

На правах рукописи



**КИСЕЛЕВ Дмитрий Николаевич**

**АММОНИТЫ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ СТРАТИГРАФИЯ  
БАТА И КЕЛЛОВЕЯ ЕВРОПЕЙСКОЙ РОССИИ И  
ПРИМЫКАЮЩИХ РЕГИОНОВ ПЕРИТЕТИСА**

25.00.02 – палеонтология и стратиграфия

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание ученой степени  
доктора геолого-минералогических наук

Ярославль - 2020

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном образовательном учреждении высшего образования «Ярославский государственный педагогический университет им. К.Д. Ушинского»

**Официальные оппоненты:**

**Алексеев Александр Сергеевич,**

доктор геолого-минералогических наук, профессор кафедры палеонтологии геологического факультета ФГБОУ ВО «Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова»;

**Захаров Юрий Дмитриевич,**

доктор геолого-минералогических наук, профессор, заведующий лабораторией палеонтологии и стратиграфии Дальневосточного геологического института Дальневосточного отделения РАН;

**Леонова Татьяна Борисовна,**

доктор геолого-минералогических наук, профессор, главный научный сотрудник ФГБУН Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка Российской академии наук;

**Ведущая организация:**

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт геологии алмаза и благородных металлов Сибирского отделения Российской академии наук

Защита состоится 14 апреля 2021 г. в 14 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета Д002.215.03, созданного на базе ФГБУН Геологический институт Российской академии наук, в конференц-зале.

Отзыв в двух экземплярах, оформленный в соответствии с требованиями ВАК, просим направлять по адресу:

119017, г. Москва, Пыжевский пер., д. 7, стр. 1, ГИН РАН

тел. (495) 953-18-19, факс (495) 951-04-43,

e-mail: fillita@yahoo.com

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ИГЕМ РАН, Москва, Старомонетный переулок, д. 35 и на официальном сайте ГИН РАН:

[http://ginras.ru/struct/20/10/files/Диссертация\\_Киселева.pdf](http://ginras.ru/struct/20/10/files/Диссертация_Киселева.pdf)

Автореферат разослан  
Ученый секретарь  
диссертационного совета,

2020 г.

К.Г.-М.Н.

Филимонова Татьяна Валериевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Объект исследования.** Батский и келловейский ярусы различных регионов Панбореальной надобласти, в первую очередь европейской части России (Русская и Печорская плиты), и в меньшей степени примыкающих районов Перитетиса (Северного Кавказа и Мангышлака), а также некоторых регионов Арктики, имеющих особое значение для решения вопросов панбореальной корреляции (Северной Сибири, Земли Франца-Иосифа, Южной Аляски, Британской Колумбии). Эти ярусы широко распространены в пределах Панбореальной надобласти и представлены, в основном, терригенными отложениями, содержащими разнообразные группы фоссилий, из которых для решения биостратиграфических задач используются в данной работе только аммониты.

**Актуальность работы.** В последние десятилетия батский, келловейский, а также оксфордский ярусы привлекают пристальное внимание специалистов, несмотря на то, что середина юры не характеризуется значительными биотическими или абиотическими событиями. В первую очередь это связано с внедрением инфразонального подхода в стратиграфическое изучение 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 детальные стратиграфические задачи в изучении юрской системы, в первую очередь определения ярусных границ и осуществления межрегиональной корреляции.

Существенное отставание в инфразональной изученности средней юры разных регионов России, 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 представляют единую Бореально-Атлантическую область, в пределах которой возможна прямая биостратиграфическая корреляция на большей части ярусных интервалов. Это делает особенно необходимым точную увязку инфразональных шкал Европы и европейской части России. Во-вторых, данная территория является переходной областью между суббореальными и высокобореальными районами Панбореальной надобласти, поэтому имеет ключевое значение для корреляции европейского зонального и инфразонального стандарта с биостратиграфическими шкалами

Арктики по аммонитам. В настоящее время суббореально-арктическая корреляция верхнего бата и, в особенности, келловея представляет большую проблему. Ее решение во многом зависит от изученности аммонитовых последовательностей Европейской России, которые содержат общие аммонитовые таксоны 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 келловея Европейской России имеет большое значение для разработки или усовершенствования Бореального аммонитового стандарта - вторичного географического 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 однонаправлено и параллельно, но с неодинаковыми темпами, вследствие чего разновозрастные комплексы кардиоцератид келловея различных регионов могут быть весьма сходными и наоборот. 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 свете продолжающихся дискуссий о точках глобального стратотипа границ (ТГСТ) келловейского и оксфордского ярусов. В настоящее время предложены только кандидаты на роль лимитотипов: для келловейского яруса в Германии (Пфеффинген, Швабский Альб) и Е. России (Просек, Нижегородская область) и для оксфордского яруса в Англии (Редклифф Пойнт, Дорсет), Франции (Савурнон, Прованс) и Е. 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** является совершенствование зональных шкал, а также разработка и корреляция инфразональных шкал для батского, келловейского ярусов и нижнеоксфордского подъяруса на основе детального изучения аммонитов. Эта цель определила основные **задачи работы**:

1. Ревизия систематического состава и монографическое описание характерных для Панбореальной надобласти таксонов аммонитов средней юры, главным образом семейства *Cardioceratidae* Siemiradzki 1891, выявление особенностей их эволюции.

2. Разработка и детализация инфразональной шкалы для батского, келловейского ярусов и нижнеоксфордского подъяруса Европейской России с целью создания детального хроностратиграфического стандарта.

3. Разработка схемы корреляции бата и келловей в пределах Панбореальной надобласти на основе экотонных последовательностей аммоноидей Европейской России.

**Материал и методы исследования.** Фактическим материалом для настоящей работы послужили многолетние сборы автора (1992-2018 гг.), включающие более 3000 экземпляров батских и келловейских аммонитов из ключевых районов развития бореальных отложений Европейской России, прилегающих районов Северного Кавказа (Дагестан и Адыгея) и 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. Большинство исследованных разрезов отличаются незначительной мощностью и характеризуются большим количеством перерывов. 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, А.А. Мироненко, А.В. Ступаченко, А.А. Школина, М. Шеханова, Р.А. Шамаева, М. Казаченко, И.А. Мелешина. 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), Камышевой-Елпатьевской В.Г. и Троицкой Е.А. (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 из района Каневских дислокаций Теофилактова К.М. и Парышева А.В. 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).

### **Защищаемые положения:**

1. На основе детальных сравнительно-морфологических исследований с использованием комплекса морфометрических методов проведена ревизия системы аммоноидей семейства *Cardioceratidae*. Основное значение для выделения таксонов и распознавания параллелизмов имеет тип морфогенеза ведущих морфологических признаков раковины, специфическое соотношение апоморфных и плезиоморфных признаков и признаки конечной жилой камеры, составляющих основное звено эволюции группы. Естественная филогенетическая система семейства *Cardioceratidae* бата и келловея включает два подсемейства, 13 родов, 7 подродов и 127 видов (для макроконховой группы) и 6 родов и 39 видов (для микроконховой группы). В келловее кардиоцератиды развивались параллельно и независимо в Арктической и Бореально-Атлантической областях и сформировали последовательность таксонов, образующих три грады. В семействе *Cardioceratidae* выделены новые для науки таксоны: один род, один подрод и 13 видов и подвидов.

2. Комплекс инфразональных биостратиграфических шкал бата и келловея (региональные шкалы Европейской России, Северной Сибири и Южной Аляски) включает 29 зон, 19 подзон и 80 биогоризнтов, из которых 7 зон, 5 подзон и 47 биогоризнтов впервые установлены и 38 биогоризнтов впервые выделены автором. В стратиграфическом интервале верхней части средней юры (бат-келловей) Панбореальной надобласти установлено 28 межрегионально коррелируемых биостратонов, позволяющих обоснованно проводить детальную корреляцию зональных и инфразональных шкал. На этой основе разработана новая версия аммонитовой шкалы Бореального стандарта, которая имеет композитную структуру и включает 14 зон и 39 биогоризнтов. Зональная и инфразональная шкала Бореального стандарта бата основана на региональных шкалах Восточной Гренландии и Северной Сибири, а келловея - Европейской России, Северной Сибири и Западной Европы.

3. На протяжении бата и келловей наиболее стабильными центрами видообразования и источниками инвазий бореальных аммонитов являлись Гренландский, Среднерусский и Северо-Сибирский центры. Гренландский центр обладал наибольшим инвазионным потенциалом в бате, Среднерусский и Северо-Сибирский - в келловее. В отдельные моменты келловейского века инвазионная активность значительно повышалась и у других центров видообразования - Западно-Европейского и Бореально-Тихоокеанского. Основные центры инвазий бореальных аммонитов определяли инвазионный каркас Панбореальной надобласти, поэтому все они имеют значение для разработки панбореальных корреляционных схем, составление которых должно осуществляться по композитному принципу.

### **Научная новизна и личный вклад автора исследования**

При подготовке диссертации на родовом, подродовом и видовом уровнях ревизована система батских, келловейских и нижнеоксфордских аммоноидей семейств *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae*, известных в Европейской России и других территориях Панбореальной надобласти. Выявлены филогенетические значимые морфогенетические тенденции и признаки основного звена эволюции родов и подродов кардиоцератид и обоснована филогенетическая естественная неформализованная модель систематики данной группы (Киселев, 2001а; Киселев, 2005а; 2009а,в; Киселев, Рогов, 2007а,б; Kiselev, Rogov, 2018). Кроме основных изучены и маргинальные признаки - длина жилой камеры, сложность лопастной линии и др., оценены их значение для систематики (Киселев, 2006; 2009б; Киселев, 2018; Kiselev, 2018). Показано параллельное и относительно независимое филогенетическое развитие кадоцератин в Арктике и Бореально-Атлантической области и выявлено значение этого явления для межрегиональной корреляции (Киселев, 2005; 2009а; 2011; Киселев, Рогов, 2007а,б). При изучении морфогенеза впервые используется комплекс морфометрических методов изучения признаков, что позволило разработать периодизацию морфогенеза и онтогенеза кардиоцератид, выявить морфогенетические тренды развития признаков и их разнообразие, оценить таксономическое значение этих трендов с учетом внутривидовой изменчивости признаков и на их основе провести ревизию аммонитовых таксонов. Разработана концепция морф изменчивости, методика их изучения и использование в систематике. На основе морфогенетического подхода выявлены внутривидовые и филогенетические гетерохронии и рассмотрена их роль в эволюции арктоцефалитин и нескольких филолиний кадоцератин (Киселев, 2020б и в данной работе).

Уточнены систематика и особенности эволюции батских и келловейских космоцератид (Киселев, 2001а; Киселев, Рогов, 2007а,б; Kiselev, Rogov, 2018). В семействах *Cardioceratidae* и *Kosmoceratidae* выделено несколько новых таксонов: род *Funiferites* Kiselev, Rogov, Gulyaev, 2003, подрод *Protostenocadoceras*, subgen. nov. и 10 видов и подвидов -

*Cadoceras kniazevi*, sp. nov.; *C. calyx involutum*, subsp. nov.; *C. (Catacadoceras) imlayi*, sp. nov.; *C. (Paracadoceras) recidivum* Kiselev, 2001; *C. (P.) pseudofrearsi*, sp. nov.; *C. (P.) pseudofrearsi latum*, subsp. nov.; *C. (Rondiceras) milashevici khudyaevi* Kiselev, 2006; *C. (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev, 2018; *C. (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina, 2004; *Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina, 2004; *L. alpha* Kiselev, 2001; *Funiferites allae allae* Kiselev, 2001; *F. allae compressus* Kiselev, 2018; *Kosmoceras (Catasigaloceras) enodatum aeeta* Kiselev, 2001; *K. (Gulielmites) medea magnum* Kiselev, 2001.

Впервые разработаны инфразональные шкалы для среднего - верхнего келловоя и нижнего оксфорда Русской плиты (Киселев, 1999; 2001a; 2002; 2006a; 2013; Gulyaev et al., 2002; Киселев и др., 2003; Киселев, Меледина, 2004; Киселев, Рогов, 2005; Рогов и др., 2012б; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018 и др.), ревизованы инфразональные шкалы батского яруса и нижнего келловоя Европейской части России (Гуляев, Киселев, 1999а,б; Киселев, Рогов, 2007а,б; Киселев, 2020а,б), впервые разработаны инфразональные шкалы для различных регионов Арктической области - Северной Сибири, Южной Аляски и Британской Колумбии (в данной работе). Уточнена панбореальная и бореально-тетическая корреляция батского и келловейского ярусов на зональном и инфразональном уровне (Киселев, 2001а,б; 2005; 2009в; 2011; 2020а; Kiselev, 2001; Kiselev, Rogov, 2018 и др.), обосновано положение на Русской плите нижней границы келловейского яруса (в подошве биогоризонтов *breve* и *jacquoti*) и оксфордского яруса (в подошве биогоризонта *scarburgense*), ярусов, что позволяет решить на международном уровне проблему ТГСГ келловоя и оксфорда (Киселев, Рогов, 2007а,б; Рогов и др., 2009б; Kiselev et al., 2006; 2013).

Обоснована природа инфразональных подразделений и разработана типология биогоризонтов и инфразональных шкал (Киселев, 2005; 2006а; Захаров и др., 2007; Рогов и др., 2009а, 2012; Gulyaev et al., 2010).

Рассмотрены особенности географического распространения аммонитов в бате и келловее в Северном полушарии и влияющие на это факторы, в первую очередь климатические и палеогеографические (Киселев, 1998; 2004; Rogov et al., 2009). Показано, что основными внешними факторами распространения аммонитов были не столько климатические, сколько палеогеологические - пространственная структура водных масс и морских течений. Внутренние факторы долгопериодических миграций (инвазий) обусловлены эволюцией центров видообразования аммонитовых семейств и их инвазионной активностью. Рассмотрено изменение структуры инвазий в Панбореальной надобласти. На примере бореального семейства кардиоцератид показано, что на протяжении бата и келловоя инвазионная активность основных центров видообразования неравномерно менялась, при этом угасание одних центров сопровождалось усилением других (в первую очередь, Среднерусского), вследствие чего доминирующие центры

видообразования становились основными донорами мигрантов в Панбореальной надобласти.

**Теоретическая и практическая значимость работы** заключается, в основном, в разработке инфразональных шкал батского и келловейского ярусов и нижней части оксфордского яруса Русской плиты, примыкающих регионов Туранской плиты (Мангышлак) и Северного Кавказа, а также Северной Сибири, Южной Аляски и Британской Колумбии. Разработанные принципы инфразональной стратиграфии позволили повысить надежность инфразональных шкал и создать регулирующие правила выделения биогоризонтов. Детализация биостратиграфического расчленения разрезов дала возможность увеличить число межрегиональных корреляционных реперов, благодаря чему разработана основа для панбореальной корреляции - новая версия Бореального стандарта, впервые включающая инфразональную шкалу. Его структура (на уровне зон и биогоризонтов) разработана также с учетом результатов анализа инвазионной структуры аммонитовых сообществ Панбореальной надобласти, без которых невозможно обоснованно применять принцип композитности при составлении вторичных стандартов. Анализ изменений состава и пространственной структуры распределения аммонитовых таксоценозов во второй половине средней юры позволяет утверждать, что причинами долговременных миграций (инвазий) аммонитов были не только внешние события, связанные с палеогеографическими перестройками морских бассейнов (динамика водных масс, структура морских течений, эвстатические колебания и пр.), но и внутренние причины, обусловленные эволюцией центров происхождения и диверсификации таксонов. Разработанная концепция инвазионных магистралей позволяет оценить возможности прямой межрегиональной корреляции различных аммонитовых шкал различных регионов Панбореальной надобласти. Метод определения возраста кардиоцератид по особенностям морфогенеза, характеризующим основное звено эволюции семейства, позволяет впервые с высоким уровнем обоснования и точности провести непрямую корреляцию бореально-атлантических и бореально-тихоокеанских шкал.

