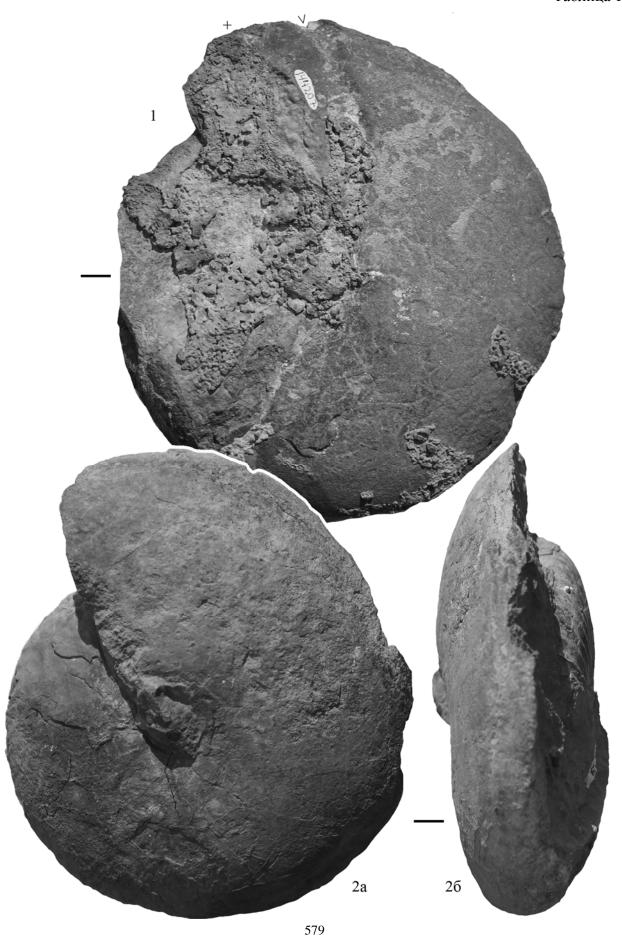


Таблица 11



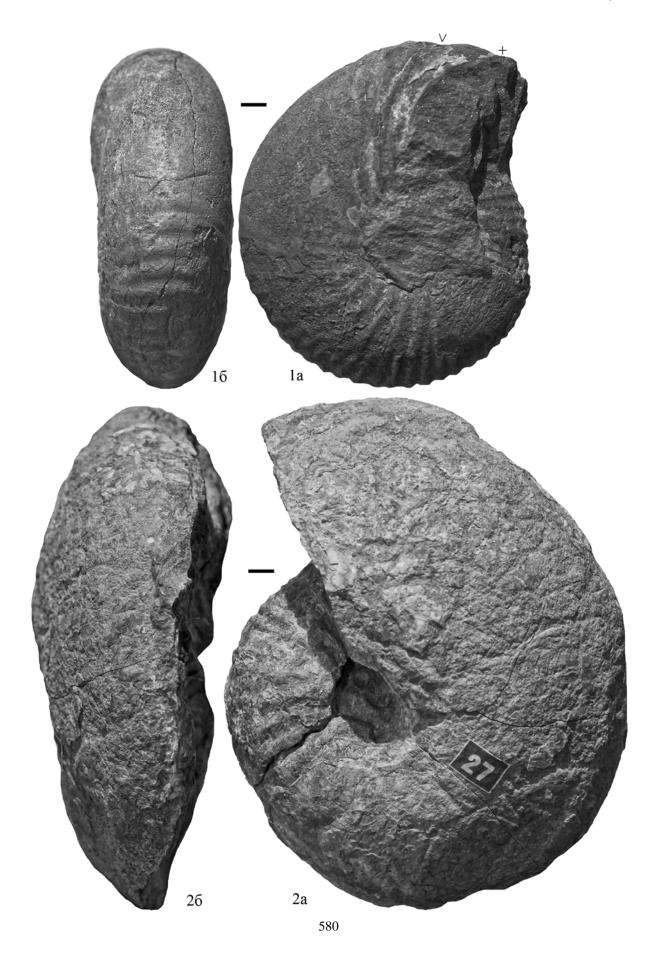




Таблица 14

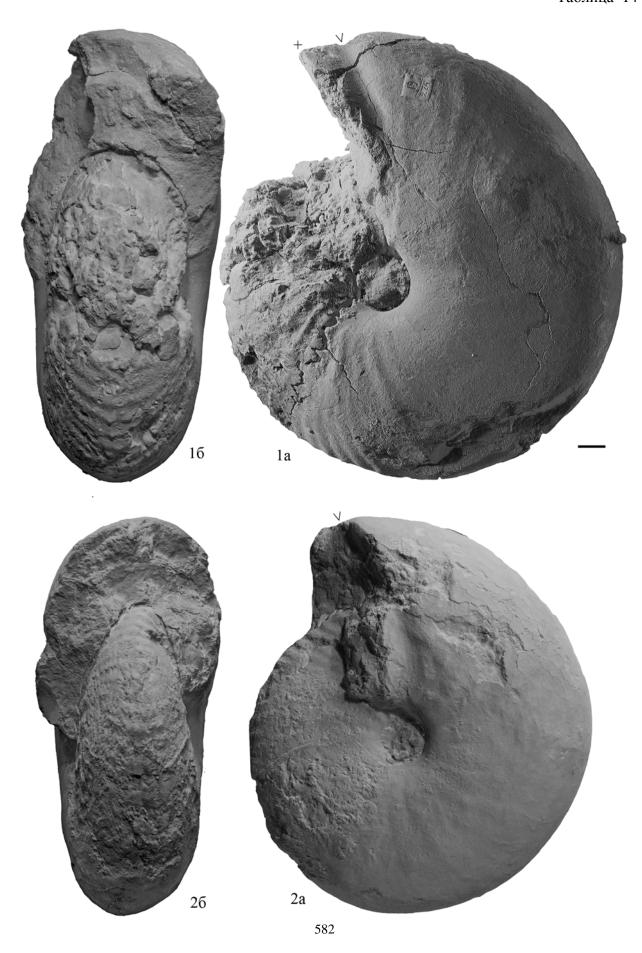


Таблица 15

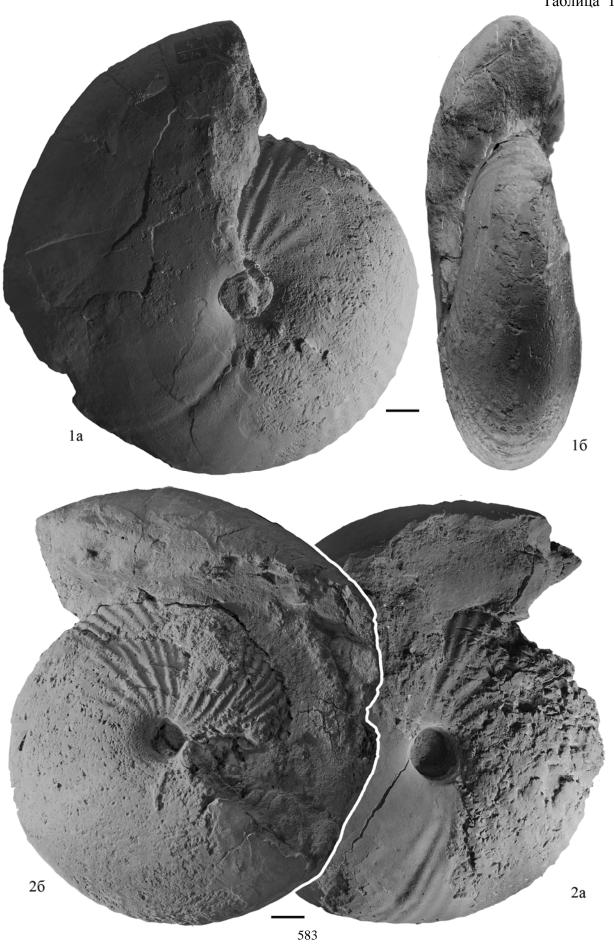
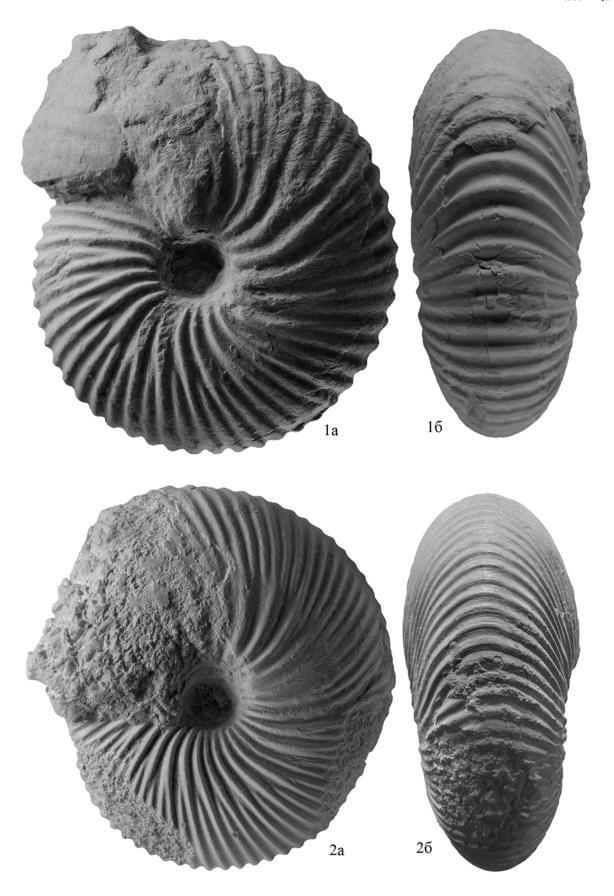
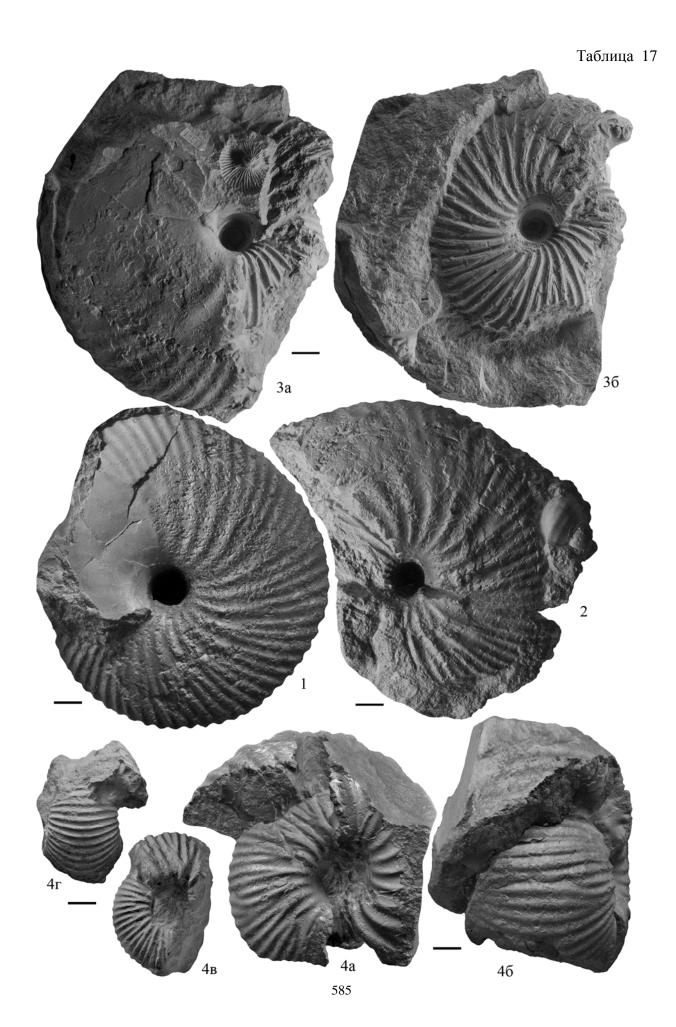
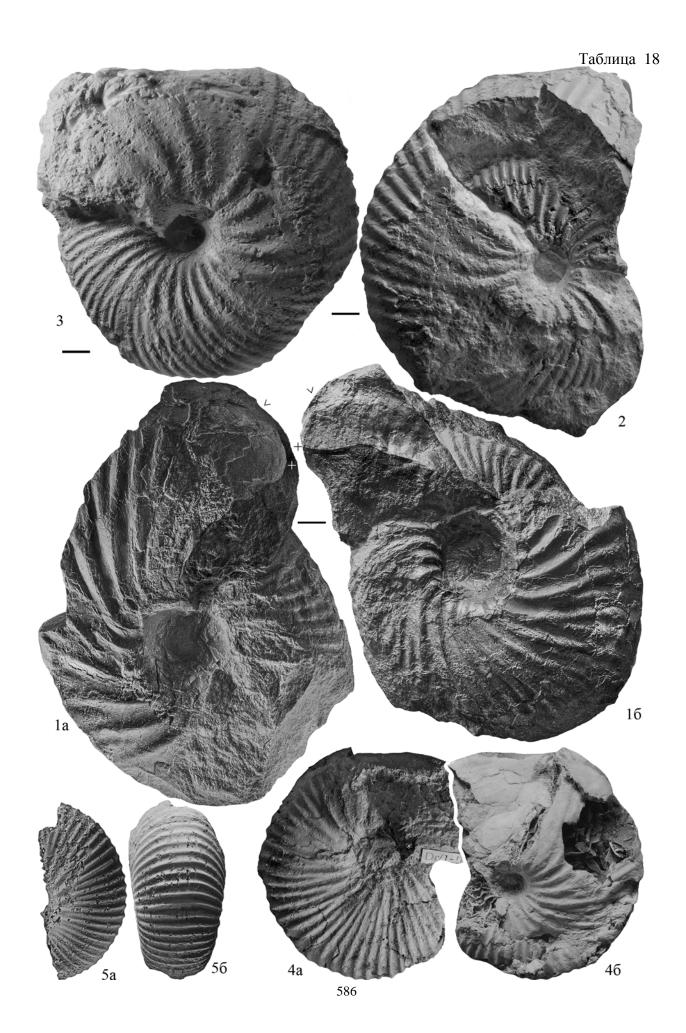
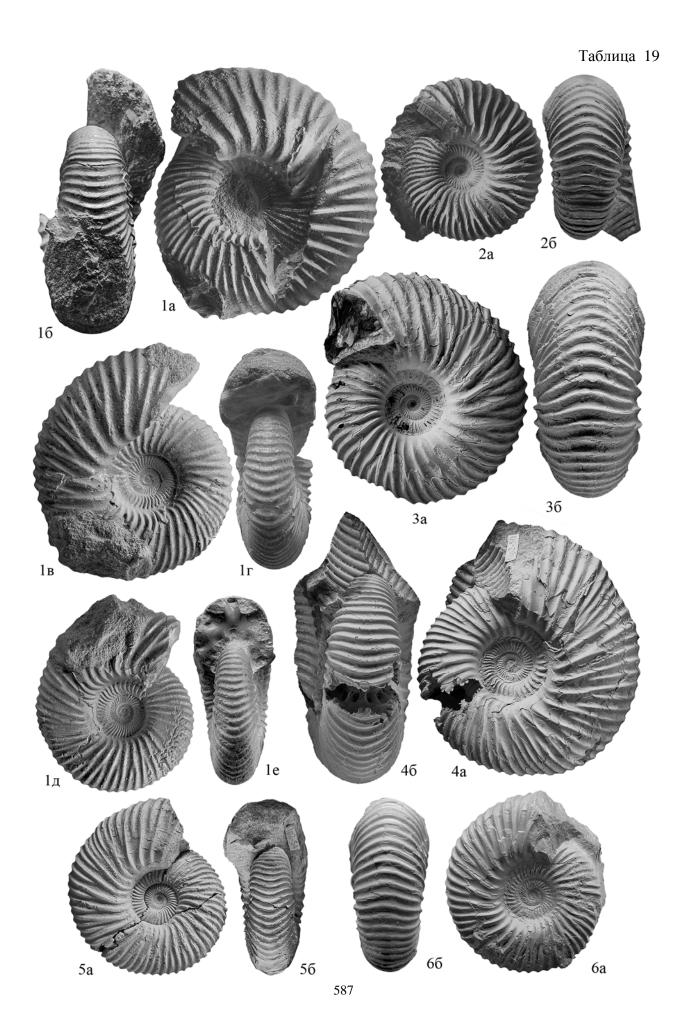


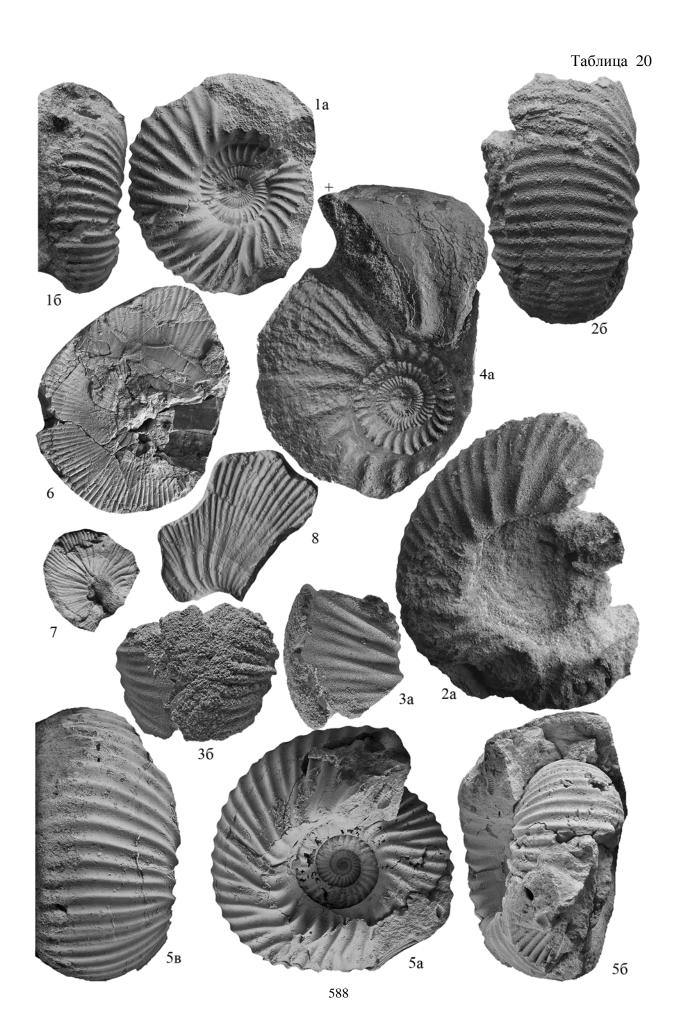
Таблица 16











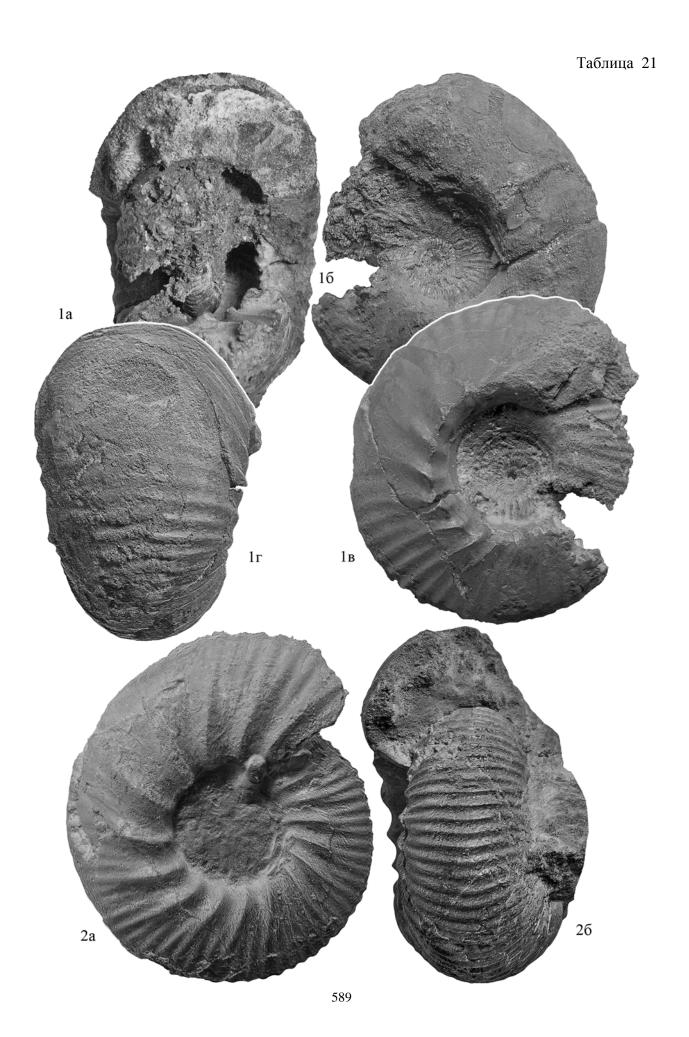
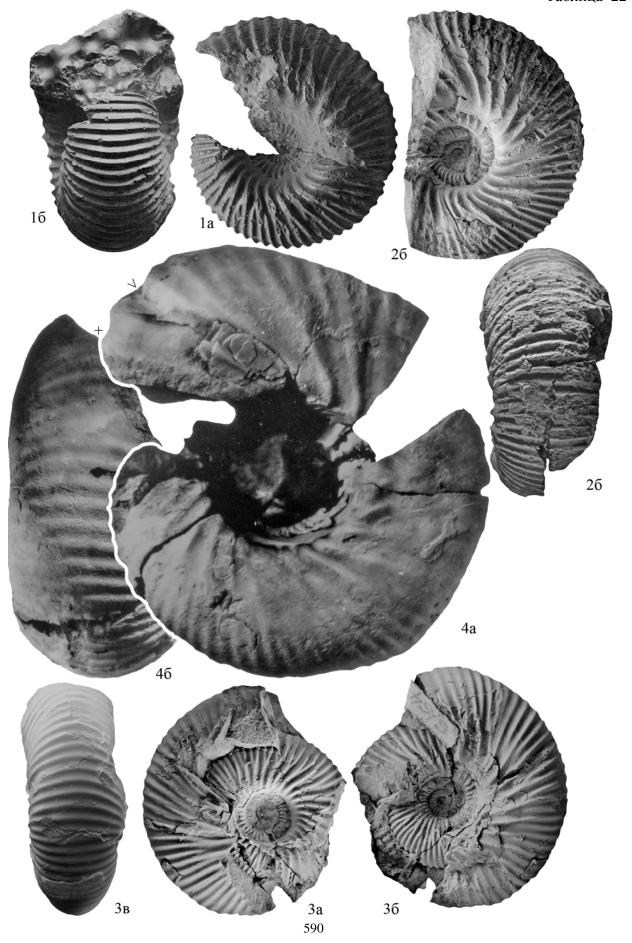


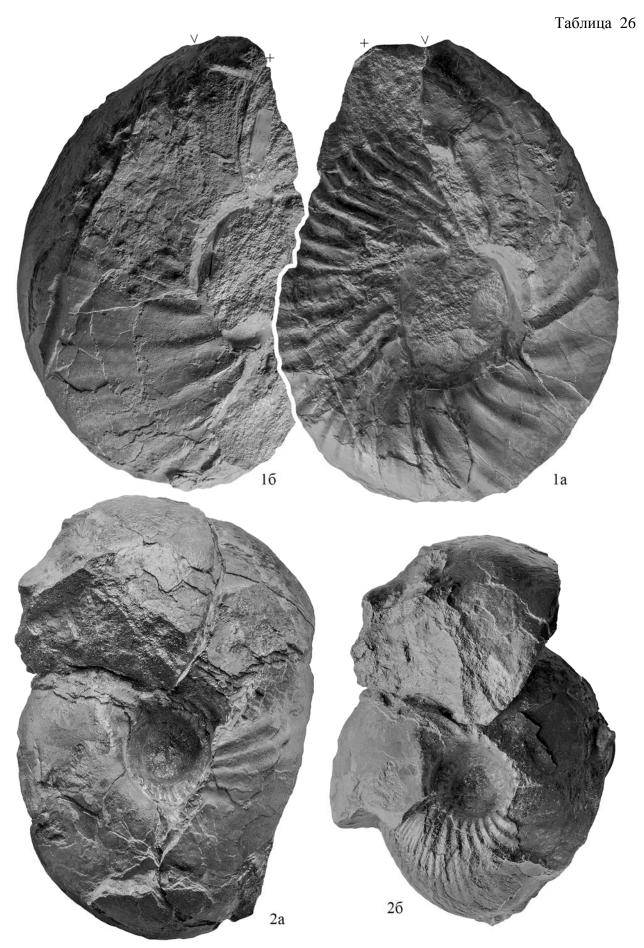
Таблица 22

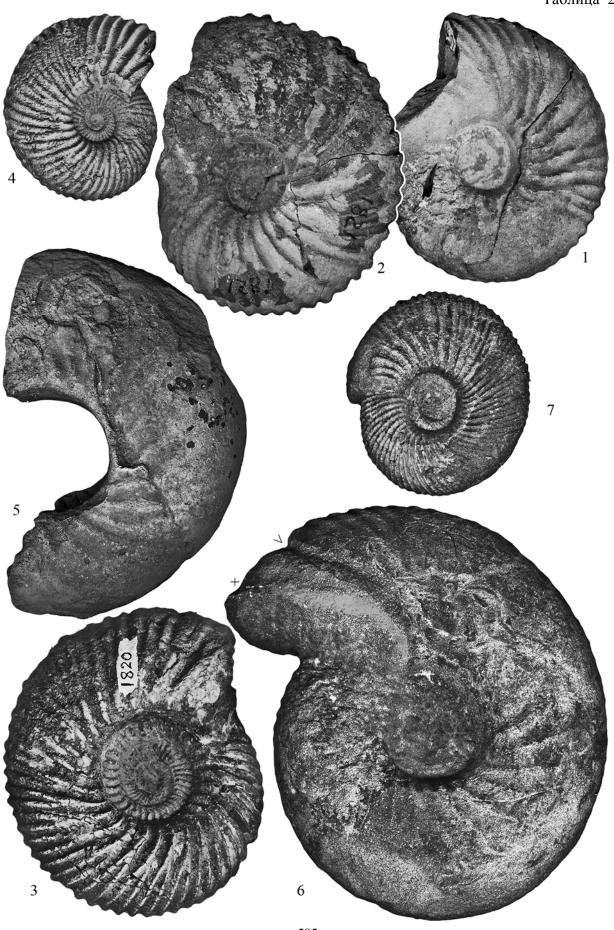












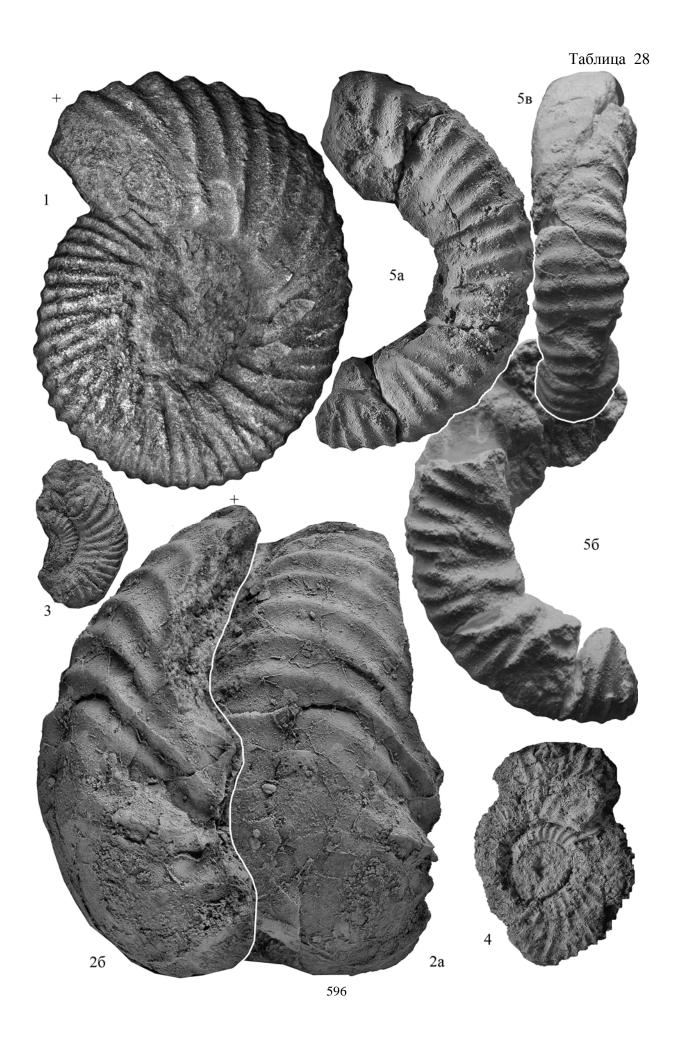
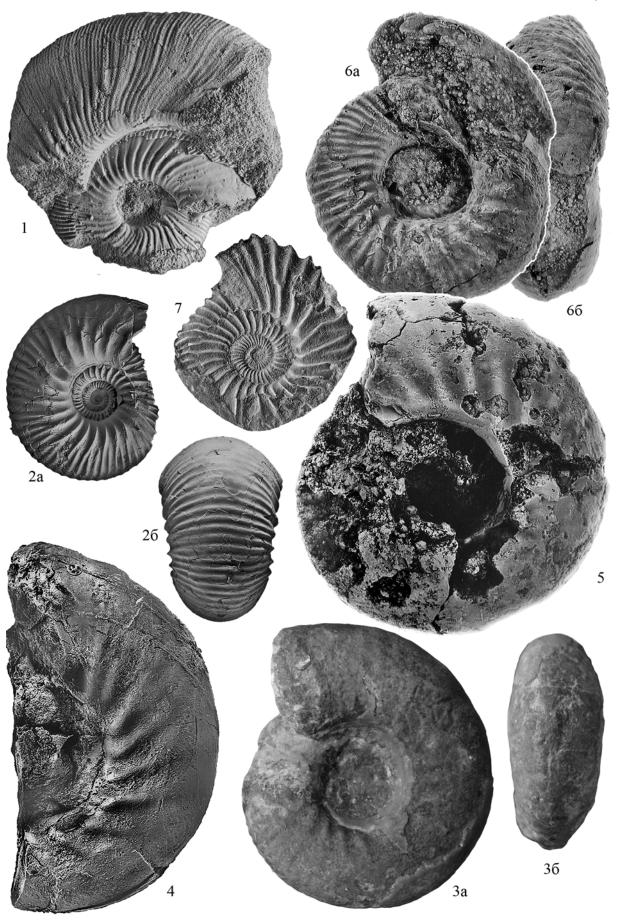


Таблица 29





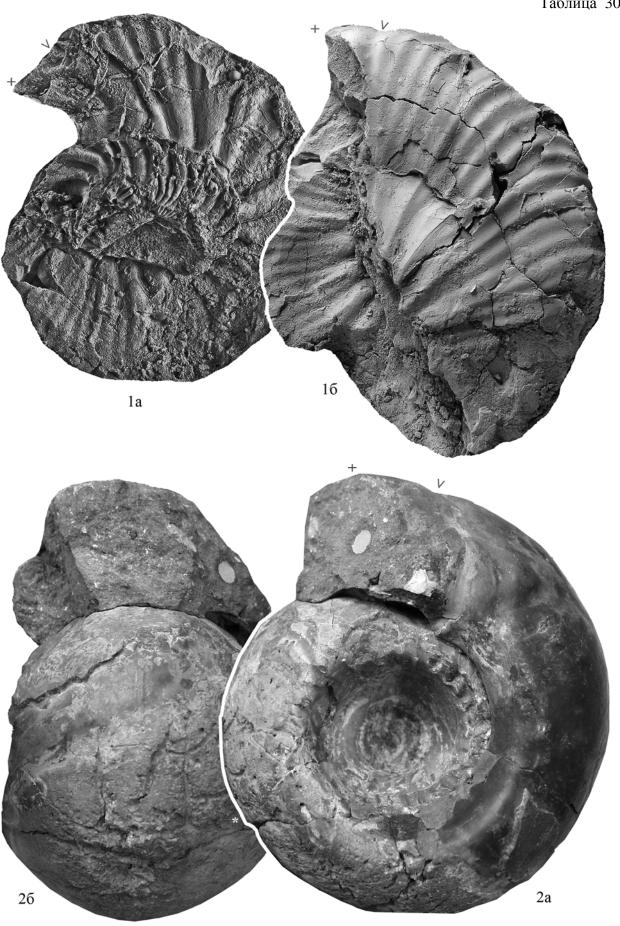


Таблица 31 1б 2a , 3б 2б 3a 5б 5a 599

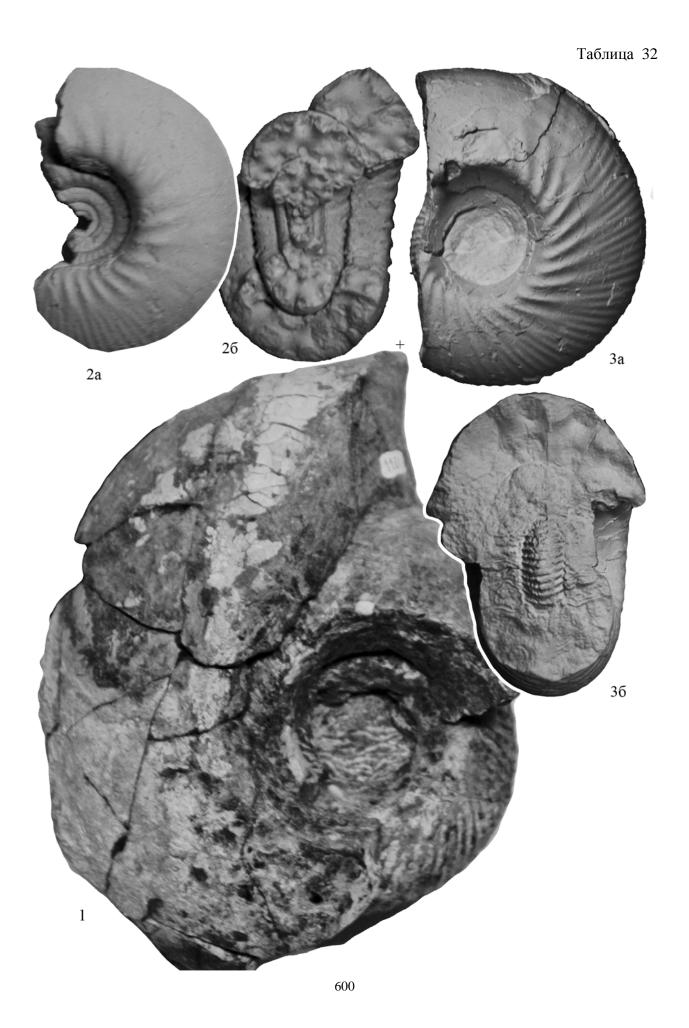
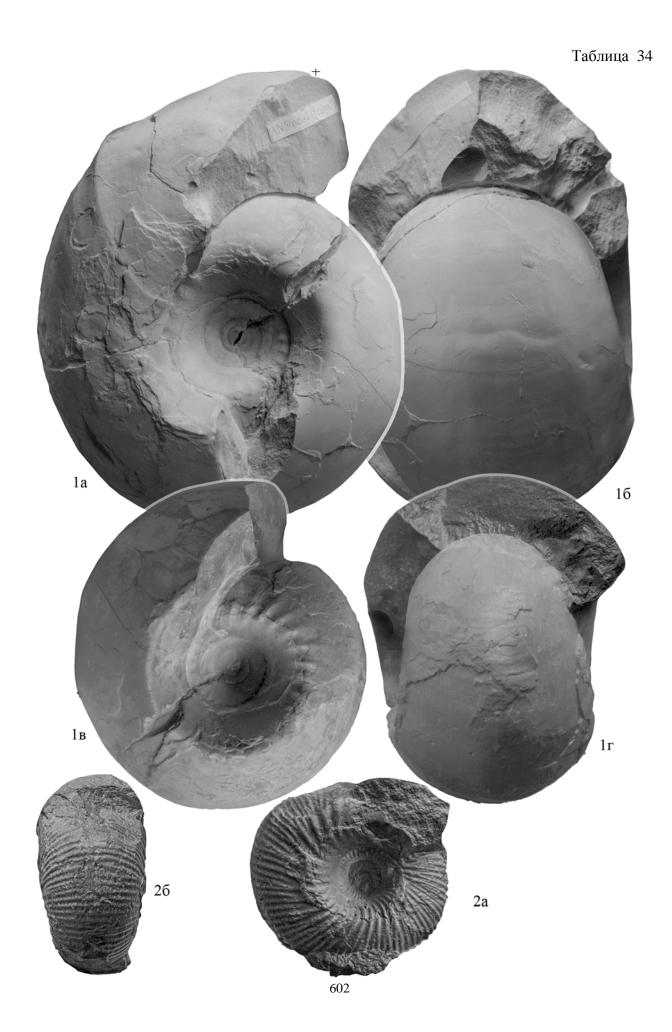
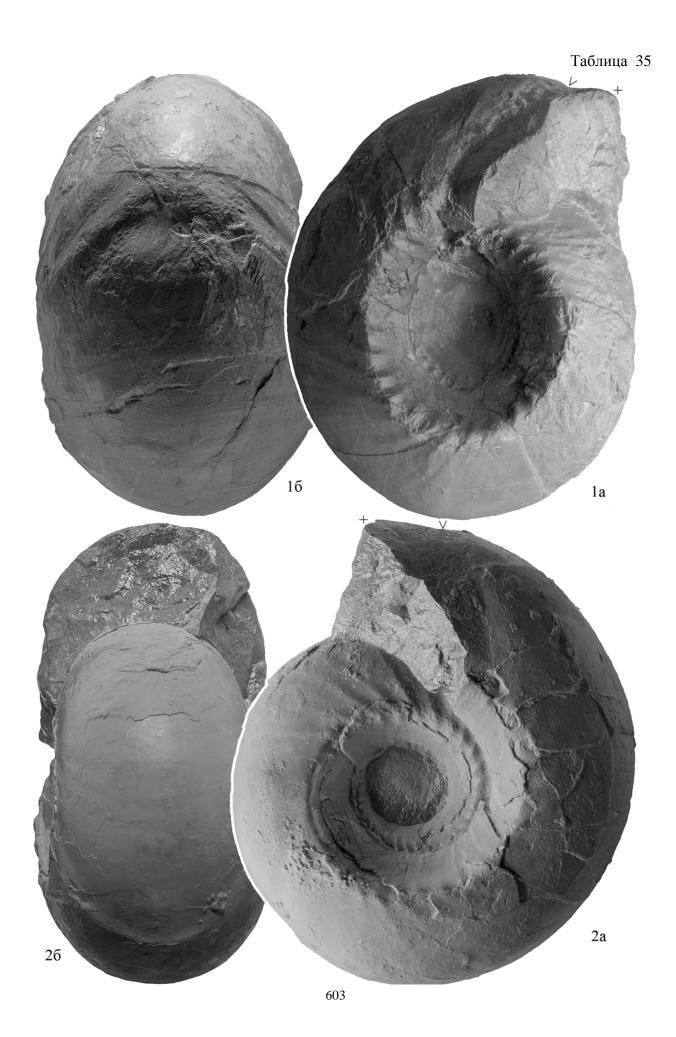
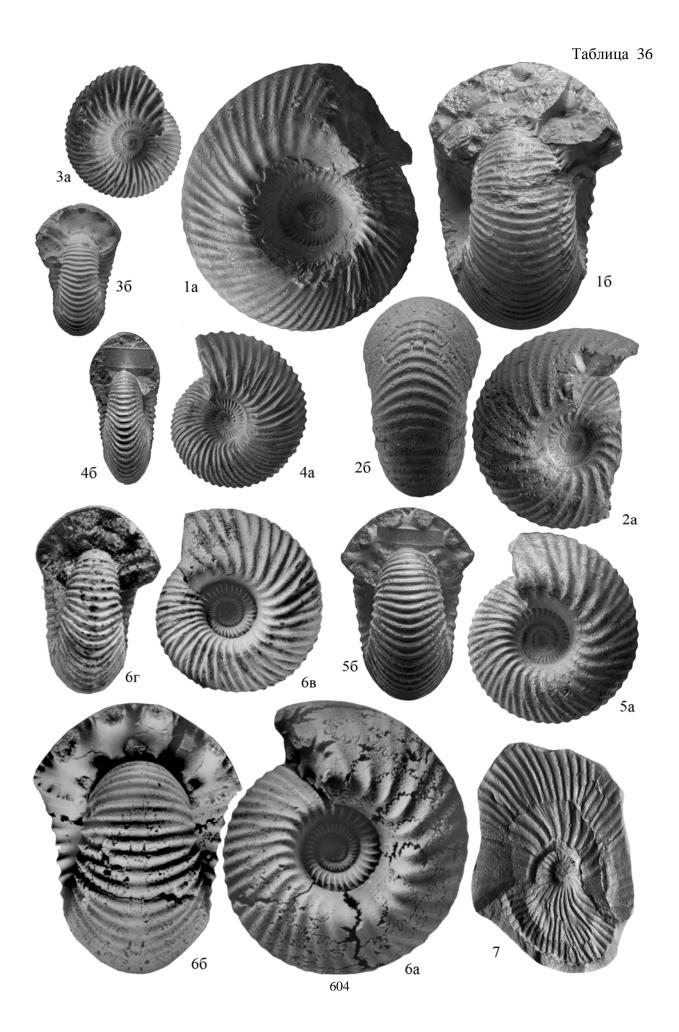