### **Публикации и апробация работы**

По теме диссертации опубликовано более 60 работ, из них в рецензируемых изданиях, индексируемых БД Scopus и Web of Science – 21 статья.

Основные положения работы докладывались автором на всероссийских и международных совещаниях - годичных собраниях секции палеонтологии МОИП (Москва, 1996), сессиях Палеонтологического общества при РАН (Санкт-Петербург, 2007, 2009), Всероссийских совещаниях «Юрская система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии» (Москва, 2005, 2017; Ярославль, 2007; Саратов, 2009; Санкт-Петербург, 2011; Тюмень, 2013; Махачкала, 2015; Москва, 2017; Сыктывкар, 2020), Саксовских чтениях (Новосибирск, 2001), Всероссийских совещаниях «Современные проблемы

изучения головоногих моллюсков» (Москва, 2006, 2009, 2012, 2015), 6м и 7м Международных конгрессах по юрской системе (Палермо, 2002; Краков, 2006).

**Структура и объем работы.** Диссертация изложена на 869 страницах и состоит из введения, 14 глав, заключения, списка литературы из 627 наименований (из них 343 – на иностранных языках) и 113 таблиц; она проиллюстрирована 162 рисунками. При этом основная часть работы включает в себя 693 страниц текста, а в приложение сведены 5 таблиц, список литературы и 82 фототаблиц.

### **Благодарности**

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 коллегами А. Вежбовским (A. Wierzbowski, Варшава), Дж. Калломоном (J. H. Callomon, Лондон), Э. Мённигом (E. Mönnig, Кобург). Комментарии и замечания М.А. Рогова (ГИН РАН), сделанные к рукописи диссертации и автореферату, 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), Первушов С.М. (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 М.А. Рогов, А.П. Ипполитов, А.В. Гужов, Н.Г. Зверьков, С.В. Малёнкина, А.А. Мироненко, А.В. Ступаченко, М.И. Казаченко, А.А. Школин, Е.В. Щепетова (Москва); Е.С. Муравин, Д.Б. Гуляев, Л.М. Киселева, М.В. Шеханов, Е.Ю. Спиридонов (Ярославль); В.В. Белоусов, А.Ю. Сапоженков (Кострома); В.М. Ефимов (Ундоры); А.В. Маникин (Саратов), И.А. Мелешин (Саранск), 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).

# ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

## Часть 1. БАТСКИЕ И КЕЛЛОВЕЙСКИЕ АММОНИТЫ СЕМЕЙСТВА CARDIOCERATIDAE

### Глава 1.1. История изучения

Аммониты семейства *Cardioceratidae* Siemiradzki, включающие подсемейства *Arctoceratitinae* Meledina, *Cadoceratinae* Hyatt, *Quenstedtoceratinae* Hyatt и *Cardioceratinae* Siemiradzki, широко распространены в морских отложениях байоса, бата, келловея, оксфорда и кимериджа в 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 стратиграфическое значение для расчленения и корреляции морских отложений второй половины средней - начала верхней юры.

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 2020 г. Из них 167 принадлежат ключевым работам, в которых 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. 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. 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- подронового ранга. На основе стратиграфического распространения кардиоцератид в бата и келловее Панбореальной надобласти выделено 154 биостратиграфических подразделений (зон, подзон, биогоризонтов, слоев с фауной) по 83 видам-индексам.

В истории изучения кардиоцератид можно выделить два больших периода 6 этапов, продолжительность которых составляет от 20 до 40 лет (в среднем 35 лет), каждый из которых примерно соответствует времени активной деятельности поколения исследователей. Смена поколений исследователей на каждом этапе сопровождается ревизией и пересмотром таксономических концепций предыдущего благодаря новым описаниям и разработке новой методологии.

### Глава 1.2. Принципы систематики

К макроконховой группе батских и келловейских кардиоцератид относятся следующие таксоны родового- подронового 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. В настоящее время не разработано общепринятых критериев выделения и разграничения аммонитовых таксонов, что нередко приводит к путанице в понимании диагнозов и объема родов и видов. Распознавание пригодных таксонов низшего ранга осложняет, в первую очередь, игнорирование филогенетических принципов построения таксономических моделей и сложившаяся тенденция использования в систематике юрских аммонитов концепции полового диморфизма.

*Филогенетические принципы.* Все имеющиеся в литературе реконструкции филогенеза келловейских *Cardioceratidae* (на уровне родов и видов) можно свести к двум моделям: одно-двухлинейной и многолинейной («кустистой»). Многолинейная модель основана на представлении о параллельном развитии сходных признаков в нескольких стволах (филемах) кардиоцератид, большинство из которых достигают позднего келловея. При этом разные филолинии должны отличаться темпами изменения роста апоморфных признаков (выражаемых через индекс апоморфности) (рис. 1).

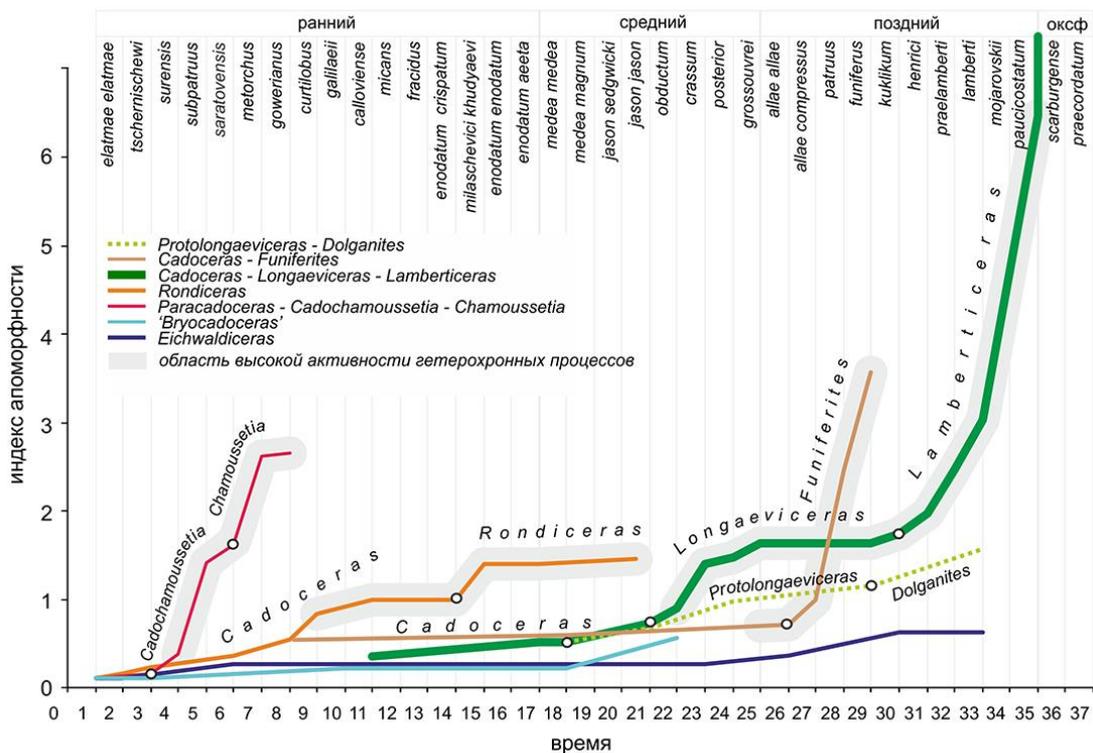


Рис. 1. Изменение индекса апоморфности в различных филолиниях кадоцератин в келловее. Временная шкала представлена последовательностью гемер.

**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 пригодных таксонов родового и видового ранга, изначально выделенных по различным морфам. Эти морфы могут быть обозначены по-разному в различных работах (макроконхи, микроконхи, миниконхи, мегаконхи, интерморфы, полиморфы и др.). Выделяется два принципа разграничения морф, на основе которых происходит демаркация таксонов аммонитов в данной работе. *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. *2 принцип* - микроконхи и макроконхи рассматриваются как самостоятельные таксоны, при этом в силу сложившихся для разных групп аммонитов традиций в одних случаях они обособляются как на уровне видов, так и на уровне родов, в других – только на видовом уровне.

**Морфы изменчивости и их значение для систематики аммонитов.** 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. Морфы изменчивости не являются модификациями, единицами политипической изменчивости или морфологическим проявлением дискретных адаптивных норм, число которых ограничено. В систематике игнорирование таких морф может привести к неоправданной синонимии и неправильной диагностике видов и даже родов и, как следствие, стратиграфического возраста. На различных примерах (роды и подроды кадоцератин) показано, что одна из причин (возможно, основная) выделения невалидных видов исследователями состоит, как минимум, в переоценке таксономического веса неспецифических признаков, используемых в систематике.

**Изменчивость скорости развития** у кардиоцератид, как и у других аммонитов, выражается неодновременным появлением у разных особей характерных признаков, по которым может осуществляться периодизация морфогенеза (онтогенеза). Замедленное развитие признаков приводит к тому, что морфотип, характерный в норме для более ранних оборотов, наблюдается у некоторых особей при большем диаметре раковины (брадиморфия). В отдельных случаях задержка развития может привести к увеличению терминальных размеров или брадигеронтии. Ускоренное развитие приводит к появлению характерных признаков при меньшем диаметре (тахиморфия) или уменьшению диаметра терминальной раковины (тахигеронтия).

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.

### **Длина жилой камеры**

Указание на длину жилой камеры (ДЖК) 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, впервые высказанная еще в позапрошлом веке (Suess, 1865; Naug, 1898), находит свое выражение и у некоторых современных авторов. Но 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.

Представляется весьма актуальным изучение изменчивости длины жилой камеры в семействе кардиоцератид (кадоцератины и арктоцефалитины), систематика которых до сих пор дискуссионна. Для анализа варьирования ДЖК ( $L^{\circ}$ ) в данной работе используются следующие параметры: широта варьирования ( $V^{\circ}$ ), средняя широта варьирования ( $V^{\circ}_i$ ), относительная широта варьирования ( $V_r$ ) и темп варьирования ( $V_t$ ). Изменчивость длины жилой камеры в семействе *Cardioceratidae* Siemiradzki, 1891 была изучена у 9 макроконховых родов с 4 подродами, принадлежащим 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.

Результаты показали, что 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 мало пригодны для диагностики родов, подродов и отдельных видов. Более диагностичным является общий тренд изменения ДЖК в морфогенезе отдельных видов. Весьма вероятно, что этот признак не имеет существенного значения для оценки гидродинамических и гидростатических свойств раковины аммонитов.

### **Сравнительный морфогенез**

Основная цель сравнительно-морфогенетических исследований раковины аммонитов в данной работе - определить характерные различия или сходства в развитии комплекса морфологических признаков у субтаксонов семейства *Cardioceratidae*, на основании чего можно было бы

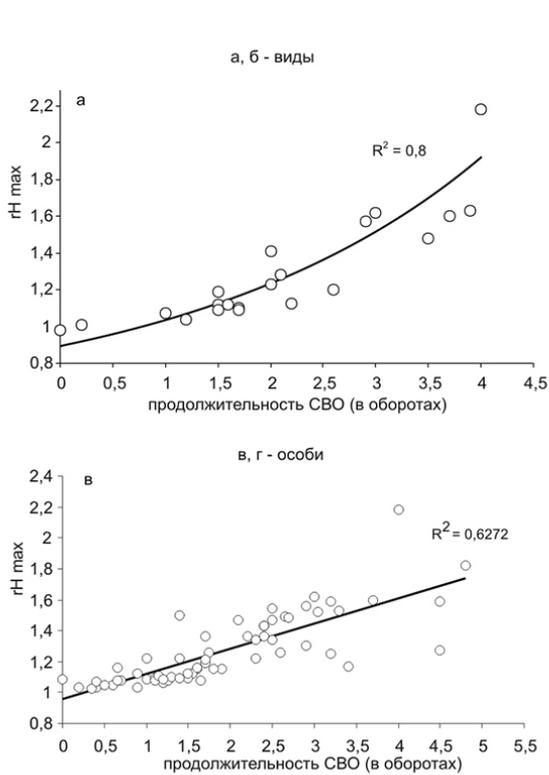
разработать типологию морфогенеза. Предполагается, что каждый тип морфогенеза свойствен родственным субтаксонам, поэтому выделение морфогенетических типов дает основу для более естественной систематики и ключ к распознаванию параллелизмов. Изучение морфологических признаков на разных стадиях развития раковины проводилось с использованием поперечных разрезов и пришлифовок раковин на уровне протоконха, с последующим измерением признаков от полуоборота к полуобороту и анализом изменений следующих шести признаков: относительная высота ( $гН$ ) оборотов, диаметр умбилика в процентах ( $U\%$ ), велоситивные (относящиеся к скорости роста) параметры - скорость роста высоты оборота ( $Vh$ ), скорость роста ширины оборота ( $Vt$ ), пупковая (умбональная) скорость ( $Vu$ ), общая скорость роста раковины ( $Vg$ ).

Периодизация морфогенеза и онтогенеза келловейских макроконховых кардиоцератид разработана на основе изучения родов *Arcticoceras*, *Cadoceras* (включая подроды *Catacadoceras*, *Paracadoceras*, *Cadoceras*, *Eichwaldiceras*, *Rondiceras*), *Cadochamoussetia*, *Chamoussetia*, *Longaeviceras*, *Dolganites*, *Lamberticeras*, *Funiferites*. Морфогенез вышеперечисленных таксонов разделен 6 стадий: стадия аммонителлы, стадия двухслойной раковины, стадия первично-широких оборотов, стадия высоких оборотов (СВО), кадиконическая (субтерминальная) стадия, терминальная стадия. Они соответствуют в онтогенезе эмбриональному периоду и трем стадиям постэмбрионального периода - личиночной, ювильной, раннезрелой, зрелой и позднезрелой стадиям.

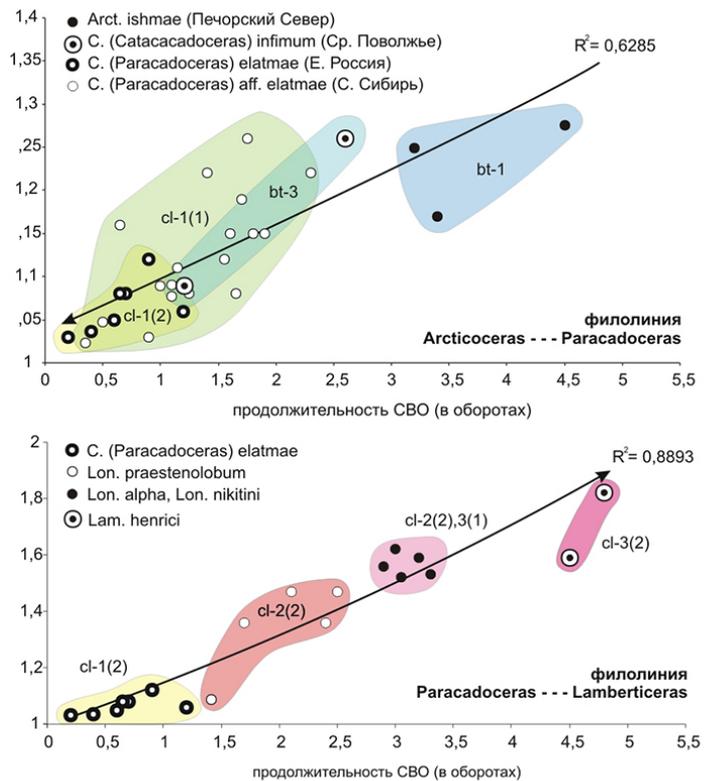
Для систематики наибольшее значение имеет положение в морфогенезе и различные характеристики стадии высоких оборотов, выделяемой по  $гН$ . Высота ранних и поздних оборотов у большинства таксонов кардиоцератид имеет существенно меньшее значение. Видоспецифическими признаками кардиоцератид, связанными с динамикой  $гН$  в онтогенезе являются, преимущественно, 4 признака: границы и продолжительность СВО, точка и значение максимального  $гН$  (рис. 2).