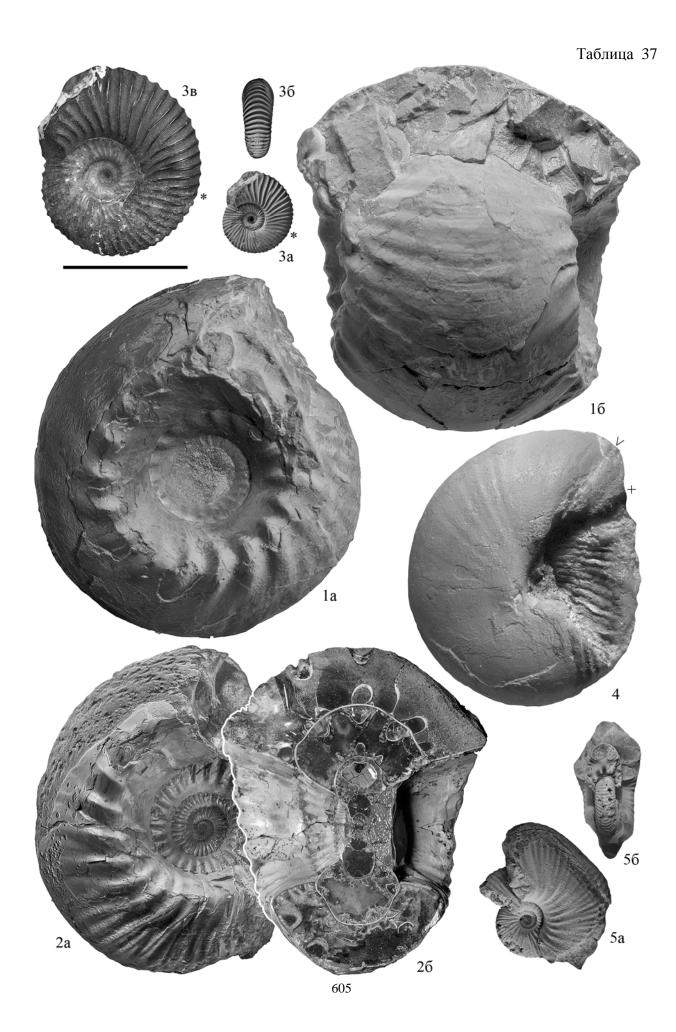
Таблица 33 3a 2a 2б 1 3б

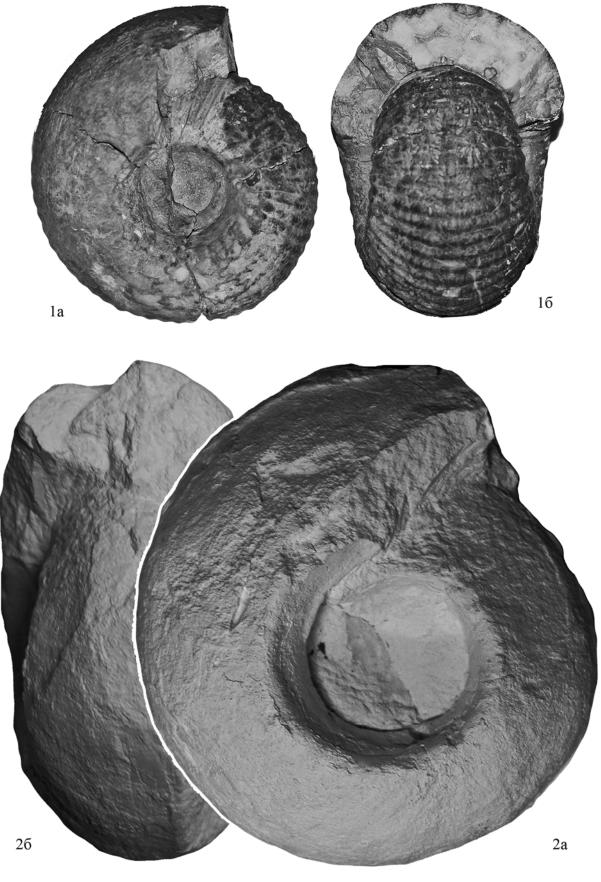
601

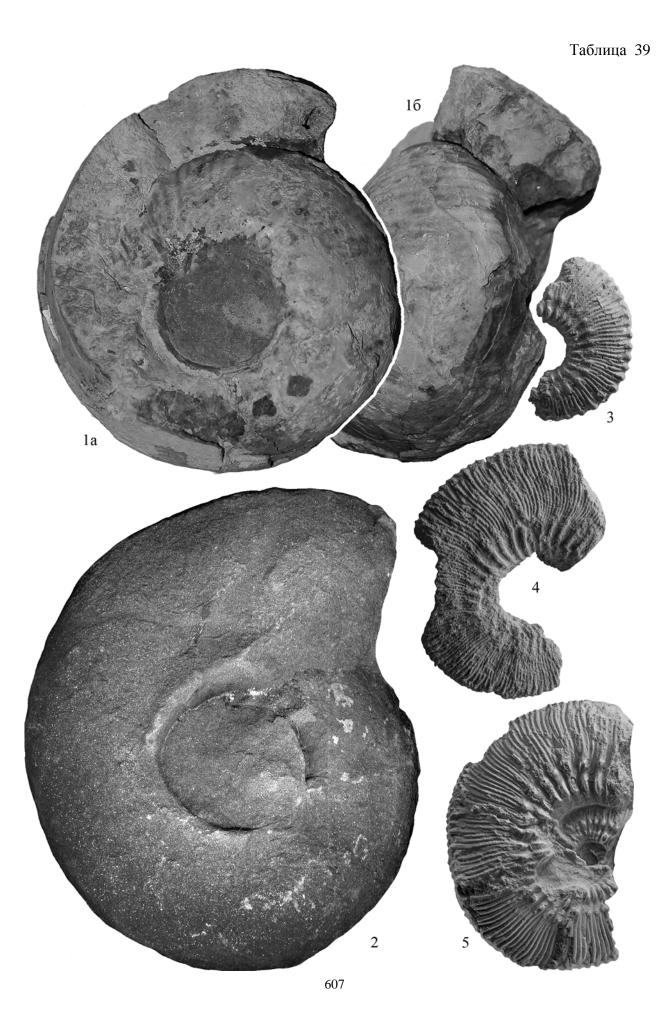












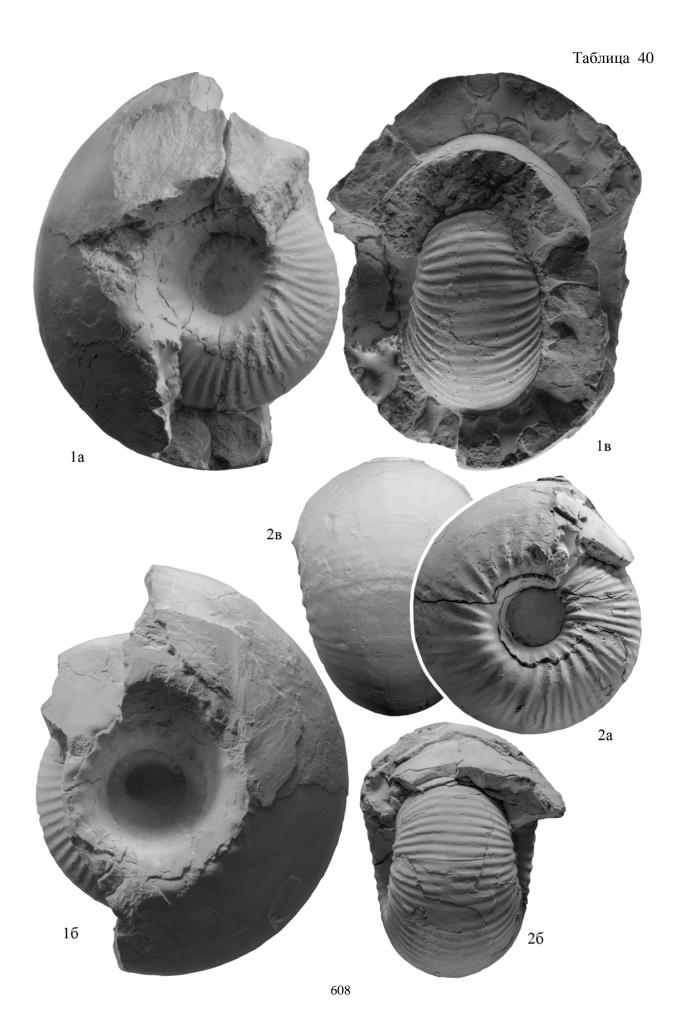


Таблица 41

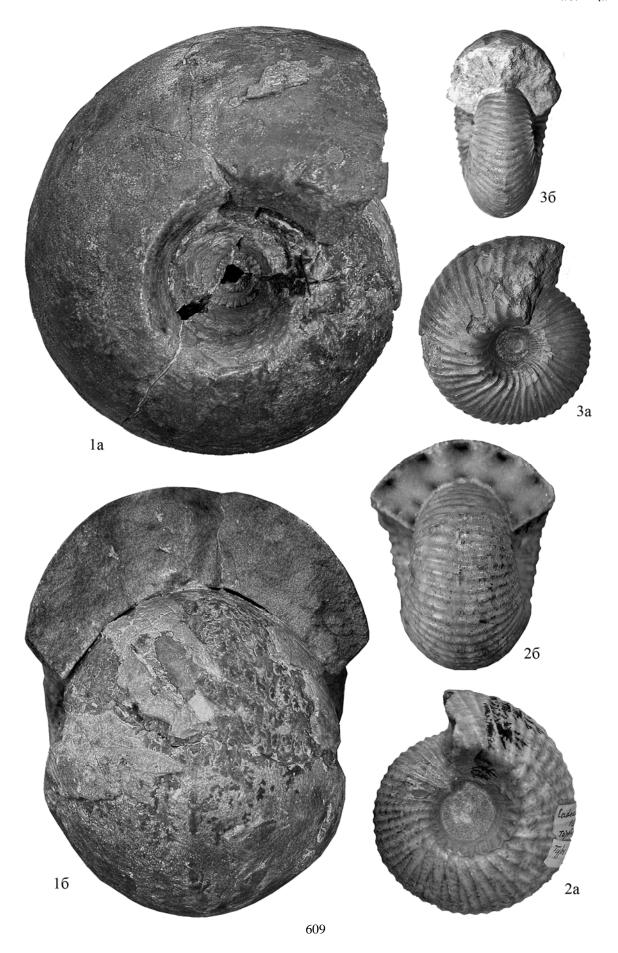
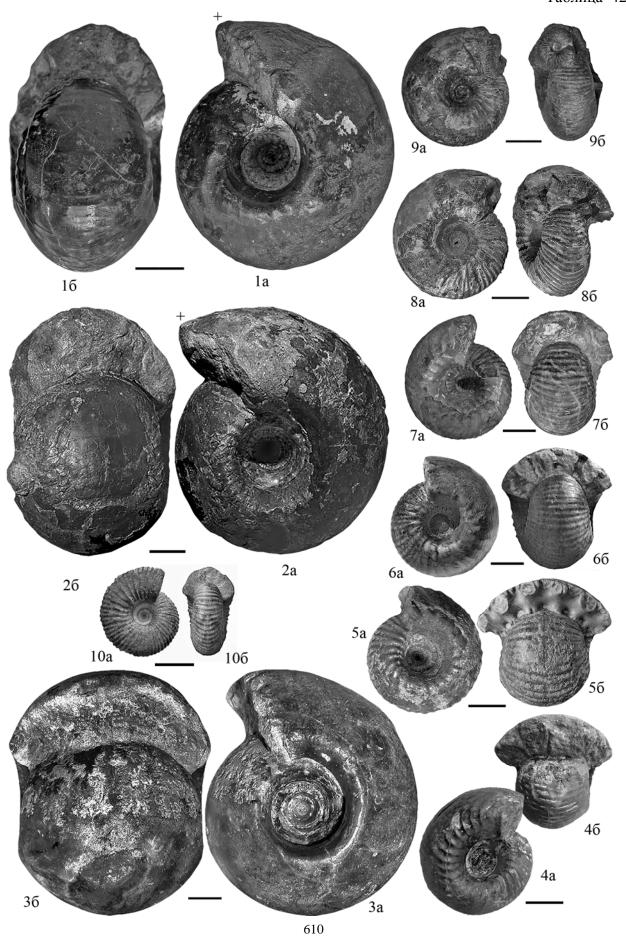
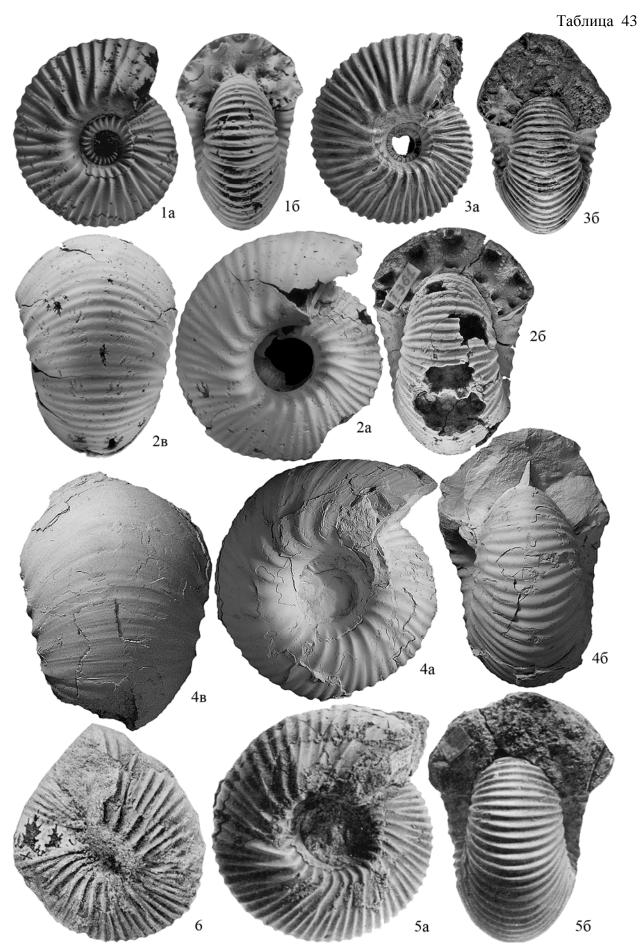


Таблица 42







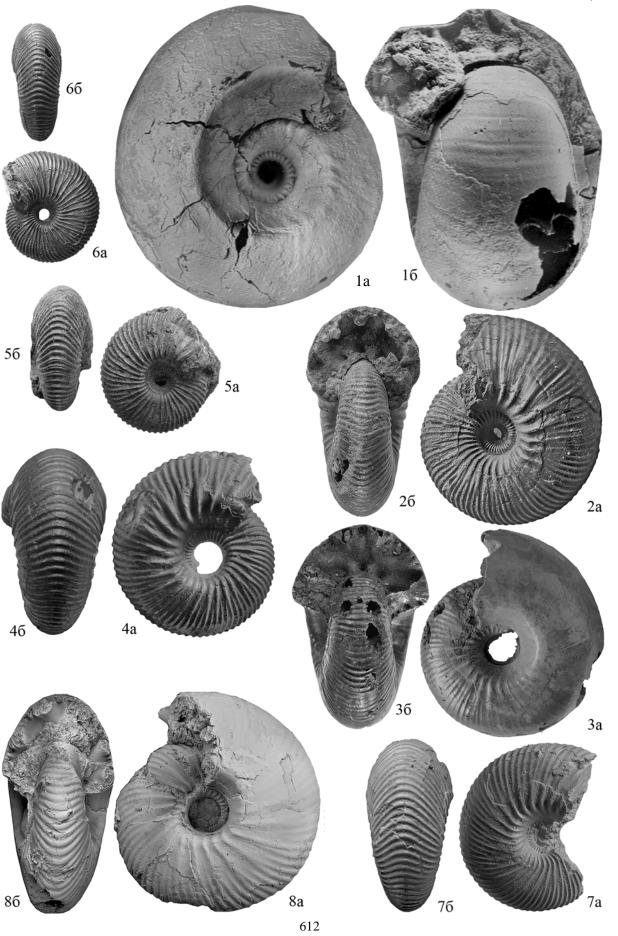


Таблица 45

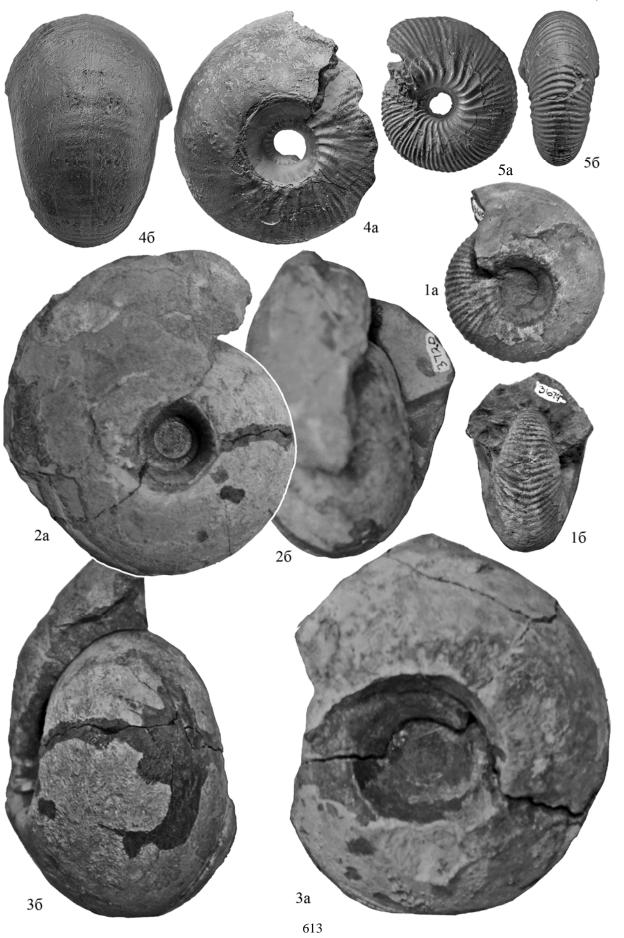
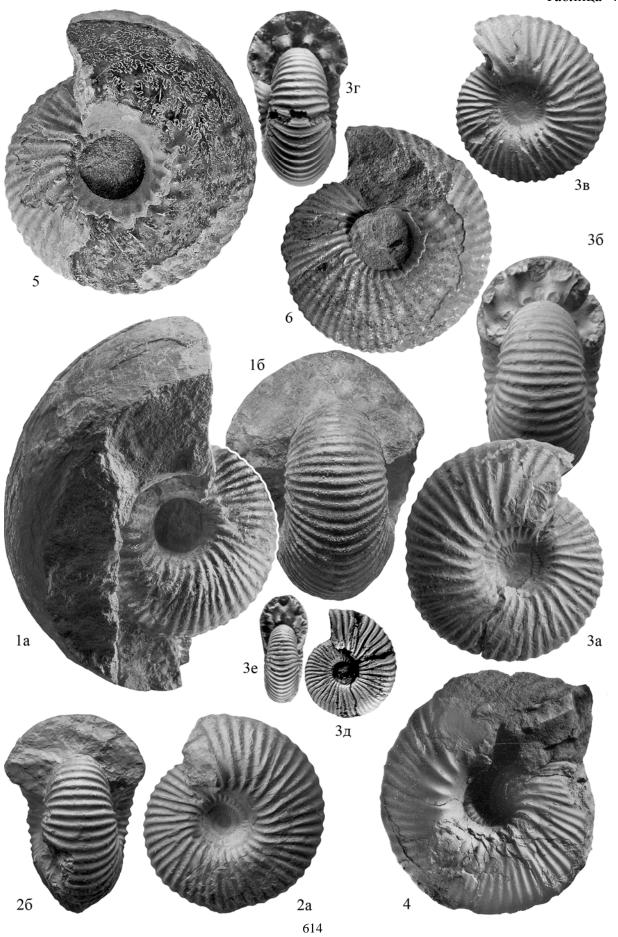
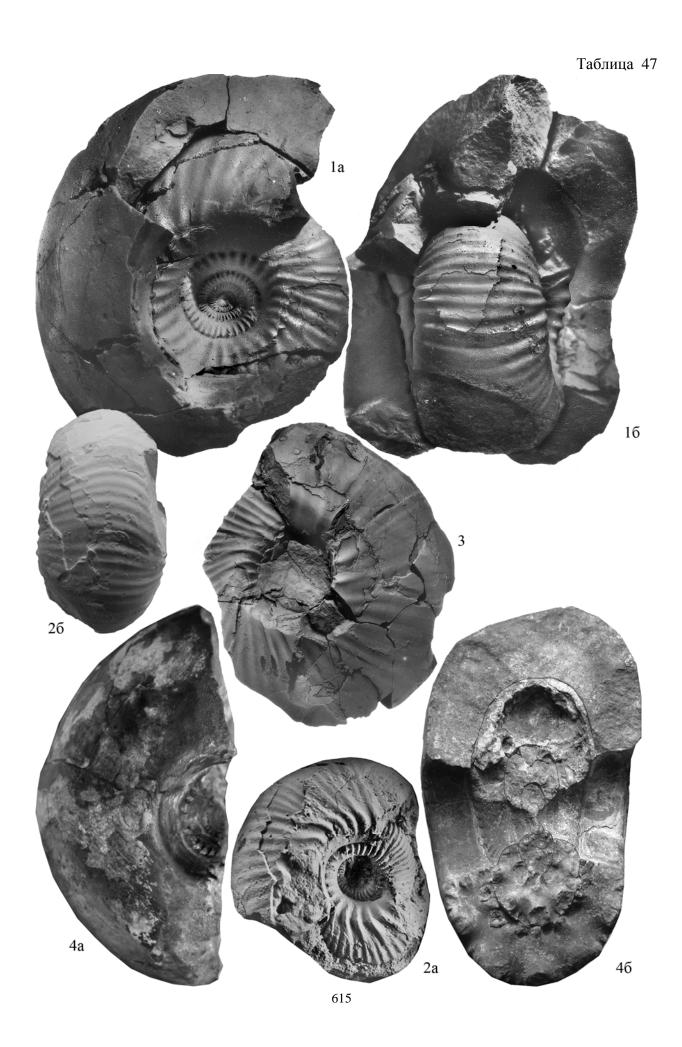
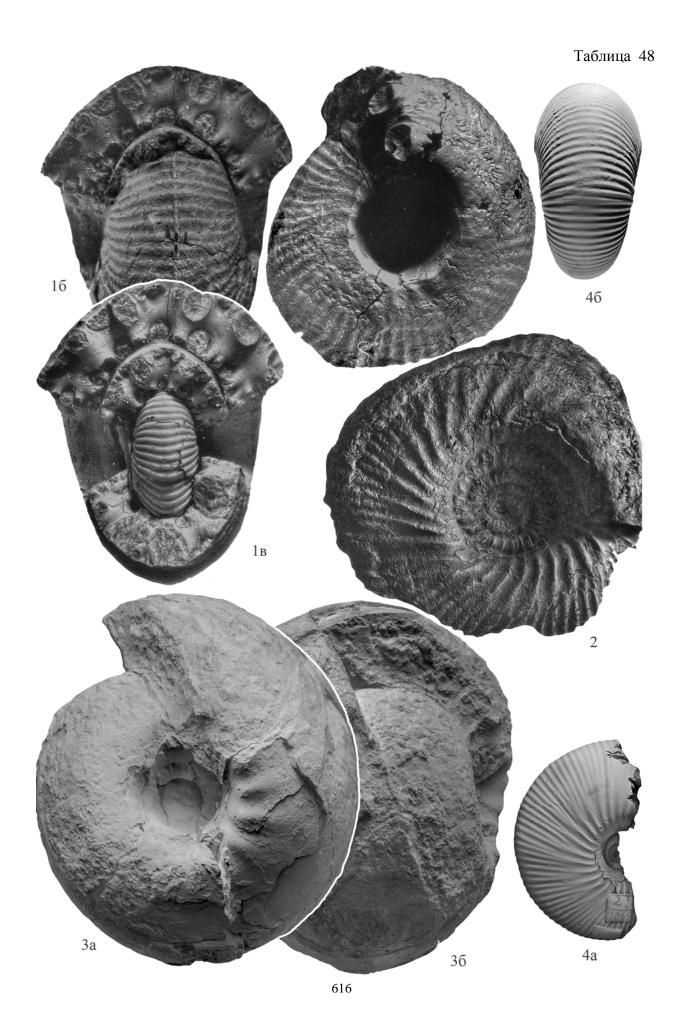


Таблица 46







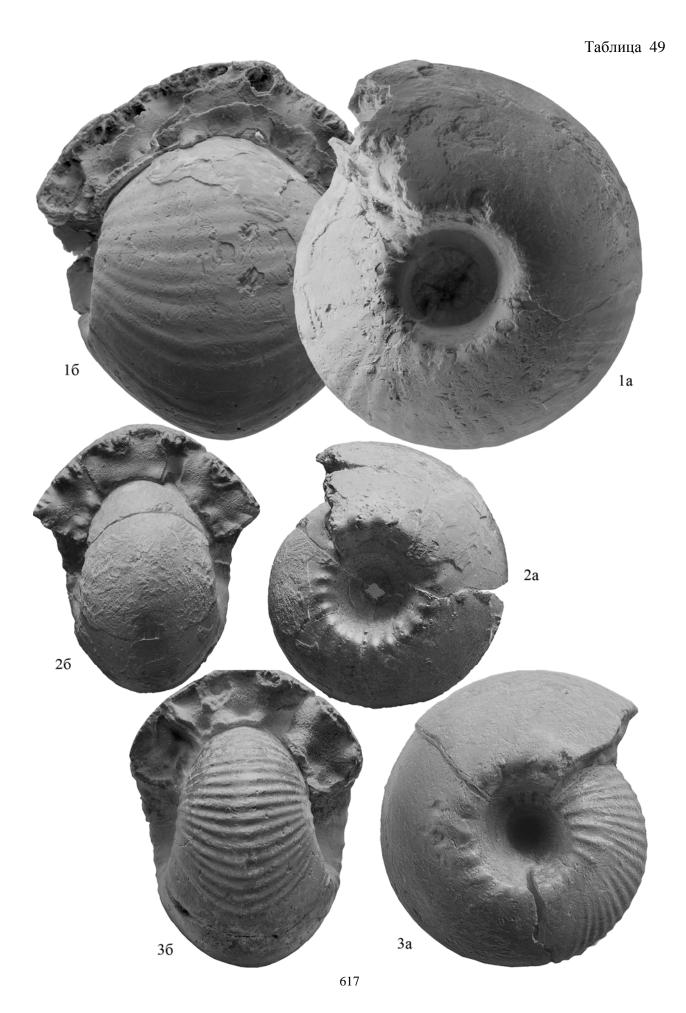


Таблица 50

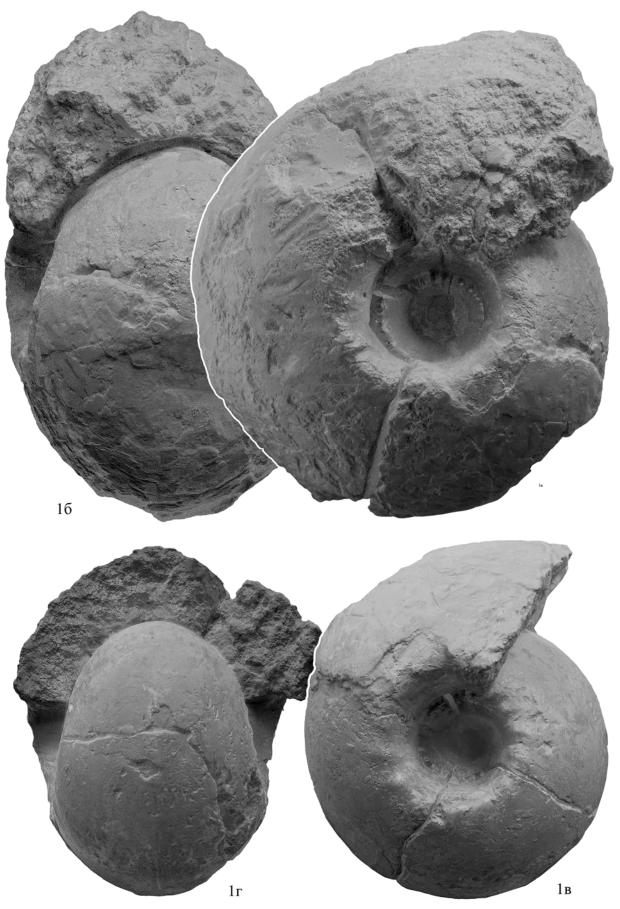
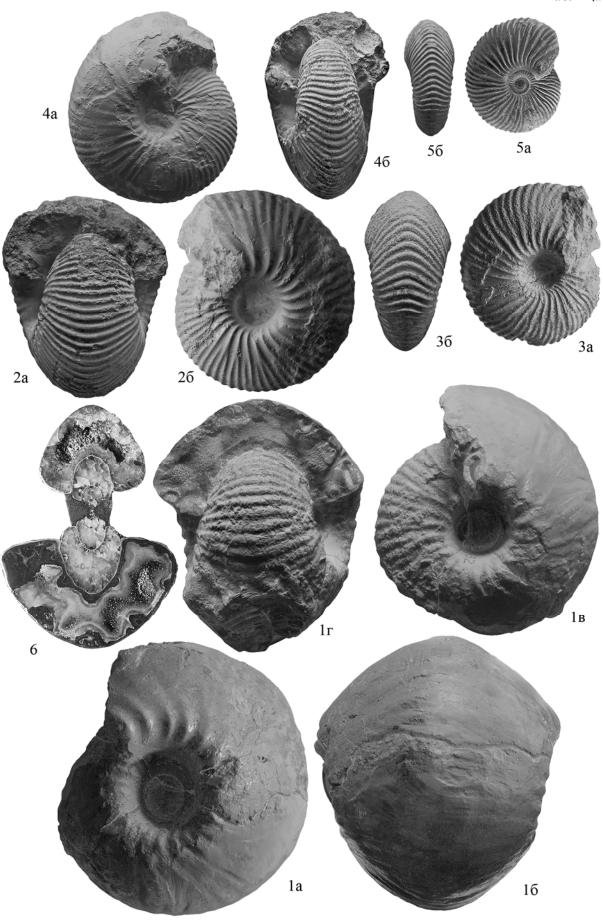


Таблица 51





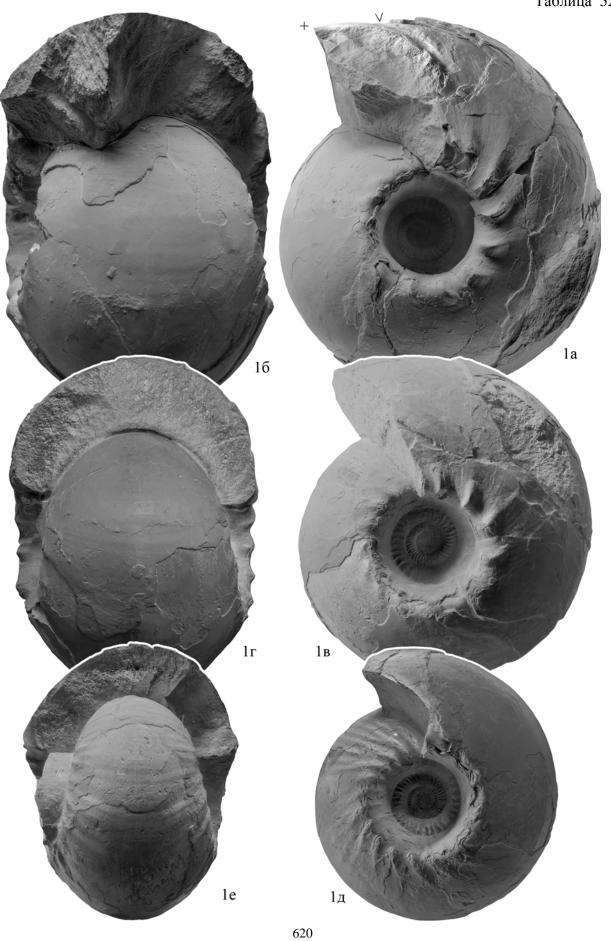


Таблица 53

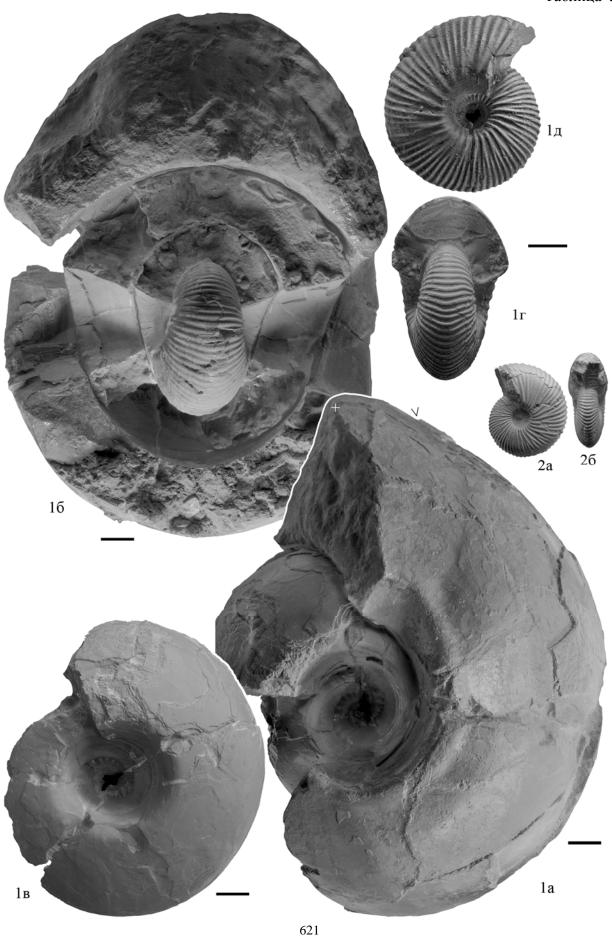


Таблица 54

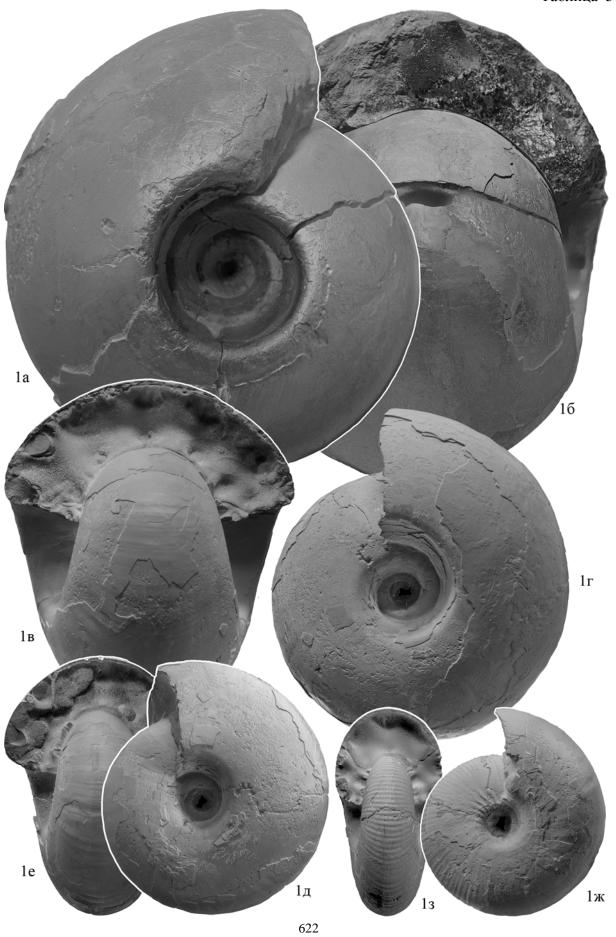
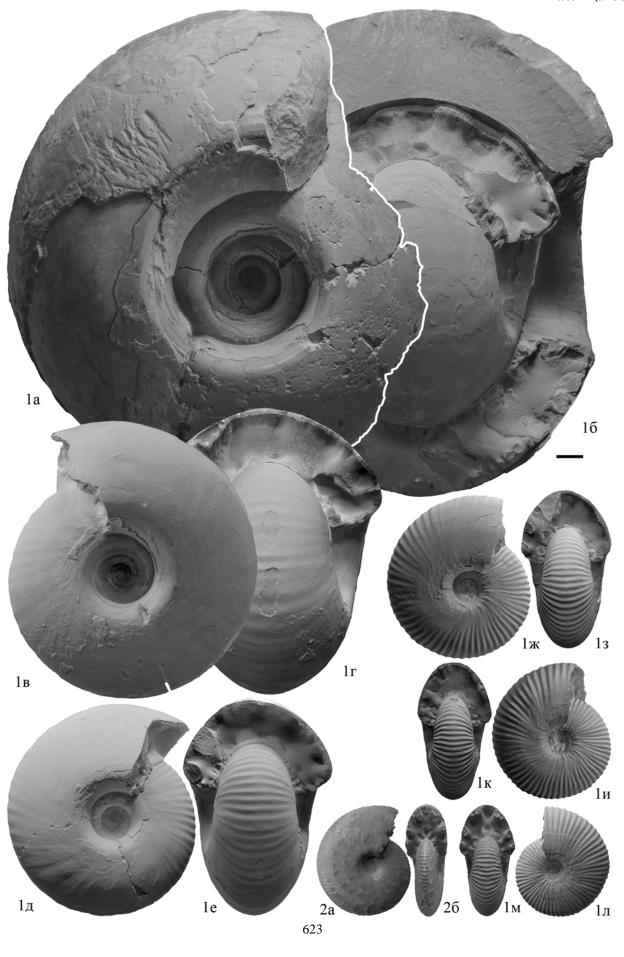
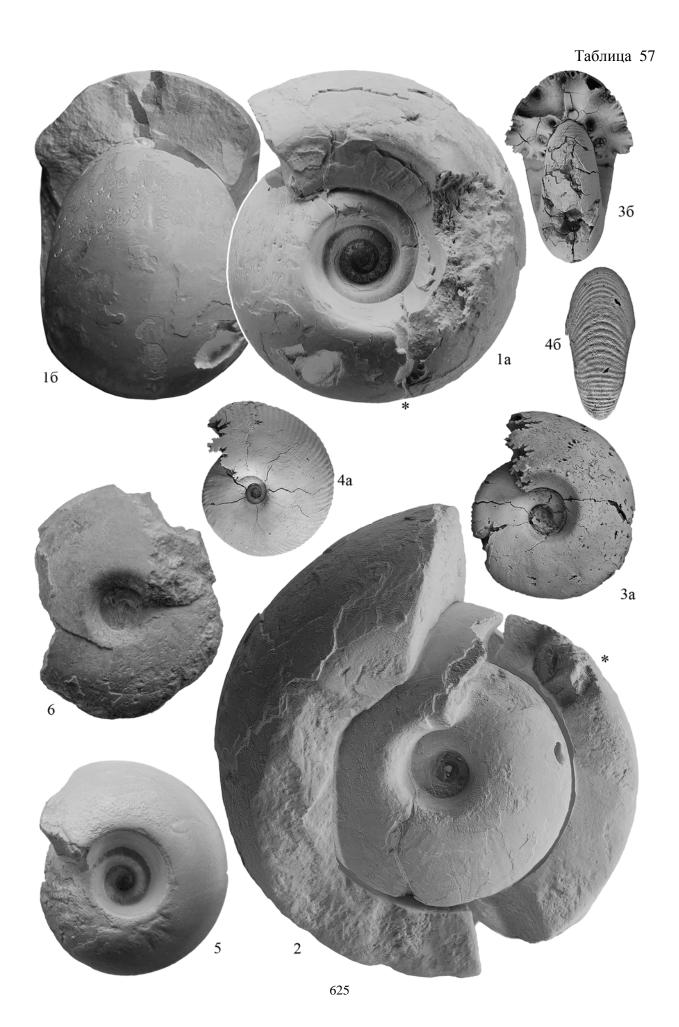
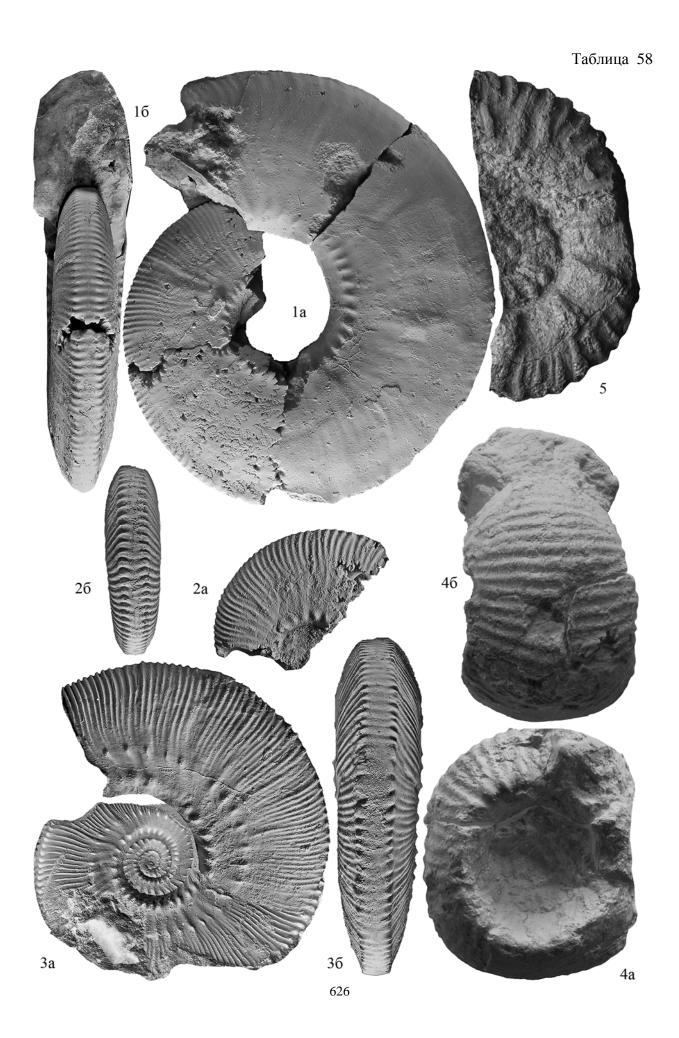