Филогенез большинства филолиний кардиоцератид может быть описан как процесс прямо пропорционального когерентного изменения высоты оборотов и продолжительности СВО (рис. 3). 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 апоморфного оксиконического или дисконического взрослого морфотипа, сопровождающийся утратой кадиконической стадии.

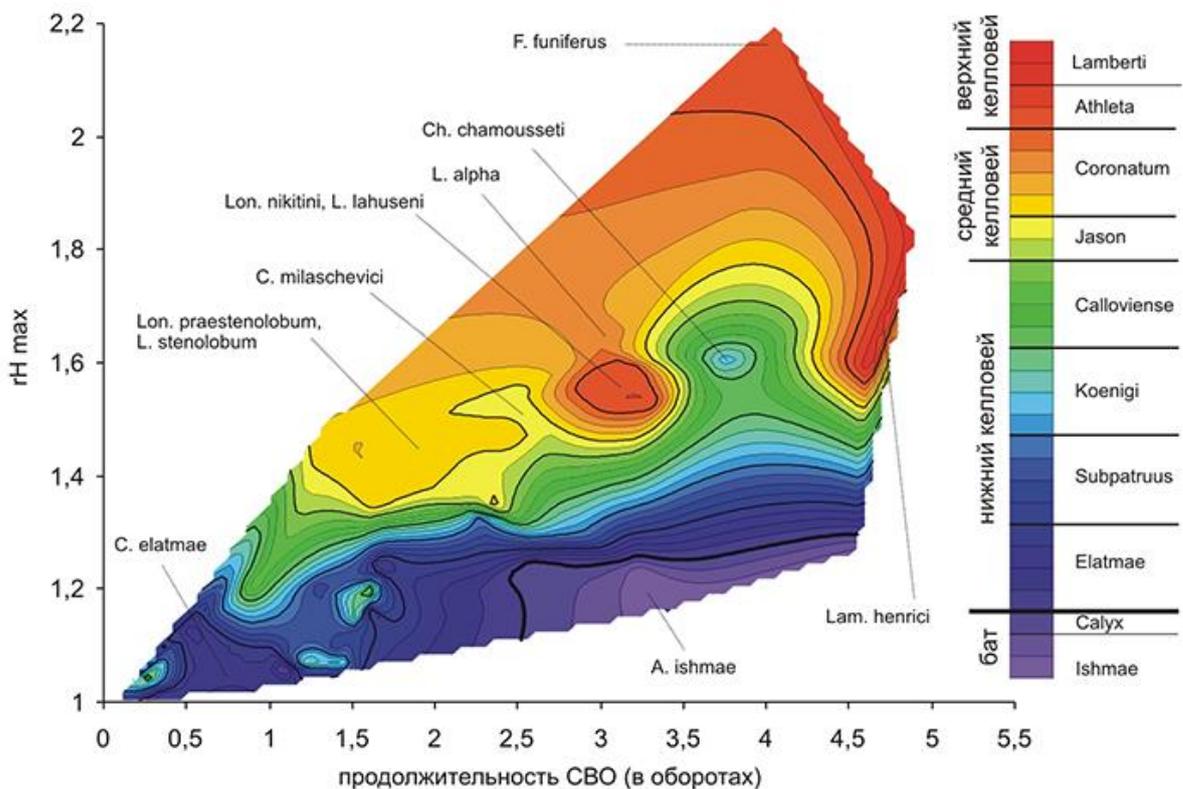
Корреляционное соотношение длины СВО и  $гН$ -тах меняется стратиграфически почти синхронно в разных филетических линиях кардиоцератид, что делает эту корреляционную пару весьма надежным маркером возраста (рис. 4). Она может быть использована для определения возраста кардиоцератид в особенно сложных случаях, например для арктических разрезов, где в таксономических комплексах представлены только эндемичные кардиоцератиды.



**Рис. 2.** Межвидовые (фиг. а,б) и внутривидовые (фиг. в, г) вариации продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) и ее связь с максимальной относительной высотой оборотов (гН-max)



**Рис. 3.** Когерентные изменения максимальной относительной высотой оборотов (гН-max) и продолжительности стадии высоких оборотов (СВО) в двух филолиниях кардиоцератид. Линия тренда сопровождается стрелкой, указывающей направление филогенеза. Возраст таксонов обозначен символами.



**Рис. 4.** Зависимость между ключевыми морфогенетическими параметрами раковины (продолжительность стадии высоких оборотов - СВО и максимальная относительная высота оборота - гН-max) и стратиграфическим возрастом кардиоцератид бата и келловей. Распределение построено на основе изучения морфогенеза бореально-атлантических таксонов, чей возраст надежно установлен относительно инфразональной биостратиграфической стандартной шкалы Европейской России.

## Глава 1.5. Морфогенез и систематика поздних *Arctocephalitinae* (род *Arcticoceras*)

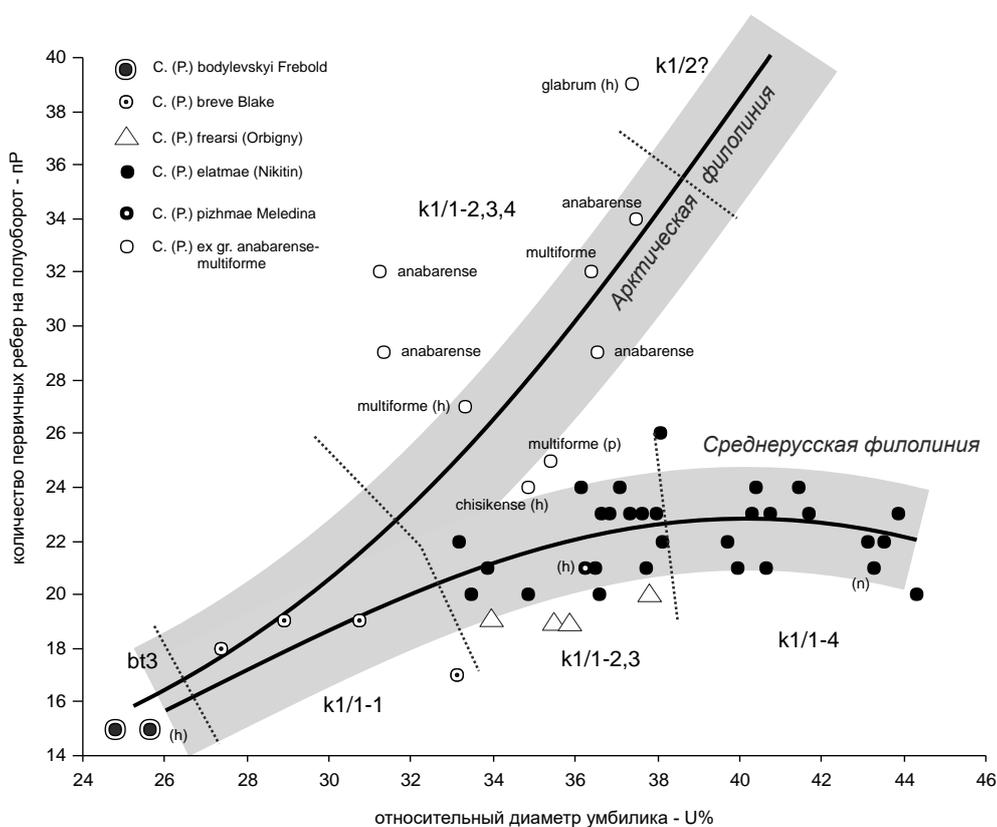
Род *Arcticoceras* Spath, 1924 имеет большое значение для стратиграфии морского бореального нижнего и среднего бата на большей части Панбореальной надобласти. Среди пригодных видов наиболее часто используются в определениях и стратиграфических построениях *A. ishmae*, *A. cranocephaloide*, *A. harlandi* и *A. kochi* и, в меньшей степени, *A. stepankovi* и *A. excentricum*. Они являются индексами зон или слоев с фауной, в основном, нижнего и среднего бата.

Большинство специалистов важнейшим видоспецифическим признаком у *Arcticoceras* признают особенности ребристости (плотность первичных ребер и форма изгиба ребер, сглаживание ребристости на конечной жилой камере, показатель ветвления ребер) и, в меньшей степени, относительную высоту или ширину раковины (оборота). Результаты сравнительно-морфометрического исследования показали, что эти признаки не имеют дискретного распределения, по которому можно было бы разграничивать таксоны, и, соответственно, не пригодны для диагностики видов арктикоцерасов. Разнообразие морфотипов арктикоцерасов обусловлено диссоциативностью и модулярностью развития различных признаков раковины, в результате чего каждая морфа характеризуется собственным сочетанием гетерохроний по признакам формы и скульптуры. У вида *A. ishmae* основными морфами являются *A. ishmae* (Keys.) *morpha ishmae* (Keys.), *A. ishmae* (Keys.) *morpha stepankovi* Tuchkov, *A. ishmae* (Keys.) *morpha pseudishmae* (Spath). Соответственно, несколько пригодных видов (*A. kochi*, *A. harlandi*, *A. excentricum*, *A. stepankovi*) следует считать младшими синонимами *A. ishmae*. По изученным признакам наиболее надежно можно отличать лишь преимущественно раннебатских арктикоцерасов от преимущественно среднебатских. Также, заметные отличия от *A. ishmae* типовой местности (Тимано-Печорская область) наблюдаются у юконских арктикоцерасов *A. harlandi* sensu Poulton, 1987 по относительному диаметру умбилика и частоте ребер. Эти отличия отражают не только провинциальные различия, но и стратиграфические. Среди арктикоцерасов раннего бата стратиграфически и морфологически можно уверенно различать только следующие три вида: *Arcticoceras ishmae* (Keys.) subsp. А - самый ранний хроноподвид, соответствующий арктикоцерасам из слоя 53 разреза Salmon Cache Canyon Юкона и формам из базальной части зоны Ishmae Восточной Гренландии (фауна 14); *Arcticoceras ishmae* (Keys.) subsp. В, соответствующий арктикоцерасам из слоев 55-60 разреза Salmon Cache Canyon Юкона; *Arcticoceras ishmae ishmae* (Keys.) - номинальный подвид, характеризующийся наиболее полной выборкой и качественным описанием изменчивости. К последнему подвиду относится большая часть, если не вся выборка, арктикоцерасов из бассейна р. Печоры. Синонимом этого подвида является *A. harlandi* по типовой коллекции с островов Короля Карла.

## Глава 1.6. Филогения и систематика Cadoceratinae и Quenstedtoceratinae

### Филогенетические взаимоотношения базальных кадоцератин

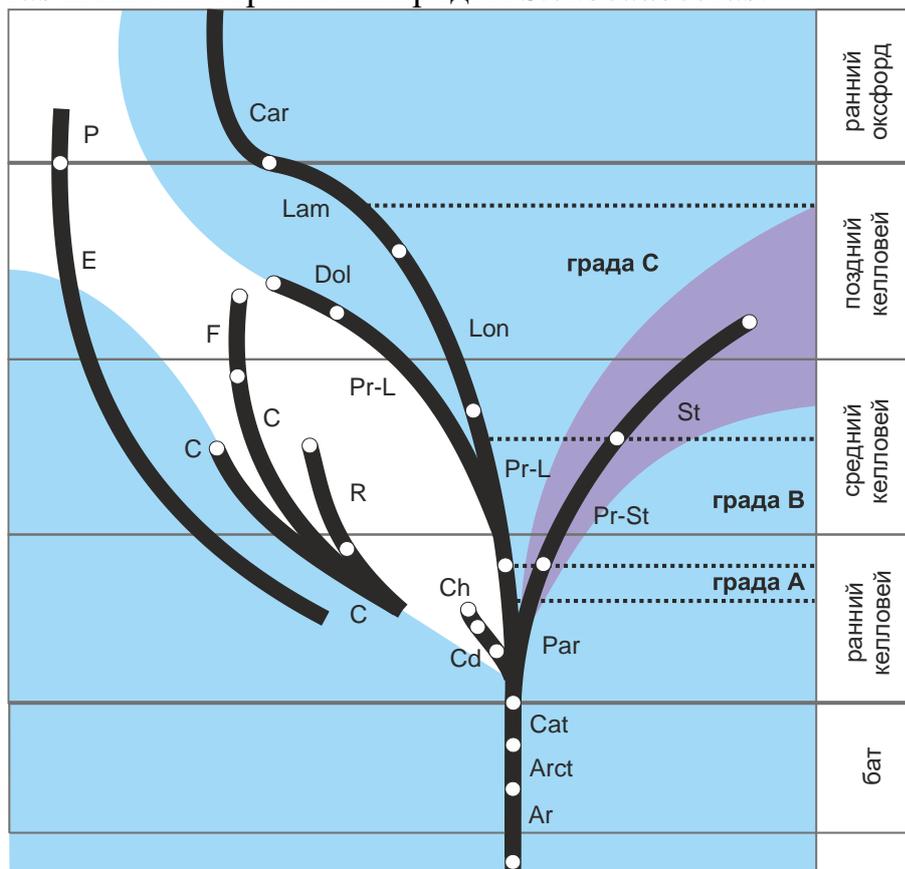
Среди базальных Cadoceratinae особое место занимает группа видов, относящихся к *Cadoceras* (*Paracadoceras*) Crickmay, 1930, emend. Imlay, 1953, рассматриваемых в разными авторами в качестве подрода *Cadoceras* Fischer, 1882 или самостоятельного рода. Эта группа имеет большое значение для стратиграфии пограничных отложений в районе баткелловейской границы и базального нижнего келловея в Европейской России и Арктическом бассейне. Основным звеном эволюции паракадоцерасовых филолиний является соотношение признаков на конечном обороте раковины - относительного диаметра умбилика и плотности первичных ребер или булл, которые независимо сформировали паракадоцерасовый морфотип в раннем келлоеве в двух филолиниях - в среднерусской и арктической (рис. 5).



**Рис. 5.** Корреляционные тренды изменения признаков КО у среднерусских и арктических 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 *fearsii*; k1/1-3 гемера *elatmae* subsp.; k1/1-4 гемера *elatmae* раннего келловея. Сокращения: (h) - голотип, (n) - неотип, (p) - паратип (из [Киселев, Рогов, 2009a])

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 *C. (Paracadoceras)*. Первая развилась в суббореальных районах Европейской России и Западной Европы – последовательность *C. (Protolongaeviceras)* – *Longaeviceras* – *Lamberticeras*. Вторая филолиния

развивалась в высокобореальных районах С. Сибири и С. Америки – филема *C. (Protostenocadoceras) – Stenocadoceras*. Обе группы сформировали очень близкие морфотипы с одинаковым уровнем апоморфности почти синхронно. Это позволяет выделить три грады, каждая из которых объединяет гомеоморфные таксоны-викариаты (рис. 6). Первая града (А) различается на видовом уровне и включает викарирующие аналоги *C. (Paracadoceras)*. Вторая града (В) включает два подрода *C. (Protolongaeviceras)* (бореальная группа) и *C. (Protostenocadoceras)* (высокобореальная группа). Третья града (С) образована двумя бореально-атлантическими родами *Longaeviceras* и *Lamberticeras* и высокобореальным родом *Stenocadoceras*.



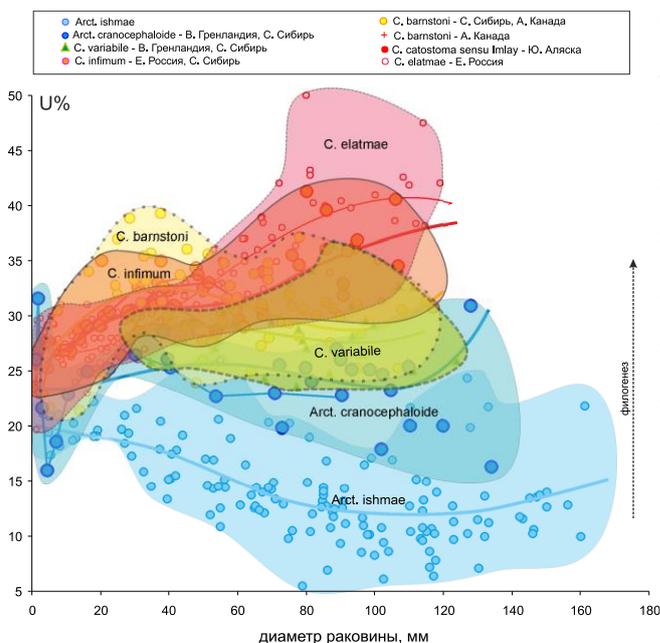
**Рис. 6.** Схема филогенеза семейства Cardioceratidae в средней и начале поздней юры. разделительные границы между таксонами показаны белыми кружками. обозначения таксонов: Ar - *Arctoccephalites*, Arct - *Arcticoceras*, C - *Cadoceras* s.str., Car - *Cardioceras*, Cat - *C. (Catacadoceras)*, Cd - *Cadochamoussetia*, 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)*, Цветной заливкой обозначено биогеографическое распространение таксонов, входящих в филолинии: белой - преимущественно Бореально-Атлантическая область, синим - Панбореальная надобласть, фиолетовым - преимущественно высокобореальные районы (С. Сибирь, Ю. - С. Аляска, Арктическая Канада).

Вышеперечисленные грады могут рассматриваться как гомологические таксоны (вплоть до подсемейственного ранга), но в данной работе они характеризуют лишь уровни синхронных гомеоморфных морфологических преобразований. Как было показано выше, развитие признаков основного звена у кадоцератин происходило одинаково в разных филолиниях, поэтому концепция град может быть использована для стратиграфических целей.

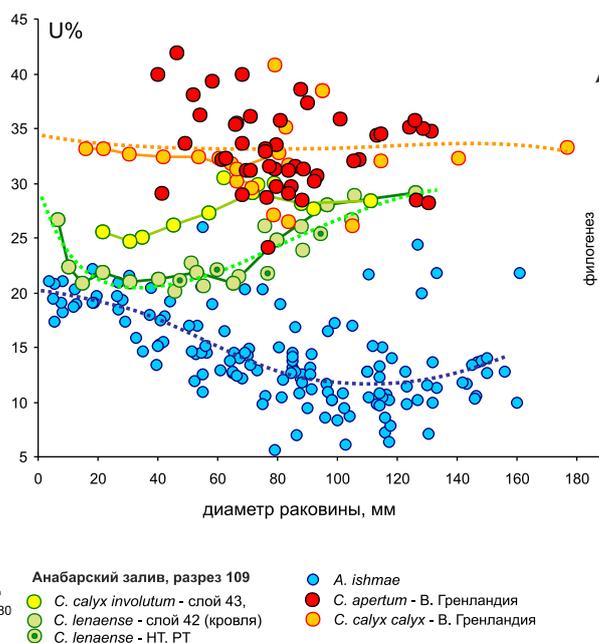
**Эволюция кардиоцератид в батском и келловейском веке.** Система макроконховых кардиоцератид келловей включает не менее 8 филем, рассмотренных ниже. Основными критериями объединения двух и более таксонов в одну филему являются общий тип морфогенеза или закономерный характер смены морфогенетических типов, соотношение апоморфных и плезиоморфных признаков взрослых оборотов и, в последнюю очередь, стратиграфическое положение. Наиболее обоснованными являются филемы, хорошо прослеженные в разрезах до вида (*Chamoussetia*, *Rondiceras*, *Longaeviceras*, *Funiferites*). Они развивались, в основном, в Бореально-Атлантической области, несмотря на то, что все они непосредственно происходят от высокобореальных кадоцератин. Тем не менее, рассмотрены также филемы, состоящие из сугубо арктических таксонов (*Stenocadoceras* и др.).

Основным звеном в эволюции у арктоцефалитин и кадоцератин является изменение размеров умбилика и формы поперечного сечения оборотов в морфогенезе. Изучение морфогенеза различных параметров раковины по этим признакам (U% и гН) у позволяет охарактеризовать преемственность морфологических изменений у видов, составляющих последовательность батских кардиоцератид.

Относительный размер умбилика на протяжении бата согласованно увеличивался на всех стадиях морфогенеза раковины, но в большей мере на средних и взрослых оборотах, от *A. ishmae* до *C. infimum* и до *C. apertum* в двух филолиниях (рис. 7, 8). Таким образом, часть основного звена эволюции в данном случае составляет направленное увеличение эволютивности раковины от инволютной до полуэволютной.



**Рис. 7.** Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* (*Catacadoceras*) - *Cadoceras* (*Paracadoceras*) по относительному диаметру умбилика (U%).



**Рис. 8.** Сравнительный морфогенез у видов филолинии *Arcticoceras* - *Cadoceras* ex gr. *calyx* по относительному диаметру умбилика (U%).

Изменение пропорций поперечного сечения оборотов в филогенезе сводится, в основном, к сокращению длины СВО и смещению поздней границы этой стадии вглубь морфогенеза. Этот процесс происходит тахигенетически и в обеих филогенетических группах. 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*. 2. Происхождение кадоцератин группы *C. elatmae* следует производить от группы *C. barnstoni* через *C. infimum*, т.е. подрода *C. (Catacadoceras)*. Морфологическая преемственность звеньев филолинии *C. infimum* – *C. frearsi* – *C. elatmae* подтверждается 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.

В келловейском веке относительно независимо развивались несколько филолиний кадоцератин, которые можно объединить в две группы, отличающиеся разными темпами роста апоморфных признаков. **«Плезиоморфные» филогенетические линии кадоцератин** - 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 хрона. **«Апоморфные» филогенетические линии** - в эту группу входят несколько филолиний кадоцератин, заканчивающихся 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. Представители этих филолиний являются надежными стратиграфическими маркерами отдельных интервалов нижнего, среднего и верхнего келловоя, тем не менее, неправильная диагностика относящихся к ним видов может привести к омоложению возраста на зональном уровне, реже в масштабе подъяруса.

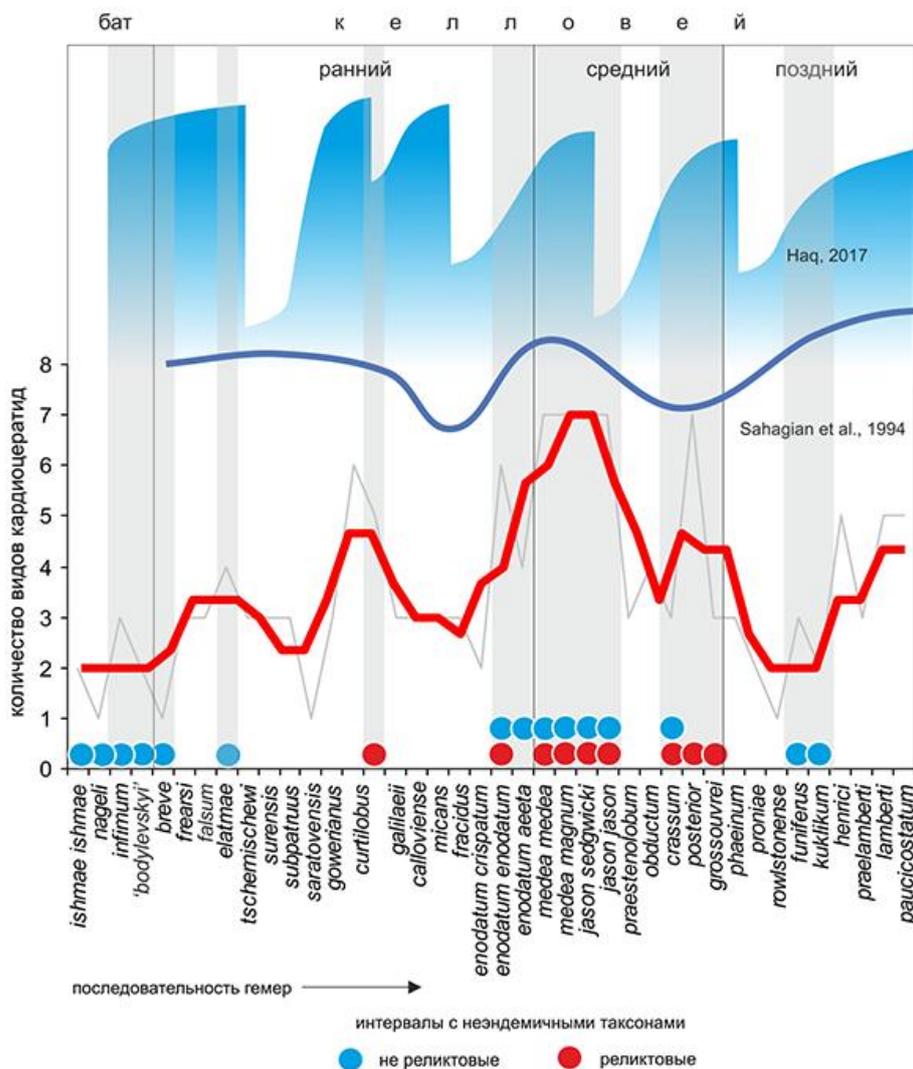
#### **Общие закономерности эволюции келловейских кардиоцератид**

1. На протяжении келловоя в Бореально-Атлантической области макроконховые кардиоцератиды формировали апоморфный морфотип параллельно в различных филемах. В каждой филогенетической линии это происходило с различными темпами, однако в целом индекс апоморфности всего семейства неуклонно увеличивался.

2. Повышение индекса апоморфности у семейства в целом происходило прерывисто, что связано как с итеративным появлением и диверсификацией апоморфных таксонов, так и их вымиранием. Пики индекса апоморфности совпадают с развитием *Chamoussetia*, *Funiferites*, *Rondiceras*, *Longaeviceras* и *Lamberticeras*, итеративно формирующих близкий морфотип.

3. На протяжении келловей разнообразие кардиоцератид ритмично изменяется и характеризуется пятью максимумами (фазы *Elatmae*, *Koenigi*, *Jason*, *Grossouvrei* и *Lamberti*) и тремя минимумами (фазы *Subpatruus*, *Calloviense*, *Obductum* и *Athleta*). Основные моменты вымирания рассматриваемой группы отмечаются в середине фазы *Koenigi*, и в конце фаз *Jason* и *Athleta*.

4. В келловейском веке каждая гемера характеризуется присутствием не более одного вида из одной филемы.



**Рис. 9.** 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.

5. Наиболее выразительные моменты развития апоморфных филолиний кадоцератин характерны для фазы *Koenigi* раннего келловей (*Cadochamoussetia-Chamoussetia*) и всего интервала позднего келловей (*Funiferites* и *Longaeviceras-Lamberticeras*). Поэтому в этих

стратиграфических диапазонах кардиоцератиды наиболее пригодны для биостратиграфического датирования.

6. Начиная со второй половины раннего келловея (фаза Koenigi) и вплоть до начала позднего келловея таксоны с плезиоморфным морфотипом сосуществовали с молодыми таксонами с апоморфной организацией. Таким образом, персистирующие П-таксоны становятся реликтами. Наибольшее их число приходится на средний келловей, что определяет максимум разнообразия кардиоцератид в келловее. 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. 9). С эвстатическими максимумами также совпадает широкое географическое распространение не реликтовых 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, а в перспективе и для бореально-тетической корреляции.

### Глава 1.7. Описание аммонитов

В главе приведены описания наиболее важных родов и видов, встречающихся в бореальном и суббореальном батском и келловейском ярусах, а также описания новых видов, являющихся индексами предлагаемых в работе биогоризонтов. Описаны следующие таксоны:

Семейство CARDIOCERATIDAE Siemiradzki, 1891

Подсемейство CADOCERATINAE Hyatt, 1900

Род *Cadoceras* Fischer, 1882

*Cadoceras calyx* Spath, 1932

*C. calyx involutum*, subsp. nov.

*C. calyx calyx*

*Cadoceras lenaense* Meledina, 1977

*Cadoceras falsum* Voronetz, 1962

*Cadoceras kniazevi*, sp. nov.

Подрод *Catacadoceras* Bodylevsky, 1960

*Cadoceras (Catacadoceras) barnstoni* (Meek, 1859)

*Cadoceras (Catacadoceras) infimum* Gulyaev et Kiselev, 1999

*Cadoceras (Catacadoceras) imlayi*, sp. nov.

Подрод *Paracadoceras* Crickmay, 1930

*Cadoceras (Paracadoceras) anabarensis* Bodylevsky, 1960

*Cadoceras (Paracadoceras) pseudofrearsii*, sp. nov.

*C. pseudofrearsii pseudofrearsii*, subsp. nov.

*C. pseudofrearsii latum*, subsp. nov.