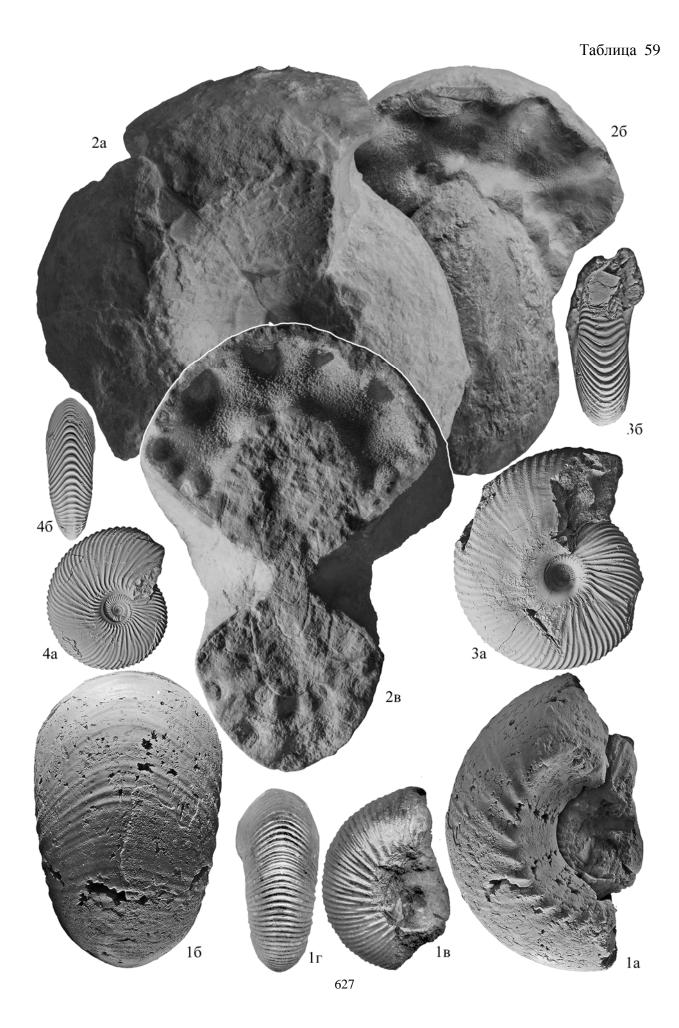
Таблица 55

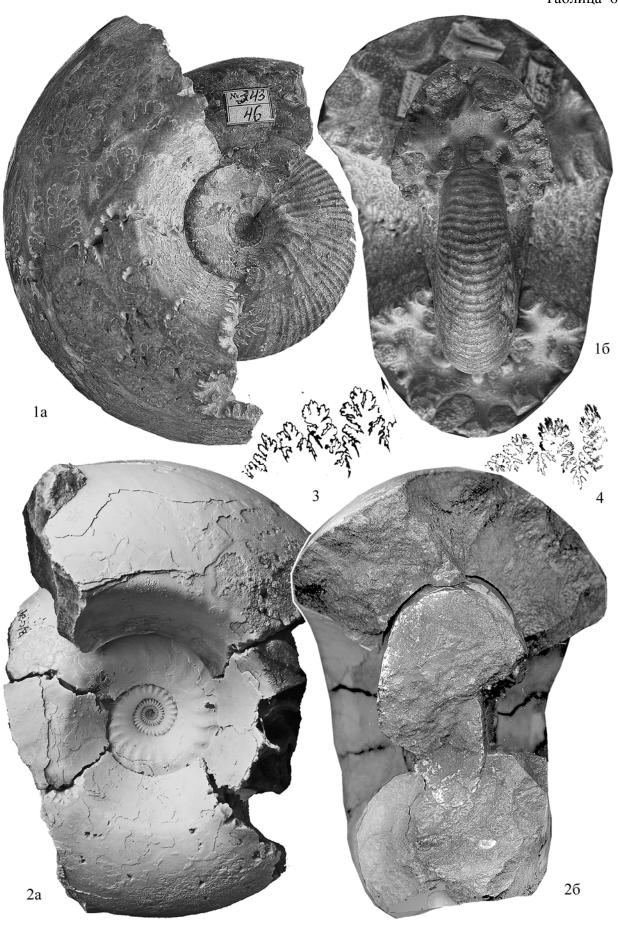


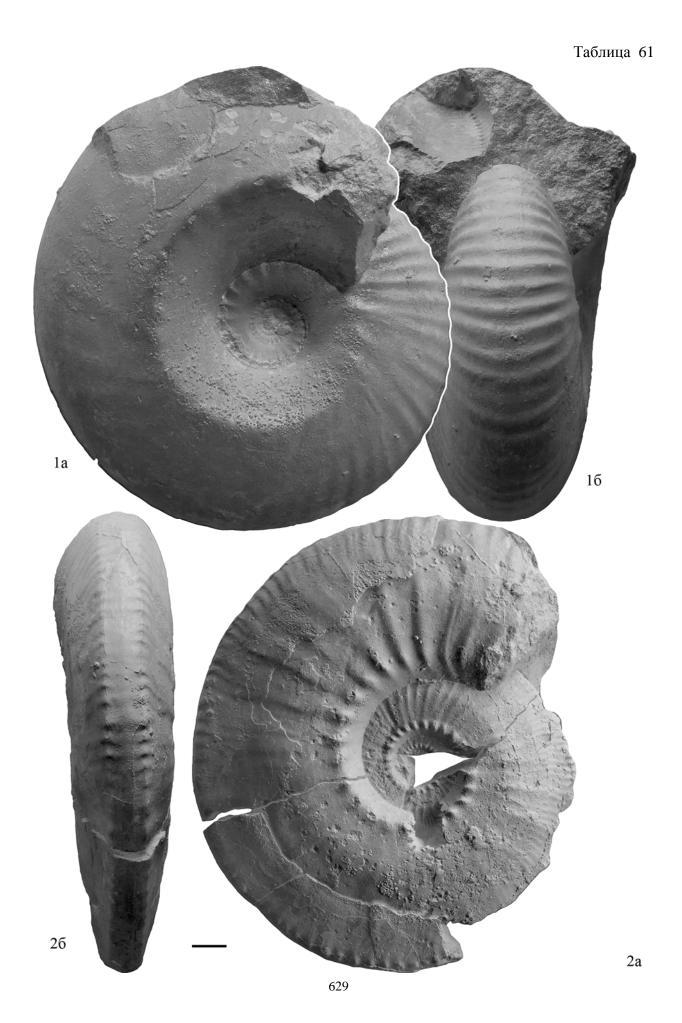














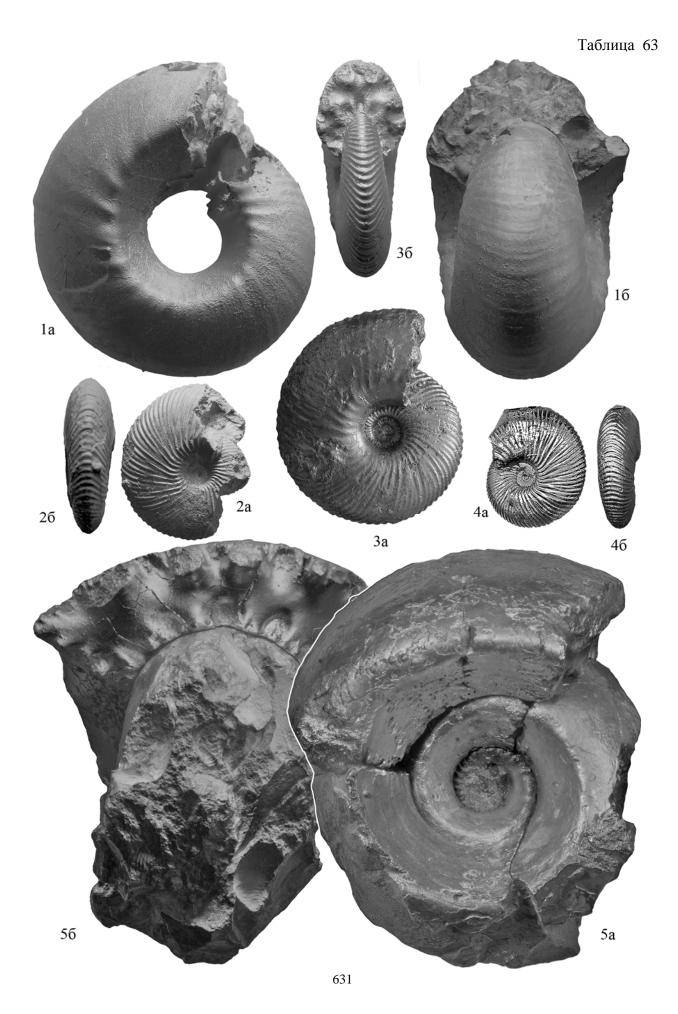


Таблица 64

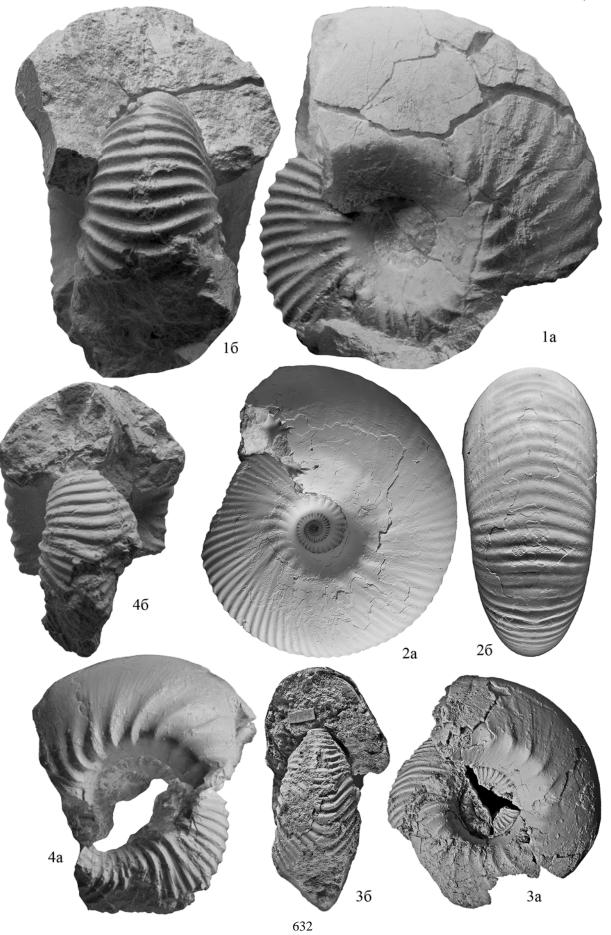
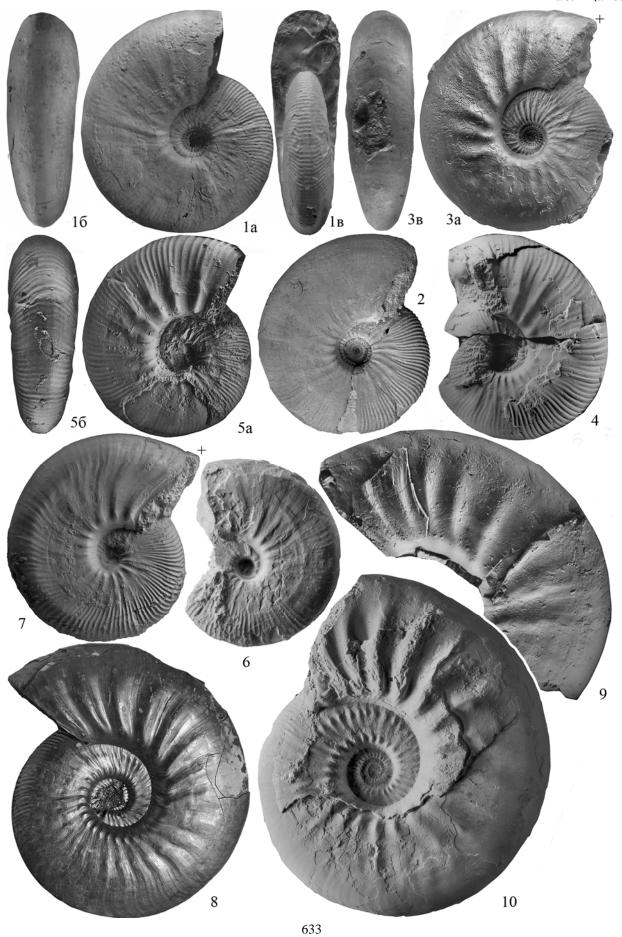


Таблица 65



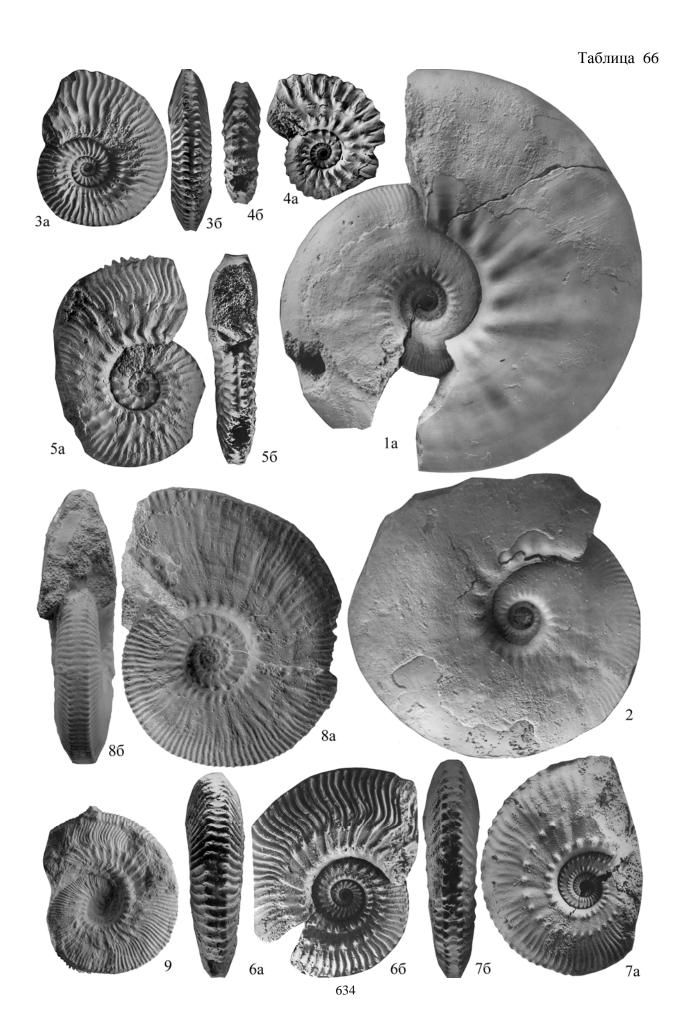


Таблица 67

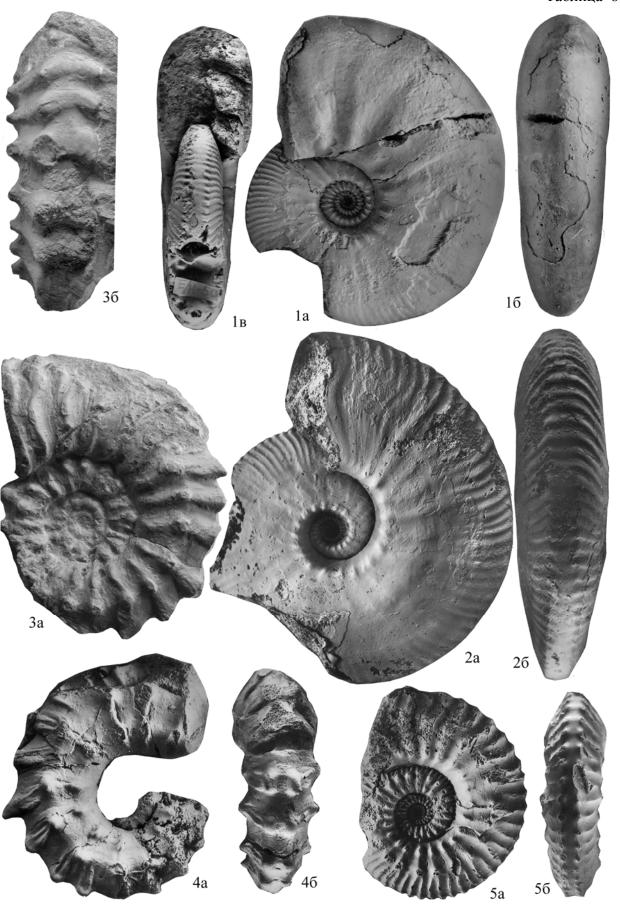
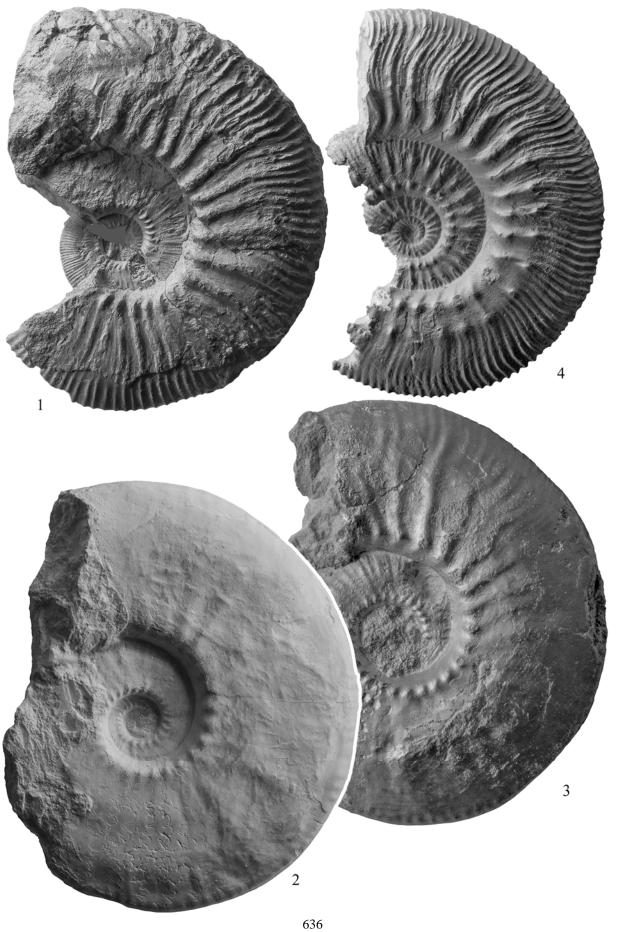
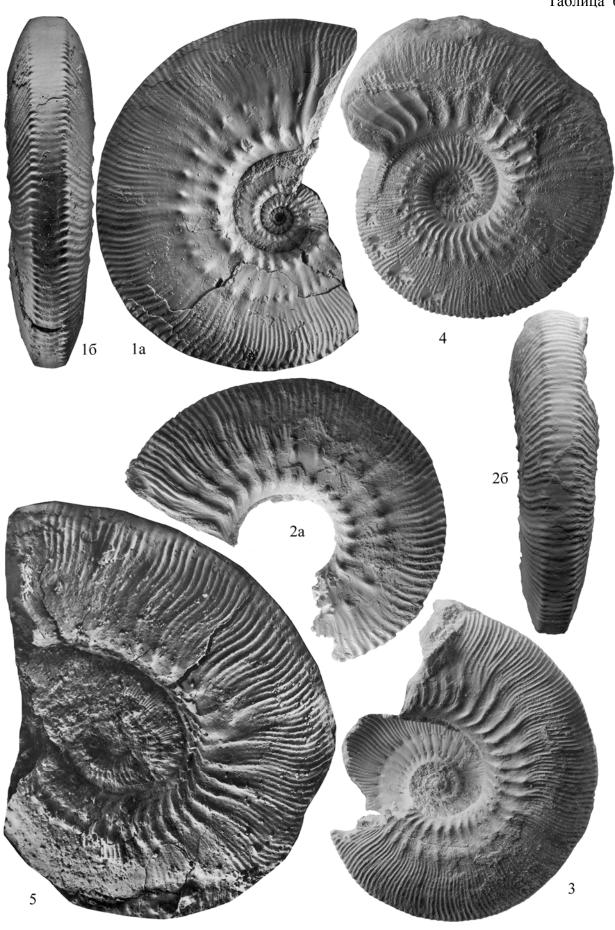
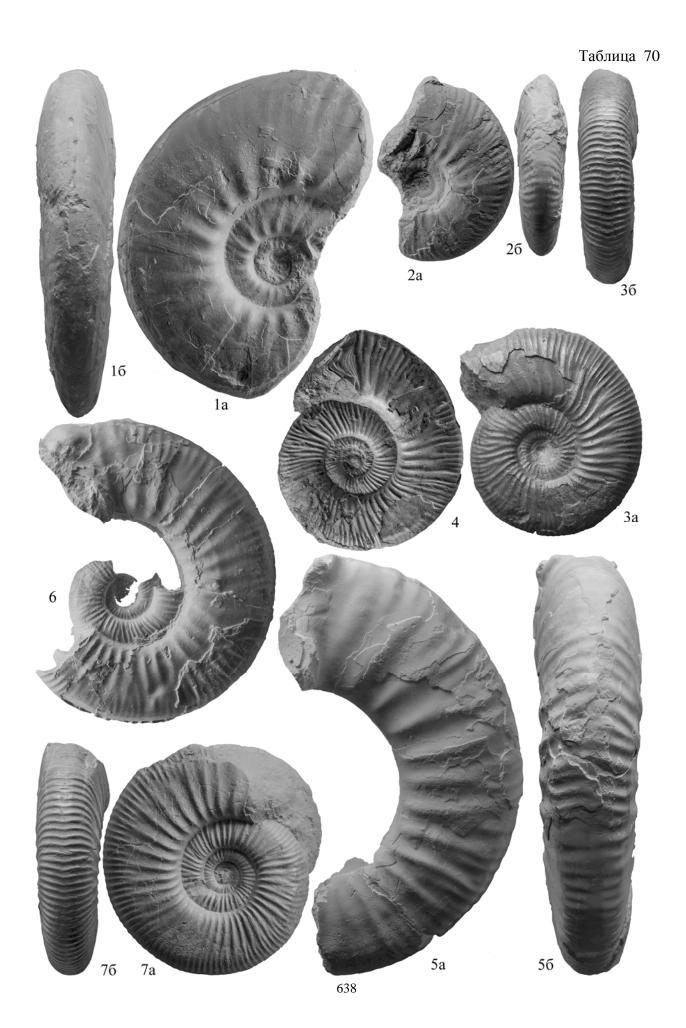
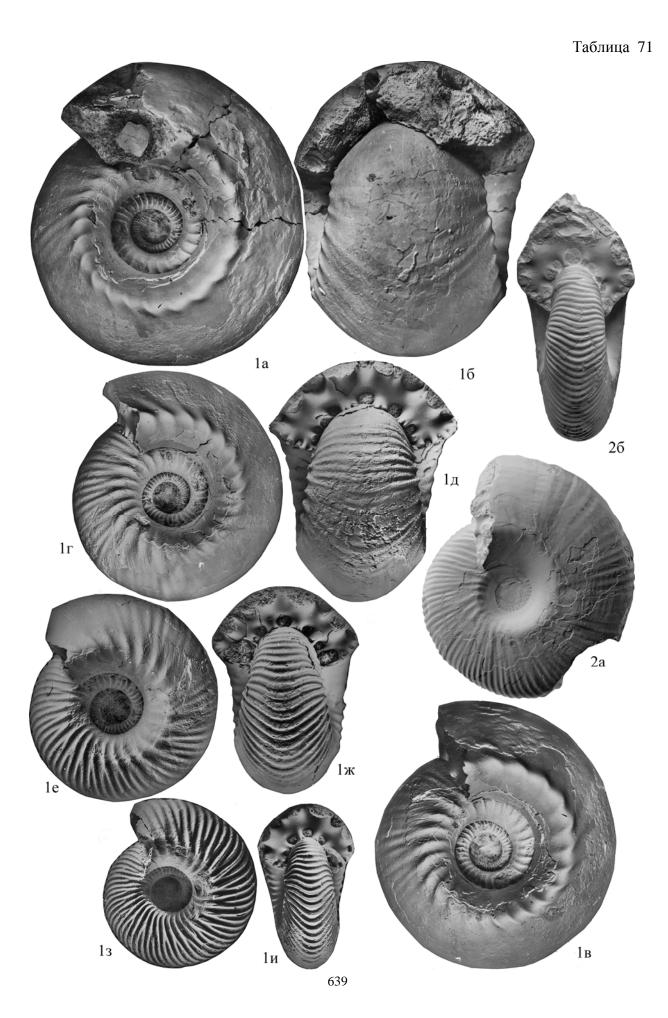


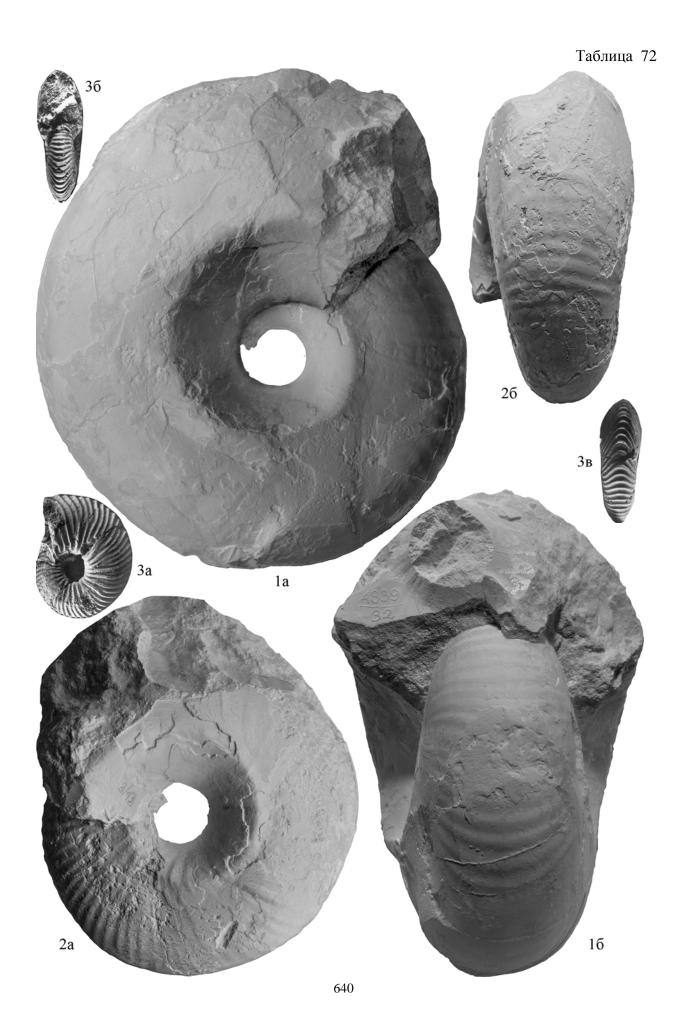
Таблица 68

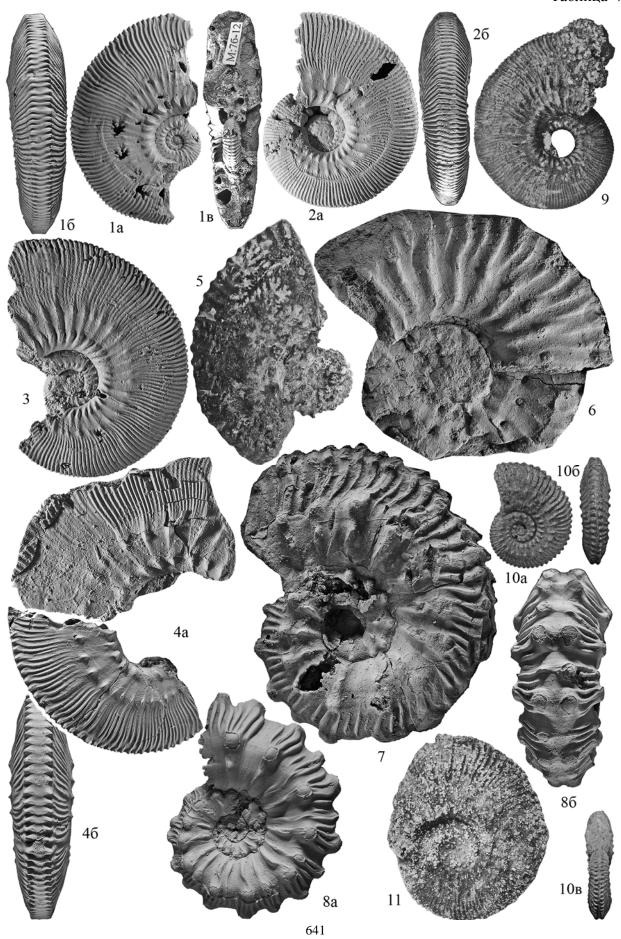


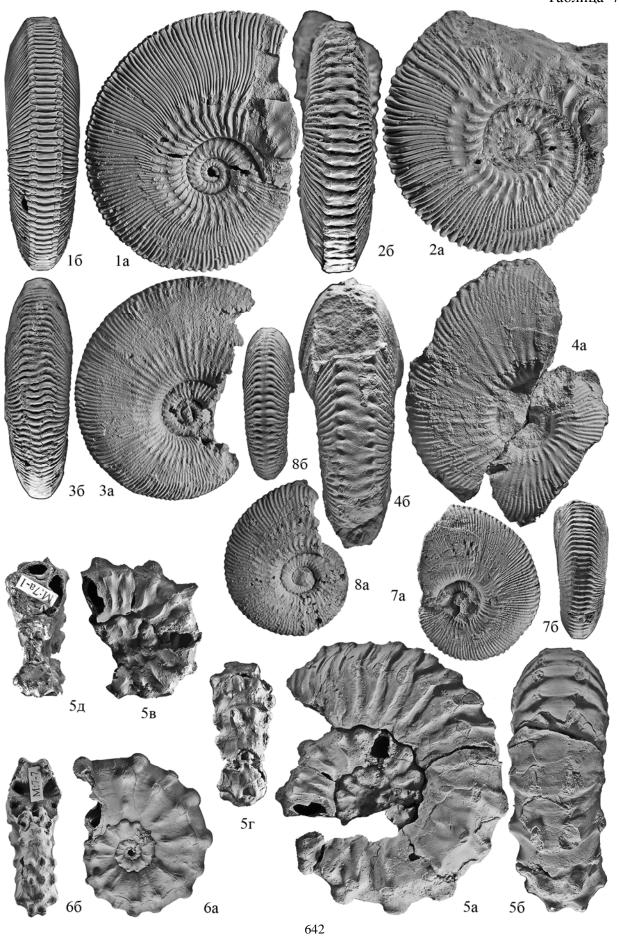


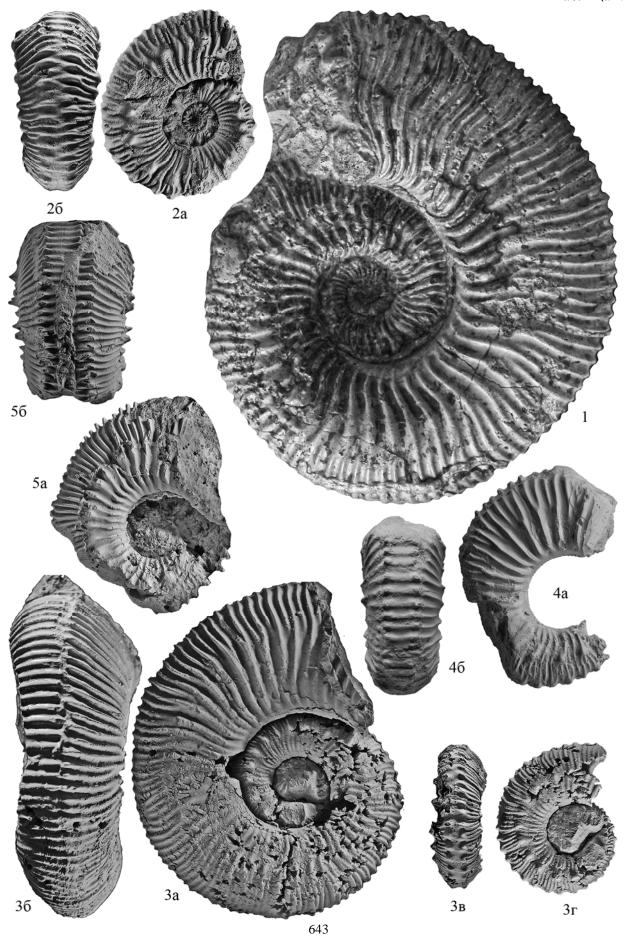


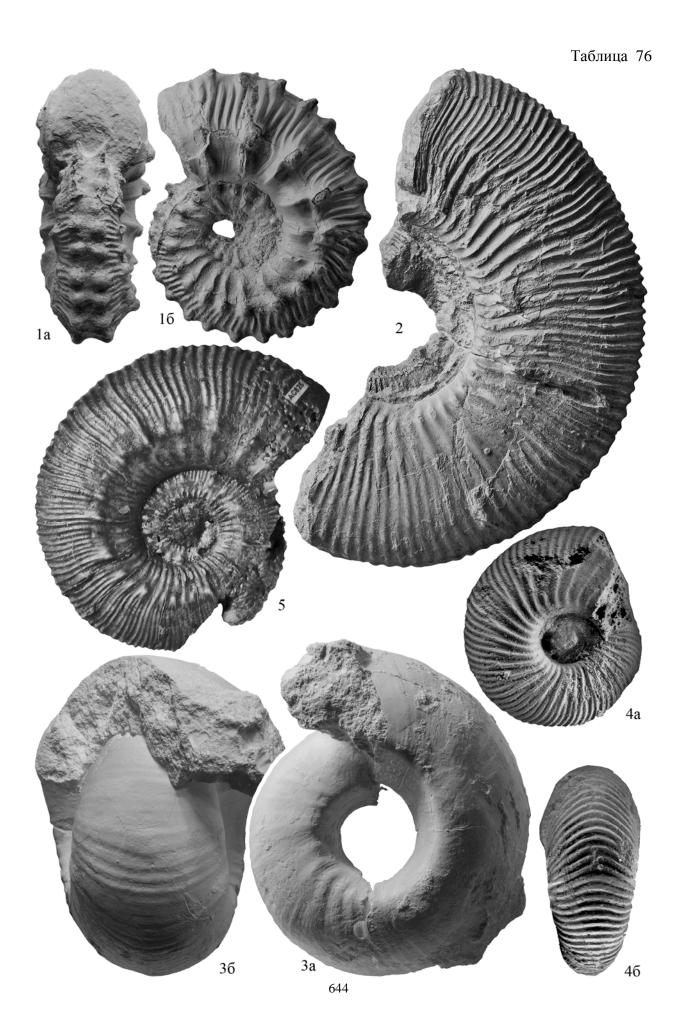


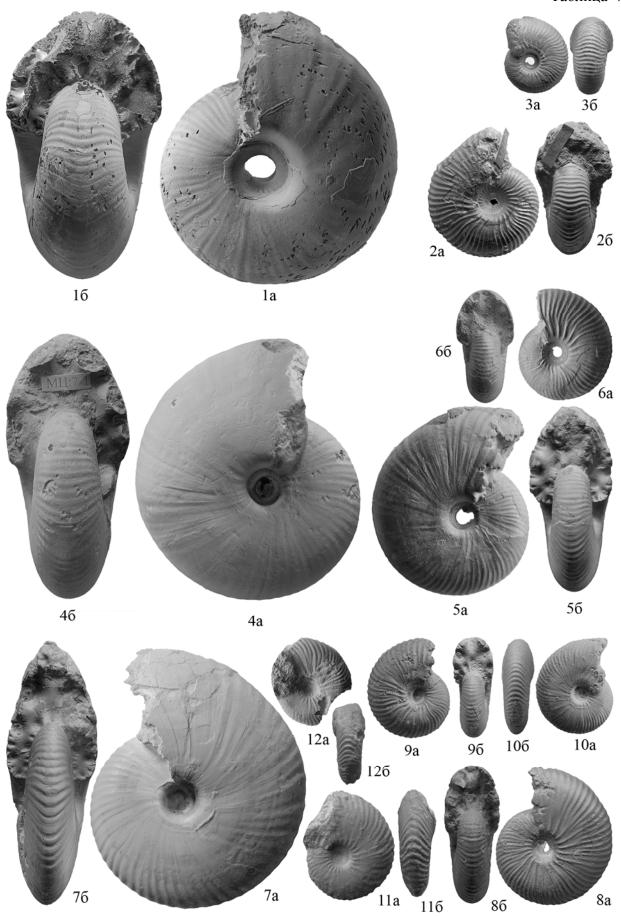












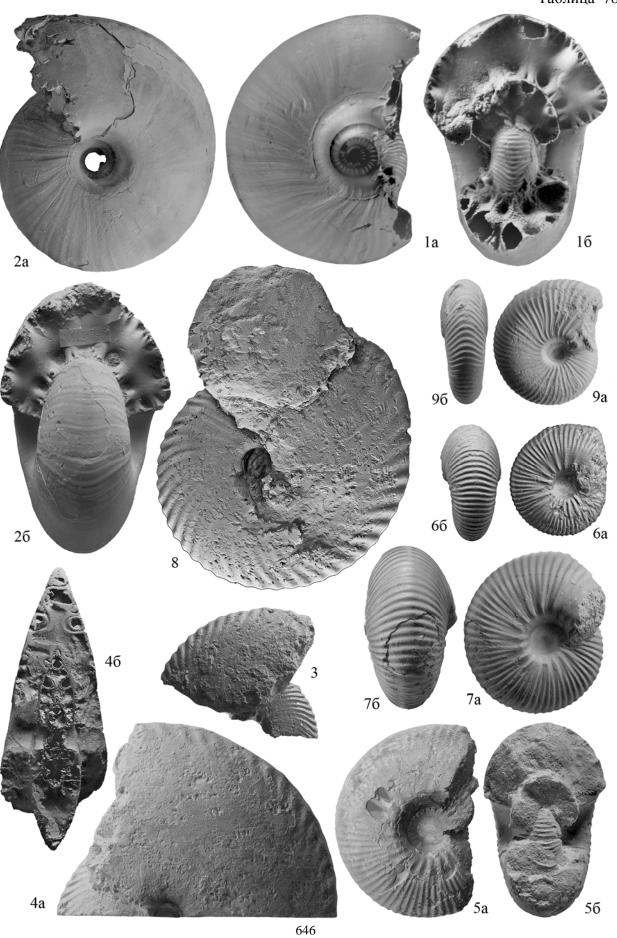


Таблица 79

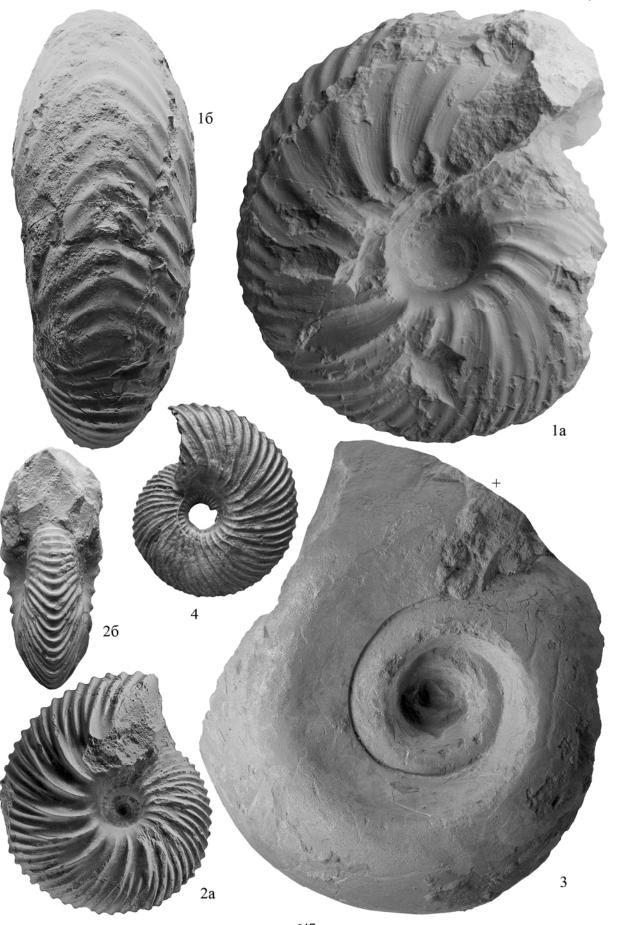


Таблица 81

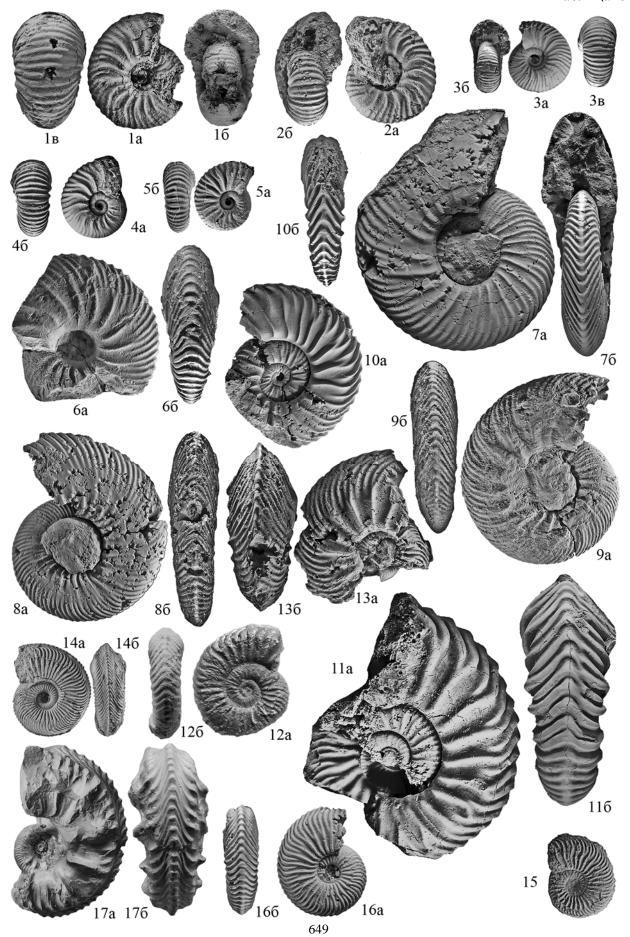
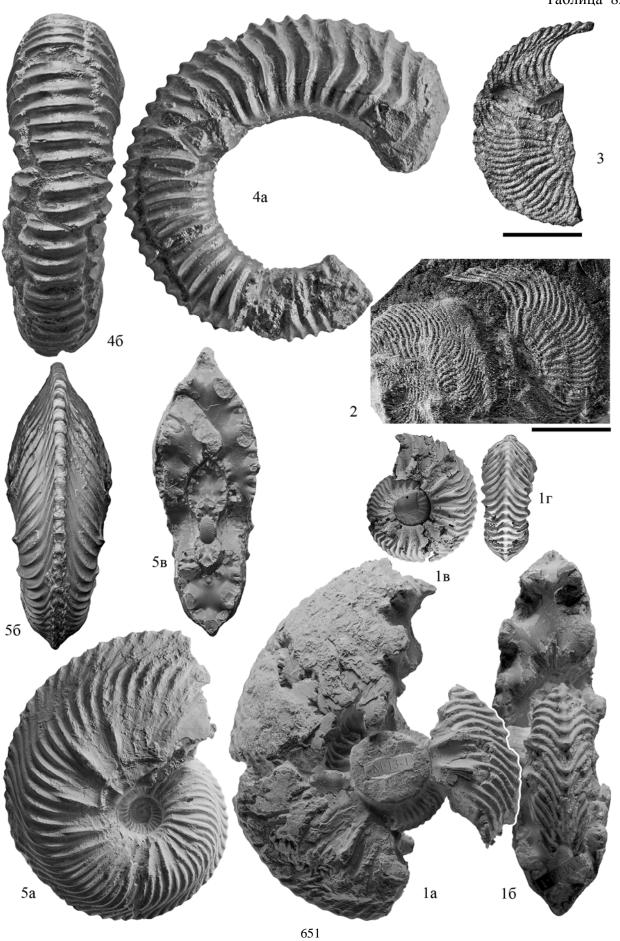