- Cadoceras (Paracadoceras) recidivum* Kiselev, 2001  
*Cadoceras (Cadoceras) sublaeve* (Sowerby, 1821)  
*Cadoceras (Cadoceras) tolype* Buckman, 1923  
 Подрод *Rondiceras* Troizkaya, 1955  
*Cadoceras (Rondiceras) milashevici milashevici* (Nikitin, 1881)  
*Cadoceras (Rondiceras) milashevici khudyaevi* Kiselev, 2006  
 Подрод *Protolongaeviceras* Knyazev, Meledina, Alifirov, 2018  
*Cadoceras (Protolongaeviceras) arcticoides* Kiselev et Meledina,  
 2004  
 Подрод *Protostenocadoceras*, subgen. nov.  
 Род *Longaeviceras* Buckman, 1918  
*Longaeviceras praestenolobum* Kiselev et Meledina  
*Longaeviceras stenolobum* (Keyserling, 1846) emend. Nikitin, 1881  
*Longaeviceras alpha* Kiselev, 2001  
 Род *Funiferites* Kiselev, Gulyaev et Rogov, 2003  
*Funiferites allae* (Kiselev, 1999)  
*Funiferites allae allae* (Kiselev, 1999)  
*Funiferites allae compressus* Kiselev, 2018  
*Funiferites patruus* (Eichwald, 1868) emend. (Nikitin, 1885)  
 Подрод *Eichwaldiceras* Buckman, 1920  
*Cadoceras (Eichwaldiceras) intermedium* Kiselev, 2018  
 Подсемейство QUENSTEDTOCERATINAE Meledina, 1977  
 Род *Lamberticeras* Buckman, 1920

*Результаты, изложенные в данном разделе, соответствуют 1-му защищаемому положению.*

## **ЧАСТЬ 2. ЗОНАЛЬНАЯ И ИНФРАЗОНАЛЬНАЯ БИОСТРАТИГРАФИЯ БАТА И КЕЛЛОВЕЯ**

### **Глава 2.1. Бореальный бат – базальный нижний келловей Европейской России**

За последние двадцать лет достигнут существенный прогресс в биостратиграфическом изучении верхней части средней юры Европейской России. 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; Mitta et al., 2015; Киселев, 2020а; Захаров и др., 2020). Наиболее дискуссионными можно считать вопросы инфразонального расчленения и объема зон *Vesnosoivi* и *Ishmae*; номенклатуры инфразональных подразделений; корреляции зон и биогоризонтов; положения границы

байоса-бата; возраст докелловейской толщи средней юры в различных разрезах. Инфразональное расчленение и номенклатура существенно различаются в моделях биостратиграфического расчленения по аммонитам в работах разных авторов. В первую очередь это касается зоны *Vesnosovi*, которая в различных шкалах состоит из двух, трех или шести биогоризонтов. Корреляции зон и биогоризонтов нижнего бата Европейской России со стандартом Западной Европы также производится неодинаково, что приводит не только к различному сопоставлению зон, но и проведению байос-батской границы. Общая черта, объединяющая различные модели, заключается в близком представлении о положении зон *Vesnosovi* и *Ishmae* в объеме нижнего бата, соответствующих зонам *Convergens* и *Macrescens*. Отличия состоят в положении подошвы и кровли бата.

Изучение классических разрезов в бассейне р. Ижмы различными авторами не подтвердило достоверную смену видов или подвидов арктикоцерасов, поэтому проследить в них уже ставшую канонической гренландскую последовательность *A. harlandi* - *A. ishmae*  $\alpha$  - *A. ishmae*  $\beta$  не удается. В данной работе (по [Киселев, 2020а,б]) все эти виды рассматриваются как синонимы одного подвида *A. ishmae ishmae* (Keys.).

После обнаружения морских отложений бореального верхнего бата в Среднем Поволжье, 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, совершенствование стандартной шкалы Панбореальной надобласти (бореального стандарта (Захаров и др., 1997) или бореального вторичного стандарта (Callomon, 1993; 2003).

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 келловя Европейской России - Д.Б. Гуляева (Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001; 2005; 2011; 2015), В.В. Митта (Митта, 2000б, 2004а,б; 2005; 2006; Mitta, 2005) и Д.Н. Киселева и М.А. Рогова (Киселев, Рогов, 2007а,б). Для расчленения верхнего бата используется, в основном, восточно-гренландская сукцессия аммонитов, для базального нижнего келловя - среднерусская. В большинстве вариантов шкал прослеживается 7 примерно эквивалентных уровней, обозначенных различными названиями (рис. 10):

Гуляев, Киселев, 1999а,б; Гуляев, 2001; 2005	Митта, 2000б, 2004а,б; 2005; 2006; Mitta, 2005	Киселев, Порог, 2007а	Киселев, Порог, 2007б	Гуляев, 2011	Гуляев, 2015	настоящая работа
Elatmae P. elatmae elatmae P. elatmae anabarensis M. jacquoti P. primaevum P. poultoni	Elatmae C. elatmae C. falsum K. keppleri C. bodylevskiyi C. nordenskiöldi Размыв? C. apertum	Elatmae C. elatmae C. quenstedti C. frearsi C. breve	Elatmae C. elatmae C. quenstedti M. jacquoti C. frearsi C. breve	Elatmae P. elatmae P. chvadukasyense M. jacquoti P. primaevum P. poultoni	Elatmae P. elatmae P. chvadukasyense P. primaevum P. poultoni	Elatmae C. elatmae C. falsum M. jacquoti C. frearsi C. breve
In?mum P. "in?mum subsp. nov." P. in?mum in?mum	без назв. Кеурпи K. vardekloeftensis K. aff. peramplus P. keuppi P. nageli	без назв. Calyx C. in?mum C. keuppi C. nageli	без назв. Calyx C. in?mum K. cf. vardekloeftensis K. svalbardensis C. nageli	In?mum P. "cf. aff. ammon" P. in?mum P. barnstoni	In?mum C. apertum (s. Mitta) P. sakharovi P. in?mum P. barnstoni	Apertum C. bodylevskiyi C. apertum C. calyx calyx C. in?mum C. nageli K. rosenkrantzi K. vardekloeftensis K. svalbardensis

**Рис. 10.** 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 публикации. Эквивалентные биогоризонты расположены на одном уровне (за некоторыми исключениями)

В первой части главы подробно рассмотрены особенности и отличия всех разработанных шкал и возможные пути разрешения противоречий между ними. Во второй части главы дано подробное описание разрезов бата и нижнего келловея в различных районах Русской и Печорской плит: Тимано-Печорская область (разрезы на р. Ижме и р. Дрещанке), Среднее Поволжье (разрезы Просек, Лекаревка, Большая Пестровка-1,2, Трофимовщина), Центральная Украина в районе Каневских дислокаций. Разработаны и предложены местные зональные и инфразональные шкалы по аммонитам.

В третьей части обсуждается новый вариант региональной стандартной шкалы бата и базального нижнего келловея Европейской России, разработанный, в основном, по разрезам Поволжья и бассейна р. Печоры. Он основан на синтезе предшествующих стратиграфических шкал, измененных с учетом новых данных. Инфразональные шкалы построены по последовательности наиболее стабильных инфразональных уровней. Шкала батского яруса состоит из 5 зон и 9 биогоризонтов (**рис. 11**), а базальный нижний келловей представлен зоной Elatmae в объеме 4 биогоризонтов.

**Нижний бат** включает зону *Besnosovi*, альтернативную ей зону *Greenlandicus* (нижняя часть подъяруса) и зону *Ishmae* (верхняя часть). Поскольку автор специально не занимался изучением аммонитов подсемейства *Pseudocosmoceratinae*, в данной работе заимствуется 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*. В зоне *Ishmae* устанавливается только один биогоризонт *Arcticoceras ishmae ishmae*, эквивалентный биогоризонтам *Arcticoceras ishmae*  $\alpha$  и  $\beta$  Восточной Гренландии. Остальные биогоризонты, установленные в Европейской России как *Arcticoceras harlandi*, *Arcticoceras excentricum*, *Arcticoceras ishmae*  $\alpha$  и *Arcticoceras ishmae*  $\beta$ , рассматриваются здесь как синонимы биогоризонта *ishmae ishmae* (см. главы 1.5 и 2.7).

Западная Европа		Европейская Россия		ИУ		
верхний	Discus		'C. bodylevskyi'		b9	
	Orbis	Hannoveranus				C. apertum
		Blanasense	C. calyx calyx		K. vardekloeftensis	b7
	Hodsoni		C. infimum	K. svalbardensis	b6	
сред.	Morrisi		C. nageli		K. rosenkrantzi	b5
	Subcontractus		отложения не найдены			
	Progracilis					
	Tenuiplicatus					
Yeovilensis						
нижний	Zigzag	Ishmae		A. ishmae ishmae	b4	
		Besnosovi	Greenlandicus	O. besnosovi	Ar. freboldi	b3
				Ar. greenlandicus		b2
				O. mojarowskii		b1
Convergens						

**Рис. 11.** Зональная и инфразональная шкала бата Европейской России и ее корреляция со стандартной шкалой бата Западной Европы (Германия). ИУ - инфразональные уровни.

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 подъярусом 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; Calyx и Apertum, замещающие ранее выделенные зоны Infimum; Keurpi; Barnstoni и "зону без названия" (Mitta, 2005; Киселев, Рогов, 2007а). Поскольку большинство аммонитов верхнего бата Поволжья представлено теми же видами, что и в Восточной Гренландии, то установление восточно-гренландских зон в данном регионе правомерно, а выделение специальных провинциальных зон является избыточной процедурой, оправданной лишь в на первых этапах стратиграфических исследований.

2. Основная инфразональная последовательность верхнего бата, уже традиционно для Поволжья, разработана по кадоцератинам и включает пять биогоризонтов. Нижние 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* (*rosenkrantzi*, *svalbardensis*, *vardekloeftensis*), из которых два являются индексами биогоризонтов тех же зон в инфразональной шкале Восточной Гренландии. Эти биогоризонты могут быть использованы для более надежной межрегиональной корреляции, в первую очередь с инфразональной шкалой верхнего бата Восточной Гренландии, Арктической Канады и Германии.

**Граница бата и келловей** устанавливается выше биогоризонта '*bodylevskyi*' в подошве биогоризонта *breve* (по [Киселев, Рогов, 2007а,б]) по появлению *Macrocephalites jacquoti* Douv. Ее положение 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* (Opp.) крайне редко встречаются в пограничном бат-келловейском интервале в Европейской России, поэтому вид *K. 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. 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*, параллельный 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 келловей. На этом основании биогоризонт '*bodylevskyi*' должен принадлежать к бату. К сожалению, *M. 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). Но, вероятно, расцвет этого вида, сопровождавшийся расширением ареала, пришелся на начало келловей. Поэтому за пределами Германии, где *M. jacquoti* появился впервые, он может использоваться для определения bt/cl - границы.

Инфразональное деление **базального нижнего келловей** (зоны *Elatmae*), принципиально не отличается от предложенного ранее (Киселев, Рогов, 2007а,б) и представлено последовательностью из 4 биогоризонтов, выделенных по кадоцератам: *breve*, *freaarsi*, *falsum*, *elatmae*. Корреляция этих биогоризонтов с восточно-гренландской шкалой производится по видам-индексам прямо или по викарирующим аналогам. Зона *Nordenskjöldi* сопоставляется с базальной частью подзоны *Elatmae*, что подтверждается совместным нахождением в разрезе Просек видов *C. cf. nordenskjöldi* и *C.*

*breve*. Оба вида найдены совместно с первыми *M. jacquoti*, 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).

Корреляция биогоризонтов нижней части зоны Elatmae с инфразональными подразделениями подзон Kerpleri и Terebratus Германии (*kerpleri*, *quenstedtiforme*, *suevicum*, *wutachense*) (Callomon et al., 1989; Mitta et al., 2015; Mönnig, Dietl, 2017) может производиться прямо только по *M. jacquoti*. Эти подзоны не содержат общие виды кардиоцератид, поэтому корреляция между ними осуществляется косвенно, по видам-индексам, которые могут рассматриваться как изохронные географические аналоги: *C. falsum* (Е. Россия) - *C. quenstedtiforme* (Германия); *C. elatmae* (Е. Россия) - *C. suevicum* (Германия); *C. tschernyschewi* (Е. Россия) - *C. wutachense* (Германия). Более высокие инфразональные подразделения рассматриваемых шкал (до зоны Koenigi) коррелируются исключительно по положению.

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 2-му защищаемому положению.*

## **Глава 2.2. Келловей-нижний оксфорд Европейской России**

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).

В первой части главы рассматривается история и проблемные вопросы зонального и инфразонального расчленения келловея Европейской России. особое внимание уделено зонам нижнего келловея, чье инфразональное деление наиболее неустойчиво - Elatmae, Subpatruus, Koenigi и Calloviense. 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 имеет 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. 12**).

Митта, Стародубцева, 1998	Гуляев, 1999	Митта, 2000б, Митта, 2005	Киселев, 2001	Гуляев, 2005, 2015	Киселев, 2005; Kiselev, Rogov, 2018	настоящая работа	ИУ
Callioviense Call. Enodatum "S. enodatum γ" S. enodatum S. pagei S. micans S. calloviense K. galliaei	Call. S. calloviense K. trichophorus K. curtilobus K. gowerianus K. cf. densicostatus Ch. saratovensis C. subpatruus C. surensis C. stupachenkoi C. tschernyschewi слои с C. elatmae C. falsum K. keppleri	Callioviense Call. Enodatum "S. enodatum γ" S. enodatum S. pagei S. micans S. calloviense K. galliaei K. indigestus K. curtilobus K. gowerianus Ch. stuckenbergii Cd. subpatruus Cd. surensis C. stupachenkoi C. tschernyschewi C. elatmae C. falsum K. keppleri C. bodylevskiy C. nordenskjoldi	Enodatum Cat. enodatum aeeta Cat. enodatum enodatum Cat. enodatum crispatum P. fracidus	Callioviense Call. Enodatum Cat. enodatum aeeta Cat. enodatum enodatum Cat. en. planicercus (A. sub. affinis) Cat. pagei   P. cracoviensis S. micans S. calloviense K. galliaei K. curtilobus K. indigestus K. gowerianus K. metorchus Ch. saratovensis Ch. uzhovkensis Cd. subpatruus Cd. surensis Cd. tschernyschewi P. vasilii P. elatmae P. chvadukasyense P. primaevum P. poultoni	Callioviense Call. Enodatum Cat. enodatum aeeta Cat. enodatum enodatum Cat. enodatum crispatum P. fracidus S. micans S. calloviense K. galliaei K. curtilobus K. indigestus K. gowerianus gowerianus Ch. saratovensis Cd. subpatruus Cd. surensis Cd. tschernyschewi C. elatmae C. quenstedti C. frearsi C. breve	Callioviense Call. Enodatum Cat. enodatum aeeta Cat. enodatum enodatum Cat. enodatum crispatum P. fracidus S. micans S. calloviense K. galliaei K. curtilobus K. indigestus K. gowerianus K. metorchus Ch. saratovensis Cd. subpatruus Cd. surensis Cd. tschernyschewi C. elatmae C. falsum C. frearsi C. breve	c18 c17 c16 c15 c14 c13 c12 c11 c10 c9 c8 c7 c6 c5 c4 c3 c2 c1

**Рис. 12.** Эквивалентные инфразональные уровни (ИУ) в биостратиграфических шкалах нижнего келлового Европейской России. Биогоризонты, составляющие один и тот же инфразональный уровень, обозначены заливкой одного цвета. Красными линиями проведены подъярусные границы, указанные в как таковые в оригинальной публикации.

Средний келловей Европейской России d настоящее время 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 подъярус келлового в Европейской России официально имеет двучленное деление в объеме зон *Peltoceras athleta* и *Quenstedtoceras lamberti* (Унифицированная схема, 1993; 2012). За последние годы опубликовано несколько работ, где предлагаются варианты более детальной шкалы верхнего келлового (Киселев, 1999; 2001a; Gulyaev et al., 2002; Митта, 2003; Киселев и др., 2003; Киселев, Рогов, 2005; Kiselev et al., 2013; Kiselev, Rogov, 2018). Все подзоны верхнего келлового Европейской России те же самые, что и в западноевропейских шкалах, однако, предложенная последовательность биогоризонтов несколько отличается от западноевропейской. Было намечено 6 новых биогоризонтов *allae allae*, *allae compressus*, *patruus*, *funiferus*, *kuklikum* и *mojarowskii*. 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*). Как и в Западной Европе, кровля келлового на Русской плите проведена ниже первого появления рода *Cardioceras* - в основании биогоризонта *scarburgense*.