Таблица 83



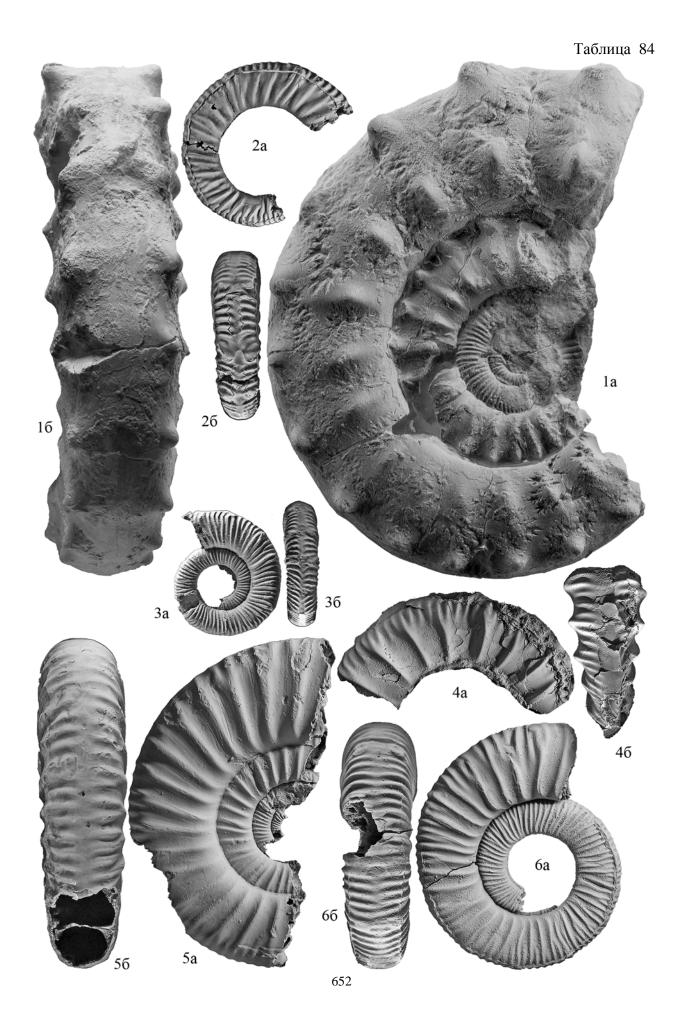
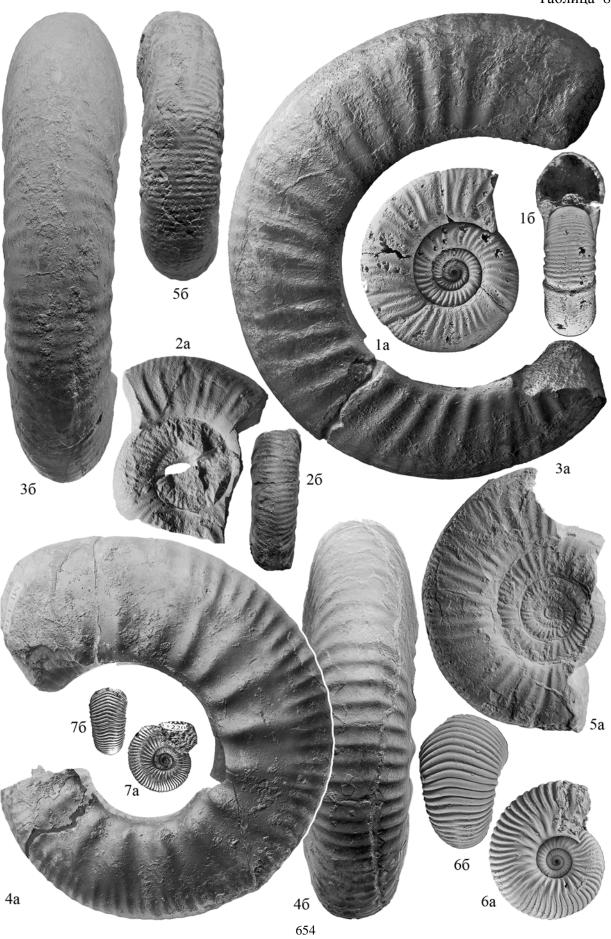


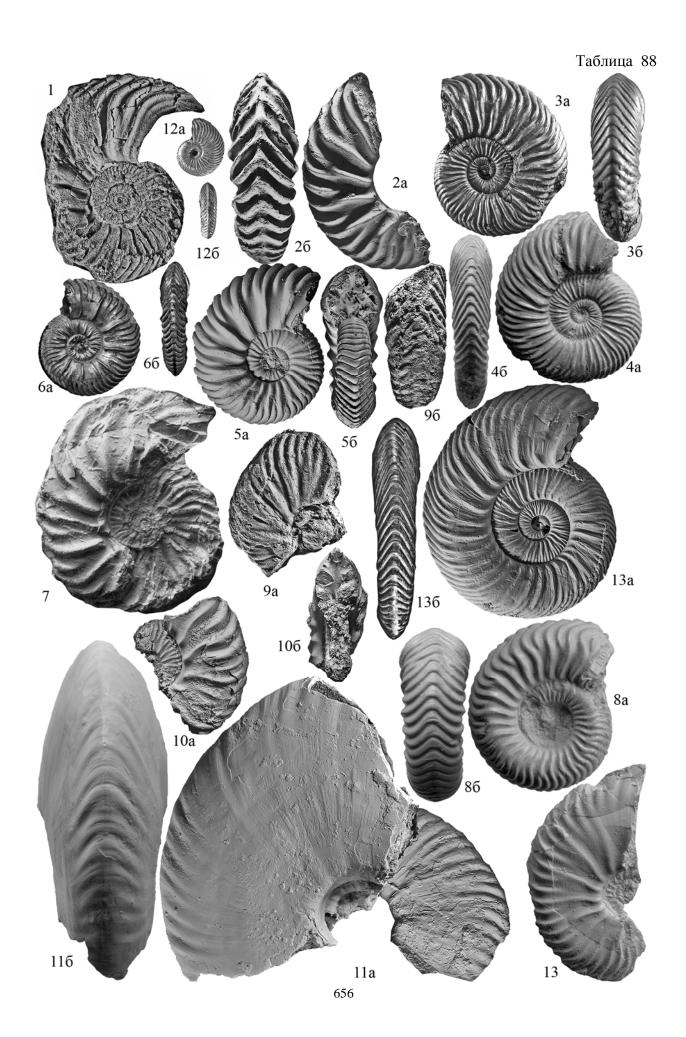
Таблица 85

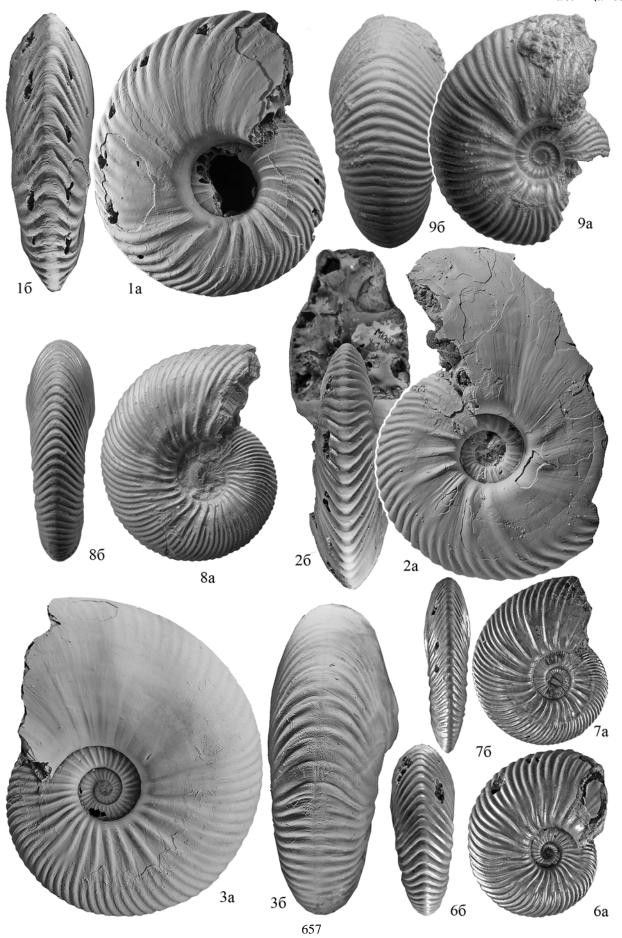


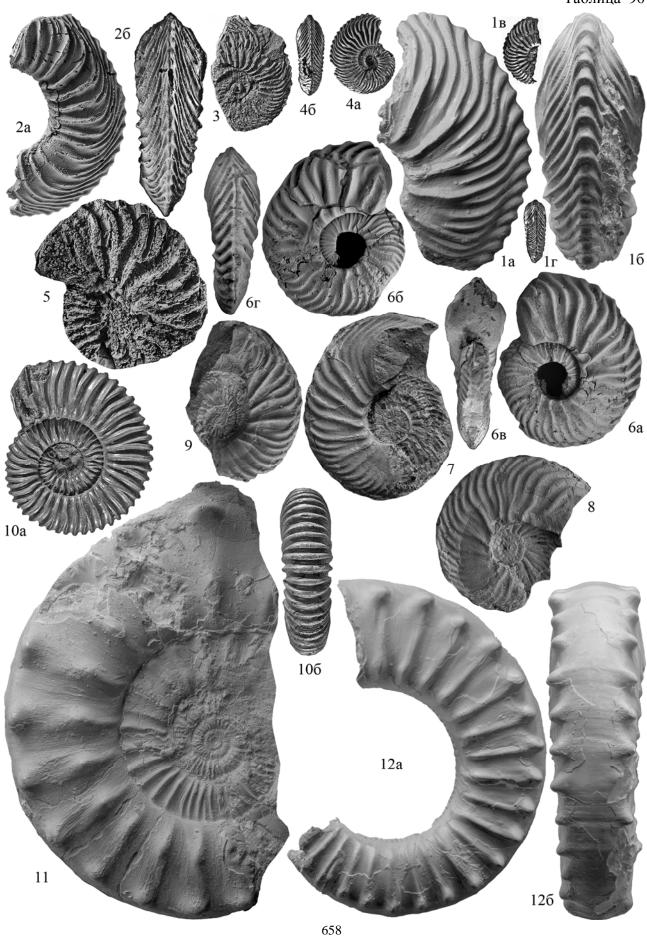
Таблица 86











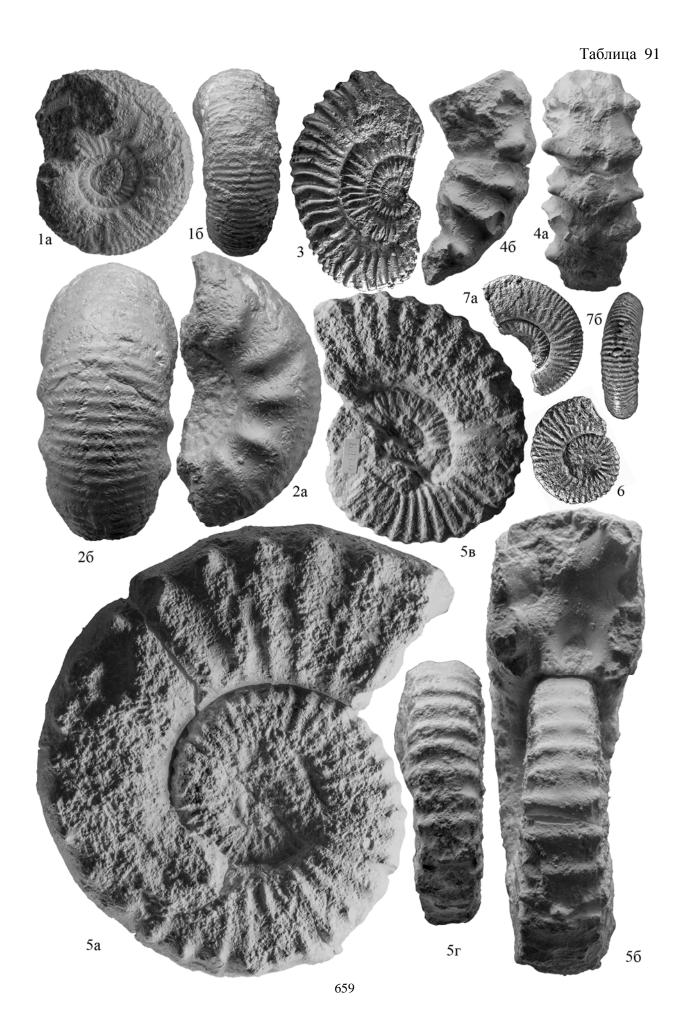
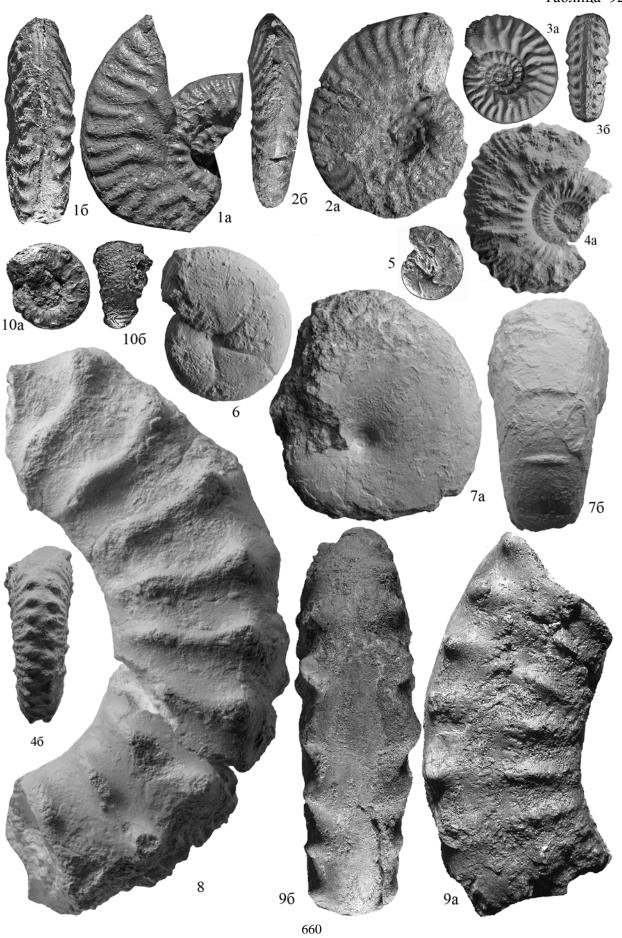


Таблица 92



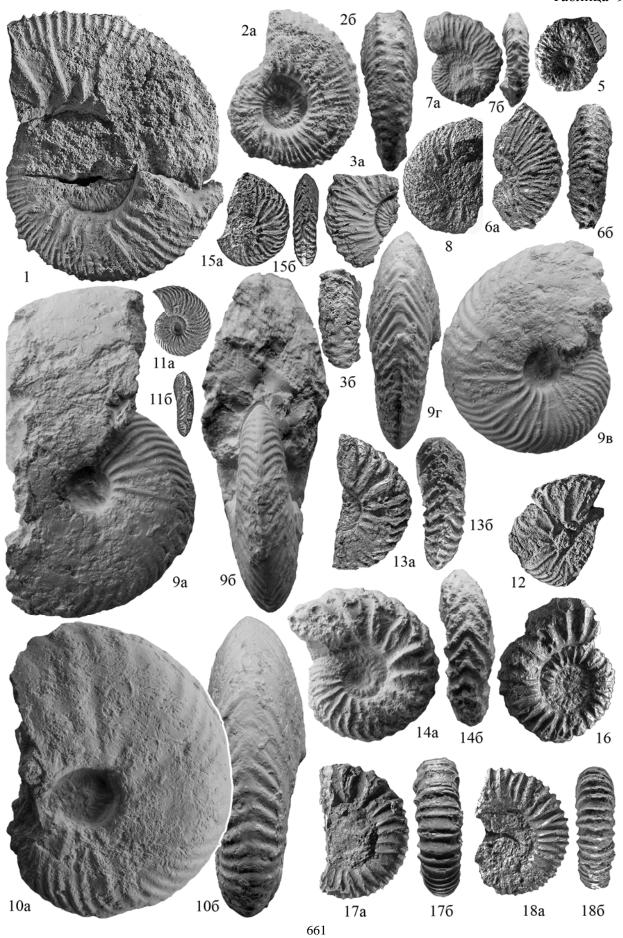


Таблица 94

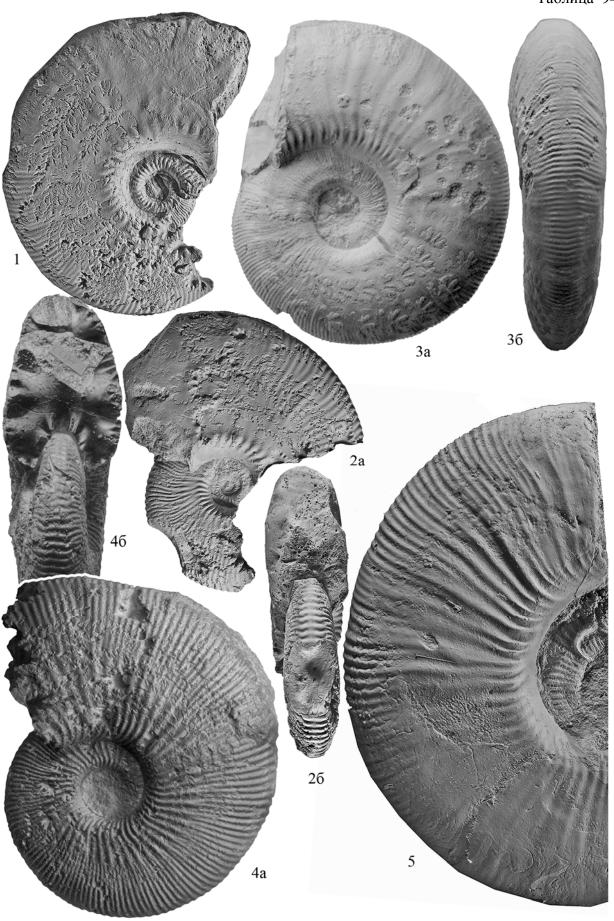


Таблица 95 3a 1a 1б 2б 3б 2a 663

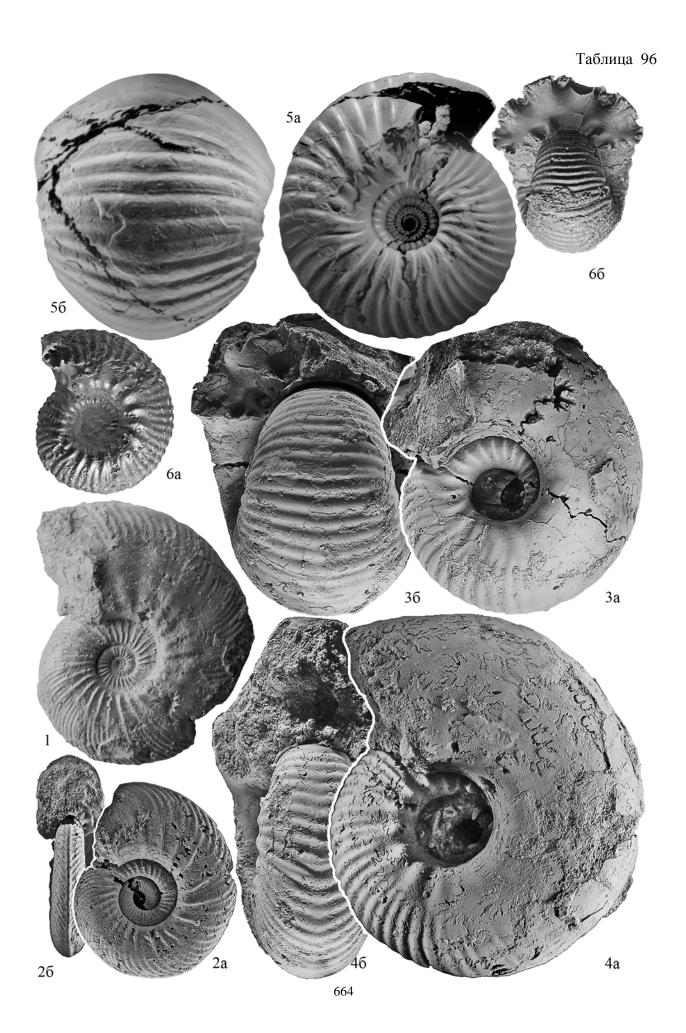


Таблица 91

- **Фиг. 1, 2**. *Choffatia poculum* (Leckenby). **Фиг. 1a, б**. Экз. № ЯрГПУ БД2-56. **Фиг. 2a, б**. Экз. № ЯрГПУ БД2-55. Слой 2. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucico-statum*.
- Фиг. 3. Parapeltoceras borissjaki (Amanniasov). Экз. № ЯрГПУ БД2-54. Слой 2. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт paucicostatum.
- Фиг. 4a, б. *Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus* (Buckman). Экз. № ЯрГПУ БД2-52. Слой 2. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.
- Фиг. **5**, **6**. *Peltoceras (Peltoceratoides) williamsoni* (Phillips). Фиг. **5а-г**. Экз. № ЯрГПУ БДЗ-9. Фиг. **6**. Экз. № ЯрГПУ БДЗ-12. Слой 3. Нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense.
 - Фиг. 7 a, б. Alligaticeras cf. pseudograciosus Arkell. Экз. № ЯрГПУ БД2-58. Слой 2.

Все: Северный Кавказ, долина р. Белой, д. Даховская.

Таблица 92

- Фиг. 1-3. *Putealiceras* cf. *schumacheri* (Noetling). Фиг. 1a, б. Экз. № БД2-24. Фиг. 2a, б. Экз. № БД2-25. Фиг. 3a, б. Экз. № БД2-26.
 - Фиг. 4a, б. Kosmoceras cf. mrazeci Simionescu. Экз. № ЯрГПУ БД2-16.
 - Фиг. 5. Sowerbyceras tortisulcatum (Orbigny). Экз. № ЯрГПУ БД2-69.
 - Фиг. 6. Calliphylloceras cf. disputabile Zittel. Экз. № ЯрГПУ БД2-65.
 - **Фиг. 7a, б**. *Phylloceras* cf. *kunthi* Neum. Экз. № ЯрГПУ БД2-59.
 - Фиг. 8. Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus (Buckman). Экз. № ЯрГПУ БД2-50.
 - Фиг. 9a, б. Peltoceras (Peltoceratoides) constanti (Orbigny). Экз. № ЯрГПУ БД2-34.
 - Фиг. 10a, б. Paraspidoceras interninodatum Zeiss. Экз. № ЯрГПУ БД2-37.

Все: Северный Кавказ, долина р. Белой, д. Даховская. Слой 2. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*.

Таблица 93

- Фиг. **1-3**, **6**. *Kosmoceras* cf. *mrazeci* Simionescu. Фиг. **1**. Экз. № ЯрГПУ БД2-12. Фиг. **2a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ БД2-9. Фиг. **3a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ БД2-10. Фиг. **6a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ БД2-11. Слой 2.
 - Фиг. 5. Gulielmiceras mojarowskii (Nik. et Rozhd.). Экз. № ЯрГПУ БД1-8. Слой 1.
 - Фиг. 7a, б. Gulielmiceras cf. arkelli (Makowskii). Экз. № ЯрГПУ БД2-17. Слой 2.
 - Фиг. 8. Lamberticeras ex gr. lamberti (Sow.). Экз. № ЯрГПУ БД1-3. Слой 1.
- **Фиг. 9, 10**. *Lamberticeras pseudolamberti* Sintzow. **Фиг. 9а-г**. Экз. № ЯрГПУ БД2-2. **Фиг. 10а, б**. Экз. № ЯрГПУ БД2-1. Слой 2.
- **Фиг. 11a, б**. *Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense* (Young et Bird). Экз. № ЯрГПУ БД2-1. Слой 3.
- Фиг. 12, 13, 15. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Фиг. 12. Экз. № ЯрГПУ БД2-7. Фиг. 13а, б. Экз. № ЯрГПУ БД2-8. Фиг. 15а, б. Экз. № ЯрГПУ БД2-6. Слой 2.
 - Фиг. 14a, б. Quenstedtoceras luppovi Amanniazov. Экз. № ЯрГПУ БД3-7. Слой 3.
- Фиг. **16-18**. *Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus* (Buckman). Фиг. **16**. Экз. № ЯрГПУ БД2-49. Фиг. **17a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ БД2-41. Фиг. **18a**, **6**. Экз. № ЯрГПУ БД2-45. Слой 2.

Все: Северный Кавказ, долина р. Белой, д. Даховская. Фиг. 1-3, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 16-18, 19, 20 — верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *paucicostatum*; фиг. 5, 8 — верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *mojarovskii*; фиг. 11, 14 — нижний оксфорд, зона Mariae, подзона Scarburgense.

Таблица 94

- Фиг. 1-3. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense* (Young et Bird). Фиг. 1. № ЯрГПУ ЯрГПУ П1-1. Фиг. 2а, б. № ЯрГПУ П1-2. Московская обл., пос. Пески. Слой 1. Фиг. 3а, б. № ЯрГПУ ЯрГПУ АД3-197. Правый берег р. Усы, пос. Адзьвавом. Все: верхний келловей, зона Athleta, подзона Proniae, биогоризонт *rowlstonense*.
 - Фиг. 4a, б. Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman). № ЯрГПУ ЯрГПУ СОЗа-3. Ста-

рый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 3a. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.

Фиг. 5. Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckman). № ЯрГПУ П2-2. Московская обл., пос. Пески. Слой 2, подошва. Верхний келловей, зона Athleta, подзона Kuklikum, биогоризонт kuklikum.

Таблица 95

- Фиг. 1a, б. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). № ЯрГПУ СО5-9. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 4, переотложенные конкреции верхнего келловея, зоны Athleta.
- Фиг. 2, 3. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). Фиг. 2а, б. № ЯрГПУ СОЗа-1. Фиг. 3а, б. № ЯрГПУ СОЗа-5. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой За. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.

Таблица 96

- Фиг. 1, 2. *Quenstedtoceras praelamberti* Douville. Фиг. 1. № ЯрГПУ СО3а-16. Фиг. 2а, б. № ЯрГПУ СО-2. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 3а. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. **3**, **6**. *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) *carinatum* (Eichwald). Фиг. **3**а, **6**. № ЯрГПУ СО-4. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 3а. Фиг. **6**а, **6**. Экз. № ЯрГПУ МЦ(5)-33. Михайловцемент II, слой 5 (конкреционный горизонт «d»). Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 4a, б. *Eboraciceras dissimile* (Brown). № ЯрГПУ СО-3. Старый Оскол, карьер Стойленский ГОК. Слой 3a. Верхний келловей, зона Lamberti, подзона Lamberti, биогоризонт *praelamberti*.
- Фиг. 5a, б. *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme* Kiselev. Голотип. Экз. № ПИН 4839/39. Макарьевский район, р. Унжа, д. Половчиново. Средний келловей, зона Coronatum, подзона Obductum.

Научное издание

Труды Геологического института

Основаны в 1932 году

Вып. 628

Дмитрий Николаевич Киселев

АММОНИТЫ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ БОРЕАЛЬНОГО И СУББОРЕАЛЬНОГО БАТА И КЕЛЛОВЕЯ

Редактор издательства Л.В. Филиппова
Электронный макет А.Н. Кураленко
Подписано к печати 20.11.2021.
Формат 62х94/8. Печать офсетная.
Бумага офсетная, 80 г/м2. Уч.-изд. 80,0 п.л. Тираж 300 экз.
ООО "Издательство ГЕОС"
125315, 1-й Амбулаторный пр., 7/3—114
Тел./факс: (495) 959-35-16, (499) 152-19-14, 8 926-222-30-91.
Е-mail: geos-books@yandex.ru, www.geos-books.ru
Отпечатано с готового оригинал-макета в ОАО "Альянс "Югполиграфиздат"
ООО "Т-Пресс" 400001, г.Волгоград, ул. КИМ, 6.

SUPPLEMENT

- Figure captions (in English)
 Text tables captions (in English)
 Plates and explanations (in English)
 Table of contents (in English)

Figure captions

Words and letters in the original spelling in Russian are marked in red.

- Fig. 1.1.1. Frequency and staging of establishing of new taxa of cardioceratids and biostratons of the Bathonian and Callovian in the 19th and 20th centuries. The diagrams show graphs of interval variation series with an interval of 10 years; (a) frequency of establishing of new species and subspecies taxa and biostratons. Taxa identified in different regions of the Panboreal Superrealm are shown as a single region and color in a stacked region plot (red-Eastern Peritethys, yellow in Western Europe, purple in European Russia, blue in the Arctic and North America); 6 change in the ratio of the number of new species and subspecies (suitable, unsuitable and valid), valid species, subspecies and genera. Roman numerals indicate the stages in the history of the study of cardioceratids, dotted lines indicate the boundaries between the stages.
- **Fig. 1.2.1.** Reconstruction of phylogenetic relationships of taxa of different ranks in the family Cardioceratidae. Lines of different colors show areas of phylogenetic models that differ in a specific level of naturalness or artificiality and belong to different types of taxonomy: non-phylogenetic artificial taxonomy (Φ HC), phylogenetic artificial taxonomy (Φ HC), phylogenetic natural formalized taxonomy (Φ EHC).
- Fig. 1.2.1. (continuation 1). Fig. 1.2.1. (continuation 2). Fig. 1.2.1. (continuation 3).
- **Fig. 1.2.2.** Changes in the innovation index in various Cadoceratinae phylogenetic lineages in the Callovian. The timeline is represented by a sequence of hemeras.
- **Fig. 1.2.3.** Changes in the innovation index in two Cardioceratidae phylogenetic lineages (*Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) *Longaeviceras Lamberticeras* and *C.* (*Protolongaeviceras*) *Dolganites*) in the Callovian. The timeline is represented by a sequence of hemeras.
- **Fig. 1.2.4.** Realized feature space (RFS, PIIII) of species and morphs of variability of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*) based on the grid of refrains (see Table 1.2.4). Gray shading shows PIIII of morphs of variability, multi-colored PIIII of species (different colors indicate the number of morph matches in one module of the feature space: light yellow 1, dark yellow 2, orange 3, red 4).
- Fig. 1.2.5. The structure of the realized feature space of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*) based on the lattice of refrains (see Table 1.2.4): A-B according to species-specific characters (A, \overline{b} for species; B for subgenus); Γ according to low specific characters, for the subgenus. Different colors and numbers indicate the number of matches of different types in one feature space module.
- **Fig. 1.2.6.** Morph "wosnessenskii" in three cadoceratins species: 1– *Cadoceras calyx* Spath, specimen. No. JHC, GMC 4427, Upper Bathonian East Greenland; 2 *C.* (*Protostenocadoceras*) wosnessenskii (Grewingk), sp. no. ЦНИГР 2/11065, Upper Lower Callovian of Southern Alaska; (3) *C.* (*Cadoceras*) proniense Sasonov, Lower Callovian, Enodatum Subzone, Nikitino section, Central Russia.
- **Fig. 1.3.1.** Distribution of specimens of cardioceratids (cadoceratins and arctocephalitins) according to the relative length of the body chamber. **a** frequency distribution; **δ** classification of body chambers according to critical points of the ranked distribution of 273 samples. The black line shows the theoretical curve of the ranked distribution, the gray line shows the curve of deviations of the body chambers length values from the theoretical values of linear regression. Critical points, along which the boundaries between the brevidoma, mesodomic, and longidoma classes are distinguished, are indicated by double circles; (**B**) distribution relative to the shell diameter. Black circles indicate the last body chambers, white circles indicate temporary body chambers. Classifications of body chambers (on the right) are given according to Krymholz, 1960 (1); Westermann, 1996(2); 3 Lukeneder, 2015 (3); 4 Haug, 1898 (4) (from [Kiselev, 2018]).
- Fig. 1.3.2. Relationship between the relative length of the body chamber and the relative height of the shell (ratio of shell diameter to whorl width) in Cardioceratidae. Black circles indicate the last body chambers, white circles indicate temporary body chambers. Power-law trend lines are given separately for all samples (R2 = 0.45) and for the last body chambers (R2 = 0.5) (from [Kiselev, 2018]).

- **Fig. 1.3.3.** Quantitative ratio of specimens with different types of body chamber (in gray brevidoma, in black mesodoma, in white longidoma) in genera and subgenera of cardioceratids. Numbers 1-10 indicate the relative age of the taxa corresponding to their stratigraphic sequence (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.4.** Distribution of genera and subgenera of cardioceratids according to the angular length of the body chamber and the diameter of the shell. Each taxon is characterized by an area in morphological space. The position of specimens for most taxa is shown in Fig. 6-8 from [Kiselev, 2018].
- Fig. 1.3.5. Relationship between the angular length of the body chamber and the spiral expansion coefficient in cardioceratids (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.6.** Ranked distribution of cardioceratid species according to the angular length of the body chamber (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.7.** Distribution of specimens of various species of *Cadoceras* (*Catacadoceras*) and *C.* (*Paracadoceras*) relative to the angular length of the body chamber and the diameter of the shell (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.8.** Distribution of specimens of *Chamoussetia* and various species of *Cadochamoussetia* relative to the angular length of the body chamber and the diameter of the shell. Dots mark temporary body chambers, solid figures mark last body chambers (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.9.** Distribution of specimens of various species of *Cadoceras* (*Cadoceras*) and *C.* (*Rondiceras*) relative to the angular length of the body chamber and the diameter of the shell. Dots mark temporary body chambers, solid figures mark last body chambers (from (Kiselev, 2018)).
- **Fig. 1.3.10.** Relationship between different parameters of the body chamber length (BCL, \upmu{K} K) variability in cardioceratid taxa. The relative width of variation (V_r) (the ratio of the width of variation of a subordinate taxon to the width of variation of all cardioceratids studied (subfamilies Cadoceratinae and Arctocephalitinae) in percent) shows the comparative value of the variability of all taxa, provided that $V_{r \text{ of the family}} = 100\%$. The average width of variation (V_i^o) (the difference between the statistically average maximum and minimum values) makes it possible to distinguish taxa with discrete variability, in which $V_{r \text{ of the species, genus}} > V_{r \text{ of the family}}$. Genera and subgenera are designated by areas of morphological space. The dotted line shows the critical level for the family value (from [Kiselev, 2018]).
- Fig. 1.3.11. Dependence between the value of $\[\]$ (BCL) variability in cardioceratid species and genera on the sample size. An indicator of variability is the relative width of variation (V_r), i.e., the ratio of the width of variation of a subordinate taxon to the width of variation of all studied cardioceratids (subfamilies of Cadoceratinae and Arctocephalitinae) in percent (from (Kiselev, 2018)).
- Fig. 1.3.12. Distribution of species and supraspecific taxa of cardioceratids according to the rate of ДЖК (BCL, body chamber length) variation: (a) relationship between the rate of variation and the width of ДЖК (BCL) variation; 6, B ranked distribution of species (6) and supraspecific taxa (B) according to the rate of ДЖК (BCL, body chamber length) variation and their classification according to the level of specialization. See text for explanations (from [Kiselev, 2018]).
- Fig. 1.4.1. Morphogenesis passports of 4 specimens of 4 cadoceratins species. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer. *C. elatmae*, № ЯрГПУ 4/1, 3/4 (Prosek, Lower Callovian, Elatmae Zone, *elatmae* biohorizon); *C. milaschevici milaschevici*, № ЯрГПУ 3/4 (Chermenino, Middle Callovian, Jason Zone, *medea medea* biohorizon); *L. alpha*, № ЯрГПУ BA/29, BA/3 (Wotcha, Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone), *C. carinatum*, № ЯрГПУ 6/67 (Lukuw, Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone).
- Fig. 1.4.2. Changes in the rate of growth of the cardioceratid shell as a whole and individual shell parameters (umbilic diameter Vu, whorl height Vh, and whorl width Vt). Growth curves are constructed as trend lines (polynomials) for the entire sample of measurements of 22 species and 64 specimens. The measurements were carried out on transverse polishing cuts. Morphogenetic stages are denoted by symbols: A ammonitella; ДР two-layer shell stage; ПШО primary wide whorl stage; СВО high whorl stage; ССД change of spiral dominance, КС cadonic stage, TC terminal stage.
- **Fig. 1.4.3.** Ratio of growth rates of individual shell parameters (umbilic, whorl height and whorl width) and periodization of cardioceratid morphogenesis and ontogenesis. The growth curves correspond to the trend lines (polynomials) of the previous figure. Morphogenetic stages are marked with symbols: A ammonitella; μ P two-

- layered shell stage; $\Pi \coprod O$ primary wide whorl stage; CBO high whorl stage; $CC \coprod$ change of spiral dominance, KC cadonic stage, TC terminal stage. Ontogenetic stages are marked with symbols: T larval period, T late mature stage, T embryonic period.
- **Fig. 1.4.4.** Diversity of shell morphogenesis by relative whorl height (rH) in cardioceratids. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.4.5.** Changes in the maximal relative whorl height (rHmax) in the stratigraphic succession of Bathonian and Callovian cardioceratids. Stratigraphic age is indicated by numbers representing the position of the species in the overall sequence of species from *Arcticoceras ishmae* to *Lamberticeras henrici*. This sequence includes only species whose morphogenesis was studied on transverse polishing cuts (see Table 1.4.4).
- Fig. 1.4.6. Interspecific (Figs. a, δ) and intraspecific (Figs. B, r) variations in the duration of the high whorl stage (CBO) and its relationship with other parameters: the maximal relative whorl height (rH-max) (a in species, B in individuals) and the position of its boundaries in species (δ) and individuals (r). Diagrams for species are built on the basis of Table. 1.4.4.
- **Fig. 1.4.7.** Coherent changes in the maximum relative whorl height (rH-max) and duration of the high whorl stage (CBO) in several cardioceratid phylogenetic lineages. The trend line is accompanied by an arrow indicating the direction of phylogenesis. The age of taxa is indicated by symbols. Markers of specimens of taxa that are close or identical in stratigraphic age are indicated by colored areas.
- **Fig. 1.4.8.** Relationship between the key morphogenetic parameters of the shell (the duration of the high whorl stage, CBO, and the maximum whorl relative height, rH-max) and the stratigraphic age of Bathonian and Callovian cardioceratids. The distribution pattern is based on the study of the morphogenesis of Boreal-Atlantic taxa (66 specimens of 22 species of cardioceratids), whose age is reliably established relative to the infrazonal biostratigraphic standard scale of European Russia. The position of a number of key taxa is shown in the character space.
- **Fig. 1.4.9.** Types of morphogenesis in cardioceratids according to the relative diameter of the umbilic (U%). The whorl number was used as a morphogenetic chronometer of development.
- **Fig. 1.4.10.** Types of morphogenesis in cardioceratids according to the relative diameter of the umbilic (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer of development.
- **Fig. 1.4.11.** Types of umbilic morphogenesis (indicated by shading of different colors) in phylogenetic lineages of ammonites of the family Cardioceratidae formed in the Boreal-Atlantic biochoreme in the Late Bathonian, Callovian, and Early Oxfordian.
- **Fig. 1.5.1.** Interrelation of intraspecific variability morphs in populations of species, subspecies and chronovariations of the *Arcticoceras* phylogenetic lineage of East Greenland. **a** for all individuals (according to all signs), **6** only for mature individuals (according to signs of sculpture). Yellow color indicates morphs that arose through the acceleration of development in morphogenesis, purple through deceleration. Phylogenetic heterochronies are marked with arrows, the bradygenetic jump is marked with a red line as a retardation.
- **Fig. 1.6.1.** Correlation of umbilic width (U%) and number of primary ribs (πP) on KЖK (LBCh, last body chamber) in *Cadoceras* from the Bathonian-Callovian boundary interval. Larger icons show the nomenclature types of species (from (Kiselev and Rogov, 2007a)).
- **Fig. 1.6.2.** Correlation trends of changes in KO (TW, terminal whorls) signs in Central Russian and Arctic *Cadoceras* (*Paracadoceras*). The black line shows the corresponding lines of the polynomial dependence, the dotted line shows the boundaries between the time intervals: bt3 Late Bathonian; k1/1-1 hemera *breve*; k1/1-2 hemera *frearsi*; k1/1-3 hemera *elatmae* subsp.; k1/1-4 Early Callovian hemera *elatmae*. Abbreviations: (h) holotype, (n) neotype, (p) paratype (from (Kiselev and Rogov, 2009a)).
- **Fig. 1.6.3.** Comparative morphogenesis of the Early Callovian (Chrones Elatmae and Koenigi) cadoceratins of European Russia and Northern Siberia based on the relative umbilic diameter (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.4.** Comparative morphogenesis of basal Early Callovian (Chron Elatmae) cadoceratins of European Russia and Northern Siberia based on relative umbilic diameter (U%). Each sample sample is represented by a morphogenetic curve. The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.

- **Fig. 1.6.5.** Comparative morphogenesis of the Early Callovian (Chron Elatmae) cadoceratines of European Russia and Northern Siberia according to the relative whorl height (rH). The whorl number (a) and shell diameter (6) were used as a morphogenetic chronometer. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values.
- **Fig. 1.6.6.** Changes in sculpture density (number of primary ribs per whorl) in the morphogenesis of basal Early Callovian *Cadoceras* (*Paracadoceras*) from European Russia, northern Siberia (Anabar Bay), and southern Alaska (from (Kiselev, 2011)).
- **Fig. 1.6.7.** Scheme of the phylogeny of the family Cardioceratidae in the Middle and early Late Jurassic. Boundaries between taxa are shown as white circles. Taxon designations: Ar *Arctocephalites*, Arct *Arcticoceras*, C *Cadoceras* s. str., Car *Cardioceras*, Cat *C.* (*Catacadoceras*), Cd *Cadochamoussetia*, Ch *Chamoussetia*, Dol *Dolganites*, E *C.* (*Eichwaldiceras*), F *Funiferites*, Lam *Lamberticeras*, Lon *Longaeviceras*, Par *C* (*Paracadoceras*), Pr-L *C.* (*Protolongaeviceras*), Pr-St *C.* (*Protostenocadoceras*), R *C.* (*Rondiceras*). The color shading indicates the biogeographic distribution of taxa included in the phylogenetic lineages: white mainly the Boreal-Atlantic region, blue Panboreal superrealm, purple mainly high-boreal regions (N. Siberia, S. N. Alaska, Arctic Canada).
- **Fig. 1.6.8.** Species composition and stratigraphic distribution of ammonites of the Cardioceratidae family formed in the Boreal-Atlantic biochoreme in the Late Bathonian, Callovian, and Early Oxfordian. Supraspecific taxa are shown by shading in different colors.
- **Fig. 1.6.9.** Comparative morphogenesis in species of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* (*Catacadoceras*) *Cadoceras* (*Paracadoceras*) according to the relative umbilic diameter (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.10.** Comparative morphogenesis in species of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* ex gr. *calyx* by the relative diameter of the umbilic (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.11.** Changes in the average statistical size of the umbilic at different shell diameters in two cardioceratid phylogenetic lineages, giving rise to the subfamily Cadoceratinae. The black circles show the *Arcticoceras Cadoceras* (*Catacadoceras*) *C.* (*Paracadoceras*) phylogenetic lineage; the white circles show the *Cadoceras* ex gr. *calyx* phylogenetic lineage. Mean values are obtained from the trend lines of each taxon. Solid lines indicate phylogenetic relationships without gaps, dotted lines, with gaps (provided that the morphogenesis of intermediate forms has not been studied).
- **Fig. 1.6.12.** Comparative morphogenesis and structure of heterochronous shift in species of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* (*Catacadoceras*) *Cadoceras* (*Paracadoceras*) according to the relative whorl height (rH). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer. The vertical lines show the average statistical shell diameter at which the maximum relative whorl height is reached.
- **Fig. 1.6.13.** Comparative morphogenesis in species of the *Arcticoceras Cadoceras* ex gr. *calyx* phylogenetic lineage by the relative whorl height (rH). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.14.** Comparative morphogenesis and structure of heterochronous shift in species of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* (*Catacadoceras*) *Cadoceras* (*Paracadoceras*) according to the relative whorl height (rH). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer. The direction of phylogenesis is indicated by an arrow. The shading indicates the stage of high whorls.
- **Fig. 1.6.15.** Sequence of species of the Callovian cadoceratins of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) of the Boreal-Atlantic and Arctic realms. The stratigraphic scale is represented by a sequence of biohorizons. Biohorizons belonging to different zones are marked with different fills.
- **Fig. 1.6.16.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Paracadoceras*) and *Cadoceras* s. str. according to the relative diameter of the umbilic (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.17.** Comparative morphogenesis of various cadoceratins species with descending type of umbilicus morphogenesis *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) and *Dolganites*. For comparison, the distribution of taxa with ascending morphogenesis of the umbilic is shown: *Cadoceras* (*Paracadoceras*) and *Cadoceras* s. str. The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.

- **Fig. 1.6.18.** Comparative morphogenesis of cadoceratins with different types of umbilicus morphogenesis: descending (*Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) and *Dolganites*) and ascending (*Cadoceras* (*Paracadoceras*) and *Cadoceras* s. str.). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.19.** The sequence of species of the Callovian cadoceratins of the phylogenetic lineage *Cadoceras* s. str. Boreal-Atlantic and Arctic realms. The stratigraphic scale is represented by a sequence of biohorizons. Biohorizons belonging to different zones are marked with different fills.
- **Fig. 1.6.20.** Sequence of species of Callovian cadoceratines of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Protolongaeviceras*) *Dolganites* of the Boreal-Atlantic and Arctic realms. The stratigraphic scale is represented by a sequence of biohorizons. Biohorizons belonging to different zones are marked with different fills.
- **Fig. 1.6.21.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *Chamoussetia* phylogenetic lineage species according to relative umbilic diameter (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer. The direction of phylogenesis is indicated by an arrow.
- **Fig. 1.6.22.** Sequence of Callovian species of cadoceratins of the *Cadoceras Rondiceras* phylogenetic lineage of the Boreal-Atlantic and Arctic realms. The stratigraphic scale is represented by a sequence of biohorizons. Biohorizons belonging to different zones are marked with different fills.
- **Fig. 1.6.23.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Rondiceras*) and *Cadoceras* s. str. according to the relative diameter of the umbilic (U%). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.24.** Sequence of species of Callovian cadoceratins of the *Cadoceras Longaeviceras* phylogenetic lineage of the Boreal-Atlantic and Arctic realms. The stratigraphic scale is represented by a sequence of biohorizons. Biohorizons belonging to different zones are indicated by different fills.
- **Fig. 1.6.25.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *C.* (*Protolongaeviceras*) *Longaeviceras* phylogenetic lineage species according to the relative umbilic diameter (U%) from the Lower-Middle Callovian (a) and the Middle-Upper Callovian (δ). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer. The direction of phylogenesis is indicated by an arrow. Morphogenetic ranges are shown by shading.
- **Fig. 1.6.26.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *Longaeviceras Lamberticeras* phylogenetic lineage species according to the relative whorl height (rH). The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer. Directions of phylogenesis and heterochronic shifts are shown by arrows.
- **Fig. 1.6.27.** Distribution of species and changes in proportions of the whorl cross section in ammonites of the *Cadoceras Funiferites* phylum: **a** in the Mikhaylovtsement I section; **6** in relation to the Callovian infrazonal scale. H/T (mean) is the average value of the proportion factor as the ratio of the whorl height to the whorl width (from [Kiselev, Rogov, 2018]). The gray shading on the shell cross sections indicates the high whorls stage.
- Fig. 1.6.28. Distribution of species and subspecies of the genus *Funiferites* and phylogenetically related *Cadoceras* species according to the shell shape a according to the proportions of the cross section rH (height/thickness of whorl section) in relation to the diameter of the shell; 6 by the proportions of the cross-section rH and the relative umbilical diameter (U%). Gray fillings indicate the morphological fields of *Funiferites*, the figures show the relative overlap between species; the trend lines are shown by a solid line, the morphological boundaries labelled by a dashed line. Arrows indicate the direction of phylogeny. Abbreviations: h holotype; lt lectotype, pt paratype (double comma points are type specimens with reconstructed values of features according to regression formulas); OB (UH) ultrahigh whorl section (from [Kiselev, Rogov, 2018]).
- **Fig. 1.6.29.** Statistically average distribution curves of Cadoceratine species specimens from the Callovian of Southern Alaska according to the relative whorl height (rH) relative to the shell diameter. For comparison, a diagram of the distribution of the Central Russian species *C. elatmae* is given. The trend lines are polynomials except for the *C. tonniense* holotype line. The distribution pattern is constructed from measurements of cadoceratins from Imlay, 1953b and field measurements of museum originals *C. doroschini* (Eichw.) (lectotype), *C. wosnessenskii* (Grewingk) (topotype, Pompetsky coll.) and *S. stenoloboide* (Pomp.) (holotype). Filling with different colors indicates the high whorls stage. The vertical lines show the position of the shell diameter for rH-max, the horizontal lines show rH-max.
- **Fig. 1.6.30.** Distribution of specimens of cadoceratins species from the Callovian of Southern Alaska by relative umbilic diameter (U%) relative to shell diameter. For comparison, a diagram of the distribution of the Central Russian species *C. elatmae* is given. The distribution pattern is constructed from measurements of cadoceratins from

- Imlay, 1953b and field measurements of museum originals *C. doroschini* (Eichw.) (lectotype), *C. wosnessenskii* (Grewingk) (topotype, Pompetsky coll.) and *S. stenoloboide* (Pomp.) (holotype).
- **Fig. 1.6.31.** Comparative distribution of specimens of cadoceratins species from the Callovian of Southern Alaska (thick lines) and European Russia (thin dotted line) according to the relative whorl height rH (bottom) and relative umbilic diameter (top). Species morphogenetic analogues are shown in the same color. The direction of phylogenesis is indicated by an arrow.
- Fig. 1.6.32. The direction of morphogenetic changes in the phylogenesis (the main link) of cadoceratins in European Russia and Southern Alaska. Cadoceratins of E. Russia are represented by phylogenetic lineages 1) *C.* (*Paracadoceras*) *C.* (*Protolongaeviceras*) *Lamberticeras* (fig. a-B) and 2) *C.* (*Paracadoceras*) *Cadoceras* s. str. *C.* (*Rondiceras*) (Figs. a, 6); Southern Alaska *Paracadoceras C.* (*Protostenocadoceras*) *Stenocadoceras* (fig. a-B). As characters of the main link, the average statistical values of rH at D=45 mm and U% at D=80 mm were used, at which the species differences are most clearly manifested. Fig. a development of phyllolines according to the relative whorl height rH); fig. 6 development of phylogenetic lineages according to the relative diameter of the umbilic (U%); fig. (B) synmorphogenetic development of phylogenetic lineages according to two characters of the main link.
- **Fig. 1.6.33.** Changes in species diversity (blue line general diversity, red line diversity of relics species) and total innovativeness index (gray filling) in cardioceratids during the Bathonian and Callovian.
- **Fig. 1.6.34.** Dynamics of species diversity of ammonites of the family Cardioceratidae of the Central Russian Basin in the Bathonian and Callovian and its relationship with eustatic events. The circles indicate the stratigraphic intervals where cardioceratid species were found, the range of which exceeds the dimensions of the Boreal-Atlantic realm. Eustatic curves are from Sahagian et al., 1994 and Haq, 2017.
- **Fig. 1.6.35.** The structure of heterochronous shifts and deviations in the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *C.* (*Rondiceras*) according to the relative whorl height (rH). a heterochronies by the maximum whorl height at the high whorl stage (CBO, HWS), 6 –heterochronies by the boundaries of the CBO (HWS). The depth of the heterochronous shift and deviation is shown in gray shading. The arrows in the figure show the directions of heterochronous changes (black ones at the species level, gray ones for the entire phylogenetic lineage). The gray vertical arrow in the legend shows the direction of phylogenesis. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer.
- Fig. 1.6.36. Structure of heterochronous shifts and deviations in cadoceratins of the *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *Longaeviceras Lamberticeras* phylogenetic lineage according to the relative whorl height (rH). a heterochronies by the maximum whorl height at the high whorl stage (CBO, HWS), 6 –heterochronies by the boundaries of the CBO (HWS). The depth of the heterochronous shift and deviation is shown in gray shading. The arrows in the figure show the directions of heterochronous changes (black ones at the species level, gray ones for the entire phylogenetic lineage). The gray vertical arrow in the legend shows the direction of phylogenesis. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer.
- **Fig. 1.6.37.** Structure of heterochronous shifts and deviations in cadoceratins of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* (*Paracadoceras*) according to the relative whorl height (rH). a heterochronies by the maximum whorl height at the high whorl stage (CBO, HWS), 6 –heterochronies by the boundaries of the CBO (HWS). The depth of the heterochronous shift and deviation is shown in gray shading. The arrows in the figure show the directions of heterochronous changes (black ones at the species level, gray ones for the entire phylogenetic lineage). The gray vertical arrow in the legend shows the direction of phylogenesis. The morphogenetic curve of each species was built according to the average values. The whorl number was used as a morphogenetic chronometer.
- Fig. 1.7.1. Comparative shell morphogenesis of Central Russian and North Siberian *Cadoceras falsum* and phylogenetic and stratigraphically similar Cadoceratinae according to the relative whorl height (a) and relative shell height (6). The trend lines are shown as dotted lines. A complete picture of the distribution of specimens and variability is given.
- Fig. 1.7.2. Comparative shell morphogenesis of Central Russian and North Siberian *Cadoceras falsum* and phylogenetic and stratigraphically similar Cadoceratinae according to the relative whorl height (a) and relative shell height (6). Only trend lines and their extremum (critical points) are shown. The complete picture of specimen distribution and variability see on the Fig. 1.7.1.

- **Fig. 1.7.3.** Comparative morphogenesis of *Cadoceras* (*Catacadoceras*) *infimum* Gulyaev et Kiselev in the Upper Bathonian of the Middle Volga region and Northern Siberia according to the relative whorl height (rH). For comparison, a diagram of the distribution of *C. elatmae* (Nik) is shown. The shell diameter was used as a morphogenetic chronometer.
- Fig. 1.7.4. Comparative morphogenesis of species-specific characters of cadoceratin macroconchs from the basal Lower Callovian (Anabarense Zone) of the Anabar Bay (Northern Siberia). a relative shell width, δ density of primary ribs.
- Fig. 1.7.5. Distribution of specimens of cadoceratins macroconchs from the Anabarense Zone of Northern Siberia according to the density of primary ribs at different shell diameters. The distribution is almost homogeneous or slightly discrete when studying the entire sample (Fig. a); the discreteness of the distribution increases when studying a sample of larger specimens (Fig. δ - π) and becomes maximum for the largest specimens (Fig. π).
- Fig. 1.7.6. Comparative distribution of specimens of macroconch Cadoceratinae *Cadoceras anabarense* Bodyl. and *C. falsum* Voronetz from the basal Lower Callovian (Anabarense Zone) of the Anabar Bay (Northern Siberia) and *C. elatmae* (European Russia) based on relative shell width (a) and density of primary ribs (5).
- **Fig. 1.7.7.** Comparative distribution of specimens of macroconchs *Cadoceras pseudofrearsi* sp. nov. from the basal Lower Callovian (Anabarense Zone) of the Anabar Bay (Northern Siberia) and similar in age vicariates *C. elatmae* (Nik.) and *C. frearsi* (Orb.) (European Russia) according to the relative umbilic diameter.
- **Fig. 1.7.8.** Comparative distribution of specimens of macroconchs *Cadoceras pseudofrearsi* sp. nov. from the lower part of the Anabarense Zone of Anabar Bay (Northern Siberia) and cadoceratins from the upper part of the Anabarense Zone (*C. anabarense* Bodyl. and *C. falsum* Voronetz) according to the relative umbilic diameter.
- Fig. 1.7.9. Distribution of subspecies of *C. pseudofrearsi* sp. nov. according to the relative width of the shell.
- **Fig. 1.7.10.** Comparative morphogenesis of *C. sublaeve* (Sow.) by umbilic and other Upper Bathonian and Lower Callovian cadoceratins morphologically similar to them.
- Fig. 1.7.11. Comparative shell morphogenesis of *Cadoceras tolype* Buckman (European Russia) and *C. emelianzevi* Voronetz (Northern Siberia) according to (a) relative whorl height (rH) and (6) relative umbilic diameter (U%). Trend lines (polynomial) of different types are indicated by different colors (bold lines refer to the entire selection, and thin lines refer to individual sample). The vertical lines in Fig. 1.7.11a shows the positions of the theoretical maximum of rH at the stage of high whorl.
- **Fig. 1.7.12.** Geographic distribution of *Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina and its vicariate *C. (Pr.) arcticum* Frebold. 1 Rybinsk (Yaroslavl region), 2 Navoloki (Ivanovo region), 3 Mikhailov (Ryazan region), 4 Kaliningrad region. (Sambian Peninsula); 5 Votcha (Sysola river, Republic of Komi), 6 Jameson Land (East Greenland), 7 Franz Josef Land, 8 Bolshoy Begichev island, Taimyr (Northern Siberia), 9 Babbage River (Yukon), 10 Cornwall island (Canadian Arctic Archipelago).
- Fig. 1.7.13. Distribution of 4 species of *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*) according to signs of sculpture. Photographs show the following specimens: *C.* (*E.*) *carinatiforme* Kiselev holotype: sp. ЯрГПУ 3/37, Unzha river, Polovchinovo village (Kostroma area), Obductum subzone, D = 35 mm; *C.* (*E.*) *intermedium* Kiselev holotype, ЯрГПУ M7-54; Mikhailovtcement-I section, bed 7 (lower part), Grossouvrei subzone, D = 33.1 mm; *C.* (*E.*) *carinatum* (Eichwald) sp. ЯрГПУ D1-70, Dubki section (Saratov area), bed 1 (+30 cm), *henrici* biohorizon, D = 34 mm (from (Kiselev and Rogov, 2018)).
- **Fig. 2.1.1.** Comparison of various zonal and infrazonal schemes for the division of the terminal Bajocian and Lower Bathonian of European Russia. The red line marks the Bajocian- Bathonian boundary. Equivalent biohorizons are marked with the same color fill.
- **Fig. 2.1.2.** Correlation of various zonal and infrazonal scales of the terminal Bajocian and Lower Bathonian of European Russia with the standard scale of Western Europe. The red lines indicate the stage and substage boundaries. Equivalent biohorizons are marked with the same color fill.
- **Fig. 2.1.3.** Comparison of various zonal and infrazonal schemes for the division of the Upper Bathonian and the basal Lower Callovian of European Russia. The red solid line indicates the Bathonian–Callovian boundary adopted in this work, the red dotted line is the same boundary in the corresponding publication. Equivalent biohorizons are located on the same level (with some exceptions).

- Fig. 2.1.4. Location of the studied sections of the Lower Bathonian in the Timan-Pechora region. The insets indicate maps with a more detailed location of the sections: A, a Izhma and Dreschanka rivers; Б, б Usa river; В, в Adzva river. Symbols designate the structural-tectonic regions of the Timan-Pechora platform and the Ural fold-thrust structure (according to [Водолазская и др., 2013; Петров и др., 2015]): 1 Timan uplift; 2 Izhma-Pechora plate; 3 Pre-Ural marginal foredeep.
- Fig. 2.1.5. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Bajocian and Bathonian sections of Dreschanka river. The scheme of the sections was compiled taking into account the description of A.P. Ippolitov (in Zakharov et al., 2020). A the location of the Bajocian and Bathonian sections in the Dreschanka and Izhma rivers. Б scheme of the structure and linkage of sections A, B, Γ on the Dreschanka river. Designations: 1 sand; 2 sandstone; 3 silt; 4 sandy and silty clay; 5 pebbles; 6 pyrite concretions; 7 finds of ammonites found in situ; 8 ammonites found ex situ; 9 ammonites found ex situ and reported in the literature (Mitta, 2009; Mitta et al., 2015); 10 ammonites found in the section of the Razlivnoj rapid (порог Разливной) from the rock corresponding to the bed of the section on Dreschanka; 11 Bajocian and Bathonian sections, where no ammonites were found; 12 sections of the Bajocian and Bathonian, where ammonites were found. The unit of division of the measuring ruler is 0.5 m.
- Fig. 2.1.6. Distribution of ammonites in the Lower Bathonian sections of the Timan-Pechora region. a section on the Dreschanka river (D5 / outcrop 12); б section on the Usa river (outcrop 3); в section on the Adzva river (Nikiforova gap); г structure of bedding in outcrop Nikiforova Shchel'ya. The drawing was made from a panoramic photograph, so it preserves vertical and horizontal length distortions. Lithological designations: 1 sand, 2 sandstone, 3 clayey sand, 4 clay, 5, 6 finds of ammonites, 7 psephite, 8 finds of concretions (for fig. r), 9 ammonites found ex situ and reported in the literature (Mitta, 2009; Mitta et al., 2015); 10 ammonites found in the section of the Razlivnoj rapid (порог Разливной) from the rock corresponding to the bed of the section on Dreschanka.
- **Fig. 2.1.7.** Scheme of the location of sections in the Middle Volga region. Figures A, B, B are arranged in order of decreasing cartographic scale. A location of sections in the Middle Volga region. B the location of the Prosek section and the erosional remnant of the Jurassic deposits on the territory of the Lyskovsky district. The scheme is superimposed on the topographic model of the territory, built according to SRTM data in the Global Mapper program. The boundaries of the remnant are identified at an absolute elevation of 160 m. B the location of sections in the lateral profile of the Volga riverside. The scheme combines 4 profiles taken at a distance of 50 m from the water's edge to the watershed surface of the remnant according to SRTM data. The lower profiles fix the location of the ravines. Below and above the absolute mark of 160 m (approximate level of the base of the Jurassic), the profile is painted over in different colors to indicate the Jurassic and pre-Jurassic deposits.
- **Fig. 2.1.8.** Ammonite distribution and biostratigraphic subdivision in the Prosek section. A the lower part of the section. B the upper part of the section. B changes in the taxonomic composition of ammonites in the Upper Bathonian–Elatmae Zone of the Lower Callovian of the Prosek section (according to collections in 2006). 1 Cadoceratinae, 2 Kosmoceratidae, 3 Macrocephalitinae. N is the number of specimens in the sample. Designations: 1 clayey-silty sand; 2 sandy-silty clay; 3 sandstone; 4 marl; 5 cores of ichnofossils; 6 phosphorite concretions. The unit of the measuring ruler is 1 m.
- **Fig. 2.1.9.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in sections Bolshaya Pestrovka-1 (A) and Trofimovshchina (δ). Designations: 1 sand; 2 sandstone; 3 silt; 4 marl; 5 cores of ichnofossils. The unit of the measuring ruler is 1 m.
- **Fig. 2.1.10.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in sections Bolshaya Pestrovka-2. Designations: 1 sand; 2 sandstone; 3 silt; 4 marl; 5 cores of ichnofossils. The unit of the measuring ruler is 1 m.
- **Fig. 2.1.11.** Distribution of ammonites in the Lower Callovian of the Kanev dislocations sections. A scheme of sections, **B** composite section of the Elatmae zone, **B** upper part of the section near the Traktemirov village. Lithological designations: 1 sand; 2 sandstone; 3 sandy and silty clay; 4 nodule horizons; 5 "detrital" shell rock; 6 horizons of condensed belemnites. A wavy discontinuity separates the constituent parts of the composite section: the lower part belongs to the Malanchin Potok section, the middle part belongs to Kostenetsky Yar, and the upper part belongs to Traktemirov. The unit of the measuring ruler is 1 m.
- **Fig. 2.1.12.** Distribution of *Kepplerites* species from the Bathonian-Callovian boundary interval in morphological space according to signs of sculpture on the last body chamber (from Kiselev and Rogov, 2007b). Morphological boundaries of species groups are delineated by their own line. Nomenclature types are shown in larger symbols (from [Kiselev, Rogov, 2007a, b]).

- **Fig. 2.1.13.** The zonal and infrazonal scales of the Bathonian of European Russia and its correlation with the standard scale of the Bathonian of Western Europe (Germany). **My** (IL) infrazonal levels.
- **Fig. 2.2.1.** Zonal and infrazonal subdivision of the Lower Callovian of European Russia in the works of various authors. The zones and biohorizons are indicated by fillings of different colors. The red lines are the substage boundaries indicated as such in the original publication.
- **Fig. 2.2.2.** Variations of the infrazonal division of the Koenigi zone in England, Germany and European Russia and their original correlation. The color shading shows the biohorizons allocated by species of the genus *Kepplerites* (biohorizons with the same name are marked with the same color). Biostratons identified from other taxa (*Cadoceras, Chamoussetia, Proplanulites*) are shown without shading.
- **Fig. 2.2.3.** Equivalent infrazonal levels (MY, IL) in biostratigraphic scales of the Lower Callovian of European Russia. Biohorizons that make up the same infrazonal level are indicated by filling the same color. The red lines are the substage boundaries indicated as such in the original publication.
- Fig. 2.2.4. Scheme of the location of sections in the Votcha village area. Figures A, \overline{B} , B, are arranged in order of decreasing cartographic scale. In Fig. Γ shows the location of ravines and sections near the Votcha and Lyapin villages in the frontal profile of the Sysola riverside. Bedrock outcrops are shown in black (from (Kiselev, 2006)).
- **Fig. 2.2.5.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the northern section on the Sysola river near the Votcha village. The unit of the measuring ruler is 0.5 m. Lithological designations: 1 layered clay; 2 non-layered clay; 3 silt; 4 marl, 5 silt-clay "rukhlyak"; 6 finds of non-redeposited ammonites; 7 finds of ammonites from condensation horizons.
- **Fig. 2.2.6.** Callovian section near the Chermenino village (from (Kiselev, 2013)). On the right is a section scheme. Lithological designations: 1 cross-bedded sand; 2 clayey-silty sand; 3 heavily clayey sand; 4 sand; 5 sandstone nodules; 6 concretions of phosphatized sandstone; 7 marking clay layers. I.m. marking horizon with large shells of *Indosphinctes mutatus*. The unit of the measuring ruler is 1 m. On the left is a graph of changes in the relative diameter of the *Cadoceras* umbilicus in the section. Only specimens with a last body chamber (KXK, LBCh) collected in situ were used for measurements. KC1 is a qualitative event of complete reduction of the sculpture, KC2 is a qualitative event of the appearance of a smooth umbilical funnel. The yellow boxes show the KC-interval in the section.
- **Fig. 2.2.7.** Callovian section in the northern part of the Makaryev city, distribution of ammonites in it and biostratigraphic subdivision. Lithological designations: 1 layered clay; 2 non-layered clay; 3 silt; 4 marl, 5 condensed belemnites; 6 finds of non-redeposited ammonites; 7 finds of ammonites from condensation horizons. I.m. marker horizon with large shells of *Indosphinctes mutatus*. The unit of the measuring ruler is 0.1 m. At the bottom left is the ammonite spectrum (the ratio of ammonite specimens of different families or subfamilies) of various biohorizons.
- **Fig. 2.2.8.** Scheme of the location of sections of the Callovian-Lower Oxfordian in the basin of the Oka river: **a** territory of the southwestern part of the Moscow syneclise; **6** the area of the city of Mikhailov (corresponds to the area highlighted by the rectangle in Fig. **a**). Black symbols indicate the locations of modern sections of the Callovian and Oxfordian, gray symbols indicate historical sections. 1 Mikhailov; 2 Nikitino; 3 Kostino; 4 Peski; 5 Venev quarry; 6 Svistovo; 7 Tchulkovo (from [Kiselev, Rogov, 2018]).
- **Fig. 2.2.9.** Distribution of ammonites (Kosmoceratidae, Cardioceratidae, Oppeliidae, Perisphinctida) in the Mikhailovtcement I section (Mikhailov). Lithological designations see on Fig. 2.2.11 (from [Kiselev, Rogov, 2018]).
- **Fig. 2.2.10.** Distribution of ammonites in the "Mikhailovcement II" section (Mikhailov). The white symbol (circle) shows the taxon found in redeposited concretions.). Lithological designations see on Fig. 2.2.11 (from [Kiselev, Rogov, 2018]).
- **Fig. 2.2.11.** Distribution of ammonites in the sandy member of the Lower Callovian and the boundary layers of the Middle Callovian in sections 1-5 of the Gorenka quarry (Mikhailov). Lithological designations: 1 thin horizontally layered clay; 2 clay indistinctly layered or non-layered; 3 sandy clay or sandy silt; 4 variegated clay; 5 marl; 6 oolitic marl; 7 sand; 8 sandstone (from (Kiselev, Rogov, 2018)).
- **Fig. 2.2.12.** Distribution of ammonites in the Gorenka Quarry section (Mikhailov). Lithological designations: 1 thin horizontally layered clay; 2 clay indistinctly layered or non-layered; 3 sandy clay or sandy silt; 4 variegated clay; 5 marl; 6 oolitic marl; 7 sand; 8 sandstone (from (Kiselev, Rogov, 2018)).

- Fig. 2.2.13. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Elatma city section.
- Fig. 2.2.14. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision of the Moscow City section.
- Fig. 2.2.15. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision of the Callovian and Oxfordian of the Alpatyevo section.
- Fig. 2.2.16. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Callovian and Oxfordian of the Peski section.
- **Fig. 2.2.17.** Infrazonal volume and correlation scheme of age intervals and hiatuses in sections of the Callovian and Lower Oxfordian of the Oka basin. Significant age interval is shown in white; in gray probable age interval; squamose filling the condensed horizon. Wavy shading indicates reliably identified interruptions, wavy dotted shading indicates probable ones. Circles show stratotype levels for individual biohorizons (aa *allae allae*, ac *allae compressus*, c *crassum*, ea *enodatum aeeta*, ee *enodatum enodatum*, f *funiferus*, k *kuklikum*, o *obductum*, p *patruus*, r *rowlstonense*).
- Fig. 2.2.18. Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Callovian and Oxfordian of the Dubki section (from (Kiselev et al., 2013)).
- **Fig. 2.2.19.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Callovian and Oxfordian of the Khanskaya Gora (Belyaevka) section. Lithological designations: 1 opoka-like siltstone; 2 silt; 3 sand; 4 sandstone; 5 flint concretions; 6 shell rock. The division price of the power line is 0.5 m.
- **Fig. 2.2.20.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Callovian and Oxfordian of the Sukhaya Peschanka section. Lithological designations: 1 sand; 2 sandstone; 3 rounded concretions of phosphatized sandstone with stromatolite structure; 5 phosphatized sandstone with stromatolite structure; 6 clay interlayers; 7 shell rock; 8 scattered *Gryphaea*; 9 condensed belemnites; 10 finds of non-redeposited ammonites; 11 finds of ammonites from condensation horizons.
- **Fig. 2.2.21.** Distribution of ammonites and biostratigraphic subdivision in the Callovian and Oxfordian of the Dakhovskaya section (Northern Caucasus). Lithological designations: 1 limestone; 2 oolitic siltstone; 3 nodules of phosphatized siltstone (from (Kiselev et al., 2013)).
- Fig. 2.2.22. Distribution of *Kosmoceras* s. str. on the ribbing parameters. The calculations were carried out according to measurements made on the middle and adult whorls preceding the last body chamber. a sculptural features and abbreviations used; δ correlation between the total rib ratio (T_v/R_p) , the rib loop index (R_v/T_v) , and the stratigraphic age of *Kosmoceras* s. str.; B distribution of *Kosmoceras* s. str. on the same correlation diagram as in Fig. δ . Abbreviations: ht holotype, nt neotype, lt lectotype (from (Kiselev and Rogov, 2018)).
- **Fig. 2.3.1.** Zonal and infrazonal division of the Callovian of European Russia according to ammonites in the main and additional (alternative and parallel) biostratigraphic scales used in this work. An alternative scale was developed according to cardioceratids (indicated by yellow shading), while a parallel scale was developed according to kosmoceratids (indicated by white shading). No zones are established for the parallel scale.
- **Fig. 2.3.2.** Infrazonal volume of the Callovian and position of biohorizons of the alternative scale in sections of European Russia and adjacent areas of Peritethys. Only part of the Callovian is shown, where an alternative scale has been developed. Section intervals where alternative biohorizons have been established or can be established are indicated by yellow shading; other intervals, where only biohorizons of the main scale can be set, are filled with gray.
- **Fig. 2.4.1.** History of zonal division of the Bathonian and Callovian of Northern Siberia by ammonites and correlation of zonal scales with the standard scale of Northwestern Europe. The same color indicates stratigraphically equivalent zones identified in the same layers of the North Siberian sections.
- **Fig. 2.4.2.** The history of the zonal division of the Bathonian and Callovian of Northern Siberia by ammonites at the present time. Stratigraphically equivalent zones identified in the same layers of the North Siberian sections are located at the same level without taking into account their correlation with the European standard scale and are marked with the same color. The boundaries between the substages are shown with special symbols (see legend). On

- the right are schematic columns of reference sections, where stratigraphic intervals are marked. B.E.A.3. eastern shore of the Anabar Bay.
- **Fig. 2.4.3.** Zonal division of the Bathonian and Callovian in the upper part (30 m) of sections in the lower reaches of the Lena River. Zones are allocated only for intervals characterized by ammonites. All sections are aligned with the top of the Middle Jurassic. The unit of the measuring rulers is 1 and 10 m.
- **Fig. 2.4.4.** Correlation scheme for the zonal and infrazonal scales of the Bathonian and Callovian of Northern Siberia and European Russia based on ammonites. The intervals characterized by ammonites of the zones and biohorizons of the North Siberian scale in the reference sections of the Bathonian and Callovian of the Leno-Anabar region are shown on the right. **B.5.A.3.** eastern shore of the Anabar Bay. **MKV** inter-regional correlated levels.
- **Fig. 2.4.5.** Correlation scheme for the zonal and infrazonal scales of the Bathonian and Callovian of Northern Siberia and Eastern Greenland based on ammonites. The intervals characterized by ammonites of the zones and biohorizons of the North Siberian scale in the reference sections of the Bathonian and Callovian of the Leno-Anabar region are shown on the right. **B.B.A.3.** eastern shore of the Anabar Bay; **3.B.A.3.** Western coast of the Anabar Bay; **MKY** inter-regional correlated levels.
- **Fig. 2.4.6.** Cadoceras (Cadoceras) ex. gr. bryocostilatum Kiselev from the Lower Middle Callovian of European Russia (Rybinsk, Jason Zone) and British Columbia (=Cadoceras comma Imlay: Hall, Poulton, 2012, pl. 1, figs. 9, 10; Stenoloboide Zone), probably belonging to the same species.
- **Fig. 2.4.7.** Determination of the stratigraphic age of several specimens of high-boreal (Northern Siberia, Southern Alaska and Arctic Canada) cadoceratins using a three-dimensional pattern showing the relationship between key morphogenetic parameters of the shell (the duration of the high whorl stage (CBO) and the maximum relative whorl height (rH-max)) and the stratigraphic the age of Bathonian-Callovian cardioceratids. The diagram is based on the study of the morphogenesis of Boreal-Atlantic taxa, whose age is reliably established in units of the infrazonal biostratigraphic standard scale of European Russia.
- **Fig. 2.4.8.** The distribution of ammonites and zonal division of the Bathonian and Callovian (shown by color shading) in sections of the Franz Jozef Land. Only those sections are shown, whose description was accompanied by layer-by-layer bindings of ammonites. Gray and black shading indicate stratigraphic units that are not related to the Bathonian and Callovian; white parts of sections that are not characterized paleontologically. Definitions of ammonites are given in Table. 2.4.26. The unit of the measuring rulers is 5 and 50 m.
- Fig. 2.5.1. Changes in β-endemism in regions (left row) and paleobiochores (right row) of the Panboreal Superrealm based on cardioceratids during the Bathonian-Callovian. Region designations: **BK** (BC) British Columbia, **BΓ** (EG) East Greenland, **EBP** (Eur) Northwest Europe, **3ΦИ** (FJL) Franz Josef Land, **ΠΠ** (PP) Pechora Plate, **PΠ** (RP) Russian Plate, **CC** (NS) Northern Siberia, **C-Tπ** (NPP) North Pacific Province, **IOA** (SA) South Alaska. Paleobiochores: **B-A** (B-A) Boreal-Atlantic region; **B-T** (B-P) Boreal-Pacific region; **Γπ** (Gp) Greenland Province, **C-Cπ** (N-Sp) North Siberian Province; **C-Tπ** (N-P) North Pacific Province.
- Fig. 2.5.2. Correlation of different types of endemism in the activity of speciation of cardioceratids in paleobiogeographic regions (a), paleobiogeographic provinces (6) and regions (B) of the Panboreal Superrealm in the Bathonian (bt) and Callovian (cl).
- **Fig. 2.5.3.** Changes in the share of Common Species in Cardioceratid Assemblages and Invasive Potential of the Russian Plate and East Greenland during the Bathonian and Callovian. The invasion potential values are given on a logarithmic scale.
- **Fig. 2.5.4.** Invasive potential of cardioceratid communities in the regions of the Panboreal Superrealm in the Bathonian and Callovian. The invasion potential values are given on a logarithmic scale. Regions with endemics are shown in black shading; regions without endemics are marked with gray shading. Asterisks indicate regions that are donors of migrants exclusively within the Arctic region.
- Fig. 2.5.5. Structure of invasions of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Bathonian. The arrows indicate the directions of migration, the thickness of the arrow is the number of potential migrants (equal to the total number of common species, the number of which is also indicated by digit). The direction of invasions was determined by the ratio of the invasion potentials of the two compared regions (from the region with the highest value). Pie charts indicate the total number of cardioceratid species (chart size), the proportion of endemics (e), the ratio of common species in different regions (colored sectors). 5K (BC) British Columbia, BΓ (EG) East Greenland, EBP (Eur) Northwest Europe, 3ΦH (FJL) Franz Josef Land, H3 (NZ) Novaya Zemlya, IIII (PP) Pechora Plate, PII (RP) Russian Plate, CC (NS) Northern Siberia, C-TII (NPP) North Pacific Province, III (S)

- Svalbard, IOA (SA) South Alaska. Paleobiochores: B-A (B-A) Boreal-Atlantic region; B-T (B-P) Boreal-Pacific region; Γπ (Gp) Greenland Province, C-Cπ (N-Sp) North Siberian Province; C-Tπ (N-P) North Pacific Province. Biochoria: I Arctic (Boreal) realm (Ia Greenland Province, Ib North Siberian Province, Ic North Pacific Province); II Boreal-Atlantic realm; IIa Eastern European province, IIb Western European province; III Boreal-Pacific region.
- **Fig. 2.5.6.** Structure of invasions of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Early Callovian. See designations in fig. 2.5.5.
- **Fig. 2.5.7.** Structure of invasions of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Middle Callovian. See designations in fig. 2.5.5.
- **Fig. 2.5.8.** Structure of invasions of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Late Callovian. See designations in fig. 2.5.5.
- Fig. 2.5.9. Changes in the structure of invasion pathways of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Bathonian and Callovian. Reconstruction of the positions of invasion routes was carried out based on the analysis of the invasion structure (Fig. 2.5.5-2.5.8), the paleotectonic configuration of continents and terranes according to the models of Müller et al., 2019, the paleogeographic basis according to Sazonov et al., 1961; Krymgolts et al., 1968; Tazihin et al., 1975; Ziegler, 1988; Ronov et al., 1989; Golonka et al., 1996, 2003; Dercourt et al., 2000; Wilhem, 2014; Scotese, 2014; Nikishin et al., 2019, etc. Legend designations: 1 – shelf, 2 – area of probable uplifts, probable land (Lomonosov Ridge, after Nikishin et al., 2019), 3 – continental land, 4 – area of extension and subsidence, 5 – ocean, 6 - speciation areas and centers, 7 - invasive pathways of non-endemic cardioceratids (line thickness corresponds to invasion activity; arrows point towards decreasing invasive potential), 8 - pathways of inertial invasion of cardioceratids (by endemics), 9 – boundaries between paleobiogeographical areas and superrealms, 10 – boundaries between paleobiogeographical provinces of the Arctic region, 11 - invasion pathways of non-endemic Tethyan ammonites, 12 - inertial invasion pathways of Tethyan ammonites (endemic), 13 - invasion pathways of Late Bajocian ammonites of Tethyan origin. Paleogeographic territorial units: **b** (B) – Barents Sea basin, **b** (BC) – British Columbia basin, B (V) – Viking corridor, E – European Sea, 3C (WS) – West Siberian basin, M (S) – Sverdrup basin, CA (NA) – Northern Alaska basin, P (R) – Russian Sea, T – Turanian basin, HO (Y) – Yukon basin, IOA (SA) – South Alaska basin. Paleobiochores: **B-A** (B-A) – Boreal-Atlantic region, **B-T** (B-P) – Boreal-Pacific province, Γπ (Gp) – Greenland province, C (S) – Siberian province, C-Tπ (N-P) – North Pacific province, T – Tethyan region. Taxon designations: Ch - Choffatia, E - Erymnoceras, Gr - Grossouvria, H - Homoeoplanulites, Op – Oppeliidae, P – Peltoceras, R – Rursiceras.
- **Fig. 2.5.10.** Changes in the structure of invasive pathways of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Early Callovian. See designations in fig. 2.5.9.
- **Fig. 2.5.11.** Pathways of invasions of non-endemic species of cardioceratids predominantly of Boreal-Atlantic origin in the Early Callovian. Symbols see in fig. 2.5.9.
- **Fig. 2.5.12.** Changes in the structure of invasive pathways of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Middle Callovian. See designations in fig. 2.5.9.
- **Fig. 2.5.13.** Pathways of invasions of non-endemic species of cardioceratids predominantly of Boreal-Atlantic origin in the Middle Callovian. Symbols see in fig. 2.5.9.
- **Fig. 2.5.14.** Changes in the structure of invasive pathways of cardioceratids in the Panboreal Superrealm in the Late Callovian. See designations in fig. 2.5.9.
- **Fig. 2.5.15.** Cumulative structure of invasion pathways of Bathonian and Callovian cardioceratids in the Panboreal Superrealm. The reconstruction was obtained by adding maps of the invasion highways of the Bathonian, Early, Middle and Late Callovian. Legend designations: 1 shelf, 2 area of probable uplifts, probable land (Lomonosov Ridge, after Nikishin et al., 2019), 3 continental land, 4 area of extension and subsidence, 5 ocean, 6 regions and centers speciation, 7 invasion pathways of non-endemic cardioceratids (line thickness corresponds to invasion activity; arrows are directed towards decreasing invasive potential), 8 pathways of inertial invasion of cardioceratids (according to endemics), 9-12 northern border of the Boreal-Atlantic region (9 in Bathonian, 10 Early Callovian, 11 Middle Callovian, 12 Late Callovian). Symbols of paleogeographic territorial units see in fig. 2.5.9.
- Fig. 2.6.1. Versions of the Bathonian and Callovian ammonite Boreal Standard and their correlation scheme. Names are given only for zones, numbers indicate infrazonal subdivisions. Stage boundaries are indicated by a thick black

line, substage boundaries by a line of red (lower-middle substages) and yellow (middle-upper substages) colors. Colored shading of different colors indicates zones and biohorizons identified in different regions: light yellow - England; green - East Greenland; blue - Northern Siberia; purple - Arctic Canada, including Yukon; deep purple - in other regions; orange - European Russia. Mixed shading denotes zones identified independently in different regions under different names (Ishmae zone) or synthetic zones (Harlandi and Barnstoni zones in Northern Siberia).