В средней части главы приводится описание важнейших разрезов бассейна р. Сысола (Вотча), бассейна р. Унжи (Черменино, Макарьев, Бурдово), бассейна р. Оки (Михайлов, Елатьма, Москва-Сити, Алпатьево, Пески), Саратовского Поволжья (Дубки), бассейна р. Урал (Ханская Гора, Сухая Песчанка), долины р. Белой (Даховская). Разработаны и предложены местные зональные и инфразональные шкалы по аммонитам.

В третьей части главы обсуждается диагностика аммонитов среднего-верхнего келловея и нижнего оксфорда, относящихся к семействам Kosmoceratidae Haug, Cardioceratidae Siemiradzki и Aspiloceratidae Zittel (по Kiselev, Rogov, 2018). Наиболее полная последовательность аммонитов для этого интервала зафиксирована в разрезах у г. Михайлов (Михайловцемент I-II, 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.

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 2-му защищаемому положению.*

### **Глава 2.3. Принципы построения инфразональной шкалы**

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., 2012]) *"наиболее детальный коррелируемый биостратон, который включает 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"*.

Биогоризонты определяются по нижеследующим критериям: 1. Критерий детальности (неделимости). 2. Критерий границ (несмыкаемости). 3. Филогенетический критерий. 4. Корреляционный критерий. 5. Количественный критерий. 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. 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). В отличие от биогоризонта, зона не соответствует критерию неделимости, поскольку потенциально может быть разделена на любое количество подзон, и критерию границ, поскольку должна отвечать принципу смыкаемости (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 вынуждены искусственно совмещать границы в интервалах, не содержащих фоссилии. 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.

### **Биогоризонты альтернативной последовательности**

Биостратиграфические подразделения стандартной региональной шкалы не всегда могут эффективно прослеживаться внутри региона, палеобиохоремы и, в особенности, в экотонных районах. За пределами региона корреляционные возможности большинства биостратонов региональных стандартов сводятся к минимуму. Для решения таких спорных вопросов биостратиграфии разработана концепция *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 келловей по кардиоцератидам (Киселев, 2005, 2006). Она разработана только для внутренней части келловейского яруса, соответствующей последовательности биостратонов, выделенных по видам семейств преимущественно суббореального или тетического происхождения. К ним относятся зоны Koenigi, Calloviense, Jason, Coronatum и Athleta. Альтернативная шкала, соответствующая этому стратиграфическому интервалу представлена пятью зонами (Tolype, Sublaeve, Milashevici, Stenolobum, Nikitini) и 14 биогоризонтами.

## **Глава 2.4. Зональная и инфразональная корреляция бата и келловей высокобореальных регионов Панбореальной надобласти**

Новые данные по составу и распространению кардиоцератид в средней юре Европейской России позволяют существенно уточнить зональные и инфразональные шкалы высокобореальных районов и провести их корреляцию с европейской стандартной шкалой. Наиболее важными для корреляции бореального бата и келловей 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, разработанные для них стратиграфические модели зонального расчленения средней юры крайне неустойчивы. Поэтому в работе рассматриваются вопросы корреляции, в основном, этих регионов.

### **Северная Сибирь**

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 келловей 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 (**рис. 13**). Зональная шкала, в целом, соответствует последовательности зон, разработанной сибирскими специалистами за последние годы (Князев и др., 2006, 2007, 2009а,б, 2010, 2011, 2015, 2017, 2018, 2019; Князев, Меледина, 2011; Меледина и др, 2015; Алифинов и др., 2017; 2018; Алифинов, 2009 и др.), т.е. сохраняет преемственность. В инфразональной шкале Северной Сибири выделяется 15 межрегионально коррелируемых уровней (МКУ) - биогоризонтов, прослеживаемых за пределами Северной Сибири по распространению вида-индекса или по остальным видам инфразонального комплекса. Из них 4 уровня выделяется только в двух регионах, 4 уровня - в трех регионах, и 5 уровней - в четырех регионах, и 2 уровня - в пяти регионах. Остальные биогоризонты выделены по эудемичным видам или подвидам и имеют локальное распространение. Их корреляция проводится по положению или по гомеоморфным аналогам. Предлагаемое деление бата и келловей в Северной Сибири ближе всего к инфразональной шкале Европейской России (11 МКУ) и Восточной Гренландии (10 МКУ), поскольку содержит 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 (6 МКУ или 30%), Западной Европы (4 МКУ или 20%), Южной Аляски и Британской Колумбии (3 МКУ или 15%).

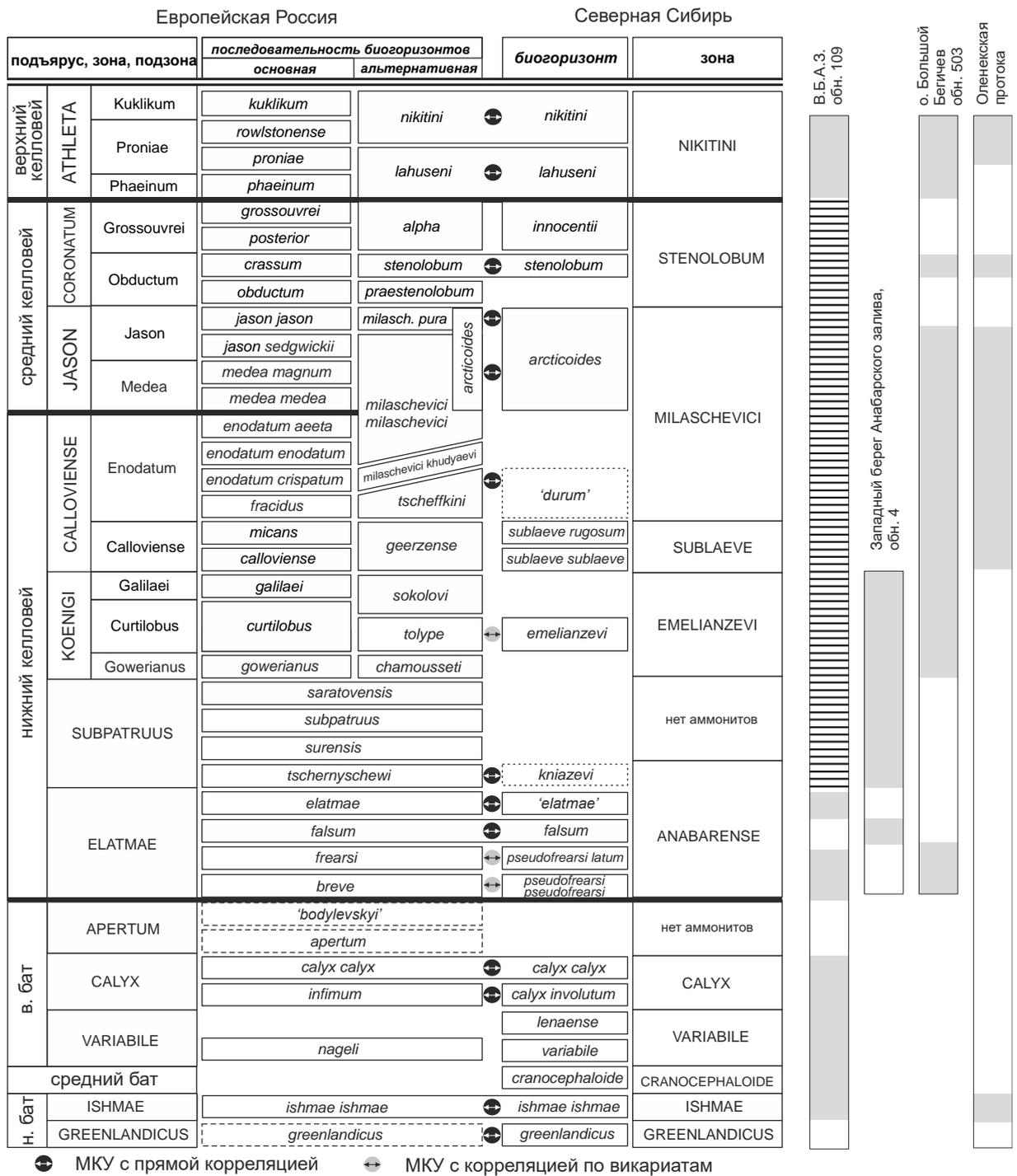


Рис. 13. Схема корреляции зональной и инфразональной шкал бата и келловей Северной Сибири и Европейской России по аммонитам. Справа показаны интервалы, охарактеризованные аммонитами зон и биогоризнтов северо-сибирской шкалы, в опорных разрезах бата и келловей Лено-Анабарского района. В.Б.А.З. - восточный берег Анабарского залива. МКУ - межрегиональные коррелируемые уровни.

**Южная Аляска и Британская Колумбия.** Анализ распределений аммонитовых комплексов в келловее Бореально-Тихоокеанской провинции (Южная Аляска, Британская Колумбия и внутренние области Скалистых гор) позволяют наметить схему его биостратиграфического расчленения и корреляции с региональным стандартом Европейской России (таб. 1). Корреляция производится, 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 не рассматривается, поскольку строится на эндемичных родах, почти не имеющих аналогов в Бореально-Атлантической области.

**Таблица 1.** Зональное и инфразональное деление келловя Бореально-Тихоокеанской провинции, принятое в данной работе. Стратотипические интервалы отмечены голубой заливкой, серой - с вероятным или явным присутствием, косой штриховкой - установлены только зоны или их эквиваленты. Крестиками обозначены интервалы с наиболее надежной корреляцией по близким таксонам-аналогам или викариатам.

Европейская Россия			Бореально-Тихоокеанская провинция		Ю. Аляска	С-З. Б. Колумбия	Ю-З. Б. Колумбия	Скалистые горы		
подъярус	зона	подзона	зона	биогоризонт						
келловей	верхний	Lamberti	Lamberti	Lamberti	<i>Lamberticeras collieri</i>				+	
			Henrici	Lamberti	<i>Quenstedtoceras adzvavomense</i>		+			
		Athleta		аммониты не найдены						
	средний	Coronatum		Stenoloboide	<i>Stenocadoceras striatum</i>	+		+		
		Jason			<i>Stenocadoceras stenoloboide</i>	+	+			
	нижний	Calloviense	Enodatum	Lilloettensis	<i>Iniskinites cepoides</i>		+			
			Calloviense	Lilloettensis	<i>Xenocephalites bearpawensis</i>		+			
		Koenigi		Слой с <i>C. wosnessenskii</i>						
		Subpatruus		Tonniense	Слой с <i>Cadoceras</i> spp.					
		Elatmae			<i>Cadoceras harvei</i>	+		+		

**Земля Франца-Иосифа.** В литературе описано только два разреза бата и келловя ЗФИ, где документально зафиксирована последовательная смена аммонитовых комплексов, собранных *in situ* - на острове Нортбрук, в районе мыса Флора (Newton, Teall, 1897; Ромрекж, 1898) и Земле Вильчека, в окрестностях мыса Хефера (Меледина и др., 1979). 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. Присутствие зоны *Emelianzevi* в данном регионе нельзя считать доказанным. Верхнюю часть нижнего келловя, вероятно, составляют слои с *Pseudocadoceras sedovi*, занимающие неизвестный интервал в разрезах на о. Гукера (Репин и др., 2007б). Точное соответствие этих слоев с известными зонами келловя разных региональных шкал можно только предполагать, поэтому в настоящий момент рассматриваемый интервал выделяется в категорию биостратонов "слои с фауной".

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 2-му защищаемому положению.*

## Глава 2.5. Особенности дифференциации кардиоцератид в Панбореальной надобласти

К регионам Панбореальной надобласти (по Westermann, 2000a,b) относятся 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 и др, 2001; Захаров и др., 2003; Захаров, 2005). Характерной особенностью аммонитовых комплексов бата и келловей арктических территорий - доминирование, чаще всего тотальное (на 100%), аммонитов семейства *Cardioceratidae*. Поэтому основные проблемы корреляции биостратиграфических шкал этих регионов связаны с качеством диагностики видов этого семейства. Изучение особенностей географической дифференциации ископаемых таксонов, является основной целью палеобиохорологического анализа. Он включает в себя определение центров происхождения таксонов, выявление инвазионной структуры палеобиохорем и, как следствие, палеобиогеографическое районирование. Главной прикладной задачей палеобиохорологического анализа является создание основы для решения вопросов биостратиграфической корреляции.

### **Центры происхождения кардиоцератид в бата и келловее**

По соотношению эндемичных и неэндемичных видов кардиоцератид в различных регионах Панбореальной надобласти выявлены центры видообразования кардиоцератид и проведена оценка их видообразовательной активности в конце средней юры. Две самые крупные единицы Панбореальной надобласти - Бореально-Атлантическая и Арктическая области отличаются высоким эндемизмом и филогенетической активностью. В бата 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. Из 14 регионов Панбореальной надобласти только 9 характеризуются эндемизмом, что позволяет их рассматривать как территории (центры) видообразования, из которых как наиболее устойчивые выделяются Гренландский, Северо-Сибирский, Северо-Тихоокеанский, Бореально-Тихоокеанский, Среднерусский и Западно-Европейский центры. Остальные регионы являются транзитными, принимающими видов-колониистов из других регионов. Наиболее высокая активность в батское время характерна для Гренландской провинции, а в келловее только для биохорем и регионов Бореально-Атлантической области, в первую очередь территории Русской плиты и Восточно-Европейской провинции. В каждой провинции Панбореальной надобласти в видообразовании ключевую роль играл лишь один регион. В Восточно-Европейской провинции к нему относилась территория Русской плиты, а остальные регионы служили лишь транзитными областями. В Северо-Сибирской провинции аналогичную роль играл регион Северная Сибирь. Постоянные центры видообразования кардиоцератид на протяжении всего бат-келловейского интервала существовали только в Восточно-Европейской провинции и Северо-Сибирской провинции. Все центры видообразования кардиоцератид на

протяжении бата и келловее развивались неодинаково и характеризуются уникальным ходом исторического развития.