- Fig. 2.6.2. Correlation between the functions of the secondary geographical standard and the principles of its development.
- **Fig. 2.6.3.** The proposed Boreal (Arctic) Bathonian and Callovian ammonite standard and its correlation with the infrazonal standard regional scales of Western Europe, Eastern Greenland, Northern Siberia and European Russia. Color shading indicates subdivisions (zones and biohorizons) originally developed in different regions: green in East Greenland; blue Northern Siberia; orange (main sequence) and yellow (alternative sequence) European Russia; white England. The Callovian scale of Western Europe was compiled according to (Callomon, 1964; Callomon, Sykes, 1980; Callomon et al., 1988; Page, 1988, 1989; Fortwengler, Marchand 1994, 1997; Thierry et al. Rioult, 1997). The numbers of the following biohorizons are indicated in the infrazonal scale (see Fig. 2.7.2): 1 keppleri, 2 verus, 3 terebratus α, 4 terebratus β, 5 herveyi, 6 kamptus α, 7 kamptus β, 8 kamptus γ, 9 metorchus, 10 gowerianus, 11 curtilobus, 12 indigestus α / tolype, 13 indigestus β / ferruginosus, 14 trichophorus, 15 galilaei, 16 calloviense, 17 micans, 18 enodatum α, 19 difficilis, 20 enodatum β, 21 enodatum γ, 22 untitled, 23 medea α, 24 untitled, 25 jason α, 26 jason β, 27 obductum, 28 posterior, 29 grossouvrei, 30 phaeinum, 31 proniae, 32 kuklikum, 33 messiaeni, 34 henrici, 35 praelamberti, 36 lamberti, 37 paucicostatum.
- **Fig. 2.6.4.** Proposed Boreal (Arctic) Bathonian and Callovian ammonite standard and its correlation potential in regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm (shown with biohorizon tracking markers). Reference levels of interregional correlation are given only for the Arctic region. Color shading indicates subdivisions (zones and biohorizons) originally developed in different regions: green in East Greenland; blue Northern Siberia; orange (main sequence) and yellow (alternative sequence) European Russia; white England.
- Fig. 2.6.5. Changes in the correlation potential (KII, CP) of biohorizons (a, 6) and zones (B) of the Boreal ammonite standard of the Bathonian and Callovian. KII values of biohorizon are shown separately for the Panboreal Superrealm (a, top) and the Arctic Realm (6, bottom). The KII of biohorizons is expressed as the number of regions, nominal and relative (in %), in which a direct correlation can be made by index species, by all types of the ammonite complex, or by vicarious species (indirect correlation). The KII of zones is calculated as the sum of the regions of all biohorizons that make up the volume of the zone.
- Fig. 2.7.1. Scheme of the biostratigraphic subdivision of the Bathonian and Lower Callovian of European Russia and its comparison with the biostratigraphic scale of East Greenland (after Callomon, 1993).
- **Fig. 2.7.2.** Scheme of biostratigraphic division of the Callovian and Lower Oxfordian of European Russia and its comparison with the biostratigraphic scale of England (according to Callomon, 1964; Callomon and Sykes, 1980; Callomon et al., 1988; Page, 1988, 1989, 2004) and Subboreal and Sub-Mediterranean France (Fortwengler & Marchand 1994, 1997, Thierry et al., 1997, Cariou et al., 1997, Bonnot et al., 2002) (from [Kiselev, Rogov, 2018], partly).
- **Fig. 2.7.3.** Zonal and infrazonal division of the Callovian and Oxfordian of European Russia and its correlation with the biostratigraphic scale of Germany (after Callomon et al., 1987; Dietl, 1993, 2011, 2015; Mönnig, 1993, 1995, 2017; Mönnig, Dietl, 2017; Niederhöfer, Dietl, 2014; Dietl, Mönnig, 2016; Mönnig et al., 2018) (from [Kiselev, Rogov, 2018], partly).
- Fig. 2.7.4. Scheme of the location of the main studied sections of the Bathonian, Callovian, and Lower Oxfordian in the territory of European Russia, the North Caucasus, and Mangyshlak within the Central Russian Sea and adjacent areas of Peritethys. Gray shading schematically indicates areas with a continental sedimentation regime (land) in the Callovian. Symbols designate sections with different essence: 1 reference and stratotype sections candidates for GSSP; 2 stratotypes of zones or biohorizons; 3 reference sections that are not stratotypes; 4 sections of auxiliary value. Sections are marked with numbers: candidates for GSSP 1 Prosek; 2 Dubki; stratotypes of zones or biohorizons 3 Mikhailov; 4 Elatma; 5 Pletnev quarry; 6 Sokur quarry; 7 Makariev; 8 Manturovo, Znamenka; 9 Burdovo, Chermenino; 10 Votcha; 11 Churkino; 12 Adzvavom; reference sections that are not stratotypes 13 Izhma (Razlivnoj rapid); 14 Dreschanka; 15 Peski; 16 Alpatyevo; 17 Nikitino; 18 Bolshaya Pestrovka-1,2; 19 Suhaya Peschanka; 20 Berdyanka; 21 Sarydiirmen; 22 Zharmysh; sections of auxiliary value 23 Moscow-City; 24 Ryazan (Dyadkovo); 25 Venev; 26 Fokino; 27 Zheleznogorsk; 28 Stary Oskol; 29 Traktemirov-Grigorovka; 30 Kanev (Kostyaneckij Yar, Malanchin Potok); 31 Krasnoslobodsk; 32 Uzhovka, Pochinki; 33 Trofimovshchina; 34 Tarkhanovskaya Pristan; 35 Yanvartsevo; 36 Lekarevka; 37

– Khvadukassi; 38 – Rybinsk (Perebory, Togovshchina, Yoda); 39 - Pushkino; 40 – Plyos; 41 - Yurievets; 42 - Lyapin-Yagdor; 43 - Yb; 44 - Odesdino; 45 - Ayuva; 46 – Usa (of Tsilma river); 47 - Trusovo; 48 – Adzva (Nikiforova Shchelya); 49 – Dakhovskaya (Belaya); 50 – Tsudahar-Burtanimakhi.

Text tables captions

Words and letters in the original spelling in Russian are marked in red.

- **Table 1.1**. Chronology of the study of the Bathonian and Callovian cardioceratids. Digits indicate the number of identified (columns 3-6) or studied (columns 7-10) taxa and established biostratons (column 12). Symbols in column 11 denote phylogenetic models at the genus level and above (g) and at the species level (s).
- **Table 1.2.** Species and subspecies of the Bathonian and Callovian cardioceratids. On the left are serial numbers and original names of all selected taxa, on the right are valid names and redefinitions of unsuitable taxa. Ordinal numbers on the right are given only for valid taxa. Generic (subgeneric) affiliation of valid species and species redefinitions of non-valid species are given in the interpretation of the author.
- **Table 1.2.1.** Correlation between innovative and archaic characters in Bathonian-Callovian cardioceratids. The criterion of the archaic morphotype is the Upper Bathonian subgenus *C.* (*Catacadoceras*), the innovative morphotype is the Early Oxfordian *Cardioceras* (*Scarburgiceras*). For each taxon or group, the innovation index is calculated through the ratio of the number of innovative and archaic characters. C middle whorls, B adults whorls.
- **Table 1.2.2.** Quality indicators of models of taxonomy of ammonites of the Cardioceratidae family of Bathonian and Callovian based on the analysis of phyletic relationships between species or genera. The quality of models is determined by the relative content of phyletic relationships (Φ EHC %) corresponding to the rules for constructing Φ EHC-models (see text). Connections of this type may differ in the degree of reliability and evidence based on empirical material. The share of connections with the maximum reliability is shown in the last column (Φ EHC(π)%).
- **Table 1.2.3.** Genera and subgenera of ammonites used in this work and their relation to morphs. The horizontal arrangement of micro- and macroconch taxa is mainly based on stratigraphic and geographical criteria and, to a lesser extent, on morphological ones (from (Kiselev and Rogov, 2018)).
- **Table 1.2.4.** Space of signs of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*) in the form of a refrain lattice. Light gray shading indicates characters with an insignificant taxonomic weight, dark gray shading indicates species-specific characters, and no shading indicates predominantly non-species-specific characters.
- **Table 1.2.5.** The breadth and similarity of the realized space of non-specific or low-specific traits in species and morphs of various species of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*).
- **Table 1.3.1.** The use of the traits of the body chamber length (ДЖК, BCL) in the description ammonite taxa in some monographs on the taxonomy of Jurassic or Cretaceous ammonites.
- **Table 1.3.2.** Body chamber lengths (L^o) and parameters of its variability in species, subgenera and genera of early cardioceratids. Designations: KK (BC) body chamber; KKK (LBCh) last body chamber; V^o is the breadth of variation (in degrees); V^o _i mean breadth of variation (in degrees); V^o is the relative breadth of variation (in % of the V^o family); V_{ri} is the relative mean breadth of variation (in % of the V^o family) (from [Kiselev, 2018]).
- **Table 1.3.3.** Ratio of specimens with different types of body chamber length in different genera and subgenera of cardioceratids (in percent).
- **Table 1.4.1.** Scheme of periodization of ontogenesis and morphogenesis in cardioceratids (according to (Ivanov, 1960, 1971, 1975; Ruzhentsev, 1962; Kiselev, 1996a), with additions).
- Table 1.4.2. Parameters of the high whorl stage (CBO, HWS) in genera and subgenera of Callovian cardioceratids.
- **Table 1.4.3.** Sizes and boundaries of morphogenetic stages in Callovian cardioceratids. A ammonitella, ДР two-layered shell stage; ССД substage of change in helical dominance; В –auxiliary substage; СВО high whorl stage; КС cadiconic stage; ТС terminal stage.
- Table 1.4.4. Parameters of the high whorl stage (CBO, HWS) in Bathonian and Callovian species of cardioceratids.
- Table 1.4.5. Peculiarities of umbilic morphogenesis in Bathonian and Callovian cardioceratids.

- **Table 1.6.1.** Distinctive features of the high whorl stage (CBO, HWS) in basal Early Callovian Cadoceratinae of European Russia and Northern Siberia. The values of all parameters are statistical averages. The measurements were carried out on the basis of the obtained distributions (Fig. 1.6.3).
- **Table 1.6.2.** Qualitative and quantitative characteristics of the material used to study the morphogenesis of Arctocephalitinae and Cadoceratinae of the Bathonian and basal Lower Callovian. Abbreviations: $\Pi\Pi C$ polishing samples of the shell cross section; ΠCO the cross section of whorls; ΠCO unsatisfactory; ΠCO the cross section of whorls; ΠCO the cross section of whorls where ΠCO the cross section of
- **Table 1.6.3.** Characterization of morphogenetic tendencies in the evolution of the Arcticoceras C. (Catacadoceras) C. (Paracadoceras) phylogenetic lineage. CBO high whorl stage; BC adult stage; CBO high whorl stage; CBO high whorl stage; CBO adult stage; CBO high whorl stage; CBO adult stage; CBO adult stage; CBO high whorl stage; CBO adult stage; CBO adult stage; CBO high whorl stage; CBO adult stage;
- **Table 1.6.4.** Characterization of morphogenetic tendencies in the evolution of the phylogenetic lineage *Arcticoceras Cadoceras* ex gr. *calyx*. CBO high whorl stage; BC adult stage; rH is the relative height of whorl; U% is the relative diameter of the umbilic. Plus and minus symbols indicate the increase and decrease of the parameter values.
- **Table 1.6.5.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*). MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.6.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Eichwaldiceras*). MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.7.** Models of phylogenesis and taxonomy of Cadoceratinae. Volume of *Cadoceras* s. str. shown by pluses symbols and shading, the generic (subgeneric) affiliation of the remaining groups of cadoceratins is indicated by the names in the corresponding cells. See text for explanations.
- **Table 1.6.8.** The main characteristics of the *Cadoceras* s. str. ex gr. *sublaeve*. <u>MM</u> innovation index; U% is the relative diameter of the umbilic. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.9.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *C.* (*Protolongaeviceras*) *Dolganites*. MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.10.** Characterization of morphogenetic tendencies in the evolution of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *Cadochamoussetia Chamoussetia*.; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter.
- **Table 1.6.11.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *Cadochamoussetia Chamoussetia*. MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.12.** The sequence of ammonites in the Lower Callovian in the works of various authors. Different genera (subgenera) are indicated by different colors: *Cadoceras* purple; *Paracadoceras* red; *Cadochamoussetia* blue; *Chamoussetia* green; *Bryococeras* yellow.
- **Table 1.6.13.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Cadoceras*) *C.* (*Rondiceras*). MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.14.** Characterization of morphogenetic tendencies in the evolution of the phylogenetic lineage *Cadoceras C.* (*Protolongaeviceras*) *Longaeviceras Lamberticeras*. MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter.
- **Table 1.6.15.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras C.* (*Protolongaeviceras*) *Longaeviceras Lamberticeras*. MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.

- **Table 1.6.16.** The main characteristics of the phylogenetic lineage *Cadoceras (Cadoceras) Funiferites.* MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading shows archaic features.
- **Table 1.6.17.** Characterization of morphogenetic tendencies in the evolution of the phylogenetic lineage *Cadoceras* (*Paracadoceras*) *C.* (*Protostenocadoceras*) *Stenocadoceras*. MM innovation index; BO adult whorl; CBO high whorl stage; CO middle whorl; rH is the relative whorl height; U% is the relative umbilic diameter. Gray shading and a cross indicate the phylophases, where changes occur according to the corresponding features.
- **Table 1.6.18.** Cadoceratins species of Southern Alaska and their morphogenetic analogues from European Russia. The stratigraphic age of the species (infrazonal level from Fig. 2.7.2) is given in parentheses.
- **Table 1.6.19.** Stratigraphic distribution of macroconch cardioceratids in the Chinitna and Shelikhov Formations of South Alaska based on data from Detterman and Hartsock in Imlay (Imlay, 1975, fig. 1). The picture was built taking into account the revision of the taxonomic composition and phylogenetic analysis. Black shading indicates the erroneous position of taxa, texture shading indicates an unlikely position. The numbers indicate groups of ammonite localities.
- **Table 1.6.20.** Varieties of phylogenetic heterochronies and their characteristics in cardioceratids.
- **Table 1.7.1.** List of suitable and valid species of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*). Valid species highlighted in bold.
- **Table 1.7.2.** Valid species of the subgenus *Cadoceras* (*Catacadoceras*) and their variability morphs. Only those morphs are indicated whose existence is empirically confirmed (blank cells can be filled after new data are obtained). Morphs are indicated by the names of synonyms. The names of morphs of species that are not synonyms are written in open nomenclature. Abbreviation: TVP terminal strengthening of the ribs (in the second half of the last body chamber).
- **Table 1.7.3.** Geographic and stratigraphic distribution of species of the subgenus Cadoceras (Catacadoceras). The gray shading shows the geographical distribution, t the type locality.
- **Table 2.1.1.** Stratigraphic subdivision of the Prosek-Isady section according to the data of various authors (from (Kiselev and Rogov, 2007a)).
- **Table 2.1.2.** Zonal and infrazonal division of the Bathonian and the basal Lower Callovian of the Middle Volga region, adopted in this work.
- **Table 2.1.3.** Zonal and infrazonal division of the basal Lower Callovian of Central Ukraine in the area of the Kanev dislocations adopted in this work.
- **Table 2.2.1.** Callovian ammonites from sections of the Sysola river basin, indicated and figured in the works of various authors. Cells of species whose nomeclature types originate from these sections are indicated by gray shading. The numbers of plates of figured species are indicated in the numerator, and the number of figures in the denominator (from [Kiselev, 2006], with additions).
- Table 2.2.2. Scheme of biostratigraphic division of the Callovian in the sections of the Sysola river basin.
- **Table 2.2.3.** Scheme of biostratigraphic subdivision of the Callovian in the Unzha river sections.
- **Table 2.2.4.** Identification of ammonites from the Callovian of the Alpat'evo section by Sazonov (1957).
- **Table 2.2.5.** Identification of ammonites from the Callovian of the Suhaya Peschanka section in the works of various authors.
- **Table 2.2.6.** Scheme of the biostratigraphic subdivision of the Callovian and Lower Oxfordian in the Ural river basin sections (Orenburg region) in units of the biostratigraphic scale of European Russia.
- **Table 2.2.7.** Position of *Kosmoceras*-biohorizons in sections near Mikhailov city. M the thickness of the biohorizon, m (from [Kiselev, Rogov, 2018]).
- **Table 2.2.8.** Distribution of *Kosmoceras* s. str. in the Middle-Upper Callovian of European Russia.

- **Table 2.2.9.** Diversity of ammonites of the family Cardioceratidae in the Middle-Upper Callovian and Lower Oxfordian in sections of European Russia.
- **Table 2.3.1.** Types of biohorizons distinguished on the basis of various criteria.
- **Table 2.4.1.** Proportion (in percent) of co-occurring cardioceratid species in European Russia and various regions of the Panboreal Superrealm. B vicarious species, O general species. D is the average distance from the central part of the Russian Sea (Rybinsk) to the corresponding region at the end of the Middle Jurassic (rounded, based on model reconstruction after Müller et al., 2019).
- **Table 2.4.2.** Provisional sequence of biohorizons in the Upper Bathonian and Callovian of the Anabar Bay.
- **Table 2.4.3.** History of zonal division of the reference section of the Callovian Stage of Bolshoi Begichev Island (Innokentievka river, outcrop 503). The Lower Callovian is shaded green, the Middle Callovian yellow, and the Upper Callovian pink.
- **Table 2.4.4.** Identification of ammonites from bed 6 from the reference section of the Callovian of Bolshoi Begichev Island (Innokentievka river, outcrop 503) in various publications.
- **Table 2.4.5.** Definitions of cardioceratids specimens from the outcrop 3 on the Innokentievka river (bed 2), figured in the monograph by S.V. Meledina (1977).
- **Table 2.4.6.** Provisional sequence of biohorizons in the Callovian of Bolshoi Begichev Island.
- **Table 2.4.7.** Identification of cardioceratids specimens from outcrop 1, bed 2 on the Chernokhrebetnaya river (Eastern Taimyr), indicated and figured in the monograph by S.V. Meledina (1977).
- **Table 2.4.8.** Identification of cardioceratid specimens from outcrop 5, bed 2 on the Chernokhrebetnaya river (Eastern Taimyr), indicated and figured in the monograph by S.V. Meledina (1977).
- **Table 2.4.9.** Definitions of cardioceratids specimens from the Olenek channel (Lena river basin), indicated and figured in the literature or stored in monographic collections.
- **Table 2.4.10.** Definitions of cardioceratids specimens from sections of the Lena river, indicated and figured in the literature. \overline{b} outcrops of the Bulkur anticline; \overline{c} outcrops of the southern part of the Chekurovka anticline, \overline{X} outcrop on the Khatystakh river, \overline{Y} outcrops in the area of Cape Chucha and the Chubukulyakh river.
- Table 2.4.11. Zonal division and provisional sequence of the Bathonian and Callovian biohorizons of the Lena river. Б Bulkur anticline, A Atyrkan, С northern part of the Chekurovskaya anticline, НО southern part of the Chekurovskaya anticline, Ч Cape Chucha.
- **Table 2.4.12.** Zonal and infrazonal division of the Bathonian and Callovian of Northern Siberia adopted in this work. MKY interregional correlated levels. Stratotype intervals are shaded blue.
- **Table 2.4.13.** Distribution of cardioceratids and biostratigraphic subdivision of the Callovian of South Alaska by R. Imlay and J. Callomon.
- **Table 2.4.14.** Distribution of ammonites in the Chinitna Formation east of the Cook Inlet area: in the upper table, according to Detterman and Hartsock and (Arthur and Grantz, 1972) processed by Imlay (Imlay, 1975, fig. 2); in the lower table according to Detterman and Hartsock in the author's processing. Groups of ammonite localities (localites) are shown in numbers: **1)** 21272, 3014, 22686, 3015, 21273, 21287, 22438, 21341, 22437, 21327, 21330, 21326, 22559, 20753, 22446, 22448, 20755, 2920, 3027; **2)** 22600, 22683, 22684, 21277, 21328, 20760, 21329, 21332; **3)** 22543, 21349, 21321, 21325, 22428; **4)** 20761, 21324, 22412, 22431, 22413, 22432; **5)** 22421, 21331, 22422, 22419; **6)** 21348, 22348, 21322, 22411, 22433,; **8)** 22681, 21344, 22680, 22679, 21337, 21323, 22425; **9)** 21291, 27097, 21338, 21781, 21774, 20762; **10)** 22677, 21340, 22556, 22541, 22429, 22452, 20757, 22430, 22451, 20759; **13)** 21777, 21339, **15)** 22703; **16)** 21290, 21778, 20763, 22434; **17)** 2991, 22702, 21776, 21347; **18)** 22670, 22554, 22415, 22417; **19)** 22704, 21346, 22435; **20)** 2990, 21342, 26590, 3030, 11060. Each species marked with a different color fill.

- **Table 2.4.16.** Distribution of cardioceratids and associated ammonites of the Shelikhov Formation: in the upper table, according to the data of Table 2 from the work of R. Imlay (Imlay, 1953b); in the lower table according to figure 6 from the work of R. Imlay [Imlay, 1975]. Each species is indicated by a different color fill.
- **Table 2.4.17.** Interrelation of ammonite assemblages of the Chinitna and Shelikhov formations adopted in this work. Gray shading shows the Shelikhov Formation assemblages, whose location differs from those in the Chinitna Formation.
- **Table 2.4.18.** Distribution of ammonites in the Callovian of South Alaska according to Callomon (Callomon, 1984), above, and Imlay (1975), modified, below. Black shading shows stratigraphic intervals with ammonites figured in (Imlay, 1953b).
- **Table 2.4.19.** Definitions of ammonites from the lower part of the Mt. Todagin section figured in (Poulton and Hall, 2019) and their Boreal-Atlantic and Tethyan counterparts.
- **Table 2.4.20.** Definitions of ammonites from the upper part of the Mt. Todagin section figured in (Poulton and Hall, 2019) and their Boreal-Atlantic and Tethyan counterparts.
- **Table 2.4.21.** Identification of ammonites from the lower part of the Muskabu complex from the Mt. Tsatia section (C-187052) figured in (Hall and Poulton, 2012) and their Boreal-Atlantic and Tethyan counterparts.
- **Table 2.4.22.** Upper Callovian cardioceratid definitions from the vicinity of the Hazelton River from (Frebold and Tipper, 1975).
- **Table 2.4.23.** Species composition of the Callovian ammonite assemblages of southwestern British Columbia in zones identified by Frebold and Tipper (Frebold and Tipper, 1967). Locality areas are marked with capital letters: HL Harrison Lake; TL Taseko Lake; NR–Nechako River; VI Vancouver Island).
- **Table 2.4.24.** Cadoceratine species from Callovian sections in the area of Lake Harrison figured in various works and their identification.
- **Table 2.4.25.** Zonal and infrazonal division of the Callovian of the Boreal-Pacific province adopted in this work. Stratotype intervals are marked with blue shading, gray with probable or obvious presence, yellow only zones or their equivalents are established. The crosses indicate the intervals with the most reliable correlation for close analogous taxa or vicariates.
- **Table 2.4.26.** Cardioceratid species from the Bathonian and Callovian of Franz Josef Land figured in various publications. Different colors indicate species originating from different stratigraphic intervals: purple Lower Bathonian, Greenlandicus Zone; blue Upper Bathonian, Variabile zone; blue-green Lower Callovian, Anabarense zone; green Lower Callovian, Emelianzevi Zone; yellow Middle Callovian, Milaschevici zone; orange Upper Callovian, Nikitini Zone. Designations of the FJL islands where the specimens were found: Γ Hooker; 3B Wilczek Land; H Northbrook; H Champ.
- Table 2.4.27. Zonal and infrazonal division of the Bathonian and Callovian of Franz Josef Land adopted in this work.
- **Table 2.5.1.** Biochorological and geographical structure of the Panboreal superrealm in the Bathonian and Callovian (after Meledina, 2001; Zakharov et al., 2003, with additions). Light gray shading shows regions with a stable position in these biochoremes, dark gray with an unstable position. The Boreal-Pacific region was transferred to the rank of a province and assigned to the Arctic region.
- **Table 2.5.2.** Types of phylogenetic activity of geographical units (biochoremes or regions) and their manifestation in various combinations of endemism parameters.
- **Table 2.5.3.** Distribution of regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm by types of phylogenetic activity. Among the regions, only probable centers of speciation are indicated (i.e., those that have endemics). The number in the cell characterizes the frequency of correspondence of paleobiochorema to one or another type of phylogenetic activity for the Bathonian-Callovian stratigraphic interval. The minimum frequency value corresponds to an age equivalent to a stage or substage (Bathonian, Early, Middle, and Late Callovian). Colored shading indicates coincidences of the type of phylogenetic activity in the regions and their corresponding provinces (each geographical units has its own color). Designations of types of phylogenetic activity: M maximum, AA very high, A high, a medium, aa low, r relict.

- **Table 2.5.4.** Invasive pathways of cardioceratids of the Panboreal Superrealm in the Bathonian and Callovian and their features. A length, in km (based on modeling in GPlates according to Müller et al., 2019), \overline{b} number of invasion directions (1 unilateral, 2 bilateral), \overline{b} number of centers of speciation, Γ number of migratory species.
- **Table 2.5.5.** Paleolatitudes of the Panboreal Superrealm regions in the Bathonian and Callovian (based on GPlates modeling by Müller et al., 2019) and the total diversity of cardioceratids.

Appendix to chapter 2.5.

- **Table 1.** Geographical distribution of cardioceratid species in the Bathonian in regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm.
- **Table 2.** Geographical distribution of Cardioceratidae species in the Early Callovian in regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm.
- **Table 3.** Geographical distribution of cardioceratid species in the Middle Callovian in regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm.
- **Table 4.** Geographical distribution of cardioceratid species in the Late Callovian in regions and paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm.
- **Table 5.** Diversity structure of cardioceratids in paleobiochoremes of the Panboreal Superrealm in the Bathonian and Callovian.
- Table 6. Diversity structure of cardioceratids in the regions of the Panboreal Superrealm in the Bathonian and Callovian.

Plates and explanations

Words and letters in the original spelling in Russian are marked in red.

Designations: TBC - temporary body chamber; LBC - last body chamber. The asterisk indicates the beginning of the body chamber, the cross indicates the aperture, and the arrow indicates the pre-apertural constriction. The numerical value near the dash sign indicates the relative thickness of the umbilical wall (UW) near aperture, as a percentage of the maximum thickness of the UW on the LBCh. The unit of division of the ruler is 10 mm. Locations of collections: FM HFABM (GM DPMGI) – Geological Museum of Diamond and Precious Metal Geology Institute, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences (Yakutsk); MPOKM (MRUM) - Mordovian Republican United Museum; HIHH (PIN) - Paleontological Museum, Russian Academy of Sciences (Moscow); PM3 (RMG) – Regional Museum of earth sciences at the Faculty of Geology of the Saratov State University; CH6FV (SPSU) – St. Petersburg State University paleontological museum; HCFM (CSGM) – Central Siberian Geological Museum at the Institute of Geology and Mineralogy (Novosibirsk); HHHFP (CSGPM) – Central Scientific Geological and Prospecting Museum (Saint-Petersburg); Apfily (YarGPU) – Geological Museum of Yaroslavl State Pedagogical University; B.M. – Natural History Museum (London); GMC – Geological Museum of Copenhagen; JHC - J. Callomon collection; IGW - Geological Institute, Warsaw (Państwowy Instytut Geologiczny); PMO – Oslo Paleontological Museum (Paleontologisk Museum, Oslo).

Photographs of ammonites from B.M., GMC, and IGW were taken by M.A. Rogov. All images are actual size unless otherwise noted.

Plate 1

Fig. 1a, б. *Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek). **Fig. 1a, б.** LBC, specimen № **ЯрГПУ 3ФИ/М**-1. Franz Josef Land, Hooker island, Cape Bear. Upper Bathonian, Zone Barnstoni (coll. V.D. Dibner, 1957).

Fig. 2-4. Cadoceras sokolovi Kiselev. Fig. 2a, 6. LBC (D=193 mm), ЯрГПУ № 3/19; Fig. 3a, 6. LBC (D=165 mm), ЯрГПУ № 3/37. Fig. 4a, 6. TBC of adult whorls (D=126 mm), ЯрГПУ № 3/39. Fig. 2,3 – section of Chermenino village (Kologriv district, Unzha river), bed 2/1; Fig. 4 – section of Kolokhta village (Kologriv district, Unzha river). All: Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone. All figures are given with decrease (×0,44).

Plate 2 (from [Kiselev, 2018])

Fig. 1a, 6. *Chamoussetia hyperbolicus* (Buckm.). TBC, specimen № ЯрГПУ 6/32. Kostroma region, Unzha river, Kolokhta village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone.

Fig. 2, 3. Chamoussetia buckmani Callomon et Wright, Fig. 2a, δ. TBC, specimen № ЯрГПУ 6/34. Fig. 3a, δ. KЖK, specimen № ЯрГПУ 6/33. Kostroma region, Unzha river, Kolokhta village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone. All figures are given on the same scale.

Plate 3 (from [Kiselev, 2018], with changes)

Fig. 1-5. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.). Fig. 1a, 6. Tachygerontic bradymorph, LBC, specimen № ЯрГПУ Е/К-46. Previously figured in work (Иванов, 1975, fig. 2,3). Ryazan region, Yelatma, Middle Callovian, Jason Zone and Subzone. Fig. 2a, 6. LBC, specimen № ПИН 4839/8. Fig. 3a, 6 – LBC, specimen № ЯрГПУ 3/56. Fig. 4a, 6. TBC on subcadoconic stage, specimen № ЯрГПУ 3/12. Kostroma region, Unzha river, Chermenino village, bed 3/9. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, biohorizon medea medea. Fig. 5. LBC, specimen № MHC-NC 27, A.A. Mironenko coll. Ryazan region, Nikitino village, Jason Zone, Medea Subzone. Figures 1-3 are given with a decrease (×0,6).

Plate 4 (from [Kiselev, 2018])

Fig. 1, 2. Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nik.). Fig. 1. Normogerontic Bradymorph, LBC, specimen № ЯрГПУ ВП-1896/10. Fig. 2. Normogerontic normomorph, LBC (the lateral part of the aperture margin is partially broken off). Specimen № ЯрГПУ ВП-1896/9. Nizhny Novgorod region, settlement Prosek, Lower Callovian, Elatmae Zone and Subzone.

Fig. 3-6. Cadochamoussetia tschernyschewi (Sok.). Fig. 3a, 6 – LBC, specimen № ЯрГПУ 5/4; Fig. 4a, 6 – LBC, specimen № ЯрГПУ 5/2; Fig. 5a, 6 – TBC, penultimate whorl, specimen № ЯрГПУ 5/9; Fig. 6a, 6 – TBC on

subcadiconic stage, specimen № ЯрГПУ 5/11. Kostroma region, Unzha river, Pezhenga river, Lower Callovian, Subpatruus Zone, *tschernyschewi* biohorizon.

Plate 5

(from [Kiselev, 2018], with changes)

- Fig. 1-3. Cadochamoussetia surensis (Nik.). Fig. 1. LBC, specimen № ЯрГПУ U-10. Nizhny Novgorod region, settlement Uzhovka . Fig. 2. Tachygerontic bradymorph, LBC. Specimen № ЯрГПУ ВП-1896/12. Nizhny Novgorod region, Isady village, bed 1. Fig. 3 TBC, specimen № ЯрГПУ ВП-1896/13. Nizhny Novgorod region, Isady village, bed 1. All: Lower Callovian, Subpatruus Zone, surensis biohorizon.
- **Fig. 4**. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nik.). LBC, specimen № **ЯрГПУ** Ч1/4-2. Kostroma region, Unzha river, Chermenino village, bed 3/9. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, medea medea biohorizon.

All figures are given with decrease: Fig. 1-3 $- \times 0.8$; Fig. 4 $- \times 0.6$.

Plate 6

- Fig. 1-7. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.).
- Fig. 1, 2, 7. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Fig. 1a, 6. specimen № GMC, RGB 146401 RB (box 30). Fig. 2a, 6. specimen № GMC, JHC 1773 (box 31). Vicinity Mikael-Trefiord Bjerg (Centralbjerg N 36, bed 21). Fig. 7. specimen № GMC, RGB (No. of specimen are not visible) (box 30). All: biohorizon 14.
- **Fig. 3, 4.** Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (=A. ishmae α sensu Callomon, 1993). **Fig. 3**. specimen № GMC, DHS 2223 (box 32). Vicinity Mikael-Trefiord Bjerg (Mikael Bjerg N 33?). **Fig. 4a, 6**. specimen № GMC 137081 (box 31). All: biohorizon 15.
- Fig. 5, 6. Arcticoceras ishmae kochi Spath (=A. ishmae β sensu Callomon, 1993). Fig. 5. specimen No GMC, JHC 981 (box 34). Vicinity Hurry Inlet (Astartekløft N 6, bed 11), biohorizon 16 (incorrectly listed in the catalog as 14). Fig. 6. specimen No GMC, JHC 3042 (box 35). Vicinity Olympen (Olympen E 60, bed 10), biohorizon 16.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,62).

Plate 7

- Fig. 1-6. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha stepankovi Tuchkov.
- Fig. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Fig. 1a, 6. specimen № GMC, JHC 4237. Fig. 2a, 6 specimen № GMC, JHC 4236. Vicinity Mikael-Trefiord Bjerg (Mikael Bjerg N 33, bed 23). All: biohorizon 14.
- **Fig. 3-5.** Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (=A. ishmae α sensu Callomon, 1993). **Fig. 3a,6**. specimen № GMC 101105 (box 31). **Fig. 4a, 6**. Specimen № GMC, DHS 2224 (box 32). Vicinity Mikael-Trefiord Bjerg (Mikael Bjerg N 33?), biohorizon 15. **Fig. 5**. Specimen number not visible (box 31). Vicinity Olympen (Olympelven W-III 70, bed 6), biohorizon 15.
- **Fig. 6**. Arcticoceras ishmae kochi Spath (=A. ishmae β sensu Callomon, 1993). Specimen № GMC, JHC 3010 (box 35). Vicinity Olympen (Olympen E 60, bed 10), biohorizon 16.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,62).

Plate 8

- Fig. 1-4. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha pseudishmae (Spath).
- Fig. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Fig. 1a, 6. specimen № GMC, HA 2100 (box 30). Fig. 2a, 6. Specimen number not visible (box 28). All: biohorizon 14.
- **Fig. 3**. Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (=A. ishmae α sensu Callomon, 1993) specimen № GMC, JHC 1079 (box 33). Vicinity Hurry Inlet (Moskusoksekløft S 7, bed 16), biohorizon 15.
- **Fig. 4**. Arcticoceras ishmae kochi Spath (=A. ishmae β sensu Callomon, 1993). Specimen number not visible (box 36), biohorizon 16.
- Fig. 5a, 6. Arcticoceras crassiplicatum Callomon morpha 'pseudishmae' (Spath) specimen № GMC, RGB 146454 RB (box 38), biohorizon 17.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,48).

Plate 9

Fig. 1, 2. Arcticoceras crassiplicatum Callomon. Fig. 1a, 6. Bradymorph, specimen № GMC 101087 (box 37). Fig. 2a, 6. Normomorph, specimen № GMC 101099 (box 37).

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone, biohorizon 17.

- Fig. 1, 2. Arcticoceras crassiplicatum Callomon. Fig. 1a, 6. Lectotype, specimen $\mathbb{N}_{\mathbb{C}}$ GMC, RGB 146455 RB (box 38). The figure is given with decrease (\times 0,87). Fig. 2a, 6. specimen $\mathbb{N}_{\mathbb{C}}$ GMC, JHC 3072 (box 38). Vicinity Olympen (Pamas S 57). The figure is given with decrease (\times 0,53). Both: biohorizon 17.
- **Fig. 3**. Arcticoceras ishmae kochi Spath morpha 'crassiplicatum' Callomon. Bradymorph, specimen № GMC, JHC 3005 (box 35). The figure is given with decrease (x 0,62). Vicinity Olympen (Olympen E 60, bed 10), biohorizon 16.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,48).

Plate 11

- Fig. 1, 2. Arcticoceras ishmae (Keys.) tachymorphs.
- **Fig. 1**. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993) specimen № GMC 144207 (box 29), biohorizon 14.
- Fig. 2a, 6. Arcticoceras ishmae ishmae (Keys.) (A. ishmae α sensu Callomon, 1993) specimen No GMC, DHS 2223 (box 32). Vicinity Mikael-Trefiord Bjerg (Mikael Bjerg N 33?). biohorizon 15. See the same specimen from the other side in Table. 1, Fig. 3.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,8).

Plate 12

Fig. 1, 2. Arcticoceras ishmae cf. excentricum Voronetz (=A. harlandi Rawson sensu Callomon, 1993). Fig. 1a, 6. Bradymorphic tachygeront, specimen № GMC, RGB 146417 RB (box 30). Fig. 2a, 6. Normomorphic bradygeront, specimen № GMC, HB 2041 (box 33). Vicinity Hurry Inlet (Vardekløft B 3, level 530 m). The specimen most closely matches the lectotype of the subspecies.

All: East Greenland, Lower Bathonian, Ishmae Zone, biohorizon 14. Figures are given with decrease (×0,67).

Plate 13

Fig. 1, 2. Arcticoceras cranocephaloide Callomon et Birkelund. **Fig. 1a, 6**. Normomorph, specimen № GMC 185602v (box 39). **Fig. 2a, 6**. Tachygerontic bradymorph, specimen № GMC 185602l (box 39). East Greenland, Fossilbjerget SW 43, Middle Bathonian, Cranocephaloide Zone, biohorizon 18.