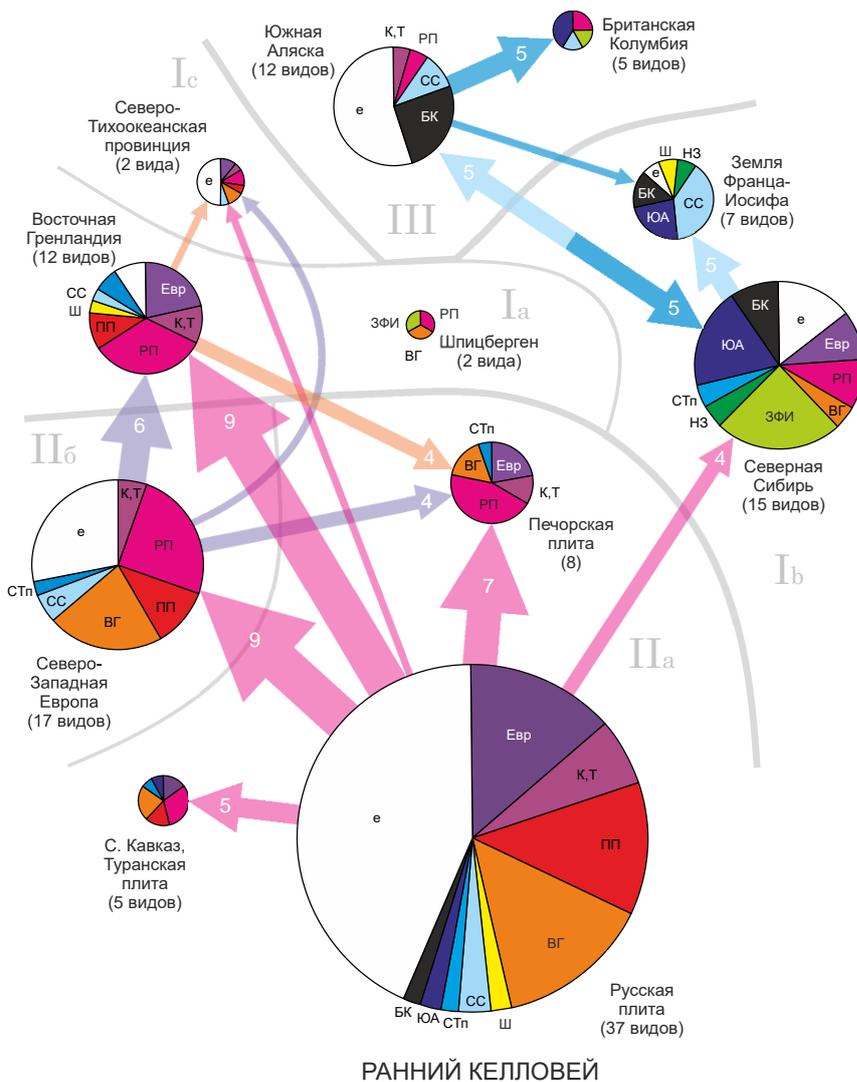
### **Инвазии и изменения ареалов кардиоцератид в бате и келловее**

При анализе инвазионных отношений между двумя таксоценозами различных географических единиц (ГЕ) наиболее удобно оценивать доленое содержание *общих видов* относительно их видового разнообразия. При этом, сравнение доленых значений общих видов показывает вероятностную картину направления инвазий. Показатель такой инвазионной активности может быть выражен как отношение доленых значений общих видов в двух сравниваемых ГЕ, или *инвазионный потенциал* (I). При значении I больше единицы данная ГЕ 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 ГЕ является только акцептором. Инвазионный потенциал показывает способность биохоремы или региона производить мигрантов и осуществлять инвазии. При сравнении Среднерусского и Гренландского центра инвазионный потенциал первого на протяжении бата-келловее увеличивается, а второго - уменьшается, т.е. находится в обратной зависимости относительно доли общих видов.

В *батском веке* наиболее вероятными донорами видов-колонистов служили 4 региона, из них наибольшим инвазионным потенциалом обладали территории Восточной Гренландии и Северной Сибири. Северо-Тихоокеанская провинция была очень слабым донором 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 Eurycerhalitinae). Среднерусский центр также был акцептором мигрантов со стороны Гренландского центра и мог быть донором видов-колонистов лишь для соседних ближайших регионов. Он находился 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 *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) (**рис. 14**). Вторым по инвазионной активности в юго-восточном кластере был Западно-Европейский центр, который наиболее мощное влияние оказывал на Гренландский центр. Роль последнего в раннем келловее существенно

снизилась по сравнению с поздним батом, что свидетельствует об его угасании. В *северо-западном кластере* 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.



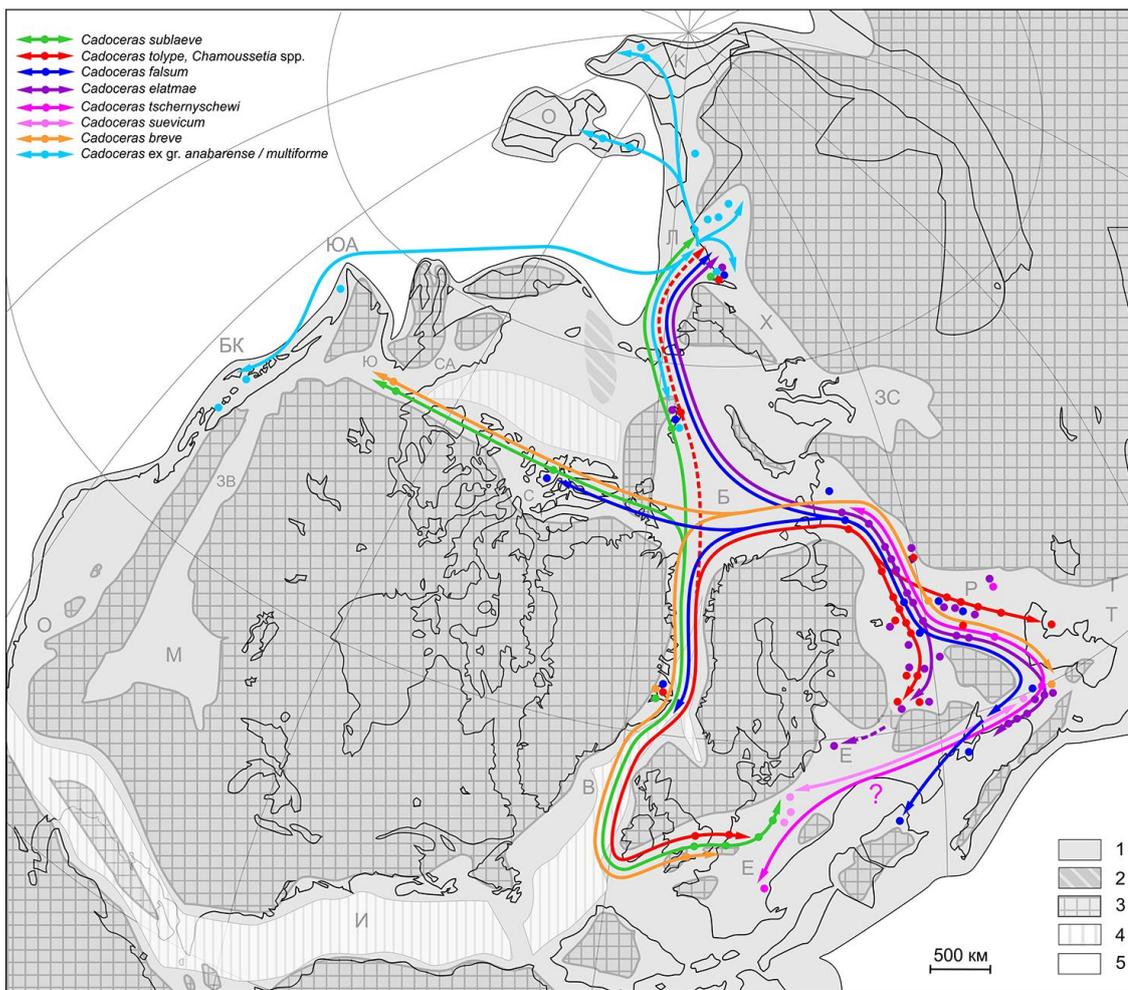
**Рис. 14.** Структура инвазий кардиоцератид в Панбореальной надобласти в раннем келловее. Стрелками обозначены направления миграций, толщиной стрелки - количество потенциальных мигрантов, (равное общему числу общих видов, количество которых также обозначено цифрами). Направление инвазий определено по соотношению инвазионных потенциалов двух сравниваемых регионов (от региона с большим значением). Круговые диаграммы обозначают общее количество видов кардиоцератид (размер диаграммы), долю эндемиков (e), 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: I - Арктическая (Бореальная) область (Ia - Гренландская провинция, Ib - Северо-Сибирская провинция, Ic - Северо-Тихоокеанская провинция); II - Бореально-Атлантическая область; IIa - Восточно-Европейская провинция, IIb - Западно-Европейская провинция; III - Бореально-Тихоокеанская область.

В *среднем келловее* разница между двумя кластерами биохором - северо-западным и юго-восточным стирается. Во всей надобласти наблюдается только три центра видообразования: Среднерусский, Северо-Сибирский и Южно-Аляскинский. Первый является наиболее мощным центром и донором мигрантов в Панбореальной надобласти, а его основными акцепторами - Северо-Сибирский, Печорский регионы и ЗФИ. Северо-Сибирский центр видообразования кардиоцератид продолжал быть активным донором, несмотря на то, что являлся акцептором среднерусских мигрантов.

В *позднем келловее* в Бореально-Тихоокеанской и Северо-Тихоокеанский центры видообразования практически исчезают, а все остальные регионы и палеобиохоремы образуют единый инвазионный кластер. Главными донорами и центрами видообразования являются Среднерусский и Западно-Европейский центры, оказывавших наиболее мощное инвазионное воздействие на регионы северного Перитетиса, как на Северный Кавказ, так и Туранскую плиту. Печорский центр впервые за весь бат-келловей становится самостоятельным центром видообразования и донором мигрантов. В Арктической области единственным центром видообразования был Северо-Сибирский регион. На периферии Бореально-Атлантической области возникла мощная транзитная область распространения кардиоцератид - Западно-Сибирский регион. Он принимал мигрантов из трех центров происхождения - Среднерусского, Печорского и Северо-Сибирского.

**Географическая структура инвазий.** Инвазионные магистрали (ИМ) - 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° СШ) 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° СШ) - бассейны Баренцевоморский, Лаптевский, Свердрупский, Юконский, и Северной Аляски; на крайнем севере (70-90° СШ) - Колымский и Восточно-Азиатский бассейны; на западе - бассейны Южной Аляски, Британской Колумбии, Орегон, Калифорнии, Западного Внутреннего моря (включая бассейн Монтана). На протяжении бата и келловей в Панбореальной надобласти сформировалась пространственная структура расселения кардиоцератид, образованная совокупностью из 11 инвазионных магистралей, длиной от 900 до 7300 км, суммарная протяженность которых составляла около 55000 км (**таб. 2, рис. 15**).

Из них действующими в каждом хроне было не более пяти магистралей, а их суммарная протяженность не превышала 33000 км (в среднем 24000 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.



**Рис. 15.** Пути инвазий не эндемичных видов кардиоцератид преимущественно бореально-атлантического происхождения в раннем келловее. Палеотектоническая конфигурация материков и террейнов по моделям Müller et al., 2019. Обозначения легенды: 1 - шельф, 2 - область вероятных поднятий, вероятной суши, 3 - материковая суша, 4 - область растяжения и погружения, 5 - океан.

**Табл. 2.** 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	бат				ранний келловей				средний келловей				поздний келловей			
	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г	А	Б	В	Г
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	2
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	1
Свальбард-Монтана													7300	1	1	4

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, поэтому инвазионная структура для каждого стратиграфического интервала должна учитываться при разработке схем межрегиональной корреляции и создании Бореального стандарта.

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 3 защищаемому положению.*

## **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. Первая концепция Бореального стандарта, вероятно, принадлежит Дж. Калломону, который предложил рассматривать последовательность аммонитов в средней юре Восточной Гренландии как наиболее показательную для всей Арктики (Callomon, 1972; 1979; 1984b; 1985; 2003b). Бореальный стандарт по Калломону - это географический вторичный стандарт Бореальной провинции или области. В других работах Калломон развивает концепцию соподчиненного разнообразия зональных стандартов и впервые дает определение первичного и вторичного стандарта (Callomon, 1984a; 2003a,b). 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. Однако, разнообразие версий Бореального стандарта свидетельствует о неустойчивости их структуры. Эта неустойчивость отражает существование многочисленных противоречий при выборе тех или иных зон, требующих неоднозначных компромиссных решений, например, в пользу детальности или корреляционного потенциала зоны.

Новая версия Бореального стандарта по аммонитам разработана на основании 7 принципов, с помощью которых предполагается устранить большинство противоречий предшествующих версий. К ним относятся принципы: 1. преемственности; 2. палеобиохронологический; 3. таксономический; 4. синтетичности (композициности); 5. стратиграфической полноты; 6. корреляционный; 7. филогенетической преемственности. Эти принципы позволяют реализовать два основных назначения бореального

стандарта - обеспечение панбореальной корреляции региональных стандартных шкал и оценку их полноты и завершенности.

Бореальный (Арктический) стандарт			реперные уровни для Арктической области	Арктическая область							Б.- А. обл.	
подъярус, зона	биогоризонт			Восточная Гренландия	Северная Сибирь	Северная Аляска, Аркт. Канада, Юкон	Южная Аляска	Брит. Колумбия, Скалистые горы	З. Франца-Иосифа Новая Земля	Шпицберген	Европейская Россия	Западная Европа
верхний келловей	LAMBERTI	<i>Q. paucicostatum</i>								●	●	●
		<i>Lam. lamberti</i>	○					●		●	●	●
		<i>Lam. praelamberti</i>								●	●	●
		<i>Lam. henrici</i>	●					●		●	●	●
	NIKITINI	<i>L. nikitini</i>	●		●	●			●	●	●	●
<i>L. lahuseni</i>		●	●	●	●			●	●	●	●	○
с. келловей	STENOLOBUM	<i>L. alpha</i>	●							●	●	○
		<i>L. stenolobum</i>	●	●	○	○		●	●	●	○	●
		<i>L. praestenolobum</i>	●					●		●	○	○
нижний келловей	MILASCHEVICI	<i>C. arcticoides</i>	●	●	●	○	○	●		●	●	○
		<i>C. 'durum'</i>	●		●	○	○			●	●	○
	SUBLAEVE	<i>C. sublaeve rugosum</i>	●		●	○				○	●	○
		<i>C. sublaeve sublaeve</i>	●	●	○	○				○	●	○
	TOLYPE	<i>C. sokolovi</i>	○	○		○				●	○	○
		<i>C. tolype</i>	●	●		○			○	●	●	○
		<i>C. aff. tolype</i>	●	●						○	●	○
	SUBPATRUUS	<i>Ch. saratovense</i>	●							●	○	
		<i>Cd. subpatruus</i>	●							●	○	
		<i>Cd. surensis</i>	●		●					●	○	●
		<i>Cd. tschernyschewi</i>	○		●					●	○	●
	ELATMAE	<i>C. elatmae</i>	●	●	●	○	○			●	○	●
<i>C. falsum</i>		●	●	●	○		○		●	○	●	
<i>C. frearsi</i>		●	●	○	○	○			●	○	●	
<i>C. breve</i>		●	●	●					●	○	●	
верхний бат	APERTUM	<i>K. tenuifasciculatus</i>	●							●		○
		<i>C. apertum</i>	●	●			○			●		○
	CALYX	<i>C. calyx calyx</i>	●	●	●					●	○	○
		<i>C. calyx involutum</i>	●	●		○				●	○	○
	VARIABLE	<i>C. lenaense</i>	●	●	●						○	○
<i>C. variabile</i>		●	●	○				●		○	○	
ср. бат	CRANOCEPHALOIDE	<i>K. tychonis</i>	●	●					○			
		<i>A. cranocephaloide</i>	●	●	●							
нижний бат	ISHMAE	<i>A. sp. nov.</i>	●	●						●		
		<i>A. ishmae ishmae</i>	●	●	●				●	●	●	
		<i>A. ishmae subsp. B</i>	●	●	●							
		<i>A. ishmae subsp. A</i>	●	●	●							
		<i>Ar. frebaldi</i>	●	●	●							
	GREENLANDICUS	<i>Ar. greenlandicus</i>	●	●	○				●		●	
		<i>Ar. sp. nov.</i>	●	●	○							

● прямая корреляция по кардиоцератидам, включая вид-индекс  
 ○ не прямая корреляция по кардиоцератидам - викариатам  
 ● прямая корреляция по кардиоцератидам, кроме вида-индекса  
 ○ прямая корреляция по аммонитам других семейств

Рис. 16. Предлагаемый Бореальный (Арктический) аммонитовый стандарт бата и келловей 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.