Plate 14

Fig. 1, 2. Arctocephalites greenlandicus Spath. **Fig. 1a, 6.** Specimen № ЦНИГР 19/274, ×0,7. **Fig. 2a, 6.** Specimen № ЦНИГР 20/274, ×0,9. A.N. Zamyatin coll.. Rep. Komi, Izhma river, Razlivnoy rapid. Lower Bathonian, Greenlandicus Zone.

Plate 15

Fig. 1, 2. Arctocephalites greenlandicus Spath. **Fig. 1a, б.** Specimen № ЦНИГР 4/274, ×0,9. **Fig. 2a, б.** Specimen № ЦНИГР 19/274, ×0,9 (the same as in Table. 14, Fig. 1). A.N. Zamyatin coll.. Rep. Komi, Izhma river, Razlivnoy rapid. Lower Bathonian, Greenlandicus Zone.

Plate 16

- Fig. 1a, δ. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha 'harlandi'. Specimen № ЯрГПУ Dr/1-25.
- **Fig. 2a, 6**. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha tenuicostatum. Specimen № **ЯрГПУ** Dr/1-26. All: Rep. Komi, Dreschanka river, section A, bed 10, lower part. Lower Bathonian, Ishmae Zone, ishmae biohorizon.

- Fig. 1, 2. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.). Fig. 1. specimen № ЯрГПУ U3-2. Fig. 2. specimen № ЯрГПУ U3-9. Rep. Komi, Usa river (of Tsilma river), section 3, bed 9a. Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ U3-1. Rep. Komi, Usa river (of Tsilma river), section 3, bed 10.
- **Fig. 4a-r**. *Arcticoceras ishmae* (Keys.) morpha *pseudishmae* Spath. Specimen № **ЯрГПУ** U3-5. Rep. Komi, Usa river (of Tsilma river), section 3, bed 10.
 - All: Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease ($\times 0.8$).

- **Fig. 1a, 6.** Arcticoceras cranocephaloide Callomon et Birkelund. Specimen № ЯрГПУ LRJ4/1. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, south section, member 7 (by [Меледина и др., 1991]), top (26 m before bottom of Oxfordian). Middle Bathonian, Cranocephaloide Zone. Coll. of M.A. Rogov, 2009. Figures are given with decrease (×0,8).
- **Fig. 2**, 3. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae (Keys.). **Fig. 2**. Specimen № **ЯрГПУ** U3-11. Rep. Komi, Usa river (of Tsilma river), section 3, bed 10. **Fig. 3**. Specimen № **ЯрГПУ** U3-3. Rep. Komi, Usa river (of Tsilma river), section 3, bed 11. Lower Bathonian, Ishmae Zone. Figures are given with decrease (×0,8).
- Fig. 4, 5. Arctocephalites arcticus (Newton) morpha arcticus (Newton). Fig. 4. Specimen № ЯрГПУ Dr/1-1. Rep. Komi, Dreschanka river, section 14, bed 1, from talus. Fig. 5. Specimen № ЯрГПУ Dr/1-3. Rep. Komi, Dreschanka river, section 26, bed 1, from talus. Upper Bajocian, Arcticus Zone.

Plate 19

Fig. 1-6. Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev. Fig. 1a-e. Specimen № ЯрГПУ 6/59; Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ Пр2-53; Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ Пр2-52; Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ Пр2-50; Fig. 5a, 6. Specimen № ЯрГПУ Пр2-54; Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ Пр2-55. Fig. 1 – section of Bolshaya Pestrovka-2, bed 2, concretionary horizon"a"; Fig. 2-6 – Prosek section, concretion of bed 7 (All specimens come from the same concretion).

All: Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon infimum.

Plate 20

- **Fig. 1a,6**. Cadoceras (Catacadoceras) infimum morpha ognevi Bodyl. Specimen № ЯрГПУ 6/59, Bradymorph. Section of Bolshaya Pestrovka-2, bed 2, concretionary horizon"a". Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon infimum.
- Fig. 2, 3. Cadoceras cf. calyx Spath. Fig. 2a, δ. Specimen № ЯрГПУ 6/61. 3a, δ. Specimen № ЯрГПУ 6/62. Section of Bolshaya Pestrovka-2, bed 2 concretionary horizon"b". Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon calyx calyx.
- **Fig. 4.** Cadoceras (Catacadoceras) nageli (Mitta). Specimen № **ЯрГПУ** БП¹1-5. Section of Bolshaya Pestrovka-1 (Repyevka), bed 1. Upper Bathonian, biohorizon nageli.
- **Fig. 5a, 6**. *C.* (*Cat.*) *infimum* morpha '*perrarum*' Voronetz. Specimen № **ЯрГПУ Пр**2-49. Prosek section, bed 8. Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon *infimum*.
- Fig. 6-8. *Macrocephalites jacquoti* (Douville). Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ Пр6-2. Prosek section, bed 11, in 0,25 m above the bottom. Fig. 7. Specimen №. ЯрГПУ Пр6-6. Prosek section, bed 11, в 0,23 m above the bottom. Fig. 8. Specimen №. ЯрГПУ Пр6-14. Prosek section, bed 11, в 0,05 m above the bottom. All: Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon *breve*.

Plate 21

- **Fig. 1a-**Γ. *Cadoceras calyx calyx* Spath. Specimen № MPOKM 1315/2. Section of Bolshaya Pestrovka-2, bed 2, lower part, concretionary horizon"b" (coll. I.A. Meleshyn, 2021). Upper Bathonian, Calyx Zone.
- **Fig. 3, 4**. Cadoceras (Catacadoceras) cf. infimum Gulyaev et Kiselev. Specimen № MPOKM 1315/3. Same age and location.

- Fig. 1, 2. Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha subcalyx Voronetz. Fig. 1a, 6. Specimen № ЯрГПУ 6/63. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, coll. E.S. Ershova (coll. 1958-1959. Vicinity of the Chekurovskaya anticline and Cape Chucha, labeled as number 4 on the label as Cadoceras (Catacadoceras) laptievi Bodyl.), transferred from coll. of Institute VNIIOkeangeologia. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ L266. Northern Siberia, left bank of Lena river, Cape Chucha, coll. M.A. Rogov. All: Upper Bathonian, Zone Variabile.
- Fig. 3, 4. Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev. Fig. 3a-B. Specimen № ЯрГПУ 6/64. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, coll. E.S. Ershova (coll. 1958-1959. Vicinity of the Chekurovskaya anticline and Cape Chucha, labeled as number 47), transferred from coll. of Institute VNIIOkeangeologia. Fig. 4a, 6. Specimen № 186, Original of Cadoceras catostoma Imlay from the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 9, Fig. 1. Northern Siberia, left bank of Lena river, Cape Chucha, section 18. Upper Bathonian.

Fig. 1a-Γ. Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek) morpha subcatostoma Voronetz. Fig. 1a, δ. Specimen № ЯрГПУ 6/65. Fig. 2a, δ. Specimen № ЯрГПУ 6/66. Kotelny Island, Srednyaya River, coll. E.N. Preobrazhenskaya (coll. 1973, labeled as 2043/1221), transferred from coll. Institute VNIIOkeangeologia.

Plate 24

- **Fig. 1a-B.** Cadoceras cf. variabile Spath. Specimen № **ЯрГПУ** 6/67. Kotelny Island, Srednyaya River, coll. E.N. Preobrazhenskaya (coll. 1973, labeled as 2043/1221), transferred from coll. Institute VNIIOkeangeologia.
- Fig. 2, 3. Cadoceras cf. calyx involutum subsp. nov. Fig. 2. Specimen № ЯрГПУ 6/69. Transferred from coll. Institute VNIIOkeangeologia (V.A.Basov coll., 1971). Original of Cadoceras cf. bodylevskyi Freb., figured in (Басов и др., 1977, pl. 4, Fig. 1). Selennyakhsky Ridge, section 374, Uonom River. Fig. 3. Specimen № PMO A2816. Original of Cadoceras cf. crassum Madsen, described in the work of Sokolov and Bodylevsky (Sokolov, Bodylevsky, 1931, p. 78). Svalbard, south coast of Eisfjord Bay, Cape Delta. Upper Bathonian, beds with Kepplerites svalbardensis. Photo of the original of Fig. 3 for digital whitening made by M.A. Rogov.

Plate 25

- Fig. 1-4. Cadoceras (Paracadoceras) breve Blake. Fig. 1-3. Original ofы Cadoceras (Paracadoceras) cf./aff. breve Blake sensu Callomon, 1993. East Greenland, Jameson Land. Lower Callovian, Apertum Zone, biohorizon 28-cf./aff. breve. Fig. 1. Specimen № JHC, GMC 3570. Fossilbjerget W-I 44, bed 11. Fig. 2. Specimen № JHC, GMC 3522. Olympelven A66, bed 12. Fig. 3. Specimen № JHC, GMC 2455. Olympen S-I 62, bed 29. Fig. 4. Specimen № ЯрГПУ Пр6-15. Prosek section, bed 11. Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon breve.
- **Fig. 5**. Cadoceras (Paracadoceras) cf. breve Blake. Specimen № **ЯрГПУ** Пр6-1. Bed 11, in 0,25 m above the bottom. Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon breve.

Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 26

- Fig. 1a, 6. Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni (Meek). Specimen № ЯрГПУ L267.
- Fig. 2a, 6. Cadoceras variabile Spath. Specimen № ЯрГПУ L87.

All: Northern Siberia, left bank of Lena river, Cape Chucha, bed 1 (as described by M.A. Rogov). Upper Bathonian, Zone Variabile. Coll. M.A. Rogov, 2011.

Plate 27

- Fig. 1-5. Cadoceras (Catacadoceras) infimum Gulyaev et Kiselev. Fig. 1. Specimen № JHC, GMC 4407. Fossilbjerget 42. Fig. 2. Specimen № JHC, GMC 1821. Mikael Bjerg 33. Fig. 3. Specimen № JHC, GMC 1820. Mikael Bjerg 33. Fig. 4. Specimen № JHC, GMC 1828. Mikael Bjerg 33. All: East Greenland, Jameson Land, Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon 22-peramplus.
- **Fig. 5.** Cadoceras cf. calyx Spath. Specimen № JHC, GMC 4389. Mikael Bjerg. East Greenland, Jameson Land, Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon 22-peramplus.
- **Fig. 6-7**. *Cadoceras variabile* Spath. **Fig. 6**. Specimen № JHC, GMC 4444. Fossilbjerget 43. Upper Bathonian, Variabile Zone, biohorizon 20-*inflatus*. **Fig. 7**. Specimen № JHC, GMC 3237. East Greenland, Jameson Land, section of Fossilbjerget 43. Upper Bathonian, Zone Variabile, biohorizon 21-*rozenkrantzi*.

Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 28

(from [Киселев, Рогов, 20076], with changes)

- **Fig. 1**. Cadoceras (Catacadoceras) nordenskjoeldi Callomon et Birkelund. Specimen № JHC, GMC 189618. East Greenland, Jameson Land, Fossilbjerget 43, bed 18. Lower Callovian, Nordenskjoeldi Zone, biohorizon 29 nordenskjoeldi α.
- **Fig. 2**. Cadoceras (Catacadoceras) cf. bodylevskyi Frebold. Specimen № ЯрГПУ Пр¹5-8. Prosek section, bed 10. Upper Bathonian, biohorizon 'bodylevskyi'.
- Fig. 3-5. Cadoceras (Catacadoceras) aff. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund. Fig. 3. Specimen № ЯрГПУ Пр¹5-10. Fig. 4. Specimen № ЯрГПУ Пр¹5-9. Fig. 5a-в. Specimen № ЯрГПУ Пр¹5-7. Same age and location.

Plate 29

Fig. 1. *Kepplerites vardekloeftensis* Spath. Specimen № ЯрГПУ БП²1-16. Section of Bolshaya Pestrovka-2, bed 2, concretionary horizon'd". Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon *vardekloeftensis*.

- **Fig. 2a, 6**. Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nikitin): Specimen № **ЯрГПУ** Пр11-4. Prosek section, bed 16, from concretions. All: Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon elatmae.
- Fig. 3-6. Cadoceras (Paracadoceras) breve Blake: Fig. 3. Holotype. Specimen № BM C11763 (photo of M.A. Rogov). England, Dorset, near Weymouth, East Fleet. Lower Callovian, Fleet Member. Fig. 4. Specimen № 1158, coll. T.A. Lominadze (=Holotype Cadoceras tschegemicum Lominadze). North Caucasus, Chegem river. Bed 3, Lower Callovian (by [Ломинадзе, 1982, p. 228]). Fig. 5. Specimen № 12/1528, coll. D.B. Gulyaev. Rep. Chuvashia, Hvadukasi village. Lower Callovian, Elatmae Zone. Fig. 6. Specimen № 8/1353, coll. D.B. Gulyaev. Rep. Komi, Pizhma river, Churkino village. Churkinskaya Shchelya section, bed 3 (by [Д.Б. Гуляев, 2005]). Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon breve.
- **Fig. 7**. *Pseudocadoceras* (*Costacadoceras*) aff. *mundum* (Sasonov). Specimen № **ЯрГПУ** Пр7-6. Bed 12, in 1,2 m above the bottom. Elatmae Zone, biohorizon *frearsi*.

- Fig. 1a, 6. Cadoceras (Catacadoceras) cf. nordenskjoeldi Callomon et Birkelund. Specimen № ЯрГПУ Пр6-3. Specimen with a terminal aperture (half broken off) and constriction (indicated by an asterisk): 5a. deformed core with part of the imprint; 5 b. imprint (image is tonally inverted). Bed 11, in 0,05 m above the bottom. Elatmae Zone, biohorizon breve.
- **Fig. 2a, 6**. Cadoceras (Paracadoceras) rubrum Spath. Holotype, specimen № B.M. 33591. England, Scarborough, Yorks. Original of Cadoceras rubrum Spath, figured in (Callomon, 1963, pl. 1, Fig. D). Lower Callovian. According to K. Page (Page, 1988, p. 249), Original is presumably originate from the middle part of the Redcliff Rock Member (Kellaways Formation) corresponding to the Koenigi Zone, Curtilobus Subzone (biohorizon *indigestus*). Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 31

- **Fig. 1-3.** Cadoceras calyx Spath. **Fig. 1a, 6.** Plaster cast of holotype (specimen № HMH 9263), figured in Spath, 1932, pl. XX, fig. 1a,b. Vardekløft Formation, near Point Constable, height 460 m. **Fig. 2a, 6.** Specimen № JHC, GMC 1853. Mikael Bjerg 33. **Fig. 3a, 6.** Specimen № JHC, GMC 138124. East Greenland. Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon 23 vardekloeftensis.
- **Fig. 4, 5**. Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nikitin). **Fig. 4**. Specimen № IGW 564.11.55. Northwestern Poland, borehole Lędyczek II, depth 265.2 m. **Fig. 5a, 6**. Specimen № IGW 564.11.41. Northwestern Poland, borehole Lędyczek II, depth 264.5 m. Lower Callovian.

Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 32

Fig. 1-3. Cadoceras calyx Spath morpha victor. **Fig. 1**. Specimen № JHC, GMC 1101, Astartekløft S 5, bed 17. **Fig. 2a, 6**. Plaster cast of holotype, figured in Spath, 1932, pl. XVI, fig. 6a-c. Vardekløft Formation, loc. D, height 540 m. **Fig. 3a, 6** – specimen № JHC, GMC 4427. Zackenbjerg 12, bed 27.

All: East Greenland, Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon 23 – *vardekloeftensis*. Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 33

Fig. 1-3. Cadoceras calyx Spath morpha victor. Fig. 1. Specimen № JHC, GMC 1101 (side view, see pl. 15, Fig. 1), Astartekløft S 5, bed 17. Fig. 2a, 6. Specimen № GMC 137987. Fig. 3a, 6. Specimen № JHC, GMC 10. All: East Greenland, Upper Bathonian, Calyx Zone, biohorizon 23-vardekloeftensis. Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 34

Fig. 1,2. Cadoceras lenaense Meledina. Fig. 1a-r. Specimen № ЯрГПУ AN5/1. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ AN5/2. Northern Siberia, eastern shore of the Anabar Bay, section 109, bed 42, top. Upper Bathonian, Variabile Zone (coll. M.A. Rogov, 2008).

- **Fig. 1a,6**. Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense Bodyl. Specimen № **ЯрГПУ** LRJ1. Northern Siberia, left bank of Lena river, southern section of Chekurovka anticline, talus of member 22 (described by M.A. Rogov). Lower Callovian, Anabarense Zone (coll. M.A. Rogov, 2009).
- Fig. 2a,6. Cadoceras (Paracadoceras) anabarense Bodyl. morpha subtenuicostatum Voronetz. Specimen № ЯрГПУ AN5/3. Northern Siberia, western shore of the Anabar Bay Lower Callovian, Anabarense Zone, talus (coll. M.A. Rogov, 2008).

- **Fig. 1, 2**. Cadoceras (Paracadoceras) anabarense morpha anabarense Bodyl. **Fig. 1a, 6**. Specimen № ЯрГПУ AN-5. Northern Siberia, Anabar Bay (coll. T.M. Emelyantsev, 1941). **Fig. 2a, 6**. Specimen № ЯрГПУ AN36-3. Northern Siberia, western shore of the Anabar Bay (coll. M.A. Rogov, 2008) (bed 3, by [Князев и др., 20096]). Lower Callovian, Anabarense Zone.
- **Fig. 3a, 6**. Cadoceras (Paracadoceras) elatmae (Nik.). Specimen № **ЯрГПУ** ВП-1896/11. Right bank of the river Volga, Prosek section, bed 16. Lower Callovian, Elatmae Zone, biohorizon elatmae.
- Fig. 4-6. Cadoceras falsum Voronetz. Fig. 4a, б. Specimen № ЯрГПУ AN36-1. Northern Siberia, western shore of the Anabar Bay (coll. M.A. Rogov, 2008) (bed 3, by [Князев и др., 2009б]). Lower Callovian, Anabarense Zone. Fig. 5a, б. Specimen № ЯрГПУ AN36-2. Same location and age. Fig. 6a, б. ЦНИГР, specimen №11a-12, coll. N.S. Voronetz. Northern Siberia, Anabar Bay, Lower Callovian.
- **Fig. 7**. Arcticoceras ishmae (Keys.) morpha ishmae. Specimen № 2122, ВНИГРИ, coll. 38. Western Verkhoyansk region, Syncha river, section 2, bed 15. Lower Bathonian, Ishmae Zone. Photo of M.A. Rogov.

- **Fig. 1, 2**. *Cadoceras falsum* Voronetz. **Fig. 1a, 6**. Specimen ЯрГПУ A-6. Northern Siberia, Anabar Bay, Lower Callovian (coll. T.M. Emelyantsev, 1941). **Fig. 2a, 6**. Specimen № ЯрГПУ АДЗ-22. Rep. Komi, Adzva river, Nikiforova Shchelya, Lower Callovian, talus.
- **Fig. 3a-в.** *Pseudocadoceras catostoma* (Pompeckj). Lectotype. ЦНИГР, specimen № 8/11065. Callovian of Southern Alaska. Fig. 3a, 6×1 , Fig. 3b $\times 0$,3.
- **Fig. 4**. Arctocephalites arcticus (Newton) morpha elegans Spath. Specimen № **ЯрГПУ** Dr/1-2. Rep. Komi, Dreschanka river, section 25, bed 1. Lower Bathonian, Arcticus Zone.
- **Fig. 5a, б**. *Stenocadoceras stenoloboide* (Pompeckj). Lectotype. ЦНИГР, specimen № 7/11065. Callovian of Southern Alaska.

Plate 38

Fig. 1, 2. Cadoceras apertum β Callomon et Birkelund. **Fig. 1a, 6.** Specimen № GMC 3334. East Greenland, Fossilbjerget-43, bed 11. **Fig. 2a, 6.** Specimen № GMC 3520. East Greenland, Olympen-66, bed 8. Upper Bathonian, Apertum Zone, biohorizon 25 - apertum β. Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.

Plate 39

- Fig. 1, 2. Cadoceras apertum α Callomon et Birkelund. Fig. 1a, 6. Specimen No GMC 3321, Fossilbjerget-43, bed 9. Fig. 2. Specimen No GMC 101075. East Greenland, Upper Bathonian, Apertum Zone, biohorizon 24 apertum α . Photos of the originals were taken by M.A. Rogov.
- **Fig. 3**. Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum Buckm. Specimen № ЯрГПУ 8/1. Alpatyevo village, bed 11, from redeposited Upper Callovian concretions of Athleta Zone, Phaeinum Subzone.
- **Fig. 4, 5**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. **Fig. 4**. Specimen № **ЯрГПУ** 8/2. Alpatyevo village, bed 11, matrix. **Fig. 5**. Specimen № **ЯрГПУ** 8/3. Alpatyevo village, bed 11, concretions. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon *proniae*.

Plate 40

Fig. 1, 2. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby) morpha rugosum. Fig. 1a-B. Specimen № ЯрГПУ L-47. Fig. 2a-B. Specimen № ЯрГПУ L-48. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, northern section (Buotar river). Lower Callovian, Sublaeve Zone. Coll. E.S. Ershova, 1962, coll. former Yakut branch of the Academy of Sciences. The original label is handwritten by N.S. Voronetz "Cadoceras declinatum Vor. Middle Callovian".

Plate 41

Fig. 1-3. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby). **Fig. 1a, 6**. Lectotype, specimen № B.M. 4388/a. England, Christian Malford, Wiltshire. **Fig. 2a, 6**. Paratype, specimen № B.M. C41710. Original of Cadoceras sublaeve (Sowerby) var. rugosa Spath. England, Wiltshire. Lower Callovian, Kellaways Rock formation. Photo of the specimens (Fig. 1-3) made M.A. Rogov. **Fig. 3a, 6**. Unnumbered, private collection (from http://jsdfossiles.com). England, Lower Callovian, Kellaways Rock formation.

Fig. 1, 2. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve (Sowerby). Topotype (no number) from private collections. Fig. 1a,6. England, Charlton Kings, Gloucestershire. Fig. 2a,6. England, exact location not specified. Fig. 3a,6. England, Buckinghamshire, exact location not specified. Fig. 4a,6. England, Ashton Keynes, Wiltshire. Fig. 5a,6. England, Ashton Keynes, Wiltshire. Fig. 6a,6. England, Circncester, Gloucestershire. Fig. 7a,6. England, exact location not specified. Fig. 8a,6. England, Ashton Keynes, Wiltshire. Fig. 9a,6. England, Ashton Keynes, Wiltshire. Fig. 10a,6. England, exact location not specified. All: Lower Callovian, Kellaways Rock formation.

Figures are given with decrease (ruler length 2 cm).

Plate 43

- Fig. 1-3. Cadoceras (Cadoceras) bryocostilatum Kiselev. Fig. 1a-B. Holotype, specimen ΠИΗ 4839/35. Rybinsk vicinity, right bank of the Volga near the Shumarovo village. Fig. 2a-B. Privat coll., specimen № 1361. Right bank of the Volga near Rybinsk, Perebory section. Fig. 3a-B. specimen № ЯрГПУ РЫБ/П-29. Right bank of the Volga near Rybinsk, Perebory section. Middle Callovian, Jason Zone.
- **Fig. 4a-в**. *Cadoceras* (*Cadoceras*) ex gr. *durum* Buckman. Original of *Cadoceras* ex gr. *durum* Buckman, 1922 from (Князев и др., 2010, pl. VI, Fig. 2). ГМ ИГАБМ, coll. № 177, specimen № 177/642: Bolshoy Begichev Island, section 503, top of bed 6.
- **Fig. 5a,6**. Cadoceras (Cadoceras) durum (Buckman, 1922) sensu Page, 1988. Original of Cadoceras durum (Buckman) from (Page, 1988, pl. 19, fig. 9). England, Yorkshire, South Cave, Humberside (locality 17g). Lower Callovian, Cave Rock Member, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon *enodatum* β.
- **Fig. 6**. Cadoceras durum (Buckman, 1922). Holotype. Original of Catacephalites durus Buckman from (Buckman, 1922, pl. CCLXXXIII). England, Yorkshire, South Cave. Lower Callovian, Kellaways Rock.

Plate 44

- Fig. 1-8. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Fig. 1a,6. Holotype. Specimen № ПИН 4839/26. Fig. 2a,6. Specimen № ЯрГПУ РЫБ/П-13. Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ РЫБ/П-8. Fig. 4a,6. Paratype. Specimen № ПИН 4839/26. Fig. 5a,6. Specimen № ЯрГПУ РЫБ/П-18. Fig. 1-5: Right bank of the Volga near Rybinsk, Perebory section. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ И1-1. Rybinsk district, left bank of the Yoda river, bed 1 (0.5 m below the top). Middle Callovian, Jason Zone and Subzone. Fig. 7a,6. Specimen № ЯрГПУ И1-2. Rybinsk district, left bank of the Yoda river, bed 1 (1 m below the top). Middle Callovian, Jason Zone and Subzone.
- **Fig. 8a,6**. Specimen № ЦСГМ 489-299. Eastern Taimyr, Chernokhrebetnaya river, section 4, bed 1. Original of *Rondiceras stenolobum* (Nikitin) from (Князев и др., 2015, pl. III. Fig. 1-3).

Plate 45

- Fig. 1-5. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Fig. 1a,6. Specimen № GMC 3679. Fig. 2a,6. Specimen № GMC 3720. Fig. 3a,6. Specimen № GMC 3718. All: East Greenland, Jameson Land, section 78 (Kosmocerasbjerg, Olympen). Middle Callovian.
- **Fig. 4a, 6**. Specimen ЯрГПУ РЫБ/П-7. **Fig. 5a, 6**. Specimen № ЯрГПУ РЫБ/П-9. Right bank of the Volga near Rybinsk, Perebory section. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone.

Photo of the specimens (Fig. 1-3) made M.A. Rogov.

- **Fig. 1a,6**. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz. Specimen № **πρΓΠУ** LRJ/2. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, northern section, 4,5 m before bottom of Oxfordian. Lower Callovian, Sublaeve Zone. Coll. M.A. Rogov, 2009.
- **Fig. 2-3**. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve rugosum Spath. **Fig. 2a, 6**. Specimen № ЦНИГР 222/327д. I. **Fig. 3a-e**. Specimen № ЦНИГР 222/327д. II. Labeled by N.S. Voronetz as *C. neglectum* sp. nov. Coll. V.N. Skatarov, 1950, from coll. N.S. Voronetz. Northern Siberia, Olenek channel, Lower Callovian, Sublaeve Zone.
- **Fig. 4**. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz. Specimen № 106ф, Original of Cadoceras sp. nov. indet. From the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 17, Fig. 3. Northern Siberia, left bank of Lena river, North Chekurovka, section 106 near Atyrkan river, bed 6. Lower Callovian, Sublaeve Zone.
- **Fig. 5, 6**. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *sublaeve* (Sowerby). Topotypes (no number) from private collections. All: England, Ashton Keynes, Wiltshire. Lower Callovian, formation Kellaways Rock, Calloviense Zone.

- Fig. 1, 2. Cadoceras (Paracadoceras) glabrum Imlay part. Fig. 1a, 6. Specimen № 106ф, Original of Cadoceras glabroides Voronetz [MS] From the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 13, Fig. 1. Northern Siberia, left bank of Lena river, North Chekurovka, section 106 near Atyrkan river, bed 6. Lower Callovian, Sublaeve Zone. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ Е/М-57. Ryazan region, Yelatma, right bank of the Oka river, bed. 4. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum enodatum.
- **Fig. 3.** Cadoceras (Cadoceras) cf./aff. durum (Buckman) sensu Page. Specimen № 106x, Original of Longaeviceras cf. nikitini (Sokolov) from the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 8, Fig. 2. Northern Siberia, left bank of Lena river, North Chekurovka, section 106 near Atyrkan river, bed 7. Lower Callovian, Milaschevici Zone.
- **Fig. 4a, 6**. Cadoceras (Protostenocadoceras) doroschini (Eichw.). ?Lectotype. Specimen № СПбГУ № 100/135. Part of the original is probably lost. Figured in (Eichwald, 1871, pl. 8, Fig. 2). Callovian of Alaska.

Plate 48

- **Fig. 1a-B.** Cadoceras cf. taimyrense (Meled.). Specimen № 1767-3, Original of *C.* aff. declinatum Vor.=*C. diversus* Voronetz sp. nov. [MS] from the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 15, Fig. 1a-B. Northern Siberia, Olenek channel, section 1767, bed 5/6. Middle Callovian, Stenolobum Zone, biohorizon stenolobum.
- **Fig. 2.** Cadoceras (Protostenocadoceras) wosnessenskii (Grew.) sensu Imlay. Specimen № 2376-1, Original of Cadoceras wosnessenskii (Grew.) from the report of N.S. Voronetz, E.S. Ershova, 1963, pl. 8, Fig. 1. Northern Siberia, Olenek channel, section 2376, bed 5 (bottom). Lower Callovian, Sublaeve Zone.
- Fig. 3a,6. Cadoceras (Cadoceras) sublaeve declinatum Voronetz. Specimen № ЯрГПУ LRJ/2. Northern Siberia, left bank of Lena river, settlement Chekurovka, northern section, 4,5 m before bottom of Oxfordian. Lower Callovian, Sublaeve Zone. Coll. M.A. Rogov, 2009.
- Fig. 4a,6. C. (P.) wosnessenskii (Grew.). Specimen № 11/11065. Topotype. LIHULP, specimen № 11/11065. Original of Cadoceras wosnessenskii (Grew.) from [Pompeckj, 1900, pl. 5, fig. 5a-c]. Callovian of Southern Alaska.

Plate 49

Fig. 1-5. Cadoceras (Cadoceras) tolype Buckman. Fig. 1a, δ. Tachymorphic specimen, № ЯрГПУ 6/30. Fig. 2a, δ. Normomorph, № ЯрГПУ 6/28. Fig. 3a, δ. Bradymorph, specimen № ЯрГПУ 6/33. All: Nizhny Novgorod region, right bank of the Volga near Isady village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone.

Plate 50

Fig. 1a-r. *Cadoceras* (*Cadoceras*) *tolype* Buckman. Bradymorph, specimen, № **ЯрГПУ** 6/33. Nizhny Novgorod region, right bank of the Volga near Isady village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone.

Plate 51

Fig. 1-5. Cadoceras (Cadoceras) tolype Buckman. Fig. 1a-Γ. Specimen № ЯрГПУ 3/32. Fig. 2a,6. Specimen № ЯрГПУ 6/65. Fig. 3a,6. Specimen № ЯрГПУ 3/24. Fig. 4a,6. Specimen № ЯрГПУ 6/66. Fig. 5a,6. Specimen № ЯрГПУ 6/68. Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ 3/28.

All: Nizhny Novgorod region, right bank of the Volga near Isady village. Lower Callovian, Koenigi Zone, Curtilobus Subzone.

Plate 52

Fig. 1a-e. Cadochamoussetia tschernyschewi (Sok.). Specimen № ЯрГПУ Т-15; Fig. 1a, 6. LBC with terminal aperture and cinstriction. Fig. 1a-e – internal whorls at the cadiconic stage. Rep. Komi, Tsilma river, Trusovo village, Lower Callovian, Subpatruus Zone, biohorizon tschernyschewi.

Plate 53

Figures are given with decrease (x0,9)

Fig. 1, 2. Cadoceras (Cadoceras) geerzense (Behrendsen). Fig. 1a-д. Specimen № ЯрГПУ В/F-24. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ В/К-4. Votcha village (1), bed 2, top. Lower Callovian, Calloviense Zone and Subzone, biohorizon calloviense.

Plate 54

Fig. 1a-д. Cadoceras (Cadoceras) tscheffkini (Orb.). Specimen № ЯрГПУ В/F-23. Votcha village (1), bed 3.

- **Fig. 1a-M.** Cadoceras (Cadoceras) proniense Sasonov. Specimen № **ApΓΠУ** B/F-1. Votcha village (1), talus of bed 3. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon *tscheffkini*. Fig. 1a,6 given with reduction (×0,7).
- **Fig. 2a,6**. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Specimen № **ЯрГПУ** № B/F-29. Votcha village (1), bed 5. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon milaschevici milaschevici.

Plate 56

- Fig. 1-4. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi Kiselev. Fig. 1a,6. Holotype. Specimen № ЯрГПУ B/I-1. Fig. 2a,6. Paratype. Specimen № ЯрГПУ B/I-5. Fig. 3. Paratype. Specimen № ЯрГПУ B/I-11. Votcha village (1), bed 4. All: Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon milaschevici khudyaevi. Fig. 4. Specimen № ЯрГПУ CO/5-5. Stary Oskol, quarry "Stoilensky GOK". From from condensed layers of the Middle-Upper Callovian.
- **Fig. 5**. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Specimen № ЯрГПУ B/F-3. Votcha village (1), bed 5. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon milaschevici milaschevici.

Plate 57

- Fig. 1-5. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Fig. 1a,6. Original of Cadoceras sysolae Khudyaev, (Holotype: Худяев, 1927, pl. 27, Fig. 1,2), ЦНИГР, specimen № 1/2462 (coll. L.I. Lutugin, 1891). Middle Callovian, Vizinga River, Kartinochnaya Gora. Fig. 2. Original of Cadoceras sysolae Khudyaev (Paratype), ЦНИГР, specimen № 2/2462 (coll. L.I. Lutugin, 1891). Middle Callovian, section ofy c. Votcha village, p. Sysola river. Fig. 3. Original of Stephanoceras Milaschevici (Никитин, 1881, pl. VII(III), fig. 25), ЦНИГР, specimen № 60/1369 (Lectotype). Middle Callovian of Rybinsk environs, s. Lgovetz. Fig. 4. Original of Stephanoceras compressum (Никитин, 1881, pl. VII(III), fig. 27), ЦНИГР (Lectotype). Middle Callovian of Rybinsk environs, Bolobanovo village. Fig. 5. Specimen № ЯРГПУ В/F-25, Votcha village (1), bed 5. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon milaschevici milaschevici.
- **Fig. 6.** Cadoceras (Rondiceras) milaschevici khudyaevi Kiselev. Specimen № ЯрГПУ Ч1/4-5. Right bank of the Unzha River near Chermenino village, bed 3/1. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon milaschevici khudyaevi.

Plate 58

- Fig. 1, 2. Kosmoceras (Zugokosmoceras) obductum (Buckman). Fig. 1a, δ. Specimen № ЯрГПУ В/С-1; Fig. 2a, δ. Specimen № ЯрГПУ В/С-2, Votcha village (1), bed 8. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon obductum.
- **Fig. 3a, 6**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douville. Specimen № **ЯрГПУ** B/A-79, Votcha village (1), bed 10. Redeposited Middle Callovian concrecion, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.
- **Fig. 4a, 6**. *Cadoceras (Eichwaldiceras)* sp. Specimen № **ЯрГПУ** Vt-47, Votcha village (1), bed 8. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon *obductum*.
- **Fig. 5**. Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum (Phillips). Specimen № ЯрГПУ М/С64-2. Moscow, section Moscow City; bed 4. Upper Callovian, Athleta Zone, ?Phaeinum Subzone.

Plate 59

Fig. 1a-r. Cadoceras postelatmae Sasonov. Specimen № ЯрГПУ B/A-28, Votcha village (1), bed 10. Redeposited concretion with Kosmoceras crassum Tint. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone. Fig. 2-4. Longaeviceras alpha Kiselev. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ B/A-29. Fig. 3a,6. Specimen № ЯрГПУ B/A-61. Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ B/A-62. All: Votcha village (1), bed 10. Redeposited concretion with Kosmoceras crassum Tint. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone.

Plate 60 (from [Киселев, 2006])

Fig. 1-4. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Fig. 1a, 6. Lectotype. Mining Museum of St. Petersburg Mining University, № 343/46. Sysola river, Votcha village. Callovian. Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ В/С-24. Votcha village, (2), bed 5. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon stenolobum. Fig. 3. Suture line drawing from Keyserling's work (Keyserling, 1846, pl. 22, Fig. 13). Fig. 4. Suture line from inside of lectotype. An inverted photo with increased contrast from the image. The first outer saddle is somewhat narrowed by the inclination of the ventral side of the shell and bears traces of ventral sculpture.

- **Fig. 1a,6**. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.). Topotype. Specimen № **ΠρΓΠУ** Vt-18. Rep. Komi, Sysola river, Votcha village, section **B**, bed 9. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon 'crassum'.
- **Fig. 2a,6**. Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens (Buckman). Specimen № ЯрГПУ Vt-50. Rep. Komi, Sysola river, Votcha village, section **b**, bed 9. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon 'crassum'. Fig. is given with a decrease (×0.9).
- **Fig. 3a-в**. *Pseudocadoceras catostoma* (Pompeckj). Lectotype. ЦНИГР, specimen № 8/11065. Callovian of Southern Alaska . Fig. 3a, 6×1 , Fig. 3b $\times 0$,3.

Plate 62

- **Fig. 1a-**д. *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. Topotype: Specimen № ЯрГПУ № Vt-10. Rep. Komi, Sysola river, Votcha village, section **b**, bed 8. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon *obductum*.
- **Fig. 2a,6**. Kosmoceras (Gulielmites) jason jason (Rein.). Specimen № **ЯрГПУ** B/E-3, Votcha village (1), bed 6. Middle Callovian, Jason Zone and Subzone, biohorizon jason jason.

Plate 63

- **Fig. 1,2**. *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina. **Fig. 1a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** 4/3-1. **Fig. 2a,6**. Specimen № **ЯрГПУ** 4/3-3. (from coll. S. V. Meledina). Orenburg region, Sukhaya Peschanka river, bed 3 (by [Киселев, Меледина, 2004]). Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon *obductum*.
- Fig. 3-5. Longaeviceras praestenolobum Kiselev et Meledina. Fig. 3a, δ. Paratype: Specimen № ЯрГПУ В/С-3. Fig. 4a, δ. Paratype: Specimen № ЯрГПУ В/С-10. Fig. 5a, δ. Holotype: Specimen № ЯрГПУ В/С-5. Rep. Komi, Sysola river, Votcha village, section A, bed 8. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon obductum.

Plate 64

- Fig. 1a,6. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.), coarsely ribbed morph. Topotype. Specimen № ЯрГПУ Vt-19. Rep. Komi, Sysola river, Votcha village, section B, bed 9. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon 'crassum'.
- Fig. 2a,6. Longaeviceras stenolobum (Keys.) emend. (Nik.), typical morph. Topotype. Specimen № ЯрГПУ B/C-24. Votcha village, (2), bed 5. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon stenolobum.
- Fig. 3-4. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Fig. 3a, 6. Paratype. Specimen № ЯрГПУ В/Е-5, Votcha village (1), bed 6. Middle Callovian, Jason Zone and Subzone, biohorizon jason jason. Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ Vt-4, Votcha village, section Б, bed 9. Middle Callovian, Jason Zone and Subzone, biohorizon jason jason.

Plate 65

(from [Киселев, 2001a], with additions)

- **Fig. 1,2.** Catasigaloceras enodatum enodatum (Nik.). **Fig. 1a-в.** Specimen № ЯрГПУ Е/М-56. Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 4. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum enodatum. **Fig. 2**. Holotype. ЦНИГР, specimen № 24-1344. Yelatma.
- **Fig. 3,4.** Catasigaloceras enodatum aeeta (Kiselev). **Fig. 3a, 6**. Holotype: Specimen № **ЯрГПУ** Е/M-12. **Fig. 4**. Paratype: Specimen № **ЯрГПУ** Е/M-1. Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 5. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon *enodatum aeeta*.
- **Fig. 5a,6**. Catasigaloceras planicerclus (Buckm.). Specimen № **ЯрГПУ** H/A-10. Ryazan region, Oka river, Nikitino village. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon *enodatum enodatum*.
- Fig. 6,7. Catasigaloceras enodatum crispatum (Buckm.). Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ M/D-1. Kostroma region, Unzha river, Makariev, bed 36. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum crispatum. Fig. 7. Specimen № ЯрГПУ H/A-11. Ryazan region, Oka river, Nikitino village. Lower Callovian, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum crispatum.
- **Fig. 8**. *Kosmoceras (Gulielmites) medea medea* (Buckm.). Coll. A.V. Stupachenko (Moscow), no number. Kostroma region, Makariev, ?bed 4. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, biohorizon *medea medea*.
- Fig. 9,10. Kosmoceras (Gulielmites) medea magnum Kiselev. Fig. 9. Specimen № ЯрГПУ М/В-4. Kostroma region, Unzha river, Makariev, bed 5. Fig. 10. Specimen № ЯрГПУ Е/К-47. Ryazan region, Oka river, Yelatma, talus. All: Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, biohorizon medea magnum.

(from [Киселев, 2001a])

- Fig. 1,2. Kosmoceras (Gulielmites) jason sedgwickii (Pratt). Fig. 1. Specimen № ЯрГПУ Е/К-19. Fig. 2. Specimen № ЯрГПУ Е/І-1. All: Ryazan region, Oka river, Yelatma; bed 7, Middle Callovian, Jason Zone and Subzone.
- Fig. 3,6. Gulielmiceras (Gulielmiceras) robustum (Tint.). Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ 7/9. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ 7/10. All: Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 2. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon posterior.
- **Fig. 4a,6**. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) castor* (Rein.). Specimen № ЯрГПУ 7/11. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 2. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *posterior*.
- Fig. 5a,6. Gulielmiceras (Gulielmiceras) fasciculatum (Tint.). Specimen № ЯрГПУ 7/10. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 2. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon posterior.
- **Fig. 7a,6**. *Gulielmiceras (Gulielmiceras) jenceni* Teiss. Specimen № **ЯрГПУ** Е/К-38; Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 7. Middle Callovian, Jason Zone and Subzone.
- **Fig. 8a,6**. *Kosmoceras (Gulielmites) obductum* (Buckm.). **ЯρΓΠУ M/C62-1**. Moscow, section Moscow City; bed 2, Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon *obductum*.