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 представляет не только инструмент особенно точной корреляции, но и позволяет более обоснованно подходить к анализу цикличности развития палеобассейнов и решению других палеогеографических задач.

Вариант Бореального стандарта бата и келловея, обсуждаемый здесь (по [Киселев, 2020в]) имеет составную (синтетическую) структуру, включает зональную и инфразональную шкалу и состоит из биостратонов, видами-индексами которых являются, в основном, кардиоцератиды. Его образуют 14 зон и 38 биогоризонтов (**рис. 16**), входящих в состав региональных стандартов Восточной Гренландии, Северной Сибири и Европейской России. В данном варианте на инфразональном уровне установлено 19 реперных межрегионально коррелируемых уровней для трех регионов Панбореальной надобласти, которые составляют 50% от всех биогоризонтов.

*Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 2-му защищаемому положению.*

## **Глава 2.7. Описание стратиграфических подразделений**

В главе приводится описание биостратиграфических подразделений бата и келловея и 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 бата и келловея Бореального (Арктического) стандарта (14 зон, 38 биогоризонтов), для которого предлагается инфразональная шкала. Большинство зональных и инфразональных подразделений биостратиграфической шкалы Европейской России выделено 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 (**рис. 17**), а келловея и нижнего оксфорда - суббореальной Европы (в первую очередь Англии и Северо-Западной Франции) (**рис. 18**). На уровне зон и подзон сходство является значительным или даже полным.

### **Список новых зон и биогоризонтов в батском и келловейском ярусах Панбореальной надобласти**

**Зоны:** *Cadoceras tolype*, *Longaeviceras stenolobum*

**Биогоризонты:** *Cadoceras variable*, *Cadoceras lenaense*, *Cadoceras calyx involutum*, *Cadoceras calyx calyx*, *Cadoceras pseudofrearsii pseudofrearsii*, *Cadoceras pseudofrearsii latum*, *Cadoceras harvei*, *Cadoceras kniazevi*, *Cadoceras sokolovi*, *Cadoceras sublaeve sublaeve*, *Cadoceras sublaeve rugosum*,

*Cadoceras geerzense*, *Catasigaloceras enodatum aeeta*, *Xenocephalites bearpawensis*, *Iniskinites cepoides*, *Cadoceras tscheffkini*, *Cadoceras milashevici khudyaevi*, *Cadoceras milashevici milashevici*, *Cadoceras 'durum'*, *Cadoceras arcticoides*, *Cadoceras milashevici pura*, *Kosmoceras medea magnum*, *Kosmoceras jason sedgwickii*, *Kosmoceras jason jason*, *Kosmoceras crassum*, *Longaeviceras praestenolobum*, *Longaeviceras stenolobum*, *Longaeviceras alpha*, *Cadoceras innocentii*, *Funiferites allae allae*, *Stenocadoceras striatum*, *Kosmoceras rowlstonense*, *Funiferites allae compressus*, *Funiferites patruus*, *Funiferites funiferus*, *Longaeviceras nikitini*, *Gulielmiceras mojarowskii*.

Результаты, изложенные в данной главе, соответствуют 2-му защищаемому положению.

Европейская Россия				Восточная Гренландия						
подъярус, зона, подзона		последовательность биогоризонтов		биогоризонт	подъярус, зона					
		основная	альтернативная							
нижний келловей	CALL	Calloviense	<i>micans</i>	<i>geerzense</i>	☉ <i>calloviense</i>	CALLOVIENSE	нижний келловей			
			<i>calloviense</i>							
		Koenigi	Galilaei	<i>galilaei</i>				<i>sokolovi</i>	☉ <i>galilaei</i>	Koenigi
			Curtilobus	<i>curtilobus</i>				<i>tolype</i>	☉ <i>phillipsi</i>	
	SUBPATRUUS	Gowerianus	<i>gowerianus</i>	<i>chamousseti</i>	☉ cf. <i>gowerianus</i>					
			<i>saratovense</i>		☉ <i>septentrionale</i>					
			<i>subpatruus</i>							
			<i>surensis</i>							
	ELATMAE	Gowerianus	<i>tschernyschewi</i>							
			<i>elatmae</i>							
			<i>falsum</i>		☉ <i>nordenskjoldi</i> β					
			<i>jacquoti</i>	<i>frearsi</i>	☉ <i>nordenskjoldi</i> α					
верхний бат	APERTUM	<i>'bodylevskiy'</i>		☉ cf./aff. <i>breve</i>	APERTUM	верхний бат				
		<i>apertum</i>		☉ <i>apertum</i> α, β, γ						
	CALYX	<i>calyx calyx</i>	<i>vardekloeftensis</i>	☉ <i>vardekloeftensis</i>	CALYX					
		<i>inifimum</i>	<i>svalbardensis</i>	☉ <i>peramplus</i>						
	VARIABLE	<i>nageli</i>	<i>rosenkrantzi</i>	☉ <i>rosenkrantzi</i>	VARIABLE					
				☉ [inflatus]						
	нижний бат	ISHMAE	<i>ishmae ishmae</i>		☉ <i>ishmae</i> β		ISHMAE	нижний бат		
					☉ <i>ishmae</i> α					
					☉ "harlandi"					
					☉ <i>freboldi</i>					
		BESNOSOVI	GREENLANDICUS	<i>besnosovi</i>	<i>freboldi</i>		☉ <i>freboldi</i>		GREENLANDICUS	
					<i>greenlandicus</i>		☉ <i>greenlandicus</i>			
<i>mojarowskii</i>					☉ [micrumbilicatus]					
					☉ <i>tychonis</i>					
					☉ <i>cranocephaloide</i>	CRANOCEPHALOIDE				
					☉ [crassiplicatum]					
						сред. бат				

☉ прямая корреляция по кардиоцератидам ☉ прямая корреляция по космоцератидам

Рис. 17. Схема биостратиграфического расчленения бата и нижнего келловоя Европейской России и его сопоставление с биостратиграфической шкалой Восточной Гренландии (по Callomon, 1993).

Бореально-Атлантическая область					Субсредиземноморская провинция			
ЗОНА	Подзона	биогеографический			биогеографический	Подзона	ЗОНА	
		Англия	С-З. Франция	Европейская Россия				
Нижний оксфорд	CORDATUM	Cordatum	<i>cordatum</i>	o8	<i>cordatum</i>		Cordatum	
		Costicardia	<i>costicardia</i>	o7	<i>costicardia</i>		Costicardia	
		Bukowskii	<i>bukowskii</i>	o6 o5	<i>baccatum</i> <i>bukowskii</i>	<i>mazuricus</i> <i>claromontanus</i>	Claromontanus	
	MARIAE	Praecordatum	<i>praecordatum</i>	o4 o3	<i>praecordatum</i> <i>alphacordatum</i>	<i>praecordatum</i> <i>alphacordatum</i>	Praecordatum	
		Scarburgense	<i>aff. scarburgense</i> <i>scarburgense</i> <i>woodhamense</i> <i>redcliffense</i>	<i>woodhamense</i> o1 <i>scarburgense</i>	<i>scarburgense</i>	<i>woodhamense</i> <i>athletoides</i>	Athletoides	
	Верхний келловей	LAMBERTI	Lamberti	<i>pauci. γ. Peltomorphites paucicostatum γ</i> <i>paucicostatum β</i> <i>paucicostatum α</i>	c35	<i>paucicostatum</i>	<i>paucicostatum</i>	Lamberti
			Quenstedtoceras sp.1	<i>lamberti</i>	c34 c33	<i>mojarowskii</i> <i>lamberti</i>	<i>lamberti</i>	
				<i>praelamberti</i>	c32	<i>praelamberti</i>	<i>praelamberti</i>	
			Henrici	<i>henrici</i> <i>messiaeni</i>	c31	<i>henrici</i>	<i>schroederi</i> <i>subtense</i> <i>nodulosum</i>	Poculum
			Kuklikum (=Spinosum)	<i>(kuklikum)</i>	c30	<i>kuklikum</i>	<i>collotiformis</i> <i>piveteai</i>	Collotiformis
ATHLETA		Proniae	<i>proniae</i>	c29 c28	<i>rowlstonense</i> <i>proniae</i>	<i>athleta</i> <i>leckenbyi</i>	Trezeense	
		Phaeinum	<i>phaeinum</i>	c27	<i>phaeinum</i>	" <i>Pseudopeltoceras</i> " <i>rota / regulare</i>	Rota	
		Grossouvrei	<i>grossouvrei</i> <i>posterior</i>	c26 c25	<i>grossouvrei</i> <i>posterior</i>	<i>waageni</i> <i>leuthardti</i>	Leuthardti	
Средний келловей		CORONATUM	Obductum	<i>obductum</i>	c24 c23	<i>crassum</i> <i>obductum</i>	<i>baylei</i> <i>villanyensis</i>	Baylei
			Jason	<i>jason β</i> <i>jason α</i>	c22 c21	<i>jason jason</i> <i>jason sedgwickii</i>	<i>richei</i> <i>blyensis</i>	Tyranniformis
	JASON	Medea	<i>medea α</i> ?	c19 c18	<i>medea magnum</i> <i>medea medea</i> <i>enodatum aeeta</i>	<i>turgidum</i> <i>bannense</i>	Stuebeli	
		Enodatum	<i>enodatum γ</i> <i>enodatum β</i> <i>difficilis</i> <i>enodatum α</i>	c17 c16 c15	<i>enodatum enodatum</i> <i>enodatum crispatum</i> <i>fracidus</i>	<i>posterius</i> <i>pamprouxensis</i> <i>boginense</i>	Patina	
		Calloviense	<i>micans</i> <i>calloviense</i>	c14 c13	<i>micans</i> <i>calloviense</i>	<i>michalskii</i> <i>laugieri</i>	Michalskii	
Нижний келловей	KOENIGI	Galilaei	<i>galilaei</i>	c12	<i>galilaei</i>	<i>laugieri</i>	Voultensis	
		Curtilobus	<i>trichophorus</i> <i>indigestus β</i>   <i>ferruginosus</i> <i>indigestus α</i>   <i>tolype</i> <i>curtilobus</i>	c c11 a	<i>curtilobus</i>	<i>pictava</i> <i>grossouvrei</i>	Grossouvrei	
		Gowerianus	<i>gowerianus</i> <i>metorchus</i>	c10 c9	<i>gowerianus</i> <i>metorchus</i>			
	HERVEYI	Kamptus	<i>kamptus γ</i> <i>kamptus β</i> <i>kamptus α</i>	c8 c7	<i>saratovenssis</i> <i>subpatruus</i>	<i>prahequense</i>	Prahequense	
		Terebratus	<i>herveyi</i> <i>terebratus β</i> <i>terebratus α</i>	c6 c5	<i>surensis</i> <i>tschernyschewi</i>	<i>moorei</i> <i>leptus</i>	BULLATUS	
		Keppleri	<i>verus</i>	c4 c3	<i>elatmae</i> <i>falsum</i>	<i>furculus</i>		
			<i>keppleri</i>	c2 c1	<i>frearsi</i> <i>breve</i>	<i>demariae</i>		

⊕ — прямая корреляция по бореальным аммонитам    ⊖ — прямая корреляция по тетическим аммонитам

Рис. 18. Схема биостратиграфического расчленения келловей 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).

## Заключение

В работе приведены результаты изучения батских, келловейских и оксфордских аммонитов и инфразональной биостратиграфии данного стратиграфического интервала Европейской России, прилегающих районов Туранской плиты и Северного Кавказа, а также Северной Сибири.

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, и, 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, а также 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 3,5 раз), ее использование для решения задач внутрорегиональной и межрегиональной корреляции ограничено вследствие ряда причин. Это связано, с одной стороны, 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, до зоны. Однако и более изученные области развития батского и келловейского ярусов, для которых предложены модели инфразонального расчленения (Северная Сибирь, Южная Аляска и Британская Колумбия) могут быть существенно уточнены и детализированы 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 келловей главными источниками инвазий кардиоцератид являлись Гренландский (в бата), Среднерусский и 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 келловей, 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.

### **Основные публикации по теме диссертации**

#### **Статьи в не индексируемых отечественных изданиях**

1. Киселев Д.Н. (2001) Зоны, подзоны и биогоризонты среднего келловей Центральной России // Спец. вып. трудов ЕГФ ЯГПУ. № 1. 38 с.
2. Киселев Д. Н., Меледина С. В. (2004) Аммонитовые комплексы и биогоризонты подзоны *Kosmoceras jason* (средний келловей) на русской платформе // Новости стратиграфии и палеонтологии, вып. 6-7. Приложение к журн. «Геология и геофизика». Т. 45. С. 157-175.

#### **Статьи в изданиях, не входящих в WoS/Scopus, но индексируемых в перечне ВАК, GeoRef или Zoological Record**

9. Киселев Д.Н. (1996) Онтогенез и систематическое положение келловейских аммонитов рода *Pseudocadoceras* Buckman // Бюлл. МОИП. Т. 71. Вып. 3. С. 82-97.
12. 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, Vol. 17, Special Issue. P.91-93.

#### **Статьи в изданиях, индексируемых в WoS/Scopus**

1. Киселев Д.Н. (1996) Морфогенез и систематика рода *Pseudocadoceras* (Ammonoidea) // Палеонт. журн., N 3, С. 15-27.
2. Киселев Д.Н. (1997) Новый вид аммонитов рода *Cadoceras* из келловей бассейна р.Унжи // Палеонт. журн. N 6. С. 19-22.
3. Гуляев Д.Б., Киселев Д.Н. (1999а) Бореальный морской верхний бат Среднего Поволжья (аммониты и стратиграфия) // Стратиграфия и корреляция. Т. 7, N 3, С. 79-94.
4. 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.

5. 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.
6. Киселев Д.Н., Rogov M.A. (2007) Стратиграфия пограничных отложений бата и келловей в разрезе у с. Просек (Среднее Поволжье). Статья 1. Аммониты и инфразональная стратиграфия // Стратигр. Геол. корр. Т. 15. № 5. С. 74-106.
7. Rogov M., Zakharov V., Kiselev D. (2009) Molluscan immigrations via biogeographical ecotone of the Middle Russian Sea during the Jurassic // *Volumina Jurassica*. Vol.VI. P.143-152.
8. Główniak E., Kiselev D.N., Rogov M., Wierzbowski A., Wright J. (2010) The Middle Oxfordian to lowermost Kimmeridgian ammonite succession at Mikhalenino (Kostroma District) of Russian Platform, and its stratigraphical and palaeogeographical importance // *Volumina Jurassica*. Vol. 8. P.8-45.
9. Rogov M.A., 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
10. 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.
11. Wierzbowski H., Rogov M.A., Matyja B.A., Kiselev D., Ippolitov A. (2013) Middle-Upper Jurassic (Upper Callovian–Lower Kimmeridgian) stable isotope and elemental records of the Russian Platform: indices of oceanographic and climatic changes // *Global and Planetary Change*, V.107. P.196-212.
12. 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.
13. 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.
14. Киселев Д.Н. (2020а) Род *Arcticoceras* Spath, 1924 (Ammonoidea) и инфразональная биостратиграфия нижнего бата бореальной области // Палеонтологический журнал № 1. С. 1–13.
15. Киселев Д.Н. (2020б) Изменчивость скорости морфогенеза и проявление модулярности развития у юрских аммонитов рода *Arcticoceras* Spath, 1924 // Стратиграфия. Геологическая корреляция. Т. 28, № 2. С. 1–26.
16. Захаров В.А., Ипполитов А.П., Зверьков Н.Г., Безносков 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.