Plate 67

(from [Киселев, 2001a], with additions)

- **Fig. 1a-B.** Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.) var. a. Specimen № ЯрГПУ Е/H-52. Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 8, from internal sandstone concretions. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon obductum.
- **Fig. 2a,6**. Kosmoceras (Gulielmites) obductum (Buckm.) var. b. Specimen № ЯрГПУ Е/H-50. Same age and location.
- Fig. 3a,6. Gulielmiceras (Spinikosmoceras) fuchsi (Neum.). Specimen № ЯрГПУ Е/H-80; Ryazan region, Oka river, Yelatma; bed 8. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon crassum.
- **Fig. 4a,6**. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux* (Rein.). Specimen № ЯрГПУ 7/12. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 2. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *posterior*.
- **Fig. 5a,6**. *Gulielmiceras (Spinikosmoceras) tschegemensis* (Tschichatschev). Specimen № **ЯрГПУ** 9/16, Nizhny Novgorod region, Uzhovka village. Middle Callovian, Jason Zone and Subzone.

Plate 68

(from [Киселев, 2001а])

- Fig. 1. Kosmoceras (Zugokosmoceras) crassum Tintant. Specimen № ЯрГПУ Е/Н-6; Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 8, from marl matrix. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon crassum.
- **Fig. 2,3**. Kosmoceras (Zugokosmoceras) effulgens (Buckman). **Fig. 2a, 6**. Morph with smoothed sculpture. Specimen № **ЯрГПУ** Е/H-2. **Fig. 3a, 6**. Morpha with relief sculpture. Specimen № **ЯрГПУ** Е/H-7. Same age and location.
- Fig. 4. Kosmoceras (Zugokosmoceras) pseudogrossouvrei Tint. Specimen № ЯрГПУ 7/2. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 2. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon posterior.

Plate 69

(from [Киселев, 2001а])

- Fig. 1-4. Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior Brinkm. Fig. 1a, 6. Typical morph. Specimen № ЯрГПУ 7/1. Fig. 2a,6. Sparsely ribbed morph. Specimen № ЯрГПУ 7/3. Fig. 3. Densely ribbed morph. Specimen № ЯрГПУ 7/4. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village. Fig. 4. Densely ribbed morph. Specimen № ЯрГПУ МЦ-1/3. Mikhailovtcement I, bed 7. All: Middle Callovian, Zone Coronatum, Grossouvrei Subzone, biohorizon posterior.
- **Fig. 5**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei* Douv. Specimen № **ЯрГПУ** E/F-4; Ryazan region, Oka river, Yelatma, bed 10. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *grossouvrei*.

Plate 70

(from [Киселев, 2001a], with changes)

Fig. 1,2. Proplanulites fracidus Buckm. Fig. 1a, δ. Specimen № ЯрГПУ M/D-148. Fig. 2a, δ. Specimen №

- ЯрГПУ M/D-149. Kostroma region, Unzha river, Makariev, bed 3a. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon *fracidus*.
- Fig. 5-6. Homoeoplanulites (Anapanulites) difficilis (Buckm.). Fig. 5a, 6. Specimen № ЯрГПУ. Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ М/D-7. Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ. Kostroma region, Unzha river, Makariev, bed 3a. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum crispatum.
- **Fig. 3,4**. *Grossouvria gracilis* (Siemiradzki). **Fig. 3a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** M/D-4. **Fig. 4**. Specimen № **ЯрГПУ** M/D-4. Same age and location.

(from [Киселев, 2001a])

- **Fig. 1a-и**. Cadoceras (Paracadoceras) recidivum Kiselev. Holotype. Specimen № ЯрГПУ Е/М-186. Ryazan region, Yelatma, right bank of the Oka river, bed. 4. Lower Callovian, Calloviense Zone, Enodatum Subzone, biohorizon enodatum enodatum.
- **Fig. 2a, б.** *Longaeviceras stenolobum* (Keys.) emend. (Nik.), typical morph. Specimen № ЯрГПУ П-1. Kostroma region, Unzha river, Polovchinovo village. Middle Callovian, Coronatum Zone.

Plate 72

Fig. 1-3. *Longaeviceras alpha* sp. nov. **Fig. 1a, б**. Holotype. Specimen № ПИН 4839/32; **Fig. 2a,6**. ПИН, specimen 4839/31; **Fig. 3a-в**. Specimen № ПИН 4839/33. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *posterior*.

Plate 73

(from [Киселев, 2001a], with changes)

- Fig. 1-3. Kosmoceras (Zugokosmoceras) grossouvrei Douv. Fig. 1a-B. Specimen № ЯрГПУ М/76-12/ Fig. 2a, 6. Specimen № ЯрГПУ М/76-1. Fig. 3. MK-23. Mikhailovtcement I, bed 7. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon grossouvrei.
- **Fig. 4a,6**. *Kosmoceras (Zugokosmoceras) posterior* Brinkmann. Specimen № ЯрГПУ М7а-9. Mikhailovtcement I. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *posterior*.
- Fig. 5,6. Kosmoceras (Kosmoceras) pollucinum Teiss. Fig. 5. Lectotype. Specimen № IPUW 1884-5-30 (Original of Cosmoceras pollucinum, Teisseyre, 1883, taf. 5, fig. 30a,b). Ryazan region, Pronsk. Ornatenton. Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ МК-312. Mikhailovtcement I, bed 6. Coronatum Zone, Obductum Subzone, biohorizon crassum.
- Fig. 7,8. Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum (Phillips). Fig. 7. Specimen № ЯрГПУ МК-166. Fig. 8a,6. Specimen № ЯрГПУ М7-53. Mikhailovtcement I. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.
- **Fig. 9**. Kosmoceras subnodatum Teisseyre. Lectotype. Specimen № ЯрГПУ IPUW 1884-2-9 (Original of Cosmoceras subnodatum, Teisseyre, 1883, taf. 2, fig. 9a-d). Ryazan region, p. Проня. Ornatenton.
- Fig. 10a-B. Kosmoceras jenzeni Teisseyre. Lectotype. Specimen № ЯрГПУ IPUW 1884-3-23 (Original of Cosmoceras jenzeni, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 23a-c). Ryazan region, Pronsk. Ornatenton.
- **Fig. 11**. Kosmoceras proniae Teisseyre. Lectotype. Specimen № ЯрГПУ IPUW 1884-3-15 (Original of Cosmoceras proniae, Teisseyre, 1883, taf. 3, fig. 15a-d). Ryazan region, Pronya river. Ornatenton.

Plate 74

(from [Kiselev, Rogov, 2018], with changes)

- **Fig. 1a, 6**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) proniae* Teiss. Specimen № **ЯрГПУ М/7д-1**. Mikhailovtcement I, bed 8 (0,7 m above the bottom). Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon *proniae*.
- **Fig. 2a, 6**. Kosmoceras (Zugokosmoceras) phaeinum (Buckman). Specimen № **ЯрГПУ AM-52**. Mikhailovtcement I, bed 7. Upper Callovian, Athleta Zone, Phaeinum Subzone.
- **Fig. 3a, 6**. Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense (Young et Bird). Specimen № ЯрГПУ М7д-6. Mikhailovtcement I, bed 8, 1 m below the top. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon rowlstonense.
- **Fig. 4a, 6**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). Specimen № **ЯрГПУ** M8-6. Mikhailovtcement I, bed 9. Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon *kuklikum*.
- **Fig. 5, 6.** Gulielmiceras (Spinikosmoceras) pollux (Rein.). **Fig. 5а-**д. Specimen № ЯрГПУ М7а-1. Mikhailovtcement I, bed 7 (0.45 m above the top). Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon posterior. **Fig. 6a-в.** Specimen № ЯрГПУ М7-7. Mikhailovtcement I, bed 7. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.
- **Fig. 7a, 6**. Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense (Young et Bird). Specimen № ЯрГПУ МК-27. Moscow region, quarry near the village of Peski, bed 1. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon rowlstonense.

Fig. 8a, 6. Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum (Buckman). Specimen № **ЯрГПУ** K-5. The right bank of the Oka river near the Kostino village. Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon kuklikum.

Plate 75

(from [Kiselev, Rogov, 2018], with changes)

- Fig. 1, 2. Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.). Fig. 1. Mature specimen with LBC. Collection of A.V. Stupachenko, no number. Mikhailovtcement I, Lamberti Zone. Fig. 2a, δ. Immature specimen. Specimen № ЯрГПУ M10-2. Mikhailovtcement I, bed 10. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- Fig. 3, 4. Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum var. rotundum (Quenstedt). Fig. 3a-B. Specimen № ЯрГПУ К-4. The right bank of the Oka river near the village of Kostino. Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ МГ/3-3. Mikhailov-Gorenka, bed 11c. All: Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon kuklikum;
- **Fig. 5a, 6**. *Kosmoceras (Kosmoceras) rotundum* var. *subspinosum* Nikolaeva et Rozhdestwenskaya. Specimen № **ЯрГПУ** Г-1. Quarry near Gzhel. Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon *kuklikum*.

Plate 76

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1a, 6. Kosmoceras (Kosmoceras) gemmatum (Phillips). Specimen № ЯрГПУ M7-58. Mikhailovtcement I. Upper Callovian, Athleta Zone, Phaeinum Subzone.
- **Fig. 2**. Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman). Specimen № ЯрГПУ MG/2-29. Mikhailov-Gorenka, bed 11 (concretionary horizon D). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- Fig. 3, 4. Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides Kiselev et Meledina. Fig. 3a, 6. Specimen № ПИН 4839/25; Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ 3/47. Mikhailov-Gorenka. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, biohorizon medea medea.
- Fig. 5. Kosmoceras (Kosmoceras) dunkani (Sow.). Specimen № ЯрГПУ M7-58. Mikhailovtcement I. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone.

Plate 77

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1-3. Funiferites allae (Kiselev). Fig. 1a, δ. Specimen № ЯрГПУ МЦ:7-6, Mikhailovtcement I, bed 7в. Upper Callovian, Athleta Zone, Phaeinum Subzone. Fig. 2a, δ. Specimen № ЯрГПУ М7в-8 Phaeinum Subzone. Fig. 3a, δ. Specimen № ЯрГПУ МК319. Bed 7 (0,75 m above the bottom) biohorizon grossouvrei.
- Fig. 4-6. Funiferites allae compressum Kiselev. Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ М7-1. Mikhailovtcement I, bed 7r. Fig. 5a, 6. Specimen № ЯрГПУ МЦ:7-3. Mikhailovtcement II, bed 4. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ МЦ:7-8. Mikhailovtcement I, bed 7r. All: Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon allae compressum.
- Fig. 7-10. Funiferites patruus (Eichwald). Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ МГ/2-5. Mikhailov-Gorenka, bed 10c (80 cm below the top). Fig. 8a, 6. Specimen № ЯрГПУ В295. Mikhailovtcement I, bed 8. Fig. 9a, 6. Specimen № ЯрГПУ МЦ:8-5. Mikhailovtcement II, bed 4. Fig. 10a, 6. Specimen № ЯрГПУ М165. Mikhailovtcement I, bed 8. Fig. 11a, 6. Specimen № ЯрГПУ 7/16. Kostroma region, Unzha river, Burdovo village, bed 5.

All: Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon patruus.

Plate 78

(from [Kiselev, Rogov, 2018], with changes)

- Fig. 1,2. Funiferites allae (Kiselev). Fig. 1a,6. Holotype. Specimen № ΠИΗ 4839/19. Mikhailovtcement I, bed 7b. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone, biohorizon *Grossouvrei*. Fig. 2a,6. Specimen № ЯрГПУ МЦ:7-5. Mikhailovtcement I, Bed 76. Upper Callovian, Athleta Zone, Phaeinum Subzone.
- Fig. 3,4,8. Funiferites funiferus (Phillips). Fig. 3. Specimen № ЯрГПУ МК321. Fig. 4a,6. Specimen № ЯрГПУ МК223. Mikhailovtcement I, bed 8 (top). Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone. Fig. 8. Specimen № ЯрГПУ П1-3. Peski quarry. Bed 1. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon rowlstonense.
- Fig. 5-7. Cadoceras proniense Sasonov. Fig. 5a,6. Specimen № ЯрГПУ 3/40. Rybinsk, Perebory section. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ H-13. Ryazan region, Nikitino village. Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ H-8. Ryazan region, Nikitino village. All: Middle Callovian, Jason Zone.
- **Fig. 9a,6**. Funiferites patruus (**Eichwald**) emend. (Nik.). Specimen № ЯрГПУ 8/4. Alpatyevo village, bed 11. Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon proniae.

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- **Fig. 1,2**. Longaeviceras placenta (Leckenby). **Fig. 1a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ МЦ**:10-1. **Fig. 2a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ МЦ**:10-2. Mikhailovtcement I, bed 10 (top). Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone.
- **Fig. 3**. Cadoceras (Rondiceras) milaschevici milaschevici (Nikitin). Specimen № ЯрГПУ МГ/1-18. Mikhailov-Gorenka, section of 1, bed 8. Middle Callovian, Jason Zone, Medea Subzone, biohorizon medea medea.
- Fig. 4. Longaeviceras lahuseni Bodyl. Coll. of A.V. Stupachenko, no number. Mikhailovtcement I, Upper Callovian, Athleta Zone, ?Proniae Subzone.

Plate 80

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- **Fig. 1a, 6**. *Eboraciceras longilobatum* (Buckman). Specimen № ЯрГПУ М11-1. Mikhailovtcement I, bed 10 (horizon of basal concretions). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 2a-r**. *Lamberticeras pseudolamberti* (Sintzow). Specimen № **ЯрГПУ МЦ**(5)-31. Mikhailovtcement II, bed 5 (0,45 m below the top). Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- Fig. 3, 4. Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird). Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-233. Dubki, bed 1f, 520 cm above the bottom. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone, biohorizon scarburgense. Fig. 4a,6. Specimen № ЯрГПУ H-1. Right bank of the Oka River near Nikitino village. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone, biohorizon scarburgense.
- **Fig. 5**. *Quenstedtoceras paucicostatum* (Lange). Specimen № **ЯрГПУ МЦ**(5)-21. Mikhailovtcement II, bed 5 (top). Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- Fig. 6-10. Cardioceras (Scarburgiceras) cf. scarburgense (Young et Bird). Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ M12-5. Fig. 7. Specimen № ЯрГПУ M12-4. Mikhailovtcement I, bed 12, lower third. Fig. 8. Specimen № ЯрГПУ MK168. Mikhailov-Zmeinka. Fig. 9. Specimen № ЯрГПУ RP7. Dubki, bed 1f, in 600 cm above the bottom. Fig. 10. Specimen № ЯрГПУ RP48. Dubki, bed 1f, in 630 cm above the bottom. Fig. 11. Specimen № ЯрГПУ Д1-135. Dubki, bed 1f, in 590 cm above the bottom. All: Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone, biohorizon scarburgense.

Plate 81

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1-8, 21-24. Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium Kiselev. Fig. 1a-c. Specimen № ЯрГПУ M7-54. Holotype. Fig. 2a, δ. Specimen № ЯрГПУ M7-55. Fig. 3a-в. Specimen № ЯрГПУ M7-56; Fig. 4a, δ. Specimen № ЯрГПУ M7-57; Fig. 5a, δ. Specimen № ЯрГПУ M7-58. Mikhailovtcement I, bed 7. Fig. 1, 3. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone; Fig. 2,4,5 Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone.
- **Fig. 6a, 6**. *Longaeviceras placenta* (Leckenby). Specimen № **ЯрΓПУ** M8-12. Mikhailovtcement I, bed 9. Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon *kuklikum*.
- **Fig. 7a, 6**. *Lamberticeras henrici* Douville. Specimen № **ЯрГПУ** M11-2. Mikhailovtcement I, bed 10 (horizon of basal concretions). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- Fig. 8-9. Lamberticeras praelamberti Douville. Fig. 8a,6. Specimen № ЯрГПУ М/35-1. Fig. 9a,6. Specimen № ЯрГПУ М11-7. Mikhailovtcement I, bed 11. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon praelamberti.
- **Fig. 10a, 6**. *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). Specimen № **ЯрΓПУ** M11-18. Mikhailovtcement I, bed 11 (horizon of basal concretions). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 11a, 6**. *Quenstedtoceras damoni* (Nikitin). Specimen № **ЯрΓПУ** M11-14. Mikhailovtcement I, bed 11 (horizon of basal concretions). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 12a, 6**. *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). Specimen № **ЯрΓПУ** A-1. Mikhailovtcement I, bed 10. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- Fig. 13a, 6. Cardioceras (Scoticardioceras) gallicum Maire. Specimen № ЯрГПУ M13-2. Mikhailovtcement I, bed 12в. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon alphacordatum.
- **Fig. 14-15**. *Protocardioceras* cf. *praemartini* (Spath). **Fig. 14a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** M12-1. Mikhailovtcement I, bed, 126. **Fig. 15**. Specimen № **ЯрГПУ** MГ/3-17. Mikhailov-Gorenka, bed 13 (2 m above the bottom). Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone.
- Fig. 16a, 6. Cardioceras (Scarburgiceras) transitorium Spath. Specimen № ЯрГПУ M12-2. Mikhailovtcement I, bed ?126. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone.
- **Fig. 17a, 6**. Cardioceras (Cardioceras) percaelatum Pavlow. Specimen № ЯрГПУ M282. Mikhailovtcement I, bed 13. Lower Oxfordian, Cordatum Zone, Costicardia Subzone.
- Fig. 18a, 6. Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird). Specimen № ЯрГПУ Д1-233. Dubki, bed 1f, 520 cm above the bottom. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone, biohorizon scarburgense.

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1a, 6. Goliathiceras goliathum (Orbigny). Specimen № ЯрГПУ M14-15. Mikhailovtcement I, bed 13.
- Fig. 2a, 6. Goliathiceras (Pachycardioceras) elatum (Maire). Specimen № ЯрГПУ M14-5. Mikhailovtcement I, bed 13.
- Fig. 3, 6. Cardioceras (Scoticardioceras) lahuseni Maire. Fig. 3a, δ. Specimen № ЯрГПУ M14-16. Fig. 6a,δ. Specimen № ЯрГПУ M112-5. Mikhailovtcement I, bed 13.
- **Fig. 4a, b.** *Vertebriceras quadrarium* var. *biplicatum* Arkell. Specimen № **ЯрΓПУ** M14-1. Mikhailovtcement I, bed 13.
- Fig. 5, 7, 9. Vertebriceras gracile Arkell. Fig. 5a, 6. Specimen № ЯрГПУ M14-13. Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ MЦ12-2. Fig. 9a, 6. Specimen № ЯрГПУ МЦ12-1. Mikhailovtcement I, bed 13.
- Fig. 8, 10. Vertebriceras quadrarium var. quadrarium (Buckman). Fig. 8a, 6. Specimen № ЯрГПУ М14-14. Fig. 10a, 6. Specimen № ЯрГПУ М14-12. All: Mikhailovtcement I, bed 13 Lower Oxfordian, Cordatum Zone, Costicardia Subzone.
- Fig. 11, 12. Cardioceras (Cardioceras) costicardia var. vulgare Arkell. Fig. 11a, δ. Specimen № **ΠρΓΠУ** MK306. Mikhailovtcement I, bed 13. Fig. 12a, δ. Specimen № **ΠρΓΠУ** ML(9)-2. Mikhailovtcement II, bed 9.
- **Fig. 13a, 6**. Vertebriceras quadrarium var. anglogallicum Arkell. Specimen № **ЯрΓПУ МГ**/3-21. Mikhailov-Gorenka, bed 13.
- **Fig. 14a, 6**. *Subvertebriceras* sp. aff. *stantoni* (Reeside). Specimen № **ЯрГПУ** Д1-134. Dubki, bed 1f, 600 cm above the bottom. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone, biohorizon *scarburgense*.
 - All: Lower Oxfordian, Cordatum Zone, Costicardia Subzone.

Plate 83

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1, 5. Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum Spath. Fig. 1a-Γ. Specimen № ЯрГПУ М13-1. Mikhailovtcement I, bed 12в. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon alphacordatum. Fig. 5a, 6. Specimen № ЯрГПУ СШ-1. Rep. Mordovia, Staroe Shaigovo village. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon alphacordatum.
- Fig. 2, 3. Protocardioceras praecordatum (Douville). Fig. 2. Specimen № ЯрГПУ МЦ12-7; Fig. 3. Specimen № ЯрГПУ МЦ12-8. Mikhailovtcement I, bed 12г. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon praecordatum.
- **Fig. 4a, δ**. *Rursiceras reversum* Buckman. Specimen № **ЯрГПУ** М/3:6-1. Mikhailov-Zmeinka. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 5a, 6**. *Alligaticeras* aff. *rotifer* (Brown) sensu Cox. Specimen № **ЯрΓΠУ** MK270. Mikhailov-Zmeinka. Upper Callovian, Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone.

Plate 84

(from [Kiselev, Rogov, 2018], with changes)

- **Fig. 1a, 6**. *Peltoceras retrospinatum* Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. Specimen № **ЯрГПУ** МЦ(5)-32. Mikhailovtcement II, bed 5 (concretionary horizon «c»). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 2a, 6**. *Okaites mosquensis* (**Fischer**). Specimen № ЯрГПУ М7в-5. Mikhailovtcement I, bed 7. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.
- **Fig. 3a, 6**. *Okaites comptoni rossicus* (Siem.). Specimen № ЯрГПУ М7б-6. Mikhailovtcement I, bed 7. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.
- **Fig. 4a, 6**. *Pseudopeltoceras chauvinianum* (Orbigny). Specimen № **ЯрГПУ** M7-19. Mikhailovtcement I, bed 7_B. Upper Callovian, Athleta Zone, Phaeinum Subzone.
- **Fig. 5, 6**. *Binatisphinctes fluctuosus* (**Pratt**). **Fig. 5a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** М7а-4. **Fig. 6a, 6**. **ЯрГПУ** М7б-3. Mikhailovtcement I, bed 7. Middle Callovian, Coronatum Zone, Grossouvrei Subzone.

Plate 85

(from [Kiselev, Rogov, 2018], with changes)

- Fig. 1, 2. Peltoceras retrospinatum Gerard et Contaut sensu Courville et Bonnot. Fig. 1. Specimen № ЯрГПУ M9-1. Mikhailovtcement I, bed 10 (middle part). Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon kuklikum. Fig. 2. Specimen № ЯрГПУ МЦ(5)-12. Mikhailovtcement II, bed 5 (concretionary horizon «c»). Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 3, 4.** *Peltoceras athleta* (Phillips). **Fig. 3a, b.** Specimen № **ЯрГПУ** Γ-2. Quarry near Gzhel. Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon *kuklikum*. **Fig. 4a, b.** Specimen № **ЯрГПУ** МК 161. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a.

Fig. 5. *Perisphinctes orbignyi* Tarkowski. **Fig. 5a, 6.** Specimen № ЯрГПУ МК1503. Mikhailovtcement I, bed 13. Lower Oxfordian, Cordatum Zone, Costicardia Subzone.

Plate 86

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1a,6. Alligaticeras aff. rotifer (Brown) sensu Cox. Specimen № ЯрГПУ MK257. Venev (Tula region).
- **Fig. 2a,6**. Binatisphinctes binatus (Leckenby). Specimen № ЯрГПУ M8-8. Mikhailovtcement I, bed 8 (basal horizon of concretions).
- **Fig. 3a,6**. Orionoides termieri Gerard et Contaut. Specimen № **ЯрГПУ МГ**4-8. Mikhailov-Gorenka, bed 11 (concretionary horizon C).
- **Fig. 4a, 6**. Choffatia cf. poculum (Leckenby). Specimen № ЯрΓПУ МГ1-16. Mikhailov-Gorenka, bed 11 (in 80 cm above concretionary horizonD).
 - Fig. 5a,6. Alligaticeras aff. rotifer (Brown) sensu Cox. Specimen № ЯрГПУ MK270. Mikhailov-Zmeinka.
- Fig. 6,7. Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichwald). Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-56. Saratov region, Kurdyum river basin, Dubki village, bed 1, in 30 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone. Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-54. Bed 1, in 220 cm above the bottom. Lamberti Zone, Lamberti Subzone.
- Fig. 1-3,5 Upper Callovian, Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone; Fig. 4,7 Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone; Fig. 6 Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.

Plate 87

(from [Kiselev, Rogov, 2018])

- Fig. 1, 3-6, 12. Kosmoceras (Kosmoceras) transitionis (Nikitin). Fig. 1a,6. Specimen № ЯрГПУ МК334. Bed 1, in 175 cm above the bottom. Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ МК368. Bed 1, in 440 cm above the bottom. Fig. 4a, 6. Specimen № ЯрГПУ МК429. Bed 1, in 420 cm above the bottom. Fig. 5a,6. Specimen № ЯрГПУ МК385. Bed 1, in 440 cm above the bottom. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-142. Bed 1, in 70 cm above the bottom, Henrici Subzone. Fig. 12a, 6. Specimen № ЯрГПУ МК414. Bed 1, in 430 cm above the bottom. Fig. 1 Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon praelamberti; Fig. 3-5, 12 biohorizon mojarowskii; Fig. 6 Henrici Subzone.
- **Fig. 2a, 6.** Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman). Specimen № ЯрГПУ Д1-148. Bed 1, in 100 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- Fig. 7, 10, 11, 13. Kosmoceras (Kosmoceras) spinosum (Sow.). Fig. 7a, 6. Specimen № ЯрГПУ МК354. Bed 1, in 245 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, biohorizon lamberti. Fig. 10a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-136. Bed 1, in 50 cm above the bottom. Henrici Subzone. Fig. 11a, 6: ЯрГПУ МК451. Bed 1, in 240 cm above the bottom. Biohorizon lamberti. Fig. 13a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-232. Bed 1. Lamberti Zone.
- Fig. 8, 9. Gulielmiceras mojarowskii (Nik. et Rozhd.). Fig. 8a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-164. Fig. 9. Specimen № ЯрГПУ Д1-165. Bed 1, in 450 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon mojarowskii.

All: Saratov region, Kurdyum river basin, Dubki section.

- **Fig. 1**. *Quenstedtoceras* aff. *paucicostatum* (Lange). Specimen № ЯрГПУ Д1-50. Bed 1, in 450 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *mojarovskii*.
- **Fig. 2, 7**. *Quenstedtoceras mariae* (Orbigny). **Fig. 2a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** Д1-86. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone. **Fig. 7**. Specimen № **ЯрГПУ** Д1-121. Bed 1d, in 500 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- **Fig. 3, 4**. *Quenstedtoceras macer* (Quenstedt). **Fig. 3a, б**. Specimen № ЯрГПУ Д1-24. Bed 1, in 140 cm above the bottom. **Fig. 4a, б**. Specimen № ЯрГПУ Д1-33. Bed 1, in 180 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- **Fig. 5a, 6**. *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby). Specimen № **ЯрГПУ МК**481. Bed 1, in 318 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *lamberti*.
- Fig. 6a, 6. *Quenstedtoceras orbis* (Maire). Specimen № ЯрГПУ МК494. Bed 1d. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- **Fig. 8a, 6**. *Quenstedtoceras leachi* (Sowerby) morpha *angulatum* Troizkaya. Specimen № ЯрГПУ ЯрГПУД1-45. Bed 1, in 130 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- Fig. 9-10. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Fig. 9a, δ. Specimen № ЯрГПУ МК348. Fig. 10a, δ. Specimen № ЯрГПУ МК453. Bed 1d. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon paucicostatum.
 - Fig. 11-13. Lamberticeras pseudolamberti (Sintzow). Fig. 11a-B. Specimen № ЯрГПУ МК336. Fig. 12a, 6.

Specimen № ЯрГПУ Д1-122. **Fig. 13**. Specimen № ЯрГПУ Д1-85. Bed 1d. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.

Fig. 13a, б. *Quenstedtoceras intermissum* (Buckman). Specimen № ЯрГПУ Д1-231. Bed 1. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.

All: Saratov region, Kurdyum river basin, Dubki section.

Plate 89

- **Fig. 1a, 6**. *Lamberticeras pseudolamberti* Sintzow. Specimen № **ЯрГПУ** MK407. Bed 1d. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- **Fig. 2a, 6**. *Lamberticeras lamberti* (Sowerby). Specimen № **ЯрГПУ МК**408. Bed 1, in 290 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *lamberti*.
- Fig. 3, 6. Lamberticeras henrici Douville. Fig. 3a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-4. Bed 1, in 130 cm above the bottom. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-7. Bed 1, in 120 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.
- **Fig. 7, 8**. *Lamberticeras praelamberti* Douville. **Fig. 7a, 6**. Specimen № ЯрГПУ Д1-95. Bed 1, in 200 cm above the bottom. **Fig. 8a, 6**. Specimen № ЯрГПУ Д1-8. Bed 1, in 140 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- **Fig. 9a, б**. *Eboraciceras dissimile* (Brown). Specimen № ЯрГПУ Д1-51. Bed 1, in 110 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Henrici Subzone.

All: Saratov region, Kurdyum river basin, Dubki section.

Plate 90

- **Fig. 1a-в.** Cardioceras (Scarburgiceras) alphacordatum Spath. Specimen № ЯрГПУ Д1-125. Bed 1, in 635 cm above the top. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon alphacordatum.
- **Fig. 2a, 6**. *Protocardioceras russiense* (Sasonov). Specimen № ЯрГПУ Д1-126. Bed 1, in 650 cm above the top. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon *alphacordatum*.
- **Fig. 3, 4.** Protocardioceras praecordatum Douville. **Fig. 3.** Specimen № **ЯрГПУ** Д1-124. Bed 1, in 670 cm above the top. **Fig. 4a, 6.** Specimen № **ЯрГПУ** Д1-127. Bed 1, in 670 cm above the top. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon praecordatum.
- **Fig. 5**. *Quenstedtoceras mariae* (Orbigny). Specimen № **ЯрГПУ** MK331. Bed 1, in 620 cm above the top. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Praecordatum Subzone, biohorizon *alphacordatum*.
- Fig. 6-9. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Fig. 6. Specimen № PM3 101/3286. Labeled as Cardioceras cordatum (Sow.). Fig. 7. Specimen № PM3 101/3306. Labeled as Cardioceras excavatum (Sow.). Fig. 8. Specimen № PM3 101/2383. Figured in [Камышева-Елпатьевская и др., 1956, pl. 20, Fig. 60] as Cardioceras nikitinianum (Lah.) and in [Камышева-Елпатьевская и др., 1959, pl. 17, Fig. 5] as C. cf. nikitinianum (Lah.). Fig. 9. Specimen № PM3 101/3307. Labeled as Cardioceras cf. nikitinianum (Lah.). All: Saratov region, Kurdyum river basin. Fig. 6: borehole (location and depth not specified); Fig. 7-9: Kosolapovsky ravine, upper Callovian marl concretions, Lamberti Zone, biohorizon paucicostatum.
- **Fig. 10a, 6**. *Rursiceras annulosum* (Quenstedt). Specimen № **ЯрГПУ** Д1-180. Bed 1, in 150 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- Fig. 11, 12. Peltoceras subtense (Bean-Leckenby). Fig. 11. Specimen № ЯрГПУ Д1-174. Bed 1, in 150 cm above the bottom. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon praelamberti. Fig. 12a, 6. Specimen № ЯрГПУ Д1-173. Bed 1, in 100 cm above the bottom. Henrici Subzone.

All, except Fig. 6-9: Saratov region, Kurdyum river basin, Dubki section.

Таблица 91

- **Fig. 1, 2**. *Choffatia poculum* (Leckenby). Fig. **1a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** БД2-56. Fig. **2a, 6**. Specimen № **ЯрГПУ** БД2-55. Bed 2. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- **Fig. 3**. *Parapeltoceras borissjaki* (Amanniasov). Specimen № ЯрГПУ БД2-54. Bed 2. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- **Fig. 4a, б**. *Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus* (Buckman). Specimen № ЯрГПУ БД2-52. Bed 2. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.
- Fig. 5, 6. Peltoceras (Peltoceratoides) williamsoni (Phillips). Fig. 5a-г. Specimen № ЯрГПУ БД3-9. Fig. 6. Specimen № ЯрГПУ БД3-12. Bed 3. Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone.
 - Fig. 7 a. б. Alligaticeras cf. pseudograciosus Arkell. Specimen № ЯрГПУ БД2-58. Bed 2.

All: North Caucasus, Belaya river valley, Dakhovskaya village.

Таблица 92

- **Fig. 1-3**. *Putealiceras* cf. *schumacheri* (Noetling). Fig. **1a**, **6**. Specimen № БД2-24. Fig. **2a**, **6**. Specimen № БД2-25. Fig. **3a**, **6**. Specimen № БД2-26.
 - Fig. 4a, б. Kosmoceras cf. mrazeci Simionescu. Specimen № ЯрГПУ БД2-16.
 - Fig. 5. Sowerbyceras tortisulcatum (Orbigny). Specimen № ЯрГПУ БД2-69.
 - Fig. 6. Calliphylloceras cf. disputabile Zittel. Specimen № ЯрГПУ БД2-65.
 - Fig. 7a, б. Phylloceras cf. kunthi Neum. Specimen № ЯрГПУ БД2-59.
 - Fig. 8. Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus (Buckman). Specimen № ЯрГПУ БД2-50.
 - Fig. 9a, б. Peltoceras (Peltoceratoides) constanti (Orbigny). Specimen № ЯрГПУ БД2-34.
 - Fig. 10a, б. Paraspidoceras interninodatum Zeiss. Specimen № ЯрГПУ БД2-37.
- All: North Caucasus, Belaya river valley, Dakhovskaya village. Bed 2. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*.

Таблица 93

- **Fig. 1-3, 6.** *Kosmoceras* cf. *mrazeci* Simionescu. **Fig. 1.** Specimen № **ЯрГПУ** БД2-12. **Fig. 2a, 6.** Specimen № **ЯрГПУ** БД2-9. **Fig. 3a, 6.** Specimen № **ЯрГПУ** БД2-10. **Fig. 6a, 6.** Specimen № **ЯрГПУ** БД2-11. Bed 2.
 - Fig. 5. Gulielmiceras mojarowskii (Nik. et Rozhd.). Specimen № ЯрГПУ БД1-8. Bed 1.
 - Fig. 7a, б. Gulielmiceras cf. arkelli (Makowskii). Specimen № ЯрГПУ БД2-17. Bed 2.
 - Fig. 8. Lamberticeras ex gr. lamberti (Sow.). Specimen № ЯрГПУ БД1-3. Bed 1.
- Fig. 9, 10. Lamberticeras pseudolamberti Sintzow. Fig. 9a-г. Specimen № ЯрГПУ БД2-2. Fig. 10a, б. Specimen № ЯрГПУ БД2-1. Bed 2.
 - Fig. 11a, 6. Cardioceras (Scarburgiceras) scarburgense (Young et Bird). Specimen № ЯрГПУ БД2-1. Bed 3.
- Fig. 12, 13, 15. Quenstedtoceras paucicostatum (Lange). Fig. 12. Specimen № ЯрГПУ БД2-7. Fig. 13a, б. Specimen № ЯрГПУ БД2-8. Fig. 15a, б. Specimen № ЯрГПУ БД2-6. Bed 2.
 - Fig. 14a, б. Quenstedtoceras luppovi Amanniazov. Specimen № ЯрГПУ БДЗ-7. Bed 3.
- Fig. 16-18. Peltoceras (Peltomorphites) hoplophorus (Buckman). Fig. 16. Specimen № ЯрГПУ БД2-49. Fig. 17a, б. Specimen № ЯрГПУ БД2-41. Fig. 18a, б. Specimen № ЯрГПУ БД2-45. Bed 2.
- All: North Caucasus, Belaya river valley, Dakhovskaya village. Fig. 1-3, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 15, 16-18, 19, 20 Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *paucicostatum*; Fig. 5, 8 Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *mojarovskii*; Fig. 11, 14 Lower Oxfordian, Mariae Zone, Scarburgense Subzone.

Таблица 94

- Fig. 1-3. Kosmoceras (Lobokosmoceras) rowlstonense (Young et Bird). Fig. 1. № ЯрГПУ П1-1. Fig. 2a, 6. № ЯрГПУ П1-2. Moscow region, Peski village. Bed 1. Fig. 3a, 6. № ЯрГПУ ЯрГПУ АДЗ-197. Right bank of the river Usa, settlement Adzvavom. All: Upper Callovian, Athleta Zone, Proniae Subzone, biohorizon rowlstonense.
- **Fig. 4a, 6**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum* (Buckman). № **ЯрГПУ** CO3a-3. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- **Fig. 5**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). № **ЯрГПУ** П2-2. Moscow region, Peski village. Bed 2, bottom. Upper Callovian, Athleta Zone, Kuklikum Subzone, biohorizon *kuklikum*.

Таблица 95

- **Fig. 1a, 6**. *Kosmoceras (Lobokosmoceras) kuklikum* (Buckman). № **ЯрГПУ** CO5-9. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 4, redeposited Upper Callovian concretions, Athleta Zone.
- Fig. 2, 3. Kosmoceras (Lobokosmoceras) geminatum (Buckman). Fig. 2a, 6. № ЯрГПУ CO3a-1. Fig. 3a, 6. № ЯрГПУ CO3a-5. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon praelamberti.

Таблица 96

- **Fig. 1, 2**. *Quenstedtoceras praelamberti* Douville. **Fig. 1**. № **ЯрГПУ** CO3a-16. **Fig. 2a, 6**. № **ЯрГПУ** CO-2. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- Fig. 3, 6. Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatum (Eichwald). Fig. 3a, 6. № ЯрГПУ CO-4. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a. Fig. 6a, 6. Specimen № ЯрГПУ MЦ(5)-33. Mikhailovtcement II, bed 5 (concretionary horizon «d»). Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon praelamberti.
- **Fig. 4a, 6**. *Eboraciceras dissimile* (Brown). № **ЯрГПУ CO**-3. Stary Oskol, Stoilensky GOK quarry. Bed 3a. Upper Callovian, Lamberti Zone, Lamberti Subzone, biohorizon *praelamberti*.
- **Fig. 5a, б.** *Cadoceras (Eichwaldiceras) carinatiforme* Kiselev. Holotype. Specimen № ПИН 4839/39. Makaryev district, Unzha river, Polovchinovo village. Middle Callovian, Coronatum Zone, Obductum Subzone.

TABLE OF CONTENTS

Table of contents	5
Introduction	7
PART 1. THE BATHONIAN AND CALLOVAN AMMONITES OF THE FAMILY CARDIOCERATIDAE	10
Chapter 1.1. History of study	13
Chapter 1.2. Basic approaches to the taxonomy of cardioceratids	26
1.2.1. The principles of taxonomy	26
1.2.2. Systematics of ammonites and dimorphism	37
1.2.3. Morphs of variability and their significance for the ammonites taxonomy	42
1.2.4. Variability in the rate of morphogenesis and systematics	47
Chapter 1.3. Body chamber length	50
1.3.1. Material and method	51
1.3.2. Variations of body chamber length within genera and subgenera	54
1.3.3. Intraspecific variability	60
1.3.4. Evaluation of different types of body chamber length variability	63
1.3.5. Body chamber length and systematics of early cardioceratids	68
1.3.6. Chapter conclusions	69
Chapter 1.4. Comparative morphogenesis	70
1.4.1. Methodology of study	70
1.4.2. Periodization of morphogenesis and ontogenesis	70
1.4.3. Diversity of morphogenetic types	77
Chapter 1.5. Phylogeny and taxonomy of late Arctocephalitinae	86
Chapter 1.6. Phylogeny and systematics of Cadoceratinae and Quenstedtoceratinae	95
1.6.1. Phylogenetic relationships of basal cadoceratins	95
1.6.2. Manifestations of parallelisms in Arctic and Central Russian cadoceratinae and their stratigraphic significance	99
1.6.3. Evolution of cardioceratids in the Bathonian and Callovian ages	106
1.6.4. General patterns of evolution of Callovian cardioceratids	147
1.6.5. The role of heterochronies in the evolution of cadoceratins	150
Chapter 1.7. Description of ammonites	156
PART 2. ZONAL AND INFRAZONAL BIOSTRATIGRAPHY OF THE BATHONIAN AND CALLOVIAN	221
Chapter 2.1. Boreal Bathonian – Basal Lower Callovian of European Russia	223
2.1.1. Introduction	223
2.1.2. Description of sections	230
2.1.3. Diagnosis of ammonites of the Upper Bathonian - Basal Lower Callovian	257
2.1.4. Stratigraphic subdivisions and correlation of the Bathonian - Basal Lower	262

~ 11	
Call	ovian

Chapter 2.2. Callovian-Lower Oxfordian of European Russia	266
2.2.1. Introduction	266
2.2.2. Description of sections	274
2.2.3. Diagnostics of ammonites of the Middle-Upper Callovian and Lower Oxfordian	336
Chapter 2.3. Principles of constructing the infrazonal scale	347
2.3.1. Biohorizons and principles of their identification	347
2.3.2. Biohorizons of an alternative sequence and the principles of their allocation	351
Chapter 2.4. Zonal and Infrazonal Correlation of the Bathonian and Callovian of the high Boreal Regions of the Panboreal Superrealm	357
2.4.1. Introduction	357
2.4.2. Northern Siberia	358
2.4.3. Southern Alaska	388
2.4.4. British Columbia	395
2.4.6. Franz Josef Land	404
Chapter 2.5. Differentiation of cardioceratids in the Panboreal Superrealm	
2.5.1. Centers of origin of cardioceratids and their invasive potential	
2.5.2. Invasions and changes in the ranges of cardioceratids in the Bathonian and Callovian	417
2.5.3. Geographical structure of invasions	427
Chapter 2.6. Boreal (Arctic) ammonite standard and principles of its construction	451
Chapter 2.7. Description of stratigraphic units	463
Conclusion	525
References	526
Plates and explanations	